הקדמה לתרגום העברי; מאת: אבישג זהבי

אמוץ הוזמן לכתוב את האוטוביוגרפיה שלו עבור הספר: "Leaders in animal behavior, The second generation", אשר יצא לאור בשנת 2010 בהוצאת Cambridge. אוטוביוגרפיה זו נועדה בעיקר לקוראים מחו"ל המתענינים בהתנהגות בעלי חיים. אמוץ לא תירגם את האוטוביוגרפיה לעברית כיוון שהיה לו ברור שלקהל הישראלי הדגשים צריכים להיות אחרים. בשנותיו האחרונות אמוץ הקדיש את מרבית זמנו להבנת התקשורת הביולוגית, בעיקר התקשורת הבין תאית בגוף הרב תאי. למרות זאת תמיד היה לו זמן לשמירת הטבע בכל נושא שחשב שהתערבותו תוכל לעזור כגון הצלת עמק ססגון והנגב הדרומי ("ארץ בראשית"). לפיכך לא מצא זמן לכתיבת אוטוביוגרפיה בעברית ולכתיבת ספר הזנבנים השלם.

תרגמנו את הטקסט כנתינתו פרט להכנסת מספר מושגים הנהירים לקורא העברי. את הטקסט המקורי באנגלית ניתן למצוא במרשתת.

חיים עם ציפורים ושמירת טבע

מאת אמוץ זהבי (2010)

תורגם על ידי אבישג זהבי, נעמה זהבי-אילי ותרצה זהבי, 2020

תמונה 1 נכדינו, אורן וכנרת, עם הזנבנים, 1998

התחלות

אינני זוכר את עצמי בלי ציפורים. אמי נהגה להגיד שצפיתי בהן עוד לפני שלמדתי ללכת או לדבר. נולדתי ב-14 באוגוסט 1928 בפתח תקווה, שהייתה אז כפר קטן ליד תל אביב, במה שהיה אז פלשתינה (א״י) תחת שלטון המנדט הבריטי. פתח תקוה הייתה הכפר הראשון שהוקם בארץ על ידי יהודים במאה ה-19, וסבי היה בין המתיישבים הראשונים במקום. בהיותי ילד נפרשו מרחבים של שדות ופרדסים בין הבתים, ונהגתי לצאת השכם בבוקר לצפות בציפורים לפני שהלכתי לבית הספר. לא הכרתי שום אדם אחר שהתעניין בציפורים או הכיר מינים כלשהם, פרט לשכיחים ביותר, ולא היו אז בנמצא מגדירים מאוירים, שיכולתי ללמוד מהם, לזהות ולהבחין בין המינים. אהבתי לצפות בציפורים, מצאתי את קניהן, הכרתי את קולותיהן והענקתי להן שמות משלי.

בשנת 1940, כאשר מלאו לי 12 שנה, פגשתי בד״ר הינריך מנדלסון. הוא ניהל גן חיות קטן של המכון הביולוגי-פדגוגי בתל אביב. במכון ניתנה לי ההזדמנות ללמוד את שמותיהן הנכונים של הציפורים ולזהותן באמצעות אוסף הפוחלצים שהיה שם. יתרה מכך, זכיתי באדם שהתעניין בתצפיות שלי. ליוויתי את מנדלסון בשדה ושמעתי הרבה מהרצאותיו.

בשנת 1941 נפטרה אחותי היחידה מדלקת ראות בהיותה בת 15, חודשים אחדים לפני שתרופות הסולפה, שהיו יכולות להצילה, הגיעו לארץ. בעקבות פטירתה, עזבה משפחתי את פתח תקווה, ואני עברתי ללמוד בבית הספר החקלאי בפרדס חנה.

ב-1942 כבש הצבא הגרמני את צפון אפריקה והתקדם לארץ. הבריטים התכוננו לנסיגה להודו, והיישוב בארץ עמד בסכנת השמדה. אחת התכניות הייתה להתבצר בכרמל לקרב אחרון. אני זוכר איך אנו, תלמידי התיכון, השתתפנו בהכנות. למזלנו, הבריטים עצרו בסופו של דבר את הגרמנים בקרב אל עלמיין, והיישוב היהודי בארץ ניצל.

הייתי חבר ומדריך בצופים, כשמטרתנו באותו הזמן הייתה להקים יישובים חדשים. התכנית שלי הייתה להיות קיבוצניק עובד אדמה. בית הספר בפרדס חנה שילב לימודי חקלאות ומדע בעבודה מעשית. בשלוש השנים הראשונות עבדנו בחווה יומיים בשבוע, ובשנתיים האחרונות עד שלושה ימים. באביב קיבלתי רשות מיוחדת להקדיש את ימי העבודה הללו לתצפיות בציפורים, ובתמורה לכך עבדתי חודש שלם בחופשת הקיץ.

בשנת 1947 שכנע אותי מנדלסון ללמוד ביולוגיה, ולא חקלאות, באוניברסיטה העברית בירושלים. הוא טען שאפשר להיות איכר בלי תואר אקדמי, אבל יהיה קשה להיות ביולוג עם תואר בחקלאות. הוא גם טען כי מכיוון שאין כמעט חוקרי ציפורים צעירים בארץ, אוכל לתרום יותר כחוקר ציפורים, מאשר כחקלאי אחד מיני רבים.

שנת 1947/8 עמדה להיות שנתי הראשונה באוניברסיטה, אולם תוך חודש פרצה מלחמת העצמאות, ולימודיי הופסקו למשך שנה. כאמור, הייתי בן יחיד להוריי, לאחר מות אחותי, ולכן לא גויסתי לשירות קרבי. שירתי בגדנ״ע בירושלים הנצורה, ומאוחר יותר פיקדתי על יחידה של הנח״ל, שהוצבה בכמה קיבוצים בעמק הירדן ליד הכנרת.

ב-1949, לאחר שירותי הצבאי, חזרתי ללימודים. למדתי ביולוגיה, והשתתפתי גם בכמה שיעורים בגיאולוגיה. אחד המרצים, פרופסור בן תור, ערך סקר גיאולוגי של הנגב. לפני 1948 הבריטים לא הרשו ליהודים להיכנס לנגב באופן חופשי, ולא הכרתי את המדבר. בן תור היה זקוק לעוזרים שיסייעו בסחיבת אבנים ורובים, יבשלו, וישמרו בלילה. הייתי אחד הסטודנטים המעטים שהתמזל מזלם להתלוות לסקר. בין השנים 1949-1954 בילינו מאות ימים בשדה. אמנם הפסדתי הרבה הרצאות והתנסויות במעבדה, אולם למדתי הרבה על המדבר והגיאולוגיה, על הצומח באזור ועל החי בו (בעיקר בעלי חוליות). בין הסטודנטים הביולוגים שלקחו חלק בפרויקט זה, היו אביתר נבו, עכשיו חוקר אבולוציה מפורסם באוניברסיטת חיפה, ועמירם שקולניק המנוח, שהיה פרופסור לפיזיולוגיה סביבתית באוניברסיטת תל אביב.

אספנו צמחים, לכדנו מכרסמים, וצפינו בציפורים. בתקופה זו התאהבתי במדבר הפתוח.

בירושלים חקרתי עם יעקב וורמן את הכרומוזומים של גרבילים וקוצנים שאספנו במדבר (Zahavi & Wahrman 1957). מחקר זה שינה את היחס הסיסטמתי בין כמה מהמכרסמים, ומצא פולימורפיזם במספר הכרומוזומים באוכלוסיות מסוימות של אחד המינים *(Gerbillus pyramidum,* Wahrman & Zahavi, 1958). הייתה זו דוגמה טובה לתהליך פעיל של יצירת מינים חדשים (ספציאציה) בדיונות החול לאורך החוף במזרח הים התיכון.

לא התכוונתי להיות אורניתולוג מקצועי. חשבתי אז שאורניתולוגיה היא זיהוי ציפורים, מציאת קינים, וסקר אוכלוסיות ציפורים. משום כך, בסוף שנת 1952, התחלתי בפרויקט בביוכימיה לתואר שני בהנחייתו של פרופסור רייך (בזמן ההוא לא הוענק תואר ראשון מהאוניברסיטה העברית). התכוונתי לצפות בציפורים בזמני החופשי. אך בפברואר הצפורים התחילו לשיר ואני לא יכולתי להתאפק – נמשכתי אל השדה. נפרדתי בהתנצלות מפרופסור רייך, והתחלתי במחקר של ביצת החולה, בהנחיית מנדלסון (זהבי, 1957). הייתי בטוח כי בהחלטה זו אני מוותר על כל אתגר אינטלקטואלי, אך נהניתי מכל רגע. ספרו של טינברגן The study of Instinct (Tinbergen, 1951), השפיע על החלטתי להתעמק יותר בתחום המחקר המדעי של התנהגות בעלי חיים. הגשתי בקשה לעבוד במחיצתו של ניקו טינברגן למשך שנה אחת. המלצה מאת קולונל מיינרצהגן - Col R. Meinertzhagen, שאותו ליוויתי כמה ימים בסיור בנגב, תרמה לקבלת מלגה מהמועצה הבריטית, וטינברגן נאות לקבל אותי.

שמירת הטבע.

ב-1948, עם קום המדינה, האוכלוסייה היהודית מנתה רק 600,000 איש. גלי העלייה הגדילו את כמות האוכלוסייה, כך שבשנת 1951 מספרה הגיע לכשני מיליון. מדינת ישראל, שזה אך נוסדה, ריכזה את כל מאמציה בדאגה לעולים ובהגנה. שמירת הטבע לא עמדה על סדר היום של הרשויות. את הטיפול בנושא, בעיקר בייעוץ לממשלה, נטלו על עצמן החברה הזואולוגית והחברה הבוטנית שהקימו ועדה שתטפל בנושא. מנדלסון, המנחה שלי, היה פעיל מאוד כיושב ראש הוועדה.

תמונה 2 : עם חברים בביצת החולה, 1952

ב-1950 החליטה ממשלת ישראל לייבש את הביצה ואת אגם החולה. החלטתי לחקור את חיי הציפורים שם לפני שהאגם ייעלם. שוב ביקשתי ממוריי באוניברסיטה לשחרר אותי מהרצאות ומשיעורי מעבדה, וביליתי ימים רבים בתצפיות אחר הציפורים, מה שהפך מאוחר יותר לעבודת המאסטר שלי ב-1954. יום אחד, כמדומני בשנת 1952, ביקש ממני מנדלסון ללוות ועדה של מחלקת התכנון הלאומית, שבדקה אפשרות להקמת שמורת טבע קטנה באזור. הדרכתי אותם בביצה ובאגם והבנתי עד כמה אינם מכירים את האזור. כמה מדענים בכירים (כולם מוריי) ואנכי השתתפנו בפגישה האחרונה של הוועדה הממשלתית, שדנה בגודל השמורה

העתידית. מתוך הערותיהם של חברי הוועדה ויושב הראש הבנתי שאינם משתכנעים מהנימוקים המדעיים, לכן קמתי ותיארתי בפניהם את הקן של העיטם לבן-הזנב, שמצאתי באזור באותה שנה, את הגודל המרשים של הקן, ואת הדורס הגדול והיפה שעף כל בוקר לצוד דגים באגם. הדגשתי שיש צורך ב-4000 דונם לפחות של ביצה ואגם בשמורה, אחרת העוף המרשים ייעלם מהארץ. ברור שזה לא היה מחקר מדעי זהיר ומדוקדק. שבועות אחדים לאחר מכן פגשתי את יושב ראש הוועדה ברחוב. "בוא, בחור" הוא קרא לי (הוא היה בן יותר מ-70); "בגללך החלטנו להקציב 4000 דונם לשמורה". לפתע הבנתי שביכולתי להשפיע על החלטות לגבי איזו שמורת טבע תוקם ובאיזה גודל, ושאוכל להציל חלק מהאזור ומהציפורים.

ב-1952 הציע חברי עזריה אלון, גם הוא סטודנט של מנדלסון ומורה לביולוגיה בקיבוץ בית השיטה, שנקים חברה שאינה ממשלתית (Non Govermental Organization), אשר לא רק תייעץ אלא גם תפעל בשטח. הצענו שהוועדה לשמירת הטבע עצמה תהפוך לחברה הזו. הם נאותו להצעה וכך נולדה החברה להגנת הטבע (החברה להגנת הטבע) בישראל. עזריה, אשתי אבישג ואני היינו החברים הצעירים היחידים וכל השאר היו פרופסורים או מורים לטבע בגיל העמידה. עזריה היה עסוק בהוראה בבית השיטה, כך שאני הייתי האדם היחיד שהיה לו הפנאי הדרוש לעבודת המשרד של החברה החדשה. נהגתי להסתובב עם פנקס קבלות, ושאלתי כל ידיד שפגשתי אם הוא יכול לתת לי שתי לירות. למי שנתן סיפקתי קבלה, והודעתי לו שהצטרף לחברה להגנת הטבע. רוב החברים הראשונים היו מורים לטבע, שהיו קשורים באופן אישי למנדלסון בדרך זו או אחרת. אחרים היו חברי קיבוצים שהתעניינו בטבע. לאחר זמן קצר עברתי לאוקספורד, ואברהם תורן (בומי) מקיבוץ מעברות לקח על עצמו את תפקיד מזכיר החברה להגנת הטבע, אך מכיוון שעדיין לא היה כסף בקופת החברה, הוא נאלץ להשקיע את רוב זמנו בהוראה כדי להתפרנס.

טינברגן ואוקספורד

באביב 1954 התחתנתי עם אבישג קדמן, סטודנטית לבוטניקה, שחיזרתי אחריה עוד בביצת החולה. בתנו הבכורה נעמה נולדה בטרם צאתי לאוקספורד. הייתה זו הנסיעה הראשונה שלי לחוץ לארץ. בישראל נהגו האנשים להתלבש באופן מאוד לא פורמלי, אך הוריי עמדו על כך שבאירופה עליי להיראות כאדם תרבותי, ודאגו לי לחליפה ועניבה. כשפרופסור ניקו טינברגן הזמין אותי לארוחת ערב בביתו, לבשתי את החליפה והשקעתי מאמץ רב בענידת העניבה., מצאתי את ניקו במכנסיים קצרים. ניקו הזמין אותי להצטרף אליו בקילוף תפוחי אדמה. רגע זה עלה שוב בזיכרוני כעבור עשר שנים, כאשר רמי, הטכנאי העתידי שלי, הופיע בחליפה ובעניבה לריאיון העבודה הראשון שלו אצלי.

מינואר עד מרס 1955 הייתי עם קבוצתו של טינברגן באוקספורד. השתתפתי בסמינרים עם דסמונד מוריס (Desmond Morris) ומיק ואסתי קולן (Mike and Esthy Cullen) , בין השאר, ולמדתי את המונחים והתפיסות של האתולוגים. ביקרתי בקמברידג' ופגשתי את רוברט הינדה (Robert Hinde) ופטר מרלר (Peter Marler) . באביב הצטרפתי אל אולי וריטה

ויידמן (Uli and Rita Weidman) למחקר מושבת השחפים שחורי-הראש ברוונגלס (Ravenglass), וביליתי במקום את מרבית עונת הקינון. ערכתי שם גם ניסוי משלי. בכמה טריטוריות הנחתי קן נוסף בסמוך לקן המקורי, וכאשר היצבתי בין הקינים מחיצה שהסתירה אותם זה מזה, שני בני הזוג דגרו במקביל פרק זמן ניכר. הסקתי מכך שהם מתחרים על הדגירה, והצעתי שדחף-היתר לדגור הוא מנגנון המבטיח דגירה רצופה בקן. ככל האתולוגים באותה תקופה, השתמשתי בנימוקים של ברירה קבוצתית, כשלא הייתה דרך ברורה אחרת להראות כיצד התנהגות מסוימת מועילה לפרט במישרין. שנים לאחר מכן, מתוך הבנת עקרון ההכבדה, פירשתי מחדש את התנהגות השחפים, והצעתי כי הדחף לדגור זמן ממושך יותר מבן הזוג משמש להפגנת טיבו של הפרט כלפי בן או בת זוגו.

מאוחר יותר באותה שנה זכיתי להשתתף בכנס השלישי של האתולוגים האירופאים בכרונינגן (האתולוגים הגבילו את מספר המשתתפים בכנס מתוך שאיפה לערוך כנסים קטנים ואינטימיים). בכנס פגשתי את קונרד לורנץ וכן את ברנדס ואתולוגים הולנדים אחרים. פגישות אלה הפכו אותי לאתולוג.

שהותי בחו"ל נקטעה באוגוסט 1955 עקב פטירת אמי.

בארץ השקעתי את מרבית זמני ומאמציי בשמירת הטבע, ולכן לא סיכמתי את תצפיותיי על השחפים שחורי-הראש.

שמירת הטבע

בשובי מאוקספורד בשנת 1955 היה מצבה של החברה להגנת הטבע קשה; קופתה הייתה ריקה ומספר חבריה לא גדל. היה צורך לעשות מעשה. במקום להתחיל בלימודי הדוקטורט כאסיסטנט במחלקה לזואולוגיה באוניברסיטה העברית (שהייתה אז האוניברסיטה היחידה בארץ), החלטתי להשקיע שנים אחדות של עבודה מלאה בשמירת הטבע ובביסוס החברה. תכננתי לחזור לעולם האקדמי כעבור שלוש שנים, אולם בסופו של דבר חזרתי לאקדמיה לאחר ארבע עשרה שנים.

באותו הזמן נוסדה אוניברסיטת תל אביב מתוך איחוד של כמה מוסדות עצמאיים, אקדמיים למחצה. המכון הביולוגי-פדגוגי ברשות מנדלסון נעשה למחלקה לביולוגיה באוניברסיטה החדשה. הצעתי למנדלסון שישלב את פעילותי בשמירת הטבע עם פעילות הפקולטה. היה לו האומץ לשלם את שכרי דרך המחלקה לזואולוגיה, כעוזר הוראה, אף שידע שמרבית זמני יוקדש לארגון החברה להגנת הטבע. מנדלסון גם סייע לחברה להגנת הטבע בכך שהקצה עבורנו מקום ושירותי משרד במחלקה. אני בטוח שללא עזרתו, החברה להגנת הטבע הצעירה לא הייתה שורדת.

האמצעים המוגבלים של החברה להגנת הטבע הושקעו בשכירת פקחים בכמה אזורי מפתח בעלי חשיבות רבה במיוחד לשמירת טבע. החברה להגנת הטבע ערכה אירועים ציבוריים, הרצאות וכנסים שנתיים, שכללו סיורים מודרכים לחברים ולקהל הרחב. האירועים הללו סיפקו הכנסה ורווח כספי מתון, ולכן הורחבו לסיורים שבועיים, שהודרכו על ידי הפקחים

המקומיים של החברה להגנת הטבע. ההכנסה מפעילות זו היוותה את מקור המימון הגדול ביותר של החברה להגנת הטבע באותה תקופה. מערכת החינוך של החברה להגנת הטבע הוקמה מתוך הצורך המידי בהכנסות ולא לשם הרווח ארוך הטווח מחינוך הציבור, אולם תוך זמן קצר ראינו שעבודתנו כמדריכים ופעילותנו החינוכית יוצרות ציבור אוהד, התומך בפעילותנו לשמירת טבע.

בלי קשר לחברה להגנת הטבע, יוסי פלדמן מונה למנהל אכסניית הנוער בעין גדי. הוא ניסה להקים שם מרכז להדרכת צעירים במדבר יהודה. שיתוף פעולה של יוסי והפקח המקומי של החברה להגנת הטבע הביא להקמת בית ספר השדה הראשון. הסגל הורכב מקומץ מדריכים ומתנדבים ומצוות טכני של 2-3 אנשים. הסגל סיפק שירותים למבקרים בעין גדי ושמר על ניקיון המקום. בד בבד הסכים משרד החינוך שהחברה להגנת הטבע תדריך טיולים של בתי ספר, והסכם שהיווה מקור הכנסה נוסף למערכת בתי ספר השדה ואפשר מגע ישיר עם אוכלוסייה גדולה של תלמידי בתי ספר. תוך זמן קצר התרחב סגל החברה להגנת הטבע - מפקחים בודדים לקבוצות קטנות, שיצרו עוד בתי ספר שדה אשר סיפקו שירותים למוסדות החינוך. משרד השיכון חבר לעניין ובנה לבתי ספר השדה גם אכסניות וחדרי כיתות.

בתנו השנייה תרצה נולדה במאי 1957. אבישג טיפלה במשפחה, לצד מחקר משלה בפיזיולוגיה של צמחים, ואני הייתי עסוק בחברה להגנת הטבע. בשנות ה-60 הבנות היו מבוגרות דיין להצטרף אלינו לטיולים. נסענו הרבה יחד לבתי ספר השדה השונים. הבנות נהנו מהטיולים וישבו יחד עם כלבנו מאחור בסוסיתא הוותיקה שלנו.

בתחילת שנות ה-60 הייתה החברה להגנת הטבע המניע המרכזי להעברת חוק שמירת הטבע בכנסת. הצלחנו לשכנע את הכנסת לייסד שני גופים נפרדים: האחד לגנים הלאומיים (בעיקר אתרים ארכאולוגיים והיסטוריים לתיירים); והאחר לשמירת טבע. לטענתנו, היצירה והתחזוקה של הגנים הלאומיים, מעצם טיבן, יגרמו לפיתוח ולשינוי, בעוד ששמירת טבע - עיקרה להניח לטבע ולא לפגוע בו עד כמה שאפשר. עדיין לא תפסנו אז שהדחף לפעול הוא מטבען של רשויות, בלי קשר למטרותיהן הרשמיות.

אני עצמי הייתי חבר שלושים שנה בוועד של רשות הגנים הלאומיים, וניסיתי לדאוג לשמירת הטבע במסגרת זו. כשהוקמה רשות שמורות הטבע, הגנרל במילואים, אברהם יפה, מונה ליושב הראש, ועוזי פז, פקח החברה להגנת הטבע לשעבר, שימש כמנהל. רוב עומס המאבק להקמה ולניהול שמורות הטבע הוסר מעל החברה להגנת הטבע. רשות שמורות הטבע הגדילה את שטחי השמורות, ויחד עם החברה להגנת הטבע עשתה רבות להגן על הפרחים ובעלי החיים בארץ.

החברה להגנת הטבע התמקדה בפיתוח בתי ספר שדה ובפעולות חינוכיות. היא המשיכה לפעול לשמירת הטבע, כדי שהפוליטיקאים, השולטים ברשויות הממשלתיות, לא יוכלו להכריח את העוסקים בכך להסכים למדיניות המנוגדת לשמירה. בכמה מקרים התערבה החברה להגנת הטבע וגרמה לשינוי מדיניות ממשלתית, דבר שרשות ממשלתית לא יכולה לעשות. אחד מהם היה שימור מעיינות הדן בתל אל קאדי (תל דן), אחד ממקורות הירדן. הרשויות החליטו

לשאוב את מי המעיין מנביעתו. רשות שמורות הטבע החליטה שלא להתנגד להחלטה זו. גם אני חשבתי שאין סיכוי להצליח במאבק זה בשל ערכו הכלכלי הגבוה, אך הפקח המקומי שלנו, יוסי לב-ארי, החליט להילחם על המעיין, ואני גיביתי אותו בתמיכה מצד החברה להגנת הטבע. בסופו של מאבק, עלה בידו לשכנע את אנשי האזור לוותר על הפרויקט, אפילו שעמדו להרוויח ממנו. המעיין עדיין שם, בתוך שמורת טבע שרבים מאוד נהנים ממנה כל שנה. מערכה זו שכנעה אותי שהגיע הזמן לתת לצעירים ממני להוביל את המאבק לשמירת טבע. בסוף שנת 1969 החליף אותי עזריה אלון בתפקיד מזכיר החברה להגנת הטבע. באותו זמן כבר כללה החברה כ -10,000 חברים וחמישה בתי ספר שדה, שבהם נערך גם מחקר בשמירת הטבע, שעניין ואתגר את המדריכים. החברה להגנת הטבע עודדה את המדריכים ללמוד ולהגיע לתואר אקדמי.

בשנת 1980 החברה להגנת הטבע ושלושת המזכירים הראשונים שלה: עזריה אלון, יואב שגיא ואנכי - קיבלו את פרס ישראל על תרומתה של החברה להגנת הטבע וראשיה למדינת ישראל.

בשנת 1970 בערך הפכו יחסיי עם רשות שמורות הטבע וגנרל יפה מתוחים קמעה בשל העברת אוכלוסייה עודפת של צבאים מהגליל התחתון, שם היוו מטרד בשל אכיפת האיסור על ציד ומחסור בטורפים, לרמת הגולן. אני ומדענים ישראלים אחרים התנגדנו להעברה, כיוון שבגולן התקיימה אוכלוסיית צבאים אחרת, ואנו חששנו שערבוב האוכלוסיות יוביל לאבדן התאמות מקומיות. רשות שמורות הטבע לא קיבלה את טענותינו. גנרל יפה השיב שתמיד יוכל למצוא מדען שיתמוך במדיניותו.

המכון לחקר שמירת הטבע

עכשיו, כשהאחריות לשמורות הטבע עברה לרשות שמורות הטבע והחברה להגנת הטבע התמקדה בחינוך, היה צורך בבסיס מדעי לשמירת הטבע. נראה לי אך טבעי שמוסד כזה צריך להיות באוניברסיטה. מנדלסון שוב פתר את הבעיה. הוא שימש באותו זמן בתפקיד הדיקאן למדעים באוניברסיטת תל אביב, ובשנת 1965 הסכים להקים את המכון לחקר שמירת הטבע. ניהלתי את המכון עד 1982, אך לצערי, לא הייתה לו השפעה משמעותית על מדיניות שמירת הטבע. רשות שמורות הטבע העדיפה יועצים פנימיים ושכרה מדענים משלה. כך עשתה גם החברה להגנת הטבע לאחר שהפסקתי לנהל אותה. המכון לשמירת הטבע השפיע על שימור בתי גידול של מים מתוקים (תודות למחקרים של ד״ר אביטל גזית), פיקוח על חומרי הדברה (פרופסור אל פרי), מחקרי נוף (ד״ר זאב משל) ופיתוח הדברה ביולוגית (ד״ר ברוך סנה ופרופסור חיים גנר).

כשהתחלתי בחקר הזנבנים בחצבה, נהגו החקלאים להרוג ולהרעיל את כל חיות הבר, כיוון שלא ידעו אילו מבעלי החיים מסבים את הנזקים. חלק מקבוצות הזנבנים שהרגלנו הורעלו בשדות. גייסתי לעניין את זוהר צוק-רימון, העוזר שלי מהמכון לשמירת הטבע, כדי שיבדוק מי מהציפורים ובעלי החיים גורמים לנזק. במשך שנים אחדות הוא לכד פרטים מסוימים של דורבנים, ארנבות, עפרונים ובולבולים, שאכן הסבו נזקים לחקלאות, אך אפשר לשאר בעלי

החיים לשרוד. לאחר מכן המועצה האזורית ורשות שמורות הטבע לקחו על עצמן את הטיפול במזיקים באזור, והחקלאים הפסיקו את השימוש ברעלים נגד הציפורים ובעלי החיים.
המכון לשמירת הטבע פורק ב-2005, כאשר הוקם בית הספר למדעי הסביבה באוניברסיטת תל אביב. נשיא האוניברסיטה והתורמים היו מעוניינים יותר בחקר זיהום, אנרגיה, תכנון וחקיקה סביבתית, מאשר בטבע. כפרופסור בגמלאות, לא הצלחתי לשכנע את רשויות האוניברסיטה בחשיבות המחקר בשמירת החי, הצומח והסביבה הטבעית.

בית ספר שדה חצבה

בית ספר שדה חצבה נוסד ב-1969 על ידי החברה להגנת הטבע, כאשר הייתי עדיין המזכיר שלה. מ-1971 שימש המקום כבסיס למחקר הזנבנים שלנו וכמקום מגורים למתנדבים ולסטודנטים. בדרך כלל שהיתי שם 2-3 ימים בשבוע. המרכז מהווה גם בסיס לשמירת טבע, לחינוך ולמחקר בערבה ובמרכז הנגב. פעילות המרכז הביאה ליצירת שתי שמורות טבע קטנות ויפות: השיזף והגדרון, בצמוד לגבול הירדני. מחקר הזנבנים באזורים אלה עזר לשכנע את הרשויות להקים את השמורות.
ב-1997 החליטה החברה להגנת הטבע לסגור את פעילותה בבית ספר שדה 'חצבה'. מבני בית הספר היו בנייני מחנה צבאי לשעבר ומבנים נוספים שתוכננו באופן בעייתי והקשו על התחזוקה. התחזוקה הייתה יקרה מאוד, וההכנסה ממבקרים לא כיסתה את ההוצאות. סגירת בית ספר השדה התאימה למדיניות החדשה של החברה להגנת הטבע, שבחרה, בניגוד לדעתי, לרכז את פעילותה במרכזים עירוניים ולא בשטחים הפתוחים. לפיכך, הצעתי שאקח על עצמי את האחריות לתפעל ולממן את בית הספר. המעמסה הייתה גדולה בהרבה מאשר צפיתי. הרבה מזמני וממאמציי הושקעו בעשר השנים הבאות בתחזוקה, בחיפוש תמיכה כספית ובמציאת סגל שיחזיק את המקום וישפץ את האכסניה המוזנחת, את חדר האוכל, את המטבח ואת הכיתות. בסופו של דבר הצלחתי במשימה. לא הייתי לבד: מדריכים, סגל טכני ומספר ניכר של מתנדבים צעירים, שבאו לעזור למשך שנה או יותר – כולם נשאו בעול ההפעלה היום-יומית של המקום. לא הייתי מצליח בלעדיהם. אני אסיר תודה גם לאחרים, כולל משפחתי שתמכה בכך כספית. ב-2006 המרכז החזיק את עצמו מבחינה כלכלית, והעברתי אותו בחזרה לחברה להגנת הטבע, שמנהלה החדש הבטיח להשאירו פתוח.
כמובן שמחקרי הוזנח בתקופה זו, אולם המשכתי לצפות בזנבנים עם תלמידיי, ולשמחתי, היו סביבי תמיד צעירים שהרגישו מחויבות לשמירת הטבע ולחינוך באותה הרוח שהייתה בחברה להגנת הטבע כאשר הובלתי אותה. אני מודה במיוחד לתלמידי רוני אוסטרייכר, שחי בבית ספר שדה חצבה עם משפחתו משנת 1989 ומאז ממשיך לקחת חלק במחקר הזנבנים.

החזרה למדע

ניהול החברה להגנת הטבע היה עבורי עבודה מייגעת, ולכן הבנתי שהגיע הזמן לחזור למחקר. בסוף שנות ה-60 רוב חבריי בעולם האקדמי כבר היו פרופסורים וראשי מחלקות או מכונים

מדעיים. אבל אני הייתי מוכן להתחיל מתחתית הסולם. בשנים האחרונות לעבודתי כמזכיר החברה להגנת הטבע כבר עסקתי במחקר לדוקטורט שלי על התנהגות אוכלוסיות חורפות של נחליאלי לבן. ערכתי תצפיות מדי בוקר בציפורים, לפני שהמשכתי למשרד (Zahavi 1971a). בעזרת האסיסטנט שלי, רמי דודאי, לכדנו וטיבענו מספר גדול של נחליאלים בטבעות צבעוניות. רבים מהם בילו את היום על ערימות אשפה במזבלות העירוניות ליד תל אביב. נהגנו להגיע למזבלות מוקדם בבוקר, לצפות בציפורים ולערוך כמה ניסויים. פגשתי שם אדם שחיפש למחייתו 'מציאות' במזבלה. באחד הימים שאל אותי מה מעשיי במקום, וכשהשבתי שאני לוכד ציפורים בשביל האוניברסיטה, נד בראשו במעין השתתפות בצער על כל העבודות המוזרות שאנשים מוכנים לקחת על עצמם כדי להתפרנס.

מצאתי שהנחליאלים החורפים חיו בשלושה מופעים חברתיים שונים: היו זכרים שהחזיקו בטריטוריות קבועות; רבים אחרים הסכימו שנקבה תצטרף אליהם לטריטוריה; בעוד ששאר האוכלוסייה חיה בלהקות. מצאתי שבניסוי מבוקר יכולתי לשנות את התנהגות הנחליאלים מהתלהקות לטריטוריאליות ובחזרה על ידי שינוי אופן פיזור המזון: פיזור אחיד בשטח הביא ליצירת להקות, ואילו בכל פעם שהמזון היה במצבורים מוגדרים נמצאו פרטים שהשתלטו על המצבור ויצרו סביבו טריטוריה. במקרים רבים נקבות הצטרפו לזכר שהגן על טריטוריה כזו. זוגות כאלה היו יציבים במשך כמה שבועות. מחוות יצירת הזוג בטריטוריה החורפית דמו למחוות יצירת זוג למטרת רבייה, אך לא היה לכך שום קשר לרבייה, מצב זה אפשר לנקבה לנצל מזון שאחרת היה עומד רק לרשות הזכר השליט, והזכרים הרוויחו מכך שקיבלו עזרה בהגנה על הטריטוריה. הן הפרטים הטריטוריאליים והן הפרטים המתלהקים, נפגשו בלילה במקומות הלינה הקבוצתיים (communal roosts). הצעתי שבדרך זו פרט טריטוריאלי, שאיבד את טריטוריית האוכל שלו, יכול למחרת להצטרף ללהקה המכירה מקור מזון טוב, כפי שהציע וורד (Ward) לגבי ה- Quelea (1965).

בשנת 1970 חזרתי לאוקספורד, הפעם למכון אדוורד גרי (Edward Grey Institute). דויד לק (David Lack), ראש המכון, קיבל אותי כמדען אורח. משפחתנו הייתה ברדינג, שם אבישג עסקה במחקר פיזיולוגיה של צמחים עם ד"ר דפנה וינס פרו, ואני נסעתי כל יום לאוקספורד.

ביליתי זמן רב בספרייה המצוינת של המכון בכתיבת הדוקטורט שלי ומאמר על כינוסים לפני שינה כמרכזי מידע, (Pre-roost gatherings and night-roosts Zahavi 1971b). התעניינתי יותר ויותר בשאלה הכללית של היחס בין האקולוגיה של ציפור להתאמותיה החברתיות, ולמדתי על המחקר של איין ניוטון (Ian Newton) והמחקר ארוך-הטווח על הירגזים ביער וויתם (Wytham Wood), שנוהל על ידי כריס פרינס (Chris Perrins).

כשחזרתי לאוקספורד ב-1970 לא הייתי מודע כלל למחלוקת הגדולה שהתנהלה בין ווין אדוורדס (Wynne-Edwards) ללק (Lack) ולמיינרד-סמית (Maynard Smith), על ברירה קבוצתית לעומת ברירת הפרט, וכן לתיאוריה של ברירת קרובים, שהייתה אז בגדר חידוש. כשעבדתי בשמירת הטבע לא היה לי פנאי לקריאת מחקרים. שמרתי על קשר עם קבוצתו של

טינברגן, אולם האתולוגים לא התעניינו במחלוקת הזו. בשנה זו שוכנעתי שרק ברירת הפרט היא תהליך אבולוציוני יציב.

בכנס האורניתולוגי בהאג בספטמבר 1970 פגשתי את פטר וורד (Peter Ward), פגישה שבעקבותיה נסעתי עמו למזרח אפריקה וכתבנו יחד מאמר על כינוסי ציפורים כמרכזי אינפורמציה (Ward & Zahavi, 1973). מאמר זה התקבל יפה, ולאחר מכן אושש בניסויי שדה (Parker-Rabenold 1978, Heinrich 1988). במאמר פירשנו את הטקסים החברתיים של ההתכנסויות לפני השינה כדרך להגדיל את הכינוס ואת כמות המידע המועבר בו. בדיעבד הבנתי שטעיתי. היה זה הסבר קלאסי של ברירה קבוצתית, שאיננו מבהיר את הסיבה לכך שפרט מסוים משקיע אנרגיה וזמן בהשתתפות בטקס הקבוצתי. קל ליפול למלכודת של הסבר התאמות לפי התועלת לקבוצה.

עשר שנים לאחר פרסום המאמר קיבלתי מכתב מ-Current Content שנשלח לפטר וורד, אשר נפטר שנים אחדות קודם לכן, ובו נכתב: "מאמר זה צוטט ביותר מ-125 פרסומים ב-10 השנים האחרונות, והוא השלישי בפופולריות שלו מבין כל המאמרים שפורסמו בעיתון זה אי פעם". נתבקשתי להעיר על ההתפתחויות בנושא בשנים שחלפו מאז. ניצלתי את ההזדמנות לתיקון השגיאה הקודמת: הצעתי שהשתתפות במפגנים הקבוצתיים מאפשרת לכל פרט לבחון ולהשוות את עצמו לאחרים ולצאת למחרת עם קבוצה הדומה לו מבחינת היכולת.

ברדינג שיתפתי פעולה עם דון ברום (Don Broom) ועם מטבעי ציפורים נוספים. יחד טיבענו נחליאלים בבריכות הביוב המקומיות, ומצאתי שגם הנחליאלים בבריטניה יוצרים זוגות לחורף בטריטוריות החורף שלהם וישנים בלינה קבוצתית, עם כל שאר הנחליאלים. משפחתי התאכזבה מכך מאוד. היא עזרה לי לעתים קרובות בתצפיות על נחליאלים במזבלה בישראל. כשביקרנו בחו"ל, מארחינו לקחו אותנו לא פעם לבריכות הביוב ולמזבלות שבהן אפשר היה למצוא ציפורים רבות. לפני הנסיעה לאנגליה אמרנו לבנות שנבלה את רוב הזמן ביערות ובפארקים, אבל ביום הראשון ברדינג כבר עקבנו אחר נחליאלים אנגליים, שעזבו את הפארק היפה ועפו ללון בבריכת הביוב.

השהות באירופה נקטעה על ידי מותו הפתאומי של אבי. התייתמתי משני הוריי בגיל 42.

כשחזרתי לישראל הוצעה לי משרת מרצה בכיר במחלקה לזואולוגיה בתל אביב. אני חושב שגם זה היה בזכות מנדלסון.

תחילת מחקר הזנבנים

באמצעות מחקר הנחליאלים הובהר לי שהמערכת האקולוגית משפיעה על הארגון החברתי של בעלי חיים: מדוע הם יוצרים להקות, טריטוריות או זוגות המגנים על טריטוריה. בספריית מכון אדוורד גריי קראתי את מחקריהם של סקוטש (Skutch) ואחרים על עזרה בקן (Skutch, 1935) . מאמרים אלה הפנו את תשומת לבי לבעיית העזרה בקן. ידעתי שבישראל יש עוזרים כאלה לזנבנים, והחלטתי לנסות להבין את המערכת שלהם.

בעזרת זהר צוק-רימון, ברוריה גל, ורמי דודאי, הטכנאי המצוין שעבד איתי על הנחליאלים, טיבענו אוכלוסייה של כ-20 קבוצות זנבנים סביב בית ספר שדה חצבה, אולם היה קשה לצפות בהם. הם נעשו יותר ויותר חששנים, כיוון שהגענו לקינים שלהם ותפסנו את חברי קבוצתם. הם ראו בנו טורפים, עד כדי כך שיכולנו לצפות בהם רק ממרחק גדול בטלסקופים או ממקומות מסתור לזמן קצר מאוד. למרבה המזל ב-1973 כשכבר כמעט התייאשתי והפסקתי את המחקר, ביקרתי בפלורידה את גלן וולפנדן (Glen Woolfenden) ואת העורבנים שלו. גלן הזמין אותי להצטרף אליו לתצפית. הוא לקח משקפת ומילא את כיסיו בבוטנים. שאלתי את עצמי אם הוא משאיר את הטלסקופים שלו במקומות מחבוא בשדה. הוא יצא מהתחנה, שרק, וכמה עורבנים באו בטיסה. אחד מהם נחת על כף ידו. הוא אמר לי שהאנשים בסביבה נוהגים להאכיל את הציפורים בבוטנים, ושהוא הצליח בקלות להרגיל אליו את האוכלוסייה שחקר. קיוויתי שהזנבנים יהיו נבונים לא פחות מהעורבנים, ושילמדו שנוכחות בני אדם יכולה להיטיב עמם. כך, התחלנו לתת לזנבנים פירורי לחם בכל פעם שפגשנו בהם. חלפה שנה שלמה - כל שנת 1974 - עד שאוכלוסיית הזנבנים הורגלה לאנשים. בתי תרצה הייתה הראשונה שהאכילה זנבן בר מהיד, את לצטמ מקבוצת "צומת". בסוף השנה כבר יכולנו לעמוד בין זנבנים בלי להפריע להתנהגותם, לשבת ליד הקן ללא מחבוא, ולראות אותם מזדווגים – דבר שהם לא עושים בנוכחות זנבן אחר. המשכנו לחקור את אותה אוכלוסייה מאז ועד היום [המחקר נמשך גם לאחר פטירתו של אמוץ]. בשנים האחרונות הרגלנו אלינו גם כמה עפרוני מדבר, בולבולים, חנקנים ושחורי זנב. אפשר לראות כל כך הרבה פרטים של התנהגות מתצפיות בציפורי בר המורגלות לאנשים בסביבתן הטבעית. הרגלנו את הציפורים גם לשם הוראת סטודנטים ועידוד תיירות אקולוגית.

תמונה 3 : זנבנים משחקים כמו גורים

במהלך השנים ביקרו בשטח המחקר מדענים רבים. סטודנטים ומתנדבים רבים השתתפו במחקר, חלקם מחו"ל: קניה, יפן, ניו זילנד, אוסטרליה, ארה"ב, קנדה, בריטניה, גרמניה ועוד – רבים כל כך עד שלא ניתן להזכיר כאן את כל שמותיהם.

עקרון ההכבדה

לימדתי באוניברסיטה קורס שנקרא "סוציו-אקולוגיה". באותו הזמן לא ידעתי שאני סוציו-ביולוג: ספרו של ווילסון לא פורסם עדיין. ב-1972, כשניסיתי להסביר לתלמידיי את המודל של פישר לאבולוציה של זנב הטווס, יואב שגיא הטיל ספק במודל זה. הוא שאל מדוע נקבות, אשר לדברי פישר, התחילו את התהליך בכך שבחרו בטווסים עם הזנב הארוך ביותר, כיוון שאורך הזנב היה ביחס ישיר לטיב הזכר, המשיכו לבחור זכרים לפי אורך הזנב, גם כאשר, לפי פישר, אורך הזנב פגע באיכותו של הזכר, וכבר לא היה יחס ישיר בין אורך הזנב לטיב. שוכנעתי שיואב צודק וניסיתי למצוא הסבר טוב יותר. תוך כמה חדשים פיתחתי את עקרון ההכבדה handicap principle (התחלתי להשתמש במונח handicap principle רק במכתב שכתבתי הביתה בספטמבר 1973). הצעתי שהעומס, שמטילים הסימנים של ברירה זוויגית, בוחן ומפרסם את איכות הזכרים. רק זכרים באיכות גבוהה יכולים לשאת זנב מסורבל. לפיכך, נקבות שבוחרות בזכרים עם הסימנים המפותחים והמעיקים ביותר, בוחרות בוודאות את הפנוטיפים הטובים ביותר בין הזכרים שעומדים לפניהן. לטענתי, העומס פועל כמו handicap בספורט, כלומר זה דומה להכבדה, שמתחרה חזק לוקח על עצמו, כדי לאפשר למתחרה חלש יותר להשתתף במשחק. למשל, handicap במרוצי סוסים הוא משקל יתר שמוסיפים לאוכפי הסוסים המובילים. ניצחון עם handicap מקנה מעמד גבוה יותר למנצח. משפחתי קיבלה את התאוריה בלי שום בעיות. נעמה השתמשה בה מאוחר יותר בסמינרים להיסטוריה אנושית. עמיתיי למקצוע התלהבו פחות. אחת הבעיות הייתה סמנטית: כשבחרתי במונח handicap principle לא ידעתי שהמונח handicapped נעשה באותה התקופה למונח התקין פוליטית ל"בעל מום". בספרו The Selfish Gene, מזכיר דווקינס (Dawkins) כי שאל אותי אם זכר צריך לכרות יד או רגל כדי להיות מושך. חוקרת אמריקאית הייתה בטוחה ש"בעל מום" הוא המשמעות היחידה של המונח, וכשניסיתי להסביר מדוע השתמשתי במונח זה, היא נעלבה ושאלה אותי אם אני מנסה ללמד אותה אנגלית.

התיאור של ניסיונותיי להסביר לעמיתיי בחו"ל את עקרון ההכבדה מבוסס על מכתבי הביתה באותה תקופה.

בינואר 1973 ביקרתי שוב באוקספורד. דיברתי על עקרון ההכבדה עם טינברגן, יאן ניוטון, מיק קולן, ואחרים, שהביעו התעניינות אולם לא השתכנעו. אני עצמי הבנתי באותו הזמן שעקרון ההכבדה פועל לא רק בסימנים שבבחירה זוויגית, אלא מסביר את האבולוציה של כל מערכת סימון. הוא מסביר למה המצרים בנו פירמידות ואת הפסלים הגדולים והמסתוריים של איי הפסחא. גם תופעות רבות שנהגו להסביר באמצעות ברירת קרובים, מוסברות טוב יותר על ידי

עקרון ההכבדה, שהופך את הסבר ברירת הקרובים למיותר. הבנתי שיהא עליי לכתוב ספר כדי להסביר את הרעיונות האלה. כתיבת הספר נמשכה יותר מ-20 שנה (זהבי וזהבי, 1996).

שלא כמו המאמר על מרכזי המידע, רעיון עקרון ההכבדה עורר התנגדות רבה. באוגוסט ובספטמבר של שנת 1973 ניתנה לי ההזדמנות לדון בעקרון ההכבדה עם עמיתים למקצוע. שוחחתי בעניין עם מינרד סמית ורוברט סלנדר Robert Selander בכנס הבין-לאומי של ביולוגיה סיסטמתית ואבולוציונית - International Congress of Systematic and Evolutionary Biology בבולדר, קולורדו. מיינרד סמית הביע עניין, אך לא שוכנע. עם זאת, הוא הבטיח לשקול את פרסום מאמרי בעיתון, לאחר שאכתוב אותו. סלנדר היה יותר פתוח. קיימנו דיונים ארוכים שנמשכו לאחר מכן כשביקרתי אותו באוסטין, טקסס. שם השתמשתי בפעם הראשונה במונח handicap principle במכתבי הביתה. באותו ביקור בארה"ב העליתי את הרעיונות בכינוס האתולוגי בוושינגטון. אנשים התעניינו אבל, כרגיל, לא היו משוכנעים. אני חושב שהבעיה הייתה שהעיקרון הוא יותר מדי בסיסי ופשוט מכדי להיות 'מדעי'. הוא התקבל כ'לגיטימי' רק שנים לאחר מכן, כאשר אלן גראפן יצר מודלים פורמליים (formal models) של עקרון ההכבדה (Grafen, 1990a, b). עם הזמן מצאתי שכלכלנים, אנתרופולוגים ואנשי מקצוע אחרים, העוסקים בבני אדם, אינם מתקשים כלל לקבל את עקרון ההכבדה. במוזיאון הסמיתסוניאן בוושינגטון התרשמתי במיוחד מההכבדה שבגושי האבן העצומים, המשמשים ככסף באיי יאפ (Yap) שבאוקיאנוס השקט.

באותו קיץ יצרתי קשר עם כמה קבוצות מחקר שעסקו בציפורים קבוצתיות שונות, ובתום הכנסים נסענו, קבוצה של אתולוגים ישראלים, כולל מנדלסון, לקוסטה ריקה, שם בילינו כמה ימים עם סנדי וורנקמפ (Sandy Vehrencamp) באזור המחקר שלה, וצפינו ב - anis, מז'אק ברדבורי (Jack Bradbury) למדתי על עטלפים קבוצתיים והתרשמתי מהמחקרים על היקאנות (jacanas)החיות בריבוי זכרים. משם המשכנו לאי בארו קולורדו שבפנמה, ושם למדתי מיעל לובין על העכבישים החברתיים. ביקרתי גם את גלן וולפנדן בפלורידה עם העורבנים המורגלים שלו.

באוסטין שוחחתי הרבה עם סלנדר (Selander). דיברנו על איך תנאי הסביבה מעצבים את המבנה החברתי ואת מערך הרבייה של בעלי חיים שונים, כולל חרקים חברתיים, במחשבה שמערכות רבייה פועלות כקווי ייצור. במיוחד דנו בהשפעת הסביבה על כך שזוויג זה או האחר ייקבע כדומיננטי (פרק 14 זהבי וזהבי, 1996). סלנדר ניסה לעניין אותי בכמה מאמרים עם מודלים פורמליים, אך מצאתי כי אף שהמתמטיקה הייתה מתוחכמת, ההנחות הביולוגיות שבבסיס המודלים היו בדרך כלל פשטניות מדי, ולעתים קרובות שגויות לחלוטין. עדיין אינני מבין מדוע מודלים פורמליים נחשבים טובים יותר מניתוח לוגי מילולי בנוגע להתפתחות מערכי התנהגות חברתית. יחסים חברתיים הם מסובכים מדי למודלים מתמטיים פורמליים, אבל הלוגיקה של התפתחות מערכות חברתיות ניתנת לפתרון בדיון מילולי. באוסטין תפסתי גם שעקרון ההכבדה יכול לפתור את בעיית האלטרואיזם: אפשר לראות באלטרואיזם סימן המודד ומראה את המעמד החברתי של האלטרואיסט, ואת ההשקעה בפעולה האלטרואיסטית

כ"הכבדה" שמיצגת את אמינות הסימן (Zahavi 1977a). בדרך זו אפשר להסביר אלטרואיזם כברירת הפרט. באותו הזמן הבנתי גם את נקודת התורפה של מודלים של ברירת קרובים והדדיות. החולשה המשותפת לכל המודלים של ברירה שאיננה ישירה היא שכולם אינם עמידים בפני טפילות חברתית, שיכולה להרוס כל מערכת המבוססת על ברירה שאיננה ישירה (Zahavi, 2003).

רוברט טריוורס – (Robert Trivers) אמר לי בביקורי בהרווארד מאוחר יותר באותו החודש כי רצה 'לזרוק אותי מכל המדרגות' משום כפירה זו, אולם נזכר בזמן שסלנדר אמר לו בשיחת טלפון שכדאי שיקשיב לי, משום שאף על פי שאינני משתמש במונחים המקובלים, אני אומר דברים חשובים. בהרווארד ביליתי את רוב זמני בניסיון לשכנע את טריוורס, אך ללא הצלחה. נפגשתי גם עם א. מאייר - E. Mayr, א. ווילסון - O. Wilson ואחרים. חזרתי הביתה בערב יום כיפור 1973. למחרת פרצה המלחמה.

מלחמת יום כיפור

באוקטובר 1973 ישראל הותקפה על ידי מצריים וסוריה. במשך המלחמה התנדבתי לשרת כנהג אמבולנס. הגדוד שלנו לא השתתף בלחימה. היה לי הרבה פנאי לקרוא את ספרו של דארווין על ברירה זוויגית. בערבים הארוכים במדבר הקשבתי לבדיחות ולפטפוט של החיילים הצעירים, וראיתי שלמרות שהכרתי את כל המילים, לא תמיד הבנתי את הבדיחות, משמעויות המשפטים, או ניואנסים אחרים בשיחות. פער גילים של 20 שנה בלבד הספיק להתפתחות של שוני גדול בשפה.

חזרה ל"שגרה"

בקיץ 1974 ביקרתי שוב באוקספורד בדרכי לכנס האורניתולוגי הבין-לאומי ה-16 בקנברה שבאוסטרליה. נהגתי בדרך כלל להתארח אצל ידידים וחברים למקצוע, וכך למדתי על המחקרים שלהם ודיברנו על רעיונות חדשים. אני מתנצל שאינני יכול להודות באופן אישי לכולם בשורות אלה.

באוקספורד העברתי סמינר, שבו טענתי כנגד ברירת קרובים, וניסיתי להסביר את ההיגיון שבעקרון ההכבדה. שנים אחדות לאחר מכן שוחחתי על כך שיחה ארוכה עם אלן גראפן. חלף עוד עשור ועוד שתי הרצאות, עד שגראפן השתכנע, ובעקבותיו הקהילה הסוציו-ביולוגית, בנכונות ובחשיבות של עקרון ההכבדה.

בדרכי חזרה מאוסטרליה ביקרתי את מיינרד סמית בביתו בסקס. דנו בעקרון ההכבדה תוך הליכה בשדות הפתוחים סביב הבית. הוא הודה שעקרון ההכבדה הוא רעיון מושך, אך עמד על כך שבלי מודל פורמלי לבדוק אותו, הוא לא ישתכנע. אני טענתי שההיגיון בעקרון ההכבדה יכול להיבחן במודל מילולי. אני אסיר תודה למיינרד סמית שקיבל כעורך את המאמר שלי ל-Journal of Theoretical Biology, גם ללא מודל פורמלי. יתר על כן, מאמרו נגד עקרון ההכבדה (Maynard-Smith 1976) עורר אחרים להתייחס למאמר שלי. אני חב לו רבות על

פרסום העיקרון, שאחרת אולי לא היה מעורר את תשומת הלב הנדרשת, כמו כמה מאמרים אחרים שלי שפורסמו אחריו והתמקדו בבעיות בסיסיות באבולוציה, למשל המאמר על בדיקת הקשר "The Testing of the Bond" (Zahavi 1977c). מאמרי "Mate Selection: a Selection for a Handicap" פורסם לבסוף ב-1975, ומיד מצאתי עצמי מתווכח על ההיגיון שבעקרון ההכבדה עם תאורטיקנים (Davis & O'Donald 1976; Kirkpatrick 1986), שגם הם, כמו מינרד סמית, דחו את עקרון ההכבדה על פי מודלים גנטיים, למרות שאני בבירור דנתי בו כעיקרון המשמש ביחסי גומלין בין פנוטיפים, בפרט מ-1977 ואילך (Zahavi 1977a,b). המודל הפשוט של עקרון ההכבדה נחשב על ידי תאורטיקנים לאינטואיטיבי, למרות הסתמכותו על היגיון לוגי יציב. מסיבה שאינני מבין, מודל לוגי נחשב לעתים קרובות "אינטואיטיבי" ורק מודלים מתמטיים נחשבים ראויים על ידי התאורטיקנים, אפילו אם הנחות היסוד שלהם פשטניות באופן שאיננו מתאים למציאות.

על כל פנים, היו גם יוצאים מן הכלל. Hamilton and Zuk (1982) השתמשו בעקרון ההכבדה להציע שנוצות צבעוניות מפרסמות בריאות וחוסר טפילים. Diamond (1990) השתמש בעקרון ההכבדה להסביר למה יש השותים אלכוהול ומשתמשים בסמים. לשאלתי: איך זה שהוא משתמש בעקרון ההכבדה, בשעה שרבים כל כך אינם מקבלים את דעתי, ענה שהעיקרון "simply made sense".

בשיחה בכנס האתולוגי בפרמה שבאיטליה בספטמבר 1975, הצגתי את עקרון ההכבדה וציינתי שהוא יכול להסביר את האבולוציה של האלטרואיזם. לורנץ התרשם מאוד, ונראה כי אף שמח, כיוון שלא אהב את השימוש במודלים הפורמליים שהשתלטו על הסוציוביולוגיה.

באותה עת התרשמתי מאוד מספרו של שלינג: (The Strategy of Conflict Schelling 1960), ובפרט מהצעתו שקונפליקט איננו רק עניין של שני בעלי המחלוקת: פעמים רבות יש גם צד שלישי המתבונן מהצד. השתמשתי בהיגיון זה להסביר שבנוסף למסמן ולמקבל הסימן, יש גם גורם שלישי, שיש לו חלק בעיצוב סימנים מסוימים (זהבי וזהבי, 1996). במאמרי הקצר "Why Shouting" (Zahavi 1978a) הצעתי שקולות הבקשה הרמים של גוזלי זנבנים מכוונים גם למשיכת תשומת לב של טורפים, כדי להכריח את הוריהם לטפל בהם.

בסתיו 1976, כשביקרתי שוב בהרווארד, פגשתי את T. Schelling ואת תלמידו Michael Spence, אשר הציע רעיון דומה לעקרון ההכבדה, בכך שהסביר את חשיבות העומס המוטל על סטודנטים בהשגת תואר אקדמי כבחינת איכות (Spence 1973). היה קל להסביר להם את עקרון ההכבדה (שניהם קיבלו את פרס נובל שנים אחדות לאחר מכן).

המילטון היה בין המבקרים שבאו למחקר הזנבנים בחצבה. אינני בטוח שביקור זה שכנע אותו בעקרון ההכבדה, אולם ודאי שלא הצלחתי לשכנע אותו בחולשת תאוריית ברירת הקרובים שפותחה על ידו. המילטון הזמין אותי באדיבות ב-1989 להעביר סדרת שיחות באוקספורד. קיוויתי שסדרה של שיחות תשכנע לפחות כמה מאנשי אוקספורד בתקפותו של עקרון ההכבדה. הפעם הצלחתי. בסוף השיחה השנייה, גראפן הכריז שאני צודק ושהוא מצא דרך ליצור מודל פורמלי של עקרון ההכבדה. בהמשך הוא פרסם שני מודלים פורמליים (Grafen

1990a,b),שהוכיחו את עקרון ההכבדה למי שהתעקשו להסתמך רק על מודלים מתמטיים. במאמריו ציין גראפן גם ש"המסקנות הביולוגיות העיקריות" של המודלים שלו הן "כמו אלה של המאמרים המקוריים של זהבי על עקרון ההכבדה" ו"עקרון ההכבדה הוא עקרון אסטרטגי, המובהר (elucidated) באופן נאות על ידי תאוריית המשחק (Game theory), אבל, למעשה, הוא פשוט במידה שאיננה מצריכה הבהרה פורמלית". סוף-סוף הסוציוביולוגים קיבלו את העיקרון. רבים מעדיפים את המונחים costly signaling או honest advertisement ודומיהם, בלי המונח handicap, אבל הרעיון הבסיסי, שסימנים דורשים השקעה מיוחדת להבטחת את מהימנותם, התקבל מעתה באופן כללי. בכנס ב-1990 מינרד סמית תמך באופן גורף בעקרון ההכבדה, אולם גם מינרד-סמית וגם גראפן, וכמותם גם רבים מהסוציוביולוגים, לא קיבלו את דעתי על כך שכל סימן ביולוגי דורש הכבדה (Maynard-Smith & Harper 2003).

רבים מעמיתיי טענו שאני מעלה רעיונות חדשים מתוך דחף כלשהו "להיראות שונה". למעשה, ההיגיון של עקרון ההכבדה, יחד עם אמונה עיקשת שברירה טבעית פועלת רק ברמת הפרט באופן ישיר, גרמו לכך שהיה עליי לחשוב מחדש על הרבה מהפירושים להתנהגות חברתית, המקובלים היום על סוציוביולוגים. במהדורה השנייה של 'הגן האנוכי', ציין דוקינס כי אם עקרון ההכבדה הוא נכון, "ייתכן שנצטרך לשנות באופן מהותי את כל התפיסה שלנו -" it might necessitate a radical change in our entire outlook". למרבה הצער, השלכות אלה של עקרון ההכבדה לא עלו עדיין לדיון בקהילה המדעית. הרבה מהפירושים הללו נידונו בספרנו 'טווסים, אלטרואיזם ועיקרון ההכבדה' (The handicap principle, 1997). כמעט כל אחד מ-18 פרקי הספר דן בדרך חדשה בתופעות חברתיות. במאמר שפרסמתי ב-2003, ציינתי שעובדת היותי בפריפריה היוותה עבורי יתרון: אילו הייתי תלוי בעמיתים שלי להתקדמות מקצועית במחקר או במעמדי החברתי, לא הייתי יכול לפתח את עקרון ההכבדה בשנים הרבות שבהן כמעט כולם דחו אותו. למזלי, חייתי בפינה נידחת של העולם, ובדרך כלל נפגשתי עם סוציוביולוגים אחרים רק פעם בשנה, בכנסים. בישראל מעמדי החברתי והקריירה המדעית שלי היו מובטחים בגלל עבודתי ה"אלטרואיסטית" הקודמת בשמירת הטבע.

נסיעות וצבעים

הרביתי לנסוע, לרוב עם אבישג ולפעמים גם עם הבנות – היינו במדבריות הנמיב והקלהארי, בפרו ובגלפגוס, באוסטרליה, ביפן, תאילנד ואינדונזיה וכמובן בצפון אמריקה ובאירופה. ביערות הטרופיים של העולם הישן והחדש, בביצות ובחופי הים. בנסיעותינו פגשנו חוקרים רבים, ביקרנו במרכזי המחקר שלהם, צפינו במחקרים ולמדנו מהם על תצפיותיהם ולעתים קרובות נהנינו מהכנסת האורחים בבתיהם. אני מתנצל על כך שאינני יכול במאמר זה להודות לכל אחד ואחד מהם בשמו. בכל מקום בו ביקרנו ניסינו לבחון ולהבין את ההיגיון בבחירת הצבעים לנוצות הצפורים. ההתמחות של אבישג בהשפעת אורכי הגל של האור על התפתחות

הצמחים סייעה לנו בכך. המסקנות העיקריות שהגענו אליהן לגבי השימוש בצבע מסוים לפרסום מתוארות בספרנו .

דבורים נאמנות

בנסיעות הארוכות שלנו בחו״ל ובנסיעות השבועיות בין המחקר בחצבה וביתנו בתל אביב, דנו ולעתים התווכחנו אבישג ואני על פרוש התצפיות שלנו או של חברינו. כך ניסינו להבין מדוע דבורים נשארות נאמנות למין הפרח שהן מאביקות. השאלה עלתה יום אחד כשעמדנו עם חברנו ועמיתנו, פרופסור דני כהן, ליד המחלקה לבוטניקה באוניברסיטה העברית בירושלים. הפרחים בערוגה נראו כמו קטנית, אולם למדנו מדני שהם לא השתייכו למשפחת הקטניות. דני העיר שהפרחים אולי נראים כמו קטנית, כדי לרמות את הדבורים ולמשוך אותן. בדרכנו לחצבה התחלנו לחשוב על מערכות הצמחים והדבורים. ידענו שכאשר הדבורים אוספות אבקה, דבורי דבש ואחרות נשארות נאמנות למין אחד של צמח בכל מסע איסוף. ברור שזה לטובת הצמח, המקבל ושולח אבקה רק לבני מינו, אולם לא הבנו מה גורם לדבורים להישאר נאמנות למין צמח אחד במקום לאסוף אבקה מהפרח הקרוב ביותר. ידענו שכאשר דבורי דבש אוספות צוף, הן אינן נאמנות לסוג פרח מסוים אלא עוברות מפרח לפרח ללא קשר למינו או מיבנהו. לפיכך, החלטנו שהצמחים גורמים לדבורים בדרך כלשהי להישאר נאמנות להם. התשובה ההגיונית הייתה לחפש את הפתרון בגרגרי האבקה.

ידענו שגרגרי אבקה שונים מאוד אלה מאלה בצורה, בגודל ובמבנה, אפילו בין מינים קרובים. שיערנו שאולי גרגרי האבקה של אותו המין יכולים להצמד זה לזה וליצור מטען מסודר ואילו מטען המורכב מגרגרי אבקה ממינים שונים לא היה נצמד היטב והדבורים היו עלולות לאבדו בדרך לכוורת. אם גרגרי אבקה ממינים שונים גורמים לאבדן המטען, עדיף לדבורה להשקיע זמן בחיפוש פרחים מאותו המין. שיתפנו פעולה עם ד״ר אבנר כהן ממכון וולקני ועם פרופסור דן איזיקוביץ (דיני) מאוניברסיטת תל אביב, המתמחה בהאבקה, ובחנו מטעני אבקה (צמידות) במיקרוסקופ אלקטרוני. ואמנם מטענים מאבקה של אותו המין יצרו מטען מסודר, שבו הגרגרים התאימו בצפיפות זה לזה, אבל אפילו גרגר זר אחד פגע בסדר ולא פעם מצאנו צמידות שנשברו במקום בו נכנסו גרגרי אבקה זרים (Zahavi et al. 1984). בהמשך דיני ותלמידיו הרחיבו ואיששו תצפיות אלה.

קוקיות

מערכת היחסים בין חלק מהקוקיות ופונדקאיהן גם היא מוסברת בדרך כלל כרמאות. ב-1975 התארחתי אצל Karl Vemon באזור שבו חקר חנקנים helmet shrikes בזימבבווה. בערבים ישבנו ליד הבונגלו והקשבתי לסיפוריו על מחקריו בנושא טפילות חברתית בציפורי דרום אפריקה. אחד הסיפורים היה על קוקייה שדחפה את הפונדקאית מהקן והטילה בו ביצה, בזמן שהפונדקאית עומדת בשולי הקן. הקוקייה סיימה ועזבה, והפונדקאית חזרה לדגור בלי לטרוח לסלק את ביצת הטפיל, שהייתה שונה בצבע ובגודל מביציה שלה. סיפור זה לא תאם

את התאוריה שהייתה מקובלת בזמנו, שלפיה טפיל חברתי מרמה את הפונדקאי בכך שהוא מחקה את ביצי הפונדקאי. כמו כן, אין היגיון להניח שהברירה הטבעית "עדיין לא הספיקה" לבחור פונדקאי חכם יותר. באחד הלילות הארוכים בחנתי ובניתי את "מודל המאפיה". במאמרי (Zahavi 1978c) לא השתמשתי במונח "מאפיה" אלא תיארתי אסטרטגיה הדומה לזו של המאפיה, כדי להסביר את ההיגיון במודל. הצעתי שהקוקייה חוזרת לקן ובודקת אותו. אם אין בקן ביצים או גוזל של קוקיה היא טורפת את הצאצאים חשוב לציין שהרווח לקוקייה איננו הענשת הפונדקאי אלא המזון. הטריפה עשויה גם לגרום לפונדקאית להטיל מחדש בקן הנמצא בטריטוריה של אותו טפיל. המונח "מודל המאפיה" הוצע על ידי סולר במאמרו על הקוקייה המצויצת (Solar et al 1995). אבישג ואני ביקרנו את סולר והתארחנו עם קבוצתו במערות המגורים שלהם, שם צפינו בהנאה ביחסים בין העקעקים הזנבתנים והקוקיות המצויצות (Zahavi & Zahavi 1997) .

סיפור הקוקיות האירופיות והקניות, שהן הפונדקאיות שלהן, הוא אחר לגמרי. הקוקייה האירופית היא טפיל קינון מצליח. כשביצה שלה מתקבלת, הגוזל הטפיל הורג את כל צאצאי הפונדקאי, ובכל זאת, באותה אוכלוסייה של פונדקאים, יש פרטים המסלקים את ביצת הקוקייה, בעוד שאחרים אינם דוחים אותה. אוכלוסיות מעורבות כאלה נמצאות בכל אירופה ואסיה, מבריטניה עד יפן. לא האמנתי שיכול להיות מצב שבכל השטח הגדול הזה הברירה הטבעית "עדיין" לא חיסלה את הקניות שאינן דוחות ביצים של קוקיות. שיערתי שיש גורם כל שהוא המקיים את שיווי המשקל בין הפרטים שמקבלים את ביצת הטפיל לאלה הדוחים אותה אך מובן שלא ידעתי מהו. תלמידי, ארנון לוטם, החליט לחקור מדוע יש קניות שאינן דוחות את ביצי הקוקייה האירופית. ניק דייוויס לא הצליח למצוא לו מקום באוקספורד, וארנון החליט לחקור את הקוקיות והקניות ביפן, בשיתוף פעולה עם הירושי נקמורה (Nakamura). פגשנו את הירושי ואת משפחתו שנה קודם לכן בביקורנו ביפן, ונהנינו מהכנסת האורחים שלהם וביקרנו גם באזור המחקר שלו. המסקנה ממחקרו של ארנון הייתה כי ההבדל בין הקניות שמקבלות ביצי קוקיות לאלה הדוחות אותן איננו פולימורפיזם גנטי אלא גיל: הצעירות בדגירתן הראשונה נטו לקבל את ביצת הקוקיה בעוד הקניות המבוגרות לרוב דחו אותן. ארנון הציע שבקינון הראשון לא הכירה הקנית עדיין את הדגם המיוחד של ביציה ויש חשש שתסלק את ביציה במקום את ביצי הטפיל (Lotem et al. 1995) . חשוב לציין שהברירה הטבעית יכולה להביא לכך שקוקיות יטילו ביצים הדומות לביצי קניות באופן כללי, אך איננה יכולה להתאים אותן לדגם הביצים המיוחד לפרט מסוים.

מחקרו של ארנון ענה על השאלה מדוע יש פונדקאים שאינם דוחים את ביצי הטפיל, אבל לא הסביר מדוע הם מאכילים את גוזלי הטפיל, למרות היותו שונה כל כך מגוזליהם. לדעתי, האכלת הגוזלים מקנה "יוקרה חברתית" ופרט שאיבד את האפשרות לגדל גוזל משלו באותה שנה מוטב לו לטפל בגוזל זר מאשר לא להאכיל אף אחד. יוקרה כזו עוזרת לפונדקאי ברבייה בשנים הבאות. תשובה זו דומה לפרשנותי לעזרה בקן אצל ציפורים קבוצתיות: גם שם

העוזרים מאכילים צאצאים שאינם שלהם, ושפעמים רבות כלל אינם קשורים אליהם בקשרי מוצא.

כמה השלכות של עקרון ההכבדה

רוב הדיון מכאן והלאה מופיע גם בספר ובמאמרים שלי, אולם ייתכן שהקוראים יתעניינו במעקב אחר קווי המחשבה שהובילו לפיתוח כמה מההשלכות של עקרון ההכבדה. אשתי, אבישג זהבי, עזרה לי לפתח ולנסח את הרעיונות טוב יותר בספרנו ובמאמרים רבים, והיה לה חלק חשוב בעיצובם ובבירורם.

"אינפלציה" של סימנים ושני מסלולי הברירה הטבעית

סימן ביולוגי הוא תכונה שהתפתחה אצל המסמן כדי להעביר אינפורמציה שתגרום למקבל הסימן לשנות את התנהגותו באופן שיועיל למסמן. למקבל הסימן כדאי לשנות את התנהגותו רק אם הסימן הוא אמין, כלומר שיש מתאם בין הסימן והמסר. (הערה: השפה האנושית איננה נכללת בהגדה זו ואיננה "סימן ביולוגי" – אין בה קשר בין מבנה הסימן לתכונות שהוא מייצג).

שנים רבות הטרידה אותי השאלה איך אפשר להוכיח שבסימנים ההשקעה היא מהותית, ולא תופעת לוואי כמו בכל תכונה אחרת. כדי לענות על שאלה זו היה צורך להגדיר את ההבדל בין ברירה של סימנים וברירת תכונות שאינן סימנים. ההבדל התבהר לי כשנעמה בתי שלמדה היסטוריה באוניברסיטה העברית בירושלים, הכינה סמינריון על התפתחות השימוש בתחרה לקישוט באירופה במאות ה-16 וה-17. התחרה הייתה יקרה מאוד בשל הכמות העצומה של העבודה המיומנת, שנדרשה כדי לייצרה. מחירה היה רב ממשקלה בזהב, ולכן היא הפגינה את עושרו של מי שלבש אותה. כשהומצאו המכונות לייצור תחרה, כך שלא ניתן היה להבדיל בינה ובין תחרה בעבודת יד, ירד מחירה פלאים (Pond 1973). בהתחלה אנשים השתמשו בכמויות גדולות של תחרה, אבל עד מהרה היא יצאה מהאופנה, כי כבר לא יכלה להעיד על ההבדלים בין עשירים לעשירים פחות.

הבנתי שהתיאור של נעמה לגבי השימוש בתחרה עשוי להשליך גם על הסוגיה שלי: סימנים יכולים להעיד על הבדל בטיב של הפרטים המסמנים רק אם הם מחייבים השקעה דיפרנציאלית ליצירתם. הם אפשריים לפרטים באיכות גבוהה, וקשים יותר לפרטים פחות איכותיים. כך נוצר מתאם בין הסימן לטיב המסמן. אם בגלל שינוי כלשהו פוחתת ההשקעה הדרושה ליצירת הסימן, וכל הפרטים, בלי קשר לטיבם, יכולים לסמן באותה מידה אובד המיתאם בין הסימן והטיב. במצב כזה נוצרת "אינפלציה" של סימונים, הסימן אינו אמין ולכן הסימן יוצא משימוש. בניגוד לברירת סימנים, תהליך כזה אינו מתקיים בתכונות שאינן סימנים, שבהם הפרטים מרוויחים מהפחתת ההשקעה בתכונה.

הסקתי שהברירה הטבעית כוללת שני מסלולים: הברירה ליעילות, שבוררת את מרבית התכונות, וברירת סימנים (הכוללת, בין השאר, את הברירה הזוויגית של דארווין). אינפלציה

מאפשרת לבחון את התאוריה שסימנים נבחרים בתהליך שונה מזה של שאר התכונות (Zahavi 1981a,b.; Zahavi & Zahavi, 1997). הבעיה היא שהאינפלציה היא תהליך אבולוציוני המתפתח במשך דורות רבים ולכן אינו ניתן לבדיקה בבעלי חיים רב-תאיים בניסוי קצר. לפיכך, התחלתי להתעניין ביחסים החברתיים של מיקרואורגניזמים, במחשבה שחילופי הדורות המהירים שלהם יאפשרו לבחון את ההנחה על ידי ניסיונות (ראה להלן), אך טרם מצאתי מעבדה שתעבוד איתי על ניסיונות כאלה.

ההכבדה במתן אינפורמציה ברורה ומדויקת

ניסיתי לבדוק האם יש סימנים ביולוגיים שאין בהם הכבדה, התמקדתי בסדרה של סימנים שנחשבו לסימנים המזהים קבוצה: מין, זוויג או קבוצת גיל. סימנים כאלה הם לא פעם קטנים מאוד, כגון נקודה או קו על הזנב, ונראה שכמעט אינם דורשים השקעה, והשאלה היא אם יש בהם הכבדה. הגעתי למסקנה שדוגמאות כאלה אינן מעבירות מידע בפני עצמן אלא משמשות קנה מידה להעברת אינפורמציה על תכונות חשובות כגון צורת הגוף, גודלו, תנועותיו וכו'. נקודה על המצח למשל תקל להעריך את צורת המצח. קישוטים אחרים, כגון קווים, פסים וכתמי צבע, מקלים על ההבחנה בגודל או בצורת הפרט וחלקי גופו או איכות תנועותיו (Zahavi 1978b). "סימני קבוצה" אלה, כמו כל סימן אחר, התפתחו מתוך תחרות בין פרטים להראות את יתרונם על פרטים אחרים מאותה קבוצה, לא כדי להראות את שייכותם לקבוצה (Zahavi 1978b; Zahavi & Zahavi 1997). ברור שכאשר הסימנים כבר היו קיימים, אפשר היה להשתמש בהם לאבחנה שהפרט משתייך לקבוצה מסוימת, אולם לא הייתה זו הסיבה הראשונית לבחירתם ולשמירתם על ידי הברירה הטבעית.

חסון (1991) ומינרד סמית והרפר (2003) הציעו שסימנים כאלה מעבירים מידע בלי הכבדה על המסמן. הם קוראים לסימנים כאלה "סימנים מגבירים"(amplifiers) ו"סימנים מגדירים" (indices). לדעתי, מתן מידע ברור ואמין על האיכות המדויקת של המסמן היא עצמה הכבדה סלקטיבית: הרווח וההפסד בסימנים כאלה שונים מפרט לפרט: מי שטוב יותר - מרוויח, כיוון שיתרונו נעשה ברור יותר; מי שטוב פחות - מפסיד, משום שהוא מראה את פגמיו ברור יותר ואינו יכול עוד להרוויח מעמימות לגבי איכותו. עם זאת, במצבים מסוימים אפילו הטוב ביותר בקבוצה עשוי להפסיד - אם פרט טוב ממנו נכנס לתחרות; ואף הנמוך ביותר ירוויח - אם פרט גרוע יותר יצטרף.

טקסיות

הטקסיות היא התהליך שבו מתפתחים סימנים מתכונות התנהגות, שאינן מהוות סימן מלכתחילה (Huxley 1914). הוקסלי הציע שתהליך הריטואליזציה נוצר מתוך האינטרס המשותף של המסמן ומקבל הסימון לסימון ברור. אולם התפיסה שסימנים האופייניים לקבוצה מתפתחים מתוך תחרות, גרמה לי להציע שגם ריטואליזציה מתפתחת מתוך תחרות בין פרטים הרוצים להפגין את איכותם. קל יותר להבחין בהבדלים קטנים בין מתחרים כאשר

התנאים דומים. זו הסיבה שיש כללים נוקשים לתחרויות בין בני אדם בתחומים כמו ספורט, יופי, ומוסיקה. טקסיות היא התהליך שמביא להתפתחות כללי התחרות (Zahavi 1980, Zahavi & Zahavi 1997).

רמאות וסימני איום

באמצעות עקרון ההכבדה הצלחתי לפרש מחדש הרבה אינטראקציות שנחשבו לרמאות או למניפולציה (ראה Dawkins & Krebs, 1978, כמו אלה המצוינים להלן.

הסימנים, המוסברים לעתים הקרובות ביותר כרמאות, הם סימני איום לדוגמה, רעמות של קופים ואריות, הנתפסות כאילו הן מגדילות את מראה הראש. אולם האם זו אכן מטרת הרעמות? ובהנחה שכן, מדוע צבע הרעמה לרוב שונה מצבע שאר הראש? לדידי, צבע הרעמה מראה אותה בבירור כחלק גוף נפרד. למעשה יש ברעמות הכבדה נוספת כי המסגרת שהן יוצרות סביב הראש מקטינה את מראה הראש. זו הכבדה שאריה או קוף בוגרים יכולים להרשות לעצמם, אבל צעירים אינם יכולים להרשות לעצמם להקטין את מראה הגולגולת (Zahavi; Zahavi & Zahavi 1997; Zahavi & Zahavi 2006).

זנבנים ואלטרואיזם

כשהתחלתי את מחקר הזנבנים ב-1971 לא האמנתי בפירושים שהתבססו על ברירה קבוצתית, אך כמו רוב החוקרים הייתי מוכן להסביר התאמות חברתיות באמצעות "ברירת קרובים" או "הדדיות". אולם, מנתונים שאספנו בשנים הראשונות של המחקר עלה כי קבוצות גדולות של זנבנים אינן מתרבות יותר מקבוצות בגודל ממוצע (Zahavi 1974, 1989). לפיכך, היה עליי להסביר מדוע כל הפרטים בקבוצות הגדולות משקיעים בעזרה, אם עזרתם איננה נחוצה. יתר על כן, תצפיות מפורטות הראו שפרטים מתחרים זה עם זה על מתן עזרה, ולעתים אף תוקפים חברי קבוצה אחרים שמנסים לעזור. תחרות זו התבררה לראשונה כאשר בתי תרצה ערכה תצפיות על שמירה במסגרת עבודת גמר בתיכון, היא מצאה שזנבנים מחליפים ישירות בשמירה זנבנים במעמד נמוך יותר מהמחליף אך כאשר השומר במעמד בכיר יותר, המחליף עלה לעמדה נמוכה מזו של השומר ורק לאחר שהבכיר נטש את עמדתו, המחליף עלה אליה. האכלה בין בוגרים גם היא כמעט תמיד חד כיוונית: זנבן בכיר מאכיל זנבן הנמוך ממנו במעמד החברתי. ראינו זנבנים בכירים תוקפים זנבן שלא ויתר על עמדת השמירה או כזה שסרב לקבל את המזון שהוצע לו. האכלות נעשות כמעט תמיד בשטח פתוח, והמאכילים בדרך כלל מפרסמים את הנתינה בקול 'פרررר' רם, המושך את תשומת לב שאר חברי הקבוצה, ראינו לא פעם בני קבוצה מתבוננים בהאכלה בין בוגרים, לפעמים אף מתערבים (Kalishov et al. 2005).

היות שפיתחתי את עקרון ההכבדה באותו הזמן שבו התחלתי במחקר הזנבנים, עלה בדעתי שייתכן שהזנבנים, ובעלי חיים קבוצתיים אחרים, משתמשים באלטרואיזם במקום בתוקפנות כדרך לפרסם את מעמדם ולהגדיל את יוקרתם החברתית (פרסטיג'ה). יתר על כן, אפשר לראות את ההשקעה באלטרואיזם כהכבדה המעידה על אמינות המסר (Zahavi 1977a,b).

נתונים שאספו סטודנטים ואחרים שעבדו עמי תומכים בתאוריה שאפשר לראות אלטרואיזם בזנבנים כדרך לבחון ולהעיד על יוקרה חברתית.

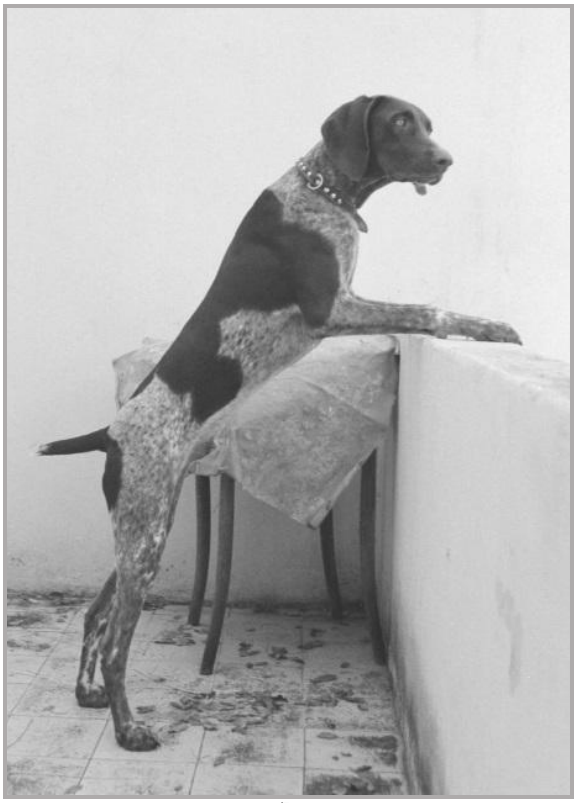
בשנת 1981 תמסי קרליל - Tamsie Carlisle הצטרפה אלינו. טמסי הגיעה לחצבה, לאחר שלמדה לתואר בוגר עם דווקינס, ולדוקטורט עם טריוורס – במילים אחרות, היא באה ממרכז תאוריות ברירת הקרובים והברירה ההדדית. היא חקרה את נושא העזרה בקן על ידי צעירים בני שנה. תוצאות מחקרה שכנעו אותה שהדרך היחידה לפרש את הנתונים שמצאה היא להניח שהזנבנים מתחרים על מתן עזרה, תופעה שאי אפשר להסביר דרך ברירת קרובים או ברירה הדדית (Carlisle & Zahavi 1986). כמו כן, הזנבנים לא אחת עוזרים לפרטים שאינם קרובים שלהם, אשר מצטרפים לקבוצותיהם, אף שהם מכירים אותם כלא-קרובים (כפי שאפשר להיווכח מהעובדה שאינם נחשבים כ"קרובים" בהקשר להימנעות מהזדווגות עם קרובים). התחרות על אלטרואיזם בין זנבנים נובעת מרדיפה בלתי פוסקת אחר יוקרה בין ציפורים קבוצתיות אלה (Zahavi 1990). הרעיון שהיוקרה החברתית חשובה בכל מערכת יחסים חברתית, כולל בין שני בני זוג, פתר את הבעיה שגיליתי בRavenglass- שנים רבות קודם לכן, כאשר שמתי לב לתחרות על דגירה בין הזכר והנקבה של השחפים שחורי-הראש. במקום שינסו לנצל זה את זה ולתמרן את בן הזוג להשקיע יותר בדגירה, הם התחרו עליה. עכשיו יכולתי להציע שכל אחד מהם משקיע בהעלאת יוקרתו החברתית בעיני בן זוגו.

תמונה 4: זנבן דומיננטי מאכיל ומחליף בשמירה שומר נחות ממנו

לא כל מי שחקר את אוכלוסיית הזנבנים שלנו בחצבה הסכים עם מסקנותיי. ג'ון רייט - (John Write), אשר בילה כמה עונות רבייה בחקר האכלה בקן ואסף מידע על שמירה, לא הבחין בתחרות בעזרה לקבוצה, ופירש את התוצאות שמצא כמודל של group augmentation, שהוא בעצם ברירה קבוצתית (Wright 1997). לדעתי, הוא העריך פחות מדי, ואולי לא שם לב להתנהגות שאנחנו מפרשים כתחרות.

כלבנו נמיר ותרומתו לתאוריית בחינת הקשר החברתי

הכלב הראשון והיחיד שהיה לי היה נמיר, פוינטר גרמני יפה וחמוד. התכוונתי לאמן אותו למצוא קינים של חוגלות, שאותן לחקור בתום מחקר הזנבנים. במשך כל עשר שנותיו אתנו היה נמיר מתוסכל, כי לא הרשינו לו לרדוף אחר חוגלות באזור המחקר. הוא לא התעניין בזנבנים, ונשאר ברצון בג'יפ כשהיינו בשדה. כשהיינו יוצאים מהג'יפ היה מיד עובר למושב הנהג, שכנראה נחשב בעיניו למכובד יותר. אחר כך היה נשכב לו מאחור, בלי לשים לב לזנבנים שקיפצו להם סביבו בחיפוש אחר פירורי אוכל. אף שהצלחתי לפקוד עליו שלא לרדוף אחרי חוגלות, לא הצלחתי לעצור בו מלרדוף אחר הארנבות שברחו לפני המכונית (הוא לא השיג אף אחת מהן).



תמונה 5 : נמיר

התרומה העיקרית של נמיר למדע הייתה הנוהג שלו לקפוץ עליי כשחזרתי הביתה עייף מעבודה, בדיוק כמו בנותיי הקטנות שנים רבות קודם לכן. המקום האהוב עליו בבית היה המעבר בין המטבח לחדר האוכל, מקום בו היינו חייבים לדחוף אותו הצידה כדי לעבור, או בכניסה לבית כשהבחין שאני מתכונן לצאת. באותו הזמן צפיתי בהצמדות, בסינוך ההדדי, ובפרט בריקודי הבוקר של הזנבנים בהם הם מצטופפים יחד כשהם דוחפים זה את זה או נדחקים מלמעלה או מלמטה כדי להיכנס בין שני זנבנים הצמודים זה לזה (תמונות 6-8). ההשוואה בין התנהגות הכלב, הזנבנים, והבנות בילדותן הייתה בלתי-נמנעת. הסקתי שבהכבדה על האחר, הפרטים בוחנים את הקשר החברתי ביניהם. התגובה להפרעה מספקת מידע מיידי וקנה מידה על המוטיבציה של השני לגבי הקשר. אם הקשר עם הפרט המציק איננו חשוב, מדוע שיקבל את המעמסה של שותף מפריע? במאמר הקצר והחשוב The testing of the bond (Zahavi 1977c) הכרתי בתרומתו של נמיר והודיתי לו.

סימנים בין מיקרואורגניזמים

התחלתי להתעניין בחקר סימנים והתנהגות חברתית של מיקרואורגניזמים משתי סיבות: א. לא האמנתי שאפילו חיידק או אמבה ימיתו את עצמם לטובת פרטים אחרים; וב. קיוויתי שחקר סימנים בין מיקרואורגניזמים יעלה אפשרות של מודל ניסיוני בו אוכל ליצור מצב של אינפלציה בסימנים (Zahavi & Ralt 1984).

השתמשנו בעקרון ההכבדה להסביר באמצעות מודלים של ברירת הפרט תכונות שהיה נהוג להסביר כאלטרואיזם במודלים המבוססים על ברירה קבוצתית (Shapiro 1998). אפשר שהחשוב ביותר בהם היה הפירוש שלנו לחיים החברתיים של הרירניות (slime molds), אלו אמבות החיות כבודדות אך במצב עקה מתקבצות ויוצרות גבעול, שחלק מהפרטים המרכיבים אותו עובר מוות מתוכנת (active cell death - ACD). הצענו (Atzmoni et al 1997; Zahavi 2005) שלאמבה שמצבה הפנוטיפי ירוד עדיף מוות מתוכנן על פני תמס (lysis) שכן זו הדרך הטובה ביותר להעביר לפחות חלק מהגנים שלה לדור הבא באמצעות טרנספקציה (transfection) ואפילו סיכוי קטן עדיף על פני האלטרנטיבה שהיא מוות כתוצאה מתמס. אני מאמין שפירוש דומה תופס גם לגבי הביופילמים של חיידקים, שנהוג לפרש במודלים של ברירה קבוצתית.

ייצור אנטיביוטיקה כתכונה אנוכית

מיקרוביולוגים מסבירים את הפקת האנטיביוטיקה על ידי חיידקים ככלי נשק שבאמצעותם אוכלוסיות של חיידקים נלחמות זו בזו. ברוס לוין, מאמהרסט, הפנה את תשומת לבי לבעיה בהסברת ההתפתחות של אנטיביוטיקה באמצעות מודל של ברירת הפרט. פירוש זה מעלה את השאלה למה שכל חיידק וחיידק יטרח לייצר אנטיביוטיקה? יש מיליוני חיידקים באוכלוסייה. לכל פרט שיפסיק לייצר אנטיביוטיקה יהיה יתרון לעומת פרטים המשקיעים בטובת האוכלוסייה. טריוורס (Trivers,1971) כבר ציין כי פרט, היכול לנצל אחרים ואיננו עושה

זאת, הוא אלטרואיסט. ברוס סיפר לי על מחקריו בחיידקים בביוב. הוא ציפה שהתחרות החריפה בין המינים הרבים של החיידקים תוביל להפקת אנטיביוטיקה רבה בביוב, אך הוא מצא את ההפך: רמת ההפרשה של חומרים אנטיביוטיים הייתה נמוכה מאוד, נמוכה מכדי לחסל אוכלוסיות של חיידקים הרגישים להם. הוא הסיק שחיידקים בביוב אינם משתמשים באנטיביוטיקה כנשק נגד אוכלוסיות אחרות. באותה תקופה צפיתי במעבדה של ג'ים שפירו בשיקגו באופן שבו כל חיידק שומר על מרחק מפרטים אחרים: כל אחד מוקף ברווח זעיר, כמו הרווח שיש סביב ציפור בלהקה. הצעתי שכל חיידק מפריש סביבו אנטיביוטיקה על מנת להתגונן משכניו. הצעה זו נסמכת על העובדה הידועה שתעשיית האנטיביוטיקה צריכה לבחור קווים ספציפיים של חיידקים כדי לייצר כמויות גדולות של אנטיביוטיקה. התפתחות האנטיביוטיקה דומה להתפתחות הקשת הארוכה (long bow) באנגליה. הקשת הארוכה פותחה ע"י האנגלים למלחמות בינם לבין עצמם. מאוחר יותר היא עזרה לחייליו של הנרי החמישי לנצח את הצרפתים בקרב אגינקורט – אך היא לא פותחה למטרה זו.

תמונה 6: סידור נוצות הדדי (סינוץ). צילום עודד קיינן

תמונה 7 : "ריקוד המים" - כשציפורי מדבר אלה מוצאות מים הן לא עומדות בפיתוי, הן מתרחצות ורוקדות ריקוד מיוחד

תמונה 8 : מאורגנים לשינה

סימנים כימיים: פרומונים והורמונים

בשנים האחרונות, בפרט משנת 2006 ואילך, האתגר המדעי העיקרי שהצבתי לעצמי הוא הניסיון להבין את הבחירה של סימנים כימיים. פרומונים המשמשים לתקשורת בין פרטים, הורמונים המשמשים לתקשורת בתוך הגוף הרב תאי ולאחרונה גם נוירוטרנסמיטורים. אני מציע שכמו כל סימן אחר, הם מעוצבים על ידי עקרון ההכבדה; במילים אחרות, שיש קשר בין המבנה הכימי שלהם למסר שהם מעבירים. הדמיון במבנה בין הרבה פרומונים והורמונים הביא אותי למסקנה שעקרון ההכבדה פועל אפילו בין תאים של יצור רב-תאי. ביצורים רב-תאיים עקרון ההכבדה מונע ייצור הורמונים על ידי תאים שאינם נמצאים במצב הפנוטיפי המתאים. תוצאות ראשוניות של מחקר בהורמוני מין כבר רמזו שיש מסר בטסטוסטרון ובאסטרוגן, ויש סיבה לכך שטסטוסטרון מופרש על ידי סוג אחד של תאים, ואסטרוגן על ידי תאים אחרים (Zahavi & Perel, 2011). הווה אומר שמבנה ההורמונים, כלומר התכונות הכימיות שלהם קשורות למסרים שהם מעבירים. (Zahavi 1993, 2006, 2008) אני ותלמידיי, לאחרונה בעיקר עם קית האריס, קוראים ספרות מחקר במיקרוביולוגיה, כימיה, אנדוקרינולוגיה והיסטולוגיה ודנים בהם עם עמיתים למחקר המומחים בתחומים אלה.

ברירה קבוצתית וברירת הפרט

אני משוכנע שהברירה הטבעית פועלת רק ברמת הפרט. אני מאוד מוטרד מהשימוש המחודש במודלים של ברירה קבוצתית (Wilson & Holldobler, 2005; Wilson & Wilson, 2007) ומהשימוש הנרחב במודלים של ברירה בלתי-ישירה, כמו ברירת קרובים והדדיות (reciprocity) להסברת תופעות של אבולוציה. הגישות התאורטיות האלה משפיעות על המחקרים: על הגדרת המטרות, תכנון המחקר, הנתונים הנאספים בתצפיות ובניסויים וכמובן שגם על פירוש התוצאות. תכונה מסוימת הנראית כעוזרת לקבוצה, אך נדמית כמזיקה לפרט הנושא אותה, מוסברת בדרך הקלה באמצעות מודל של ברירה בלתי-ישירה. הסבר כזה מונע מהחוקרים להמשיך ולבחון מדוע הפרט פועל כפי שהוא פועל. התשובה יכולה להיות שבסופו של דבר הפרט אינו ניזוק מפעולתו אלא מרויח ממנה, כמו הזנבן הצובר יוקרה מפעולתו האלטרואיסטית. לעתים מוצאים שהפרט בוחר באפשרות הטובה ביותר העומדת לרשותו בתנאים בהם הוא נמצא, כלומר, כל אפשרות אחרת תהיה גרועה יותר. דוגמה לכך היא מה שמצאנו ברירניות. פירושים המבוססים על ברירת הפרט דורשים לא פעם יותר נתונים, ולא תמיד קל למצוא אותם. היו מקרים שהצלחתי להציע פירושים, המבוססים על ברירת הפרט, לנתונים שחוקרים אחרים פירשו כברירה בלתי-ישירה.

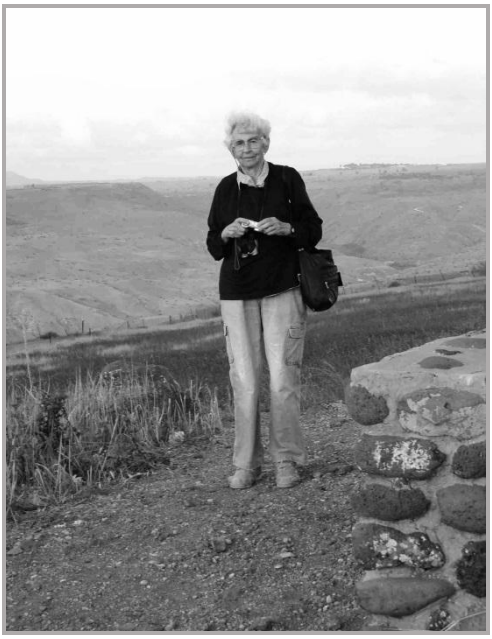
חמש עשרה שנה נדרשו "לאישרורו" של עקרון ההכבדה והתקבלותו כגורם המייצב את אמינותם של סימנים בין אורגניזמים. ייתכן שזמן רב יותר יידרש להבנת ערכו בעיצוב סימנים כימיים בתקשורת חברתית בחרקים, בין מיקרואורגניזמים ובין תאים בגוף הרב תאי. זו אחת

הסיבות שאני ממשיך ללמד תלמידים לתואר ראשון, בתקווה שבמוקדם או במאוחר יסתכלו על העובדות וימצאו הסברים כאלה.

סיכום

אני עדיין מעורב מאוד בשמירת הטבע ומנסה לשמר עד כמה שאפשר מהנוף הטבעי ומעולם החי של ישראל, בפרט במדבר. אני מייעץ לחברה להגנת הטבע ולרשויות ממשלתיות ומחנך מתנדבים צעירים ומבקרים בבית ספר השדה להעריך את הטבע וללחום על שמירתו.
אשתי אבישג ואני, שנינו עכשיו בגמלאות. אנו ממשיכים לצפות בזנבנים מוקדם בבוקר פעמים אחדות בשבוע. אנחנו מכירים אישית כל זנבן בשם שמורכב מראשי התיבות של צבעי ארבע הטבעות שלו. הכרנו את רובם מאז שיצאו מהקן. צפינו בהם כשהתחרו על קביעת מעמדם בקבוצותיהם, ועקבנו אחר גורלם כשעברו לקבוצות אחרות או נעשו פליטים. מעטים מהם מצליחים עם הזמן להתרבות לזמן קצר ולעתים אפילו לזמן ארוך מאוד. אנחנו מתאבלים כשהם עוזבים את העולם. אנחנו אוספים את סיפוריהם ומקווים שבסופו של דבר נמצא את הזמן לספר אותם בספר הזנבנים

תמונה 9 : נעמה ,כנרת ,תרצה ואמוץ. אבישג מאחורי המצלמה (2007)



תמונה 10 : אבישג 2010

References

זהבי וזהבי (1996) טווסים אלטרואיזם ועיקרון ההכבדה. הוצאת החברה להגנת הטבע --
הספר נמצא במרשתת ב https://www.zahavibabblers.com/about
להשגת עותק מודפס נא לפנות אל ד״ר עודד קינן 0533405863, oded@adssc.org ,
ההכנסות ממכירת הספר מוקדשות למחקר הזנבנים בחצבה.

Atzmoni, D., Zahavi, A. & Nanjundiah, V. (1997). Altruistic behaviour in Dictyostelium discoideum explained on the basis of individual selection. Curr. Sci. 72: 142—5.

Carlisle, T. R. & Zahavi, A. (1986). Helping at the nest, allofeeding and social status in immature Arabian babblers. Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 339—51.

Davis, G. W. F. & O'Donald, P. (1976). Sexual selection for a handicap. A critical analysis of Zahavi's model. J. Theor. Biol. 57: 345—54.

Dawkins, R. (1989). The Selfish Gene, 2nd ed. Oxford: Oxford University Press

Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: information or manipulation. In
Behavioral Ecology, ed. N. Davis & Krebs, J. R. , pp. 282—309. Blackwell. London:
Diamond, J. (1990). Kung Fu kerosene drinking. Nat. Hist. 99: 20—4
Grafen, A. (1990a). Biological signals as handicaps. J. Theor. Biol. 144: 517—46.
Grafen, A. (1990b). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. J. Theor. Biol. 144: 473—516.
Hamilton, W. D. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218: 384—7.
Hasson, O. (1991). Sexual displays as amplifiers. Practical examples with an emphasis on feather decorations. Behav. Ecol. 2: 189—97.
Heinrich, B. (1988). Winter foraging at carcasses by the three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven Corvus corax. Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 141-56.
Huxley, J. S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (Podiceps cristatus) with an addition to the theory of sexual selection. Proc. Zool. Soc. Lond. 35: 491—562.
Kalishov, A., Zahavi, A. & Zahavi, A. (2005). Allofeeding in Arabian Babblers (Turdoides squamiceps). J. Ornithol. 146: 141—50.
Kirkpatrick, M. (1986). The handicap mechanism of sexual selection does not work. Am. Nat. 127: 222-40.
Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. (1995). Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. Anim. Behav. 49: 1185—209.
Maynard Smith, J. (1976). Sexual selection and the handicap principle. J. Theor. Biol. 57: 239-42.
Maynard Smith, J. & Harper, D. (2003). Animal Signals. Oxford: Oxford University Press.
Parker-Rabenold, P. (1987). Recruitment to food in black vultures; evidence for following from communal roosts. Anim. Behav. 35: 1775—85.
Pond, G. (1973). An Introduction to Lace. London: Garnstone Press.
Schelling, T. C. (1960). The Strategy of Conflict. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Shapiro, J. A. (1998). Thinking about bacterial populations as multicellular organisms. A. Rev. Microbiol. 52: 81—104.

Skutch, A. F. (1935). Helpers at the nest. Auk 52: 257—73.

Soler, M. , Soler, J. , Martinez, J. G. & Moller, A. P. (1995). Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia? Evolution 49: 770—75.

Spence, M. (1973). Job market signaling. Q. J. Econom., 87: 355—74.

Tinbergen, N. (1951). The Study ofInstinct. London: Oxford University Press.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. Q. Rev. Biol. 46: 35—57.

Wahrman, J. & Zahavi, A. (1958). Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization. Proc. Xth Int. Congr Genetics 11: 304—5.

Ward, P. (1965). Feeding ecology of the black-faced dioch (Quelea quelea) in Nigeria. Ibis 107: 173-214.

Ward, P. & Zahavi, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as "information-centers" for food-finding. Ibis 115: 517—34.

Wilson, D. A. & Wilson, E. O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. Q. Rev. Biol. 82: 327-48.

Wilson, E. O. & Holldobler, B. (2005). Eusociality: origin and consequences. Proc. Natl Acad. Sci. USA 102: 13367-71.

Wright, J. (1997). Helping at the nest in Arabian babblers: signaling social status or sensible investment in chicks? Anim. Behav. , 45: 1439—48.

Zahavi, A. (1957). The breeding birds of the Huleh Swamp and Lake (Northern Israel). Ibis 99: 600-7.

Zahavi, A. (197 la). The social behaviour of the white wagtail, Motacilla alba, wintering in Israel. Ibis 113: 203-11.

Zahavi, A. (1971 b). The ålnction ofpre-roost gatherings and communal roosts- Ibis 113: 106-9.

Zahavi, A. (1974). Communal nesting by the Arabian Babbler, a case of individual selection. Ibis 116: 84—7.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. J. Theor. Biol. 53: 205—14.

Zahavi, A. (1977a). Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In Evolutionao,' Ecology, ed. B. Stonehouse, & C. M. Pen-ins, pp. 253—9. London: Macmillan Press.
Zahavi, A. (1977b). The cost of honesty (further remarks on the Handicap Principle). J. Theor Biol. 67: 603-5.
Zahavi, A. (1977c). The testing of the bond. Anim. Behav. 25: 246—7.
Zahavi, A. (1978a). Why shouting- Am. Nat. 113: 155—6.
Zahavi, A. (1978b). Decorative patterns and the evolution of aft. New Scient. 80: 182—4.
Zahavi, A. (1978c). Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. Am. Nat. 113: 157-9.
Zahavi, A. (1980). Ritualization and the evolution of movement signals. Behaviour 72: 77_81.
Zahavi, A. (1981a). Natural selection, sexual selection and the selection of signals. In Evolution Today, ed. G. G. E. Scudder & J. L. Reveal, pp. 133—8. Pittsburgh, PA: Carnegie-Mellon University Press.
Zahavi, A. (1981b). Some comments on sociobiology. Auk 98: 412—14.
Zahavi, A. (1981 c). The lateral display of fishes: bluff or honesty in signaling? Behav. Anal. Lett. 1: 233-5.
Zahavi, A. (1982). Some further comments on the gatherings of birds. Acta 18th Congr Int. Ornithol., ed. V. D. Ilychev & V. M. Gavrilov, vol. 2, pp. 919—20. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 1985.

Zahavi, A. (1983). This week's citation classic: The importance of certain assemblages of birds as "information centers" for food finding. Curr. Cont. 15: 26.
Zahavi, A. (1989). Arabian Babbler. In Lifetime Reproduction in Birds, ed. I. Newton, pp. 253—76. London: Academic Press.
Zahavi, A. (1990). Arabian Babblers: The quest for social status in a cooperative breeder. In Cooperative Breeding in Birds. Long-term Studies of Ecology and Behavior, ed. P. B Stacey & W.D. Koenig, pp. 103—30. Cambridge: Cambridge University Press.
Zahavi, A. (1993). The fallacy of conventional signaling. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B338: 227-30.

Zahavi, A. (1996). The evolution of communal roosts as information centers and the pitfall of group-selection: a rejoinder to Richner and Heeb. Behav. Ecol. 7: 118-19.

Zahavi, A. (2003). Indirect selection and individual selection in sociobiology: my personal views on theories of social behaviour. Anim. Behav. , 65: 859—63.

Zahavi, A. (2005). Is group selection necessary to explain social adaptations in microorganisms? Heredity 94: 143—4.

Zahavi, A. (2006). Sexual selection, signal selection and the handicap principle. In Reproductive Biology and Phylogeny ofBirds, Part B, ed. B. G. M. Jamieson, pp. 143—59. Plymouth: Science Publishers.

Zahavi. A. (2008). The handicap principle and signaling in collaborative systems. In Sociobiology of Communication, an Interdisciplinary Perspective, ed. P. D 'Ettorre & D. P. Hughes, pp. 1—10. Oxford: Oxford University Press.

Zahavi, A., Eisikowitch, D., Kadman-Zahavi, A. & Cohen, A. (1984). A new approach to flower constancy in honey bees. In 21 Symposium International sur la Pollinisation (Les Colloques de I'lNRA No 21) INRA Publ.(ed.), pp. 8

Zahavi, A. & Ralt, D. (1984). Social Adaptations in Myxobacteria. In Myxobacteria: Development and Cell Interactions, ed. E. Rosenberg, pp. 215—20. New York: Springer Verlag.

Zahavi, A. & Wahnnan, J. (1957). The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils andjirds of Israel (Rodentia: Gerbillinae). Mammalia 21: 341—80.

Zahavi, A. & Zahavi, A. (1997). The Handicap Principle. New York: Oxford University Press.