

العلاقة بين النباتات وأنواع النحل الدخيلة

Karren Goodell

مقدمة

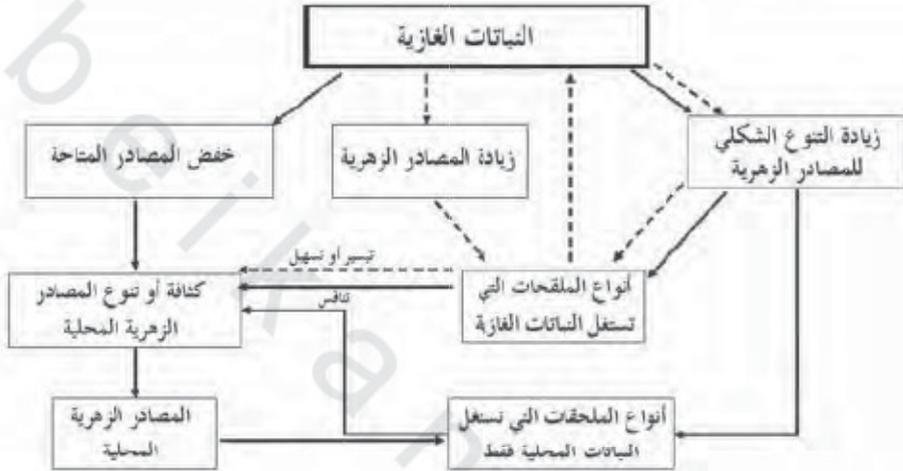
يهدد غزو النباتات الغريبة النظم البيئية الطبيعية، وتؤدي إلى آثار بيئية متنوعة يصعب التنبؤ بها (Schmitz et al., 1997., Gordon, 1998; Parker et al., 1999 and Ehrenfeld, 2003). ومكافحة هذه النباتات مكلف اقتصادياً، وتتكدب الزراعة خسائر سنوية تقدر بملايين الدولارات أيضاً (Pemintel et al., 2005). وليس من المستغرب أن معظم البحوث قد ركزت على الدراسات الإحصائية والتنظيمية لمجتمعات النباتات الدخيلة أو الغازية (Parker, 2000; Koop and Horvitz, 2005 and Hyatt and Araki, 2006). ويمكن أن تؤثر التداخلات ذات المنفعة المتبادلة بين النباتات الدخيلة وملقحاتها في تطور مجتمعات النباتات الدخيلة وملقحاتها على حدٍ سواء (الشكل ١٠, ١). ومن الواضح بأن هذه التداخلات مهمة في تحديد مخارج غزو النباتات الغريبة، لأن أكثر من ٩٠٪ من النباتات الزهرية يتم تلقيحها بواسطة الحيوانات (Daily et al., 1997).

وقد يعزز تلقيح الحشرات مثل النحل إنتاج البذور في بعض النباتات الدخيلة الغازية، والتي يمكن بدورها أن تُساعد في انتشار هذه النباتات. وبالعكس فعدم وجود الملقحات المناسبة يحد من استيطان وانتشار بعض النباتات غير المحلية. وتؤثر النباتات

الدخيلة غير المحلية على مجتمعات النحل المحلية بشكل مباشر أيضاً عن طريق زيادة المصادر الزهرية لذلك المجتمع أو بشكل غير مباشر عن طريق الحد من وفرة أو تنوع موارد الأزهار المتاحة. وإذا اعتمدت وتطورت الملقحات على نباتات غير محلية وسهلت عملية إنتاج البذور فيها، يمكن أن يكون لهذا ردود فعل إيجابية في تشجيع نمو هذه المجتمعات وانتشار الأنواع الدخيلة فيها. وأخيراً، قد تعمل النباتات غير المحلية على تغيير في وفرة أو في سلوك النحل، الشيء الذي يؤثر بشكل غير مباشر على تكاثر النباتات المحلية التي تشترك بهذه الملقحات مع الأنواع النباتية الدخيلة من خلال المنافسة أو تسهيل زيارة الأزهار. كما يؤدي نقل حبوب اللقاح غير المناسب والمنظم بواسطة الملقحات التي تنتقل بين زهور النباتات المحلية وزهور النباتات الدخيلة إلى التقليل من نجاح تكاثر النباتات المحلية بوجود النباتات الدخيلة. ويمكن لغزو النباتات الدخيلة أن يولد ردود فعل سلبية على تكاثر النباتات المحلية إذا أدى الانخفاض في كثافة النباتات المحلية أو تنوعها إلى انخفاض في أعداد الملقحات التي تخدم النباتات المحلية أيضاً (الشكل ١، ١٠).

وتشارك البيئة الخاصة بنوع الملقح والنبات المعينين بشكل واضح على مخرجات التداخلات مع النباتات الدخيلة "الغازية" أيضاً. ويساهم التباين في العوامل البيئية، مثل نظم التزاوج وفترات الإزهار للنباتات أو اتساع النظام الغذائي وتوقيت حدوث التكاثر للملقحات في مجموعة متنوعة من الردود المحتملة للنباتات والملقحات المحلية على النباتات الدخيلة أو الغازية. وإذا اعتبرت التداخلات بين النباتات الدخيلة والملقحات إيجابية أو سلبية ففوق كل شيء فإن الحكم على قيمة هذه التداخلات وأثرها سيعتمد على عملية الحفاظ على الأنواع وعلى الأهمية الاقتصادية للأنواع المعنية. كما أن فهم التداخلات بين الملقحات والنباتات الدخيلة من منظور الملقحات مسألة تستغرق وقتاً، بسبب القلق بشأن حالة مجتمعات الملقحات المحلية (Kearns et al., 1998; Biesmeijer et al., 2006 and National Research Council, 2006). ويمكن لأثار النباتات الغازية أن تُعرض وتناقش في سياق البحوث الأخرى من خلال العوامل التي تؤثر في الملقحات

(وعلى سبيل المثال، Stefan-Dewenter and Tscharrtko, 1999; Goulson et al., 2002; Kremen et al., 2002, 2004; Thompson, 2004, Can et al., 2006 and McFrederick and Leubuh 2006).



الشكل (١٠،١). نموذج مبدئي يصور التداخلات بين النباتات الغازية، والنباتات اخلية والملقحات المشتركة. وتشير الخطوط المتصلة للتداخلات السلبية والخطوط المتقطعة للتداخلات الإيجابية.

وأبحث هنا عن التعميمات التي يمكن أن تساعد في التنبؤ بمخرجات عملية التداخل بين النباتات الدخيلة والنحل الدخيل وتسلط الضوء على اتجاهات مزيد من البحث. وأبدأ مع دور الملقحات في تعزيز دخول النباتات الغازية، مع التركيز على البيانات والمعلومات التي نُشرت منذ أن تم استعراض ومراجعة هذا الموضوع لآخر مرة (Richardson et al., 2000). وساهمتُ أنا شخصياً في عرض مجموعة بيانات جديدة تتعلق بتكاثر مجموعة مختارة من النباتات الدخيلة في الولايات المتحدة أيضاً. وبعد ذلك أناقش مسألة غزو النباتات من منظور الملقح. ويتجاوز هذا المنظور تحليل التداخلات

السابقة بين الملقحات والنباتات الغازية ليشمل الآثار المحتملة لغزو النباتات على عشائر ومجتمعات الملقح. وأدرس أخيراً الآثار غير المباشرة للنباتات الغازية على النباتات المحلية للمساعدة في توجيه مسؤولي الحفاظ على الأنواع، فضلاً عن توجيه البحوث المستقبلية المباشرة.

تلقيح النباتات الدخيلة أو الغازية بواسطة الملقحات

من المرجح أن تستفيد العديد من النباتات غير المحلية المحتملة من الملقحات لأن ما يُقدر بحوالي ٨٠-٩٠٪ من النباتات الزهرية تعتمد على الملقحات الحيوانية إجبارياً أو اختياريًا (Brown, 1990 and Daily et al., 1997). وإلى أي مدى يؤثر التلقيح غير الكافي من قبل الملقحات المحلية المتوفرة في إعاقه غزو النباتات الدخيلة غير المحلية؟ ويعكس ذلك، ولكن إلى أي مدى تُسهل الملقحات المحلية غزو النباتات الدخيلة من خلال تشجيع عملية عقد البذور؟ وتعتمد الأجوبة على هذه الأسئلة على بيولوجيا التكاثر للنباتات الغازية أو النباتات الغازية المحتملة، فضلاً عن دراسة توزيعها البيئي. وعند وجود علاقة تعتمد على كثافة المجتمعات ولا تعتمد فيها زيادة أعداد المجتمع على عقد البذور، فلن تؤثر زيادة إنتاج البذور في انتشار النبات الدخيل.

ويتنبأ قانون بيكر بأنه ينبغي على النباتات الناجحة في استيطانها أن تتكاثر خُضرياً أو بطريقة غير جنسية (إنتاج البذور بدون تلقيح وإخصاب) أو عن طريق التلقيح الذاتي، لاسيما إذا تحقق الإخصاب بدون مساعدة الملقحات الحيوية، لأن هذه الصفات توفر ضمان التكاثر والاستمرار للأفراد عند تأسيس المجتمعات الصغيرة (Baker, 1955 and 1965). وبالتالي فإن انتشار هذه الأنواع سيعتمد بشكلٍ قليل على الملقحات. وإذا تطلب عقد البذور التلقيح بواسطة الحيوانات بدلاً من تكاثر الأنواع خُضرياً، فقد تُسهل الملقحات انتشار النباتات لبقع جديدة. ومن أجل ذلك الغرض، فإننا نتوقع أن نرى نسباً أعلى لهذه الصفات بين النباتات الغازية مقارنة مع النباتات

بأسرها. ويمكن للعديد من الأنواع الغازية أن تُنتج البذور بلا تزواج أو بالإخصاب الذاتي (الإخصاب الذاتي داخل الزهرة) أو انتشاره خُضرياً (تكاثر لاجنسي)، ولكن البيانات الكمية التي تتعلق بحدوث طرق التكاثر المختلفة للنباتات الغازية نادرة، واختلف الباحثون فيما يتعلق بأهمية التلقيح بواسطة الحيوانات (Richardson, et al., 2000). علماً بأن إحدى خصائص نباتات الأعشاب الضارة في الولايات المتحدة اعتمادها الكبير على التكاثر الجنسي، مع عدم وجود فروق في وتيرة التكاثر الخضري بين الحشائش المحلية والدخيلة (Sutherland, 2004). وتُمثل النباتات الدخيلة التي تتطلب الملقحات لعقد البذور تمثيلاً ضئيلاً في مجموعات البيانات الكبيرة، الأمر الذي يوحي بأن هذه الصفة ليست إيجابية في عملية الغزو (Daehler, 1998).

وعثر الباحثان Rambuda و Johnson (2005) في اختبار صريح لقانون بيكر، على مستويات عالية للإخصاب الذاتي بين الحشائش الدخيلة في جنوب إفريقيا، مع بعض القدرة على الأقل في جميع الأنواع على عقد البذور في غياب الملقحات. ولم تُظهر أي من الأنواع المدروسة عدم التوافق الذاتي. وتدعم نتائج Johnson و Van Kleunen (2007) قانون بيكر أيضاً ولكن يُعتقد بأن عدم وجود التوافق الجنسي بين النباتات المتلاقحة، بدلاً من الملقحات، يُحد من انتشار النباتات الغازية في الولايات المتحدة. وتحتل النباتات الغازية القدرة على التلقيح الذاتي (بدون ملقحات) مدىً جغرافياً أكبر من تلك التي تتطلب الملقحات، ولكن بين الأنواع التي تتطلب الملقحات لغاية التكاثر، فإن الأنواع التي لا تتوافق ذاتياً تنتشر بشكل أقل من الأنواع المتوافقة ذاتياً. وعلاوة على ذلك فإن الأنواع المتوافقة ذاتياً والقادرة على التلقيح الذاتي حققت مدىً مماثلاً لتلك النباتات التي لا تمتلك هذه السمة (التلقيح الذاتي) مما يوحي بوجود عملية تلقيح كافية. وتضمنت بيانات هذه النباتات أنواعاً غير محلية للولايات المتحدة الأمريكية "من أصل أوروبي فقط" وتم تقدير الانتشار بشكل غير دقيق من خلال وجود أو غياب النبات على مستوى الولاية فقط. ولن تعكس بالضرورة أنماط التوطن أو التدابير الأخرى لنجاح الغزو النباتي.

ولتحديد الأهمية المحتملة للملقحات في تشكيل مخرجات عملية غزو النباتات للمناطق الطبيعية في الولايات المتحدة، فقد جمعتُ البيانات عن طرق التكاثر ونظم التزاوج وتداخل الملقحات لمجموعة فرعية لأنواع الأعشاب الدخيلة الحالية. وأخذتُ عينات عشوائياً من ٦٠ نوعاً من قائمة الأعشاب الدخيلة أو الغازية (١٠٣٧ نوعاً) في المناطق الطبيعية والتي حُدِّدت من قبل دوائر خدمة المنتزهات القومية الأميركية (Swearington, 2006). ولكل من هذه الأنواع الستين، بحثت في الأبحاث والدراسات المنشورة باستخدام فهرس المراجع والاستشهادات العلمية (ISI) في الفترة بين (١٩٨٠ - ٢٠٠٧م)، بالإضافة لمحركي بحث على الشبكة العنكبوتية، www.scholar.google.com، و www.google.com، للحصول على معلومات حول التكاثر أو التلقيح لهذه الأنواع. وفي بعض الحالات، وأنا أستدل على التداخلات بين الملقحات من خلال الملاحظات الشخصية أو الأنواع ذات الصلة عن كتب. وجدت معلومات وبيانات منشورة، أو غير منشورة ولكن يمكن الاعتماد عليها، أو بيانات يمكن الاستدلال بها عن طريقة التلقيح لأكثر من ٩٣٪ من النباتات الستين. وكانت غالبية النباتات تُلقح بواسطة الحشرات والتلقيح عن طريق الرياح يحصل لأقل من نصف النباتات التي تُلقح بواسطة الحشرات (وكانت ١٣,٣٪ من النباتات التي تُلقح بواسطة الرياح من الأعشاب (الشكل ١٠,٢)). وكانت المعلومات حول نظم التزاوج في مغطاة البذور الغازية أقل توفراً. وكانت المعلومات حول أنظمة التزاوج للأنواع التي تُلقح بواسطة الحشرات غير متوفرة لما يقرب من ٧٠٪ من النباتات. وكان عدم التوافق الذاتي بين الأعشاب الغازية أقل شيوعاً من التوافق الذاتي (الشكل ١٠,٣). وأظهر أحد الأنواع تزاوجاً ذاتياً (القدرة على الإخصاب الذاتي في غياب الملقحات)، ولكن المعلومات الموثقة لم تتوفر عن عدد الأنواع التي تمت دراستها. وعدد الأنواع المتوافقة ذاتياً وتلك التي تتطلب ملقحات حيوانية لعقد البذور أيضاً غير معروفة. ولم أجد أية معلومات عن التكاثر بدون تلقيح في ٣٧ نوعاً نباتياً من الأنواع التي تُلقح بواسطة الحشرات.

وإن كانت النباتات التي تمت دراستها تُمثل في الواقع مجموعة من النباتات الغازية غير المحلية، يبدو أن الغالبية العظمى لهذه الأنواع غير المحلية في المناطق الطبيعية للولايات المتحدة تستمد بعض منافعها في التكاثر من تفاعلاتها مع الملقحات. ويعتبر النحل من أكثر أنواع الملقحات التي تم الاستشهاد بها والتي تزور الأزهار؛ وقد ذكر بأن ٩٦٪ من أنواع النباتات التي يتم تلقيحها بواسطة الحشرات تُعتبر جاذبة للنحل.



الشكل (٢، ١٠). عدد أنواع النباتات الغازية التي تُلقح بواسطة ملقحات مختلفة. وتتضمن الفئة "الأخرى" الطيور والمياه. والبيانات عبارة عن عينة عشوائية (عدد = ٦٠) مأخوذة من أعشاب الولايات المتحدة، وهي قاعدة بيانات لحشائش المناطق الطبيعية في الولايات المتحدة. انظر إلى النص للأساليب المستخدمة لتوليد هذه البيانات.

وتُعد زيارة الملقحات ذات أهمية خاصة في النباتات التي لا يمكن أن تتعد فيها البذور بدون الملقحات. وما يقرب من نصف أنواع النباتات التي يتم تلقيحها بواسطة

الحشرات، والتي وجدت لها بيانات خلال البحث المرجعي، تُظهر عدم التوافق الذاتي، ولذلك فمن المرجح أن تتطلب الملقحات من أجل عقد البذور. وعلاوة على ذلك، فإن ٣٪ فقط من الأنواع المتوافقة ذاتياً تمتلك القدرة على عقد البذور بدون مساعدة الملقحات، مما يوحي بأن أنواع الحشائش العديدة المتوافقة ذاتياً تستفيد من زيارة الملقحات. وقد يتطلب قياس الدور الذي تلعبه الملقحات في تكاثر النباتات الغازية في الولايات المتحدة معرفة أجزاء التكاثر لأكثر النباتات الغازية. ويوفر فهم بيولوجية التكاثر الأساسية للنباتات الغازية المفتاح الثاقب للسيطرة على هذه النباتات أيضاً (وعلى سبيل المثال، Elam et al.). وينبغي أن يشكل جمع البيانات حول نظم التكاثر والتزاوج رأس الأولويات بين علماء البيئة النباتية.



الشكل (١٠،٣). النسبة المئوية للنباتات الغازية والتي تلقح بواسطة الحشرات (عدد=٣٧؛ انظر إلى الشكل ١٠،٢) الذي يعرض ثلاث إستراتيجيات مختلفة للتزاوج. وتكون النباتات إما ذاتية التزاوج أو ذاتية الإحصاب أو متوافقة ذاتياً أو غير متوافقة ذاتياً. انظر إلى النص لشرح قاعدة البيانات.

التكيف المسبق للنباتات الدخيلة مع الملقحات المحلية

يجب أن يتم تلقيح النباتات الدخيلة إجبارية التلقيح الخلطي من قبل أنواع الملقحات المقيمة في المنطقة الجديدة حتى تنجح في الاستيطان. ويمكن أن تُلقح معظم النباتات على نحو فعال من قبل مجموعة متنوعة من الملقحات (Waser et al. 1996). وتُزار تلك النباتات الدخيلة والتي تتطلب التلقيح بواسطة الملقحات غير المتخصصة الموجودة في تلك المنطقة (Richardson et al., 2000; Memmott and Waser, 2002; Olesen et al., 2002; Goulson, 2003; Goulson and Hanley, 2004 and Morales and Aizen, 2006). وأمثلة النباتات الدخيلة التي تتطلب ملقحات متخصصة محددة للغاية بل نادرة (ولكن انظر إلى الباحث Nadel et al., 2000 and Richardson et al., 2000 والمراجع فيها).

ومع ذلك، يظهر في بعض الأحيان أن وجود أنواع من الملقحات غير المحلية مهم لنجاح النباتات الدخيلة. وقد قام نحل العسل، *Apis mellifera*، في المساعدة بنجاح أنواع النبات غير المحلية في المناطق التي يعتبر فيها نحل العسل دخيلاً أيضاً. وفرة نحل العسل بتركيزات عالية بالإضافة إلى المدى الواسع من العوائل النباتية جنباً إلى جنب مع التوزيع الجغرافي الواسع النطاق خارج نطاقه الأصلي، أسهمت في تكرارية تداخل نحل العسل مع أنواع النباتات الدخيلة. وعلى سبيل المثال، يعتمد نبات أم كلثوم (*Lantana camara*) الأسترالي الدخيل على نحل العسل للتلقيح؛ لأن أنبوبها التويحي طويل جداً بالنسبة لأنواع النحل المحلية قصيرة اللسان (Goulson and Derwent, 2004). وتشير العلاقات والتداخلات الإيجابية الموثقة فيما يتعلق بوفرة نحل العسل وعقد الثمار إلى أن نحل العسل قد يُسهل تطور مجتمعات الأنواع الدخيلة (Goulson and Derwent, 2004). وافترض الباحث Barthell وزملاؤه (2001) أن نحل العسل قد سهل غزو عشبة الأكرار غير المحلية، *Centaurea solstitialis*، في ولاية كاليفورنيا. ولم يقتصر الأمر على كون نحل العسل أكثر الملقحات زيارةً للنبات ولكن أدى عزل النباتات عن نحل العسل إلى انخفاض إنتاج

البذور بشكل كبير أيضاً. وفيما إذا كان نحل العسل مسؤولاً عن غزو ودخول نبات المزارع (نبات شوك النجمة الصفراء). وكون نحل العسل المسؤول عن غزو هذا النبات يعتمد على توفير الملقحات المحلية للتلقيح على نحو كافٍ في المناطق التي لا يكون فيها نحل العسل سائداً من حيث الوفرة العددية. ومن المثير للاهتمام، لا يبدو أن نوع النحل قاطع الأوراق غير المحلي، *Megacile apicalis*، والمتخصص في تلقيح نبات المزارع (شوك النجمة الصفراء) يسهم إسهاماً كبيراً في عقد بذور عوائلها على الرغم من وجودها في بعض مواقع الدراسة (Barthel et al., 2001). لأن معظم النباتات الغازية تحصل على خدمات التلقيح من أنواع متعددة من الملقحات، وبالتالي فإن تفاعلها واعتمادها على أي نوع من أنواع النحل بمفرده قد تكون ضعيفة (Traveset and Richardson, 2006). ولذلك من غير المرجح، بأن النحل غير المحلي يعزز وجود النباتات الدخيلة عموماً.

قد يكون هناك استثناء واحد مهم في الحالات التي قام فيها الإنسان بإدخال ملقحات غير محلية إلى منطقة فقيرة بالملقحات. وفي هذه الحالات، قد تمثل الملقحات المدخلة مجموعة وظيفية جديدة تمهد الطريق للنباتات الدخيلة، والتي سيتعثر دخولها واستيطانها بسبب عدم توفر الملقحات. وتلقيح نباتات أم كلثوم (*Lantana sp.*) بواسطة نحل العسل الدخيل في أستراليا، تمت مناقشة ذلك في وقت سابق، هو أحد الأمثلة. وثمة مثال آخر هو إدخال النحل الطنّان (*Bombus terrestris*) في أستراليا، نيوزيلندا، تسمانيا والمناطق التي لديها أنواع قليلة جداً من النحل المحلي طويل اللسان (Hanley and Goulson, 2003). وفي هذه المناطق، يبدو بأن النحل الطنّان يعزز غزو أنواع الحشائش من أوروبا وأمريكا الشمالية التي تتطلب ملقحات طويلة اللسان. وفي تسمانيا، حيث أصبح النحل الطنّان مستوطناً، ارتبط إنتاج البذور في نباتات الترمس الأصفر (*Lupinus arboreus*) في مرحلة الغزو الأولية ارتباطاً إيجابياً مع معدلات زيارة النحل الطنّان للأزهار (Stout et al., 2002). وفي نيوزيلندا، أينما انتشر النحل الطنّان (*B. terrestris*) غير المحلي على نطاق واسع، شكل نبات الترمس الأصفر الدخيل (*L. arboreus*) مشكلةً (Stout et

(al., 2002). ويتطلب نبات الرتم الشائع (*Cytisus scoparius*) وموطنه أوروبا، ملقحات قوية بما يكفي لزيارة أزهاره، وتلقيح نباتات هذا النوع أساساً بواسطة النحل الطنّان في مدى تواجدها الطبيعي (Simpson et al., 2005). ولأن نبات الرتم هذا لا ينتشر إلا عن طريق البذور، فيمكن لزيادة كثافة النحل الطنّان غير المحلي أن يعزز من نجاح عملية تكاثر وانتشار هذا النبات في أستراليا، حيث تم إدخاله إليها. ويمكن لتلقيح النحل الطنّان أن يعزز انتشار نبات الرتم الشائع (*C. scoparius*) بصورة خاصة في المناطق الأكثر برودة حيث افترض الباحثون بأن فتح الزهرة يتطلب جهداً كبيراً مما يحد من فعالية نحل العسل كملقحات (Parker and Haupensak, 2002). ومن المثير بأن جميع هذه الأمثلة من النباتات الغازية هي من فصيلة البقوليات: تحت الفصيلة الفراشية. ويوفر النمط الملاحظ من التآزر ما بين النحل الطنّان، الملقح الدخيل، والبقوليات من تحت الفصيلة الفراشية في أستراليا ونيوزيلندا، القدرة على التنبؤ والتي يمكن أن تُستخدم لتطوير سياسة الإدخال لأنواع جديدة واستراتيجيات الإدارة. وعلى سبيل المثال، إدخال النحل الطنّان أو نحل العسل يمكن أن يعزز من انتشار نبات الجولق الأوروبي الدخيل "السام للماشية" (*Ulex europeasus*)، في مناطق مثل جزر القنال في نيوزيلندا، حيث نحل العسل والنحل الطنّان لم تستوطن بعد (Macfarlane et al., 1992).

محددات حبوب اللقاح في الأنواع الدخيلة أو الغازية

هل تُحدد زيارة النحل لعقد البذور في الأنواع النباتية الغازية؟ لقد قيّدت حبوب اللقاح من عقد البذور في النباتات الدخيلة في أمريكا الشمالية، كنبات الرتم الشائع (*Cytisus scoparius*) ونبات *Genista monspessulana* (Parker, 1997 and Parker and Haubensak, 2002). ويختلف تقيّد حبوب اللقاح لعقد البذور في نبات الرتم الشائع (*Cytisus scoparius*) مع عوامل أخرى مثل الموارد الزهرية واستنزافها أيضاً (Parker and Haubensak, 2002). وأظهرت نباتات عنب الكودزو (*Puraria montana*) الغازية، تبايناً

بين مجتمعات النبات المختلفة فيما يتعلق بتقييد حبوب اللقاح لعقد البذور (Forseth and Innis, 2004). ويعاني الياسمين العراقي (*Lonicera japonica*)، وهونباتٌ دخيل في أمريكا الشمالية يتكيف مع التلقيح بواسطة العث الصقرية كالطائر الطنّان، من تقييد حبوب اللقاح لعقد البذور بشدة (Larson et al., 2002). وأسهم عدد الزيارات المنخفضة من قبل عثة الصقور الليلية وأنواع النحل النهارية في الياسمين العراقي، فضلاً عن عدم كفاءتها، في عقد بذور منخفض (Larson et al., 2002). وفي المقابل، لم يجد الباحثان Rambuda و Johnson (2004) أي دليل على تقييد حبوب اللقاح لعقد البذور في ١٧ نباتاً من الأعشاب الدخيلة الضارة في جنوب أفريقيا، ولكن معظمهم كانوا قادرين على التلقيح والإخصاب الذاتي، وكلها كانت متوافقة ذاتياً، وبالتالي، ليس من المرجح أن يتقيّد عقد البذور بحبوب اللقاح حتى عندما تكون زيارة الملقحات قليلة ونادرة.

ويمكن لتقييد حبوب اللقاح على إنتاج البذور أن يحد من انتشار النباتات الغازية فقط إذا ارتبط إنتاج البذور مع نجاح تكاثر النباتات وخصوبتها وزيادة أعدادها إحصائياً. ونعرف المدى التي تحد فيه حبوب اللقاح من عقد البذور لبعض النباتات الدخيلة. فقد وجد الباحث Parker (1997) أن نمو مجتمعات نبات الرتم الشائع *C. scoparius* لم يتم التنبؤ به من خلال خصوبة هذه النباتات. ونظراً إلى وجود عدد من العوامل يمكن أن تفصل بين عقد البذور مع زيادة أعداد المجتمع، يبدو من المرجح أن إجراء مزيد من البحوث سوف يُظهر التباين في أهمية عقد البذور لزيادة أعداد المجتمعات بين المواقع المختلفة. وأشار Parker و Haubensak (2002)، مع ذلك إلى أن انتشار النباتات الغازية غير النسليّة (نباتات خلطية الإخصاب) سوف يكون دائماً من خلال البذور مع محدودية الانتشار في المناطق الهامشية وعند غزو المناطق الجديدة، وبالتالي، عدم وجود الملقحات يسيطر على العديد من جوانب عمليات غزو النباتات. ويمكن لعقد البذور الضعيف الناتج عن تقييد حبوب اللقاح أن يكون لديه الأثر الأكبر على نمو مجتمعات التأسيس الصغيرة (Tylor and Hastings, 2005) التي لا يمكنها

جذب الملقحات الكافية. ولم تفحص الدراسات هذه المشكلة مع عملية الغزو الأولية الناشئة ولكن بدلاً من ذلك ركزت على الأمثلة الناجحة لعمليات غزو النبات بمجتمعات كبيرة نسبياً. وفهمنا للدور الذي تقوم به الملقحات في الحد من الغزوات، بعد ذلك، سيستفيد من المعرفة عن أنظمة التزاوج وعلاقات الملقحات مع جميع الأنواع المدخلة، بما فيها تلك التي تُصبح ناجحة، أو تلك التي تفشل في الاستيطان. وفشل عمليات الإدخال للأنواع الغريبة هو الأكثر شيوعاً، وقد تصل تقريباً إلى ٩٠٪ (Williamson and fitter, 1996). ومع ذلك فإن المعلومات عن معدلات الإدخالات الفاشلة للنباتات نادرة، وليس لدينا تقريباً أية معلومات عن الآليات وراء ذلك الفشل. ومع غياب هذه المعلومات فإن إسهام الملقحات للنباتات غير المحلية الغازية يمكن أن يُقارن مع تلك النباتات غير المحلية، غير الغازية. علاوة على ذلك، سوف تُساعد الدراسات التجريبية لعملية الاستيطان من قبل النباتات غير المحلية، والتي تقيس دور تقيّد حبوب اللقاح لعقد البذور في معدلات نمو مجتمعات النبات، في تقييم مساهمة النحل في عملية الغزو في وقت مبكر.

تأثيرات النباتات الغازية على النحل

ويُعد إسهام الملقحات ذات المنفعة المتبادلة، وبشكلٍ متزايد، عنصراً مهماً في عملية الغزو لبعض النباتات غير المحلية، إلا أن الآثار المباشرة للنباتات الغازية على مجتمعات الملقحات المحلية لا تزال إلى حدٍ كبير غير مدروسة (الشكل ١٠، ١). ومن منظور الملقحات يمكن للنباتات الغازية العديدة أن تزيد من القدرة على العناية بالملقحات وتزويدها بمصدر غذائي لم يسبق له مثيل. وأشار مسحٌ قمتُ به لقاعدة بيانات الولايات المتحدة للأعشاب (انظر المناقشة السابقة) إلى أن ٩٦٪ من أنواع النباتات الغازية حشرية التلقيح و١٢٪ من الأنواع الأخرى، التي تُلقح بطريقة الرياح، توفر رحيقاً أو حبوب لقاح أو كليهما للنحل. وبسبب الارتباط الوثيق المتوقع بين كثافة

النحل ومدى توافر الموارد الزهرية، يمكن للنباتات الغازية غير المحلية (وعلى سبيل المثال ، Pottes et al, 2003)، أن تُغير من كثافة وتكوين الملقحات.

وعلى سبيل المثال، أفاد تقرير Chittka و Shurkens (2001) أن الزهور الوفيرة لنبات (*Bunia orientalis*) قد تكون مهمة في دعم مجتمعات الملقحات، على الرغم من ضآلة الرحيق في كل زهرة. الأزهار الغنية بالرحيق، من ناحية أخرى، توضح لماذا يجذب نبات البلسم غير المحلي ويأغراء النحل والملقحات بعيداً عن الزهور المحلية؛ وذلك لأن أزهار نبات البلسم غير المحلي تفرز معدلات أعلى من الرحيق من أي نبات محلي على الإطلاق في المنطقة التي تم غزوها أو الدخول إليها (Chittka and Shurkens, 2001). ويبدل كل من هذين النوعين من النباتات الغازية تأثيراً كبيراً على مجتمعات الملقحات عن طريق زيادة الموارد، ولكن دون أن نعرف كيف تغيرت وفرة الموارد الزهرية وتوزيعها في أعقاب الغزو، فمن الصعب التنبؤ بكيفية استجابة مجتمعات الملقحات.

وقد لا تختلف كمية الرحيق وغبار الطلع بعد الغزو فقط، ولكن قد تختلف النوعية أيضاً (وعلى سبيل المثال، تركيز سكر الرحيق أو محتويات حبوب اللقاح من البروتين)، وعلاوة على ذلك، فإن أنماط الإزهار المختلفة وشكل الزهرة للنبات الغازي مقارنة بالنباتات المحلية سوف يؤثر على توفر الموارد الزهرية للملقحات (الشكل ١، ١٠). وتحدث التحولات في توافر الموارد وعناصرها أو مكوناتها نتيجة لوجود أنواع نباتية جديدة وغياب أنواع محلية تم إحلالها بواسطة النباتات الدخيلة. وهذه التغيرات في نوعية ومدى توافر الموارد الزهرية بعد عملية الغزو قد تُسبب تغيرات في تكوين مجتمع الملقحات. ومثال على النبات الذي أثر في تغير كل من وفرة وأماكن وتوزيع الموارد الزهرية، الريحان الأرجواني (*Lythrum salicaria*) الذي غزا أمريكا الشمالية، ودخل إلى المستنقعات الجيرية في ولاية نيو جيرسي. ويزهر بغزارة في تموز "يوليو" وآب "أغسطس"، ويعطي موارد زهرية أكثر من مجتمعات المستنقعات التي لم يتم غزوها. وذلك لأن نبات الريحان الأرجواني (*Lythrum salicaria*) الدخيل حل مكان النباتات المحلية التي تُزهر في

فصل الربيع (Goodell، لم تُنشر البيانات). وكشفت عينات النحل التي جُمعت في أوائل فصل الربيع بصورة غير مخطط لها بأن لدى المواقع التي تم غزوها وفرة غلجية قابلة للمقارنة مع المواقع التي لم يتم غزوها ولا يتم فيها الإحلال ولكن التنوع وغنى الملقحات كان أقل بنسبة ٥٠٪ من المواقع التي لم تُغز. (Goodell, 2003). ولم تختلف كثافات الملقحات على الزهور بين المواقع التي تم غزوها وتلك التي لم يتم غزوها خلال فترة إزهار الريحان الأرجواني (*L. salicaria*)، ولكن تركيبة الملقحات اختلفت. وكان النحل الأكبر حجماً (نحل العسل والنحل الطنّان) أكثر وفرةً في المواقع التي تم غزوها، بينما النحل المحلي صغير الحجم (أكثر من ٥٠ نوعاً مختلفاً) أكثر وفرةً في المواقع التي لم تُغز (Goodell, 2003). وأدى التغير في مجتمعات الموارد الزهرية في هذا النظام إلى تأثير أكبر على تركيبة مجتمعات الملقحات منها على وفرة الملقحات في هذا النظام.

وتم الافتراض بأن النباتات غير المحلية تعزز وجود وغزو الملقحات غير المحلية. وتتنبأ فرضية "كارثة الغزو" بأن التفاعلات الإيجابية بين أنواع غازية (اثنين أو أكثر) مثل النباتات والملقحات قد تُسرّع عملية إحلال الأنواع المحلية مع الأنواع الدخيلة (Simberloff and VonHolle, 1999). ويتساءل العديد من الباحثين حول الارتباط الإيجابي بين كثافة النباتات غير المحلية وكثافة النحل غير المحلي، لكن البيانات المتوفرة شحيحة جداً لتعميمها على احتمالية "انهيار" مجتمعات النحل "المحلية" بسبب العلاقة بين الملقحات والنباتات الدخيلة. ويبدو أن العلاقات الإيجابية بين وفرة المحاصيل الدخيلة، مثل نبات البرسيم القرمزي (*Trifolium pratense*) ونبات اللوتس القرني (*Lotus corniculatus*) وهو نبات رعوي، ونوعين من النحل الطنّان الدخيلة والتي أعلن عنها في نيوزيلندا، تدعم فكرة أن النباتات الدخيلة قد تعزز مجتمعات النحل الدخيلة (Hanley and Goulson, 2003). ومن ناحية أخرى، لم يجد الباحثان Morales و Aizen (2002) علاقة متناسقة بين وفرة نحل العسل والنحل الطنّان غير المحليين وبين كثافة أزهار النباتات غير المحلية في غابات أمريكا الجنوبية الجافة المعتدلة. وتقتصر هذه الدراسات على إثبات فرضية انهيار الغزو الناتجة عن

العلاقة بين نبات وملقح دخيلين. ولا نزال نحتاج إلى الدراسات التي توضح وتثبت بأن التفاعلات الإيجابية بين النباتات غير المحلية والنحل غير المحلي تؤثر تأثيراً سلبياً على ديناميكيات مجتمعات الأنواع المحلية (Simberloff, 2006).

وقد يعطي البحث في انتشار أنواع الملقحات المتخصصة مع عوائلها النباتية الدخيلة صورة أوضح عن كيفية التفاعل الإيجابي فيما بين الملقحات غير المحلية والنباتات الدخيلة أو الغازية والتي تؤثر على توزيعات النحل الدخيل. وعلى سبيل المثال، الدبابير الغربية المتخصصة في تلقيح ثمار التين (*Ficus spp.*) قد استوطنت وانتشرت في أجزاء من الولايات المتحدة في أعقاب توطين عوائلها النباتية (نبات التين). وتوثق هذه العلاقة ردود فعل إيجابية بين العوائل النباتية الدخيلة وملقحاتها المتخصصة (Nadel et al., 1991 and Corlett, 2006). وكذلك انتشار نحل القرع من جنس (*Peponapis*) وجنس (*Xenoglossa*) في الأمريكتين بعدما قامت الحضارة الإنسانية بتوسيع زراعة عائلهما (القرع)، هي مثال آخر على هذه العلاقة (Hurd et al., 1974). وقد عزز غزو نبات (المرار) شوك النجمة الصفراء في غرب الولايات المتحدة انتشار وازدهار النحل الملقح (*Megachile apicalis*) وهو على ما يبدو متخصص في تلقيح جنس هذه النباتات (Bartherl et al., 2003 and Stephen, 2003). وبالإضافة إلى ذلك، قدم الباحث Cane (2003) قائمة لأنواع النحل الدخيلة في أمريكا الشمالية، وتضم هذه القائمة ما لا يقل عن عشرة أنواع تُظهر مستوى من التخصص أو التفضيل لعوائل نباتية غير محلية. وقد تكون هذه الأنواع نقطة منطلقية للانطلاق والتحقيق بآثار انتشار العوائل النباتية غير المحلية على وفرة النحل غير المحلي وانتشاره.

والتغييرات في غزارة الموارد الزهرية ووفرتها، ليست الآليات الوحيدة للتأثير على أنواع النحل غير المحلية. ويمكن للغزو النباتي أن يُغيّر من وفرة أماكن التعشيش أيضاً. ووفرة وتوزيع الأراضي الجرداء، والغطاء النباتي المتوفر، وكذلك جذوع الأشجار والشجيرات الجوفاء، والجذوع الميتة قد تتغير بالكامل نتيجة للتغير في الغطاء

النباتي المرتبط بغزو الأنواع النباتية غير المحلية. وتُمثل مواقع التعشيش أهمية خاصة في حالة النحل لأن النحل ملقحات تُخرج من مكان مركزي وهو العش وتحتاج إلى الغذاء والعش في منطقة السروح لإنجاز عملية التلقيح. وأخيراً، يمكن للنحل الملقح أن يتأثر بالتغيرات الفيزيائية أو الهيكلية في المكان، مثل تلك التي تؤثر على توفر الضوء أو ظروف درجة الحرارة، والتي بدورها يمكن أن تؤثر على طيران النحل والبحث عن الطعام (Herrera, 1995, 1997; Hansen and Totland 2006).

وبالمحصلة، فإن الفرضية بأن النباتات الدخيلة أو الغازية تعزز أو تُحد أو تغير من تركيبة مجتمعات الملقحات ذات أدلة محدودة ويتم تناولها بشكل غير كافٍ في البحوث. ونظراً لقيمة النحل والملقحات الأخرى في الحفاظ على النباتات المحلية، فإن تأثير غزو النبات على مجتمعات النحل يستحق مزيداً من البحث والتحري. ويُنظر في آثار النباتات الغازية على النحل بصورة خاصة ضمن مسألة وقضية أكثر عمومية: وهي آثار تغيير المجتمعات النباتية على النحل. ويمكن أن تؤثر تعديلات البشر الأخرى للمجتمعات النباتية وموارد الأزهار على مجتمعات النحل، كالتحضر مثلاً (Goulson et al., 2002) (Kremen et al., 2002 and Westphal et al., 2006) أو النشاط الزراعي (Cane et al., 2006) والحرائق (Potts et al., 2003). ما هي عواقب هذه التغيرات في مجتمعات النحل؟ نحن نعلم أن الاختلافات المكانية والزمنية في تركيبة الأزهار والملقحات تزخر في المجتمعات الطبيعية للنباتات (وعلى سبيل المثال، Herrera, 1998 and Moeller, 2005). والسؤال المهم، هل تُعد آثار النباتات الغازية على مجتمعات الملقحات مهمة لتكاثر النباتات المحلية بالرغم من كل التنوع الكامن في خدمات الملقحات المتوقعة.

تأثيرات النباتات الغازية "المُعززة من خلال الملقحات" على تكاثر النباتات المحلية
 الآثار السلبية للنباتات الغازية على النباتات المحلية من خلال التنافس على الموارد مثل المياه أو النيتروجين تؤثر على نمو النباتات المحلية في المنطقة الموجودة حول الغزو. أما

عندما يكون المورد المطلوب هو خدمة الملقحات المشتركة، فإن مجال تأثير النبات الغازي قد يمتد إلى نباتات أبعد بل وحتى إلى نباتات في أماكن طبيعية أخرى. ومن الناحية النظرية، قد تُعطل علاقة الملقحات الوسيطة مع النباتات الغازية غير المحلية أو تعزز تلقيح الأنواع النباتية المحلية (Traveset and Richardson, 2006). ولأن معظم النباتات ومعظم الملقحات، بما في ذلك معظم أنواع النحل غير متخصصة (Wasser et al., 1996)، فإن معظم النباتات الغازية ستفاعل مع أنواع الملقحات المحلية العديدة. وبالتالي، ينبغي على النباتات المحلية أن تُشارك الملقحات مع النباتات الغازية في كثير من الأحيان، وخلق تفاعلات غير مباشرة جديدة بين النباتات الغازية والمحلية. وفي الواقع، فقد لوحظ هذا النمط في الطبيعة (Memmott and Waser, 2002 and Olesen et al., 2002 and Morales and Aizen, 2006). وقد تُقلل هذه التفاعلات غير المباشرة بين النباتات الغازية والمحلية، الناتجة عن الملقحات، من خدمة الملقحات للنباتات المحلية تحت بعض الظروف، ولكن العكس ممكن أيضاً (Ashman et al., 2004 and Knight et al., 2005).

ويمكن أن تحدث المنافسة على الملقحات بين النباتات الدخيلة الغازية والأنواع النباتية المحلية عندما يُنتج النبات الدخيل مكافئات زهرية (رحيق وجبوب لقاح) تعادل واحداً أو أكثر من النباتات المحلية وتعكس على الأرجح تغييراً في سلوك الملقحات. ويتوقع أن تقوم النباتات الغازية بتيسير عملية التلقيح عندما تعطي مكافئات زهرية مكتملة لتلك الأنواع المحلية والتي تساعد على الحفاظ على الملقحات من خلال فترات ندرة الموارد. وينبغي أن تزداد آثار النباتات الغازية الناتجة عن الملقحات قوة مع التداخل في أنواع الملقحات بين النباتات المحلية والغازية. وأُنجزت معظم الدراسات التي بحثت في التفاعلات بين النباتات الغازية والمحلية الناتجة عن الملقحات ذلك لأحد أو لعدد قليل من الأنواع النباتية المحلية. وستساعد التعميمات حول عدد الحالات التي تظهر فيها آثار النباتات الغازية المتعلقة بالملقحات على النباتات المحلية، وما هي الأنواع النباتية الأكثر تأثراً، في تقييم حجم المشكلة بالنسبة لتأثيرات النباتات الغازية الأخرى.

وُقيِّمَ تسعُ دراساتٍ (واحدة غير منشورة) الآثارَ الناتجة عن الملقحات لثمانية أنواع من النباتات الغازية أو الدخيلة على تكاثر ١٩ نوعاً من النباتات المحلية. حيث اختلفت معدلات الزيارة للنباتات المحلية من قبل النحل بشكلٍ معنوي عند وجود أو غياب النباتات الغازية في ٩ حالات من بين ١٤ حالة. حيث تلقت سبعة نباتاتٍ محلية زيارات نحل أقل مع وجود النباتات الغازية مما كان عليها في غيابها، مما تشير إلى تنافس النباتات على الملقحات (Competition) (Chittka and Schurkens, 2001; Aigner, 2004; Ghazoul, 2004; Morganz and Traveset, 2005 and Larson et al., 2006). وتلقى نوعان من النباتات المحلية زيارات أكثر مع وجود النبات الغازي فقط، مما يدل على ظاهرة التيسير (Facilitation)، وفي كلتا الحالتين لم يكن هذا الأثر ثابتاً خلال سنوات (Moragues and Traveset, 2005). ولا يملك وجود النباتات الغازية أي تأثير على معدلات الزيارة في النباتات المحلية لخمسة أنواع من الأنواع التي تمت دراستها (Grabas and Laverty, 1999; Brown et al., 2002 Moragues and Traveset, 2005 and Goodell قاعدة بيانات غير منشورة).

وعلى الرغم من أن المنافسة على زيارة النحل أكثر العلاقات شيوعاً، إلا أن ذلك لم يُقلل دائماً من تكاثر النبات (Ghazoul, 2002, 2004). وتُشكل نوعية حبوب اللقاح المودعة من قبل الملقح، مُقاسةً بعدد حبوب اللقاح الملائمة (المتوافقة مع النبات) والتي تُنقل إلى الميسم، الارتباط الوظيفي بين معدل الزيارات وعقد البذور. إذا حصلت النباتات المحلية على حبوب لقاح كافية فسيتم تخصيص البويضات مع وجود النباتات الغازية، فلن يتأثر التكاثر، حتى لو نُقلت حبوب لقاح النبات الغازي أيضاً (Brown et al., 2002; Ghazoul, 2004; Moragues and Traveset, 2005). أيضاً انظر الفصل ١١، وهذا الكتاب). وقد أُفيد عن نوعين محليين فقط من أصل ١١ نوعاً تم اختبارها، انخفاض نوعية حبوب اللقاح (نسبة حبوب اللقاح المتوافقة) مع النبات في وجود النبات الدخيل أو الغازي. وأظهرت دراسة واحدة آثاراً سلبيةً لحبوب لقاح

النبات الدخيل أو الغازي على تكاثر النبات المحلي (Brown and Mitchell, 2001)، وفي دراسة أخرى لم يظهر ذلك (Moragues and Traveset, 2005).

وعلى الرغم من وتيرة التنافس على الملقحات مع النباتات الغازية الغنية بمحبوب اللقاح والرحيق، إلا أن القليل من البيانات تشير إلى أن المنافسة للزوار تُقلل من عقد البذور في النباتات المحلية. وبالإضافة إلى ذلك، لم يُعثر على آثار المنافسة باستمرار ويثبت عبر السنوات (Moragues and Traveset, 2005 and Larson et al., 2006). ولكن من السابق لأوانه الاستنتاج بأن الآثار الناتجة عن الملقحات على النباتات المحلية لا تُشكل جانباً مهماً لغزوات النبات. وقد تمت دراسة عدد قليل من أزواج النباتات الغازية والمحلية، وبعض هذه الدراسات لم تأخذ بعين الاعتبار عقد البذور. ولو كانت المنافسة حتى أمراً نادر الحدوث فإن الحفاظ على الأنواع المحلية يُبرر هذا الاهتمام الدقيق بالآثار السلبية المحتملة على النباتات المحلية. وتحقيقاً لهذه الغاية، وُضِعَ بعض القواعد العامة التي تُحدد تلك النباتات المحلية والتي يُحتمل أن تعاني على الأرجح من الآثار السلبية، ستكون مفيدة لمديري حفظ النباتات المحلية والباحثين المستقبليين. وأنا هنا أفحص الأدلة لصحة التوقعات بأنه: (١) احتمالية التداخل والتفاعل القوي الناتجة عن الملقحات تزداد مع زيادة التداخل والتشابه بين عوائل الملقحات المختلفة، (٢) الأنواع النباتية الغازية والأنواع المحلية التي تتشابه أزهارها من حيث الشكل والتركيب، تتنافس بقوة أكبر من الأزواج التي تمتلك صفات شكلية وتركيبية متباينة ومختلفة، لأنها توفر بيئة متشابهة للملقحات.

وعند استخدام الدراسات السابقة كأمثلة، فإن معدل التداخل في الملقحات بين النباتات المحلية والدخيلة أو الغازية في الحالات ذات التأثير المعنوي كانت ٦٩,٧٪ (الانحراف المعياري = ٢٣,٧٪، العدد = ٤)، أكبر بكثير وبشكل معنوي من ٣٥,١٪ (الانحراف المعياري = ٢٣,٦٪ والعدد = ٥) لتلك التفاعلات غير المعنوية (اختبار t لمجموعتين مع تعديل البيانات باستخدام جيب الزاوية مربع الجذر، $t = ٢,٠٣$ ، نسبة

الخطأ من اتجاه واحد = ٠,٠٤). وكانت القيود على هذه البيانات، بأن هذه الدراسات لم تُقِيم جميع التداخلات على نفس المستوى التصنيفي، مع بعض الدراسات التي تصنف الملقح نوعياً وبعضها تجمع الأنواع المختلفة في جنس واحد، مستوى تصنيفي أعلى، أو حتى لفئات مستقلة تصنيفياً. على كل حال، فإن هذه الدراسات تدعم الفرضية العامة بأن زيادة التداخل يزيد من احتمالية العثور على آثار معنوية للنباتات الغازية ناتجة عن الملقحات.

وقامت دراسات قليلة نسيباً التفاعلات الناتجة عن الملقحات بين النباتات الدخيلة الغازية والنباتات المحلية المتشابهة من حيث شكل وتركيب الزهرة وتلك المختلفة بالشكل والتركيب. ولم يجد الباحثان Grabas and Laverty (1999) دليلاً ثابتاً للمنافسة أو للتسهيل للملقحات بين نبات الريحان الأرجواني الدخيل (*L. salicaria*) والأزهار المحلية مع ملقحات عامة نسيباً مقابل ملقحات متخصصة. ومع ذلك، يستقطب الريحان الأرجواني (*L. salicaria*) مجموعة واسعة جداً من أنواع الحشرات. ومن الناحية النظرية، فإن الأنواع الغازية ذات التراكيب الزهرية والعلاقات المتخصصة مع مجموعات الملقحات تتنافس بشكل مكثف مع النباتات المحلية التي تمتلك أزهاراً مماثلة من حيث الشكل. ولا تدعم الأدلة التجريبية المتوفرة هذه الفرضية رغم ذلك. وقد سُجِلت أزواج من النباتات المحلية وغير المحلية، كأزواج متشابهة أو مختلفة استناداً على تناظر الزهرة شعاعياً أو جانبياً. وتُظهر بيانات الزيارة وعقد البذور بأن لدى ٤ أنواع محلية من أصل ١٦ نوعاً لها شكل وتركيب زهري مشابه للنباتات الغازية أو الدخيلة، إلا أن أيّاً منها لا يُشكل حالة تنافس على الملقحات أو يظهر انخفاضاً في عقد البذور (Moraques and Traveset, 2005 and Larson et al., 2006). وتوجد نماذج مشابهة لبيانات عقد البذور أيضاً (Moraques and Traveset, 2005 and Larson et al., 2006). كما أنني لم أجد دليلاً على أن التشابه الشكلي أثر في احتمالية التفاعلات المُسهلة. وبالتالي، فإن التشابه الشكلي في الأزهار بين النباتات المحلية والنباتات الدخيلة لم يُظهر أي تأثير معنوي على أن النباتات الدخيلة سوف تُنافس

على أو تسهل عملية تلقيح النباتات المحلية، على الأقل على المستوى المحدود الذي أعتمد عليه لتقييم تشابه الأزهار هنا. من المحتمل أن التشابه الكبير جداً في شكل الزهرة قد يزيد من فرص التنافس على الملقحات. وجدت دراسة واحدة ضمت النباتات المحلية والدخيلة التي تنتمي لنفس الجنس منافسةً كبيرةً وانخفاضاً في عقد البذور في الأنواع المحلية (Brown and Mitchell, 2001).

وما أصبح معروفاً من هذه النتائج، هو أن آثار النباتات الغازية الناتجة عن الملقحات على النباتات المحلية يجب أن تركز على أزواج من النباتات المحلية والغازية بوجود تداخل واسع مع الملقحات (أكثر من ٦٥٪). وثانياً، لا يبدو التشابه الشكلي بين الأزهار مهماً للمنافسة بين النباتات المحتملة. وسيكشف إجراء البحوث المستقبلية عن قواعد عامة أخرى.

الخاتمة

على الرغم من أن العديد من النباتات الغازية تتم زيارتها من قبل النحل وقد تتطلب النحل لتلقيحها، إلا أن الدرجة التي يسهل ويعزز فيها النحل مباشرةً عملية غزو النباتات غير مؤثمة بشكل جيد. والمرحلة التي يبدو فيها النحل أكثر احتمالاً للتأثير، هي مرحلة الغزو أو مرحلة الدخول الأولية للنباتات التي تتطلب الملقحات لعقد البذور، ولا تتكاثر خضرياً. والقيام بدراسات أكثر عن تكاثر وتلقيح هذه النباتات خلال هذه المرحلة المبكرة، سوف يحسن فهمنا لتأثيرات النحل على عملية الغزو.

والغزوات الناجحة التي تتمثل بأعداد كبيرة سائدة من النباتات الغازية والتي تمتلك أزهاراً جذابة غنية بالرحيق وحبوب اللقاح قد تؤثر على مجتمعات النحل، ولكن سوف تعتمد طبيعة التفاعل على مدى المقاربة والاختلاف في المجتمع الزهري قبل وبعد عملية الغزو. وقد تساعد المقارنات البسيطة لتרכيبة المكافآت الزهرية قبل وبعد الغزو أو في وجود وغياب النبات الغازي على تطوير التنبؤات حول آثار النباتات

الغازية على مجتمعات النحل. وتوثق الدراسة التي قمتُ بها حول غزو نبات الريحان الأرجواني (*L. salicaria*)، التغييرات الواسعة في تركيبة مجتمع النحل المرتبطة مع الغزو. ومن الواضح بأن هذه التغييرات تحدث نتيجةً لاستجابة أنواع مختلفة من الملقحات إلى أجزاء مختلفة من المجتمعات الزهرية. ونظراً للتنوع البيئي للنحل، فإن هذه النتيجة غير مفاجئة. ولم تُقم أي دراسة يبحث أثر التغييرات على مواقع التعشيش أو المميزات والمظاهر الأخرى للمواقع بعد عملية الغزو على مجتمعات النحل. ونحتاج إلى إجراء المزيد من البحوث في هذه المجالات.

وقد تحدثت الفرضية حول الآثار غير المباشرة للنباتات الغازية من خلال الملقحات والتي تتجلى بحالة التسهيل أو حالة المنافسة مراراً وتكراراً، ولكن القليل من الدلائل التجريبية تُوثق أهمية النباتات المحلية في هذه العلاقات. ويتعين على الباحثين التركيز على اختبار التنبؤات العامة بالنسبة إلى نوع النباتات المحلية التي قد تعاني من المنافسة وعلى النطاق المكاني الذي تجري فيه هذه التفاعلات، أو الطرق التي يمكن للنبات الغازي أن يُغير فيها وبشكل كبير في سلوك النحل، والذي من شأنه أن يؤثر على تكاثر النباتات المحلية. وتُشير الدراسات الحالية إلى أن الملقحات تتداخل، ولكن ليس شكل الأزهار ما يحدد قوة هذه التفاعلات غير المباشرة.

إن اكتساب فهم أفضل لآثار النباتات الغازية على مجتمعات الملقحات وآثارها غير المباشرة المُحتملة على النباتات المحلية لا يُساعدنا فقط على تقييم تداعيات حفظ النباتات الناتجة عن الغزو وإنما أيضاً عند النظر في عمليات إزالة والتخلص من النباتات الغازية. وتدابير المكافحة التي تقضي بسرعة على مصدر غذائي مهم للنحل قد يكون لها انعكاسات سلبية غير مقصودة على مجتمعات النحل والنباتات المحلية التي تُلقحها. وقد تجنب أعمال الترميم التي تعمل على إيجاد وإنشاء موارد زهرية بديلة في المدى القصير والطويل مزالق يمكن أن تُدمر جزءاً مهماً لشبكة الغذاء بين النبات والنحل. ويمكن للتعامل مع أزمة النباتات الغازية أن يستفيد من التخلي عن وجهة النظر بكون

النباتات الغازية آفات ضارة لها آثار سلبية فقط وتبني وجهة نظر بيئية تأخذ بعين الاعتبار كلاً من التفاعلات الإيجابية والسلبية مع النباتات الغازية وكيفية تأثيرها على المجتمع المستهدف.

شكر وتقدير

مُؤَلِّب البحث المتعلق بالريحان الأرجواني (*Lythrum salicaria*) من قبل زمالة D. H. Smith لأبحاث ما بعد الدكتوراة المتعلقة بالحفاظ على الطبيعة. واستفاد هذا الفصل من تعليقات على مسودات سابقة من Amy Mckinney ، Ingrid Parker ، Theresa Pitts-Singer و Rosalinda James ، Kristin Mercer.

المراجع العلمية

- Aigner, P. A. (2004). Ecological and genetic effects on demographic processes, pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritime*. *Biological Conservation*, 116, 27-34.
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., et al. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85, 2408-2421.
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9, 347-349.
- (1965). Support for "Baker's law" as a rule. *Evolution*, 21, 853-856.
- Barthell, J., Thorp, R., Frankie, G. W., Kim, J. Y., and Hranitz, J. M. (2003). Impacts of introduced solitary bees on natural and agricultural systems: The case of the leafcutting bee *Megachile apicalis* (Hymenoptera: Megachilidae). In K. Strickler and J. Cane (Eds.), *For nonnative crops, whence pollinators of the future?* (151-163). Lanham, MD: Entomological Society of America.
- Barthell, J. F., Randall, J. M., Thorp, R. W., and Wenner, A. M. (2001). Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: Evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications*, 11, 1870-1883.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351-354.
- Brown, A. D. H. (1990). Genetic characterization of plant mating systems. In A. D. H. Brown, M. T. Clegg, and A. L. Kahler (Eds.), *Plant population genetic resources, breeding, and genetic resources* (145-162). Sunderland, MA: Sinauer.

- Brown, B. J., and Mitchell, R. J. (2001). Competition for pollination: Effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, 129, 43-49.
- Brown, B. J., Mitchell, R. J., and Graham, S. A. (2002). Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*, 83, 2328-2336.
- Cane, J. H. (2003). Exotic non-social bees (Hymenoptera: Apoidea) in North America: Ecological implications. In K. Strickler and J. Cane (Eds.), *For nonnative crops, whence pollinators of the future?* (113-126). Lanham, MD: Entomological Society of America.
- Cane, J. H., Minckley, R. L., Kervin, L. J., Roulston, T. H., and Williams, N. M. (2006). Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications*, 16, 632-644.
- Chittka, L., and Schurkens, S. (2001). Successful invasion of a floral market: An exotic Asian plant has moved in on Europe's river-banks by bribing pollinators. *Nature*, 411, 653-653.
- Corlett, R. T. (2006). Figs (*Ficus*, Moraceae) in urban Hong Kong, south China. *Biotropica*, 38, 116-121.
- Daehler, C. C. (1998). The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: Ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 84, 167-180.
- Daily, G. C., Alexander, S., Ehrlich, P. R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P. A., et al. (1997). Ecosystem services: Benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, 2, 1-16.
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523.
- Elam, D. R., Ridley, C. E., Goodell, K., and Ellstrand, N. C. (2007). Population size and relatedness affect the fitness of a self-incompatible invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 549-555.
- Forseth, I. N., and Innis, A. F. (2004). Kudzu (*Pueraria montana*): History, physiology and ecology combine to make a major ecosystem threat. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23, 401-413.
- Ghazoul, J. (2002). Flowers at the front line of invasion? *Ecological Entomology*, 27, 638-640.
- (2004). Alien abduction: Disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica*, 36, 156-164.
- Goodell, K. (2003). Structure of bee communities in calcareous fens invaded by purple loosestrife compared to uninvaded fens [Abstract]. *Ecological Society of America Annual Meeting*. Savannah, GA: Allen Press.
- Gordon, D. R. (1998). Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: Lessons from Florida. *Ecological Applications*, 8, 975-989.
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 1-26.
- Goulson, D., and Derwent, L. C. (2004). Synergistic interactions between an exotic honey bee and an exotic weed: Pollination of *Lantana camara* in Australia. *Weed Research*, 44, 195-202.

- Goulson, D., and Hanley, M. E. (2004). Distribution and forage use of exotic bumble bees in South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 28, 225-232.
- Goulson, D., Hughes, W. O. H., Derwent, L. C., and Stout, J. C. (2002). Colony growth of the bumble bee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia*, 130, 267-273.
- Grabas, G. P., and Laverly, T. M. (1999). The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L., Lythraceae) on the pollination and reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience*, 6, 230-242.
- Hanley, M. E., and Goulson, D. (2003). Introduced weeds pollinated by introduced bees: Cause or effect? *Weed Biology and Management*, 3, 204-212.
- Hansen, V. I., and Totland, ?. (2006). Pollinator visitation, pollen limitation, and selection on flower size through female function in contrasting habitats within a population of *Campanula persicifolia*. *Canadian Journal of Botany - Revue Canadienne De Botanique*, 84, 412-420.
- Herrera, C. M. (1995). Microclimate and individual variation in pollinators - flowering plants are more than their flowers. *Ecology*, 76, 1516-1524.
- Herrera, C. M. (1997). Thermal Biology and foraging responses of insect pollinators to the forest flower irradiance mosaic. *Oikos*, 78, 601-611.
- Herrera, C. M. (1988). Variation in mutualisms: The spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 95-125.
- Hurd, P. D., Linsley, E. G., and Michelbacher, A. E. (1974). Ecology of the squash and gourd bee, *Peponapis pruinosa*, on cultivated cucurbits in California (Hymenoptera: Apoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 168, 1-17.
- Hyatt, L. A., and Araki, S. (2006). Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel ranges. *Biological Invasions*, 8, 261-275.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., and Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83-112.
- Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., et al. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 467-497.
- Koop, A. L., and Horvitz, C. C. (2005). Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*, 86, 2661-2672.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., and Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service: Crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7, 1109-1119.
- Kremen, C., Williams, N. M., and Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 16812-16816.
- Larson, D. L., Royer, R. A., and Royer, M. R. (2006). Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biological Conservation*, 130, 148-159.
- Larson, K. C., Fowler, S. P., and Walker, J. C. (2002). Lack of pollinators limits fruit set in the exotic *Lonicera japonica*. *American Midland Naturalist*, 148, 54-60.
- MacFarlane, R. P., Grundell, J. M., and Dugdale, J. S. (1992). Gorse on the Chatam Islands seed formation, arthropod associations and control. In *Proceedings of the 45th New Zealand Plant Protection Conference (251-255)*. Hastings: New Zealand Plant Protection Society.

- McFrederick, Q. S., and LeBuhn, G. (2006). Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation*, 129, 372-382.
- Memmott, J., and Waser, N. M. (2002). Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B. Biological Sciences*, 269, 2395-2399.
- Moeller, D. A. (2005). Pollinator community structure and sources of spatial variation in plant-pollinator interactions in *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*. *Oecologia*, 142, 28-37.
- Moragues, E., and Traveset, A. (2005). Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*, 122, 611-619.
- Morales, C. L., and Aizen, M. A. (2002). Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions*, 4, 87-100.
- (2006). Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 94, 171-180.
- Nadel, H., Frank, J. H., and Knight, R. J. (1991). Escapees and accomplices: The naturalization of exotic (*Ficus*) and their associated faunas in Florida. *Florida Entomologist*, 75, 29-38.
- National Research Council. (2006). Status of pollinators in North America. Washington, DC: National Academies Press.
- Olesen, J. M., Eskildsen, L. I., and Venkatasamy, S. (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: Importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions*, 8, 181-192.
- Parker, I. M. (1997). Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology*, 78, 1457-1470.
- (2000). Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, 10, 726-743.
- Parker, I. M., and Haubensak, K. A. (2002). Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs: Do mutualisms influence invasions? *Oecologia*, 130, 250-258.
- Parker, I. M., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P. M., et al. (1999). Impact: Toward a framework for assessing the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1, 3-19.
- Pimentel, D., Zuniga, R., and Monison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273-288.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S., et al. (2003). Response of plant-pollinator communities to fire: Changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, 101, 103-112.
- Rambuda, T. D., and Johnson, S. D. (2004). Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: Does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions*, 10, 409-416.
- Richardson, D. M., Allsop, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., and Rejmánek, M. (2000). Plant invasions: The role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75, 65-93.

- Schmitz, D. C., Simberloff, D., Hofstetter, R. H., Haller, W., and Sutton, D. (1997). The ecological impact of nonindigenous plants. In D. Simberloff, D. C. Schmitz, and T. C. Brown (Eds.), *Strangers in paradise: Impact and management of nonindigenous species in Florida* (39-61). Washington, DC: Island Press.
- Schurkens, S., and Chittka, L. (2001). The significance of the invasive crucifer species *Bunias orientalis* (Brassicaceae) as a nectar source for central European insects. *Entomologia Generalis*, 25, 115-120.
- Simberloff, D. (2006). Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters*, 9, 912-919.
- Simberloff, D., and Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21-32.
- Simpson, S. R., Gross, C. L., and Silberbauer, L. X. (2005). Broom and honey bees in Australia: An alien liaison. *Plant Biology*, 7, 541-548.
- Steffan-Dewenter, I., and Tschamtkke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432-440.
- Stephen, W. P. (2003). Solitary bees in North American agriculture: A perspective. In K. Strickler and J. H. Cane (Eds.), *For nonnative crops, whence pollinators of the future?* (41-66). Lanham, MD: Entomological Society of America.
- Stout, J. C., Kells, A. R., and Goulson, D. (2002). Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation*, 106, 425-434.
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24-39.
- Swearington, J. (2006). *WeedsUS: Database of plants invading natural areas in the U.S.* Retrieved October 25, 2004, from the U.S. National Parks Service website, <http://www.nps.gov/plants/alien/list/all.htm>.
- Taylor, C. M., and Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8, 895-908.
- Thomson, D. (2004). Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85, 458-470.
- Traveset, A., and Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 208-216.
- Van Kleunen, M., and Johnson, S. D. (2007). Effects of self-compatibility on the distribution range of invasive European plants in North America. *Conservation Biology*, 21, 1537-1544.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., and Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tschamtkke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, 6, 961-965.
- Williamson, M. H., and Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78, 163-170.