

משמעות הצבע האדום בפרחים המאבקים ע"י ציפרים

עמיר זבולוני ודן איזיקוביץ

מבוא

פרחי צפורים (bird flowers) מוגדרים כפרחים אשר מותאמים במיוחד להאבקה ע"י צפורים (Grant 1966).

פרחי צפורים נפוצים באזורים נרחבים על פני כדור הארץ: כל יבשת אמריקה, כל יבשת אוסטרליה, ניו זילנד, איי הוואי, החלקים הטרופיים של אסיה, אפריקה - מדרום לרצועת המדבריות, ועוד (Faegri and Van der Pijl 1979).

פרחי צפורים אינם מהווים קבוצה סיסטמטית אחת, אלא שייכים למספר רב של סוגים ומשפחות. כאשר אנו מזהים מין מסוים כפרח צפורים, אין להסיק מכך לגבי שאר בני הסוג ובודאי שלא לגבי כלל המשפחה. (ראה למשל: Grant and Grant 1965; Grant and Grant 1968). יש לעובדה זו משמעויות נרחבות לגבי האבולוציה של פרחי הצפורים, אולם לא נתעכב על כך בעבודה זו.

העבודה הנוכחית עוסקת בפרחי הצפורים "הקלאסיים", אלה אשר מבוקרים ע"י צפורים ממשפחת הקוליבריים (Trochilidae) באמריקה, וע"י בני משפחת הצופיתיים (Nectariniidae) באפריקה ואסיה.

צפורי פרחים (flower birds) הן צפורים אשר מבקרות באופן סדיר בפרחי הצפורים לשם חיפוש מזון, והן בעלות תכונות המאפשרות להן לגרום להאבקה הפרח תוך כדי נצול המזון שבו.

צפורי הפרחים נמנות על מספר משפחות. שהחשובות שבהן הן:

- קוליבריים (Trochilidae) - באמריקה, sugar birds (Coerebidae) - באמריקה. צופיתיים (Nectariniidae) - באסיה ואפריקה, Honey creepers (Drepaninidae) - בהוואי, Honey eaters (Meliphagidae) - באוסטרליה
- Lorikeets (Trichoglossidae) - באוסטרליה. עבודה זו תתייחס למשפחת הקוליבריים - שהיא העיקרית מבין צפורי הפרחים באמריקה, ולמשפחת הצופיתיים שהיא החשובה ביותר באסיה ואפריקה.

מנקודת מבט אבולוציונית האבקה ע"י צפורים היא פרק מתחום רחב של יחסי גומלין בין צמחים לבעלי חיים המאביקים אותם, אשר הוא כשלעצמו

חלק מנושא רחב עוד יותר של יחסי צמחים - בעלי חיים. כאשר דנים במערכת כלשהי של צמח מואבק וצפור מאביקה אפשר לומר שלכל אחד משני הצדדים בה יש "אינטרס" מוגדר אשר אותו הוא מנסה ל"השיג". הצפור מעונינת באנגריה הדרושה לקיומה - מזון, ואילו הצמח "מעונין" בהעברת גרגרי אבקה אל הצלקת.

כל אחד מהצדדים "משתדל" כמובן להשיג את הנחוצ לו ביעילות המכסימלית. מנקודת "מבטו" של הצמח פירוש הדבר משיכה מכסימלית של המאביק המתאים (הצפור) למקום הנכון ובזמן הנכון מחד, ומאידך משיכה מינימלית או אולי אפילו דחיה של מאביקים בלתי מתאימים. את תכונות פרחי הצפורים שהתפתחו במהלך האבולוציה מנו Faegri & van der Pijl (1979), ויחד אתן ציינו גם את התכונות המקבילות של צפורי הפרחים:

צפורי הפרחים

פרחי הצפורים

- | | |
|---|---|
| פעילות יום. | 1. נפתחים ופורחים ביום. |
| מערכת ראייה בעלת רגישות לאדום ולא רגישה לאולטרה סגול. * | 2. בעלי צבעים בולטים, לעתים קרובות אדומים או צהובים. * |
| גדולות מכדי לנחות על הפרח עצמו. | 3. חסרי משטח נחיתה, הפרח צינורי ו/או תלוי. הפרחים אינם בהכרח בלתי נכונים (זיגומורפיים) |
| מקור קשיח. | 4. רקמת הפרח קשיחה, זירי האבקנים קשיחים או מאוחים, השחלה מוגנת או נישאת על עוקץ. הצוף חבוי. |
| קרוב לודאי חסרי כל חוש ריח. | 5. חסרי ריח (לאדם). |
| צרכנים של כמויות צוף גדולות. | 6. שופעי צוף. |
| | 7. מערכת קפילרית מקשרת בין הצופן לפרח, מעלה את הצוף ומונעת ממנו להשפך החוצה. |

* תכונה זו הובאה כאן כציטוט של Faegri and van der Pijl. בהמשך תידון בהרחבה נכונות הקביעות הללו.

8. בחלק מהמקרים צינור הפרח או הדרכן בעלות מקור ארוך ולשון עמוקים ורחבים יותר מאשר בפרחי פרפרים. ארוכה.

9. דרכי דבש (Nectar guide) חסרות או אחידות בגווניהן. בעלות יכולת למציאת המבוא למקום הצוף.

ראוי לציין כי חלק מהתכונות שנמנו כאן מודגשות במידה שונה במינים שונים של פרחי צפורים, ויש אף מינים אשר חסרים לגמרי תכונה זו או אחרת. לדוגמא: הרנוג השיטים (*Loranthus acaciae*) צבע פרחיו בהבשלתם לרוק (נהרי 1980) ורק לאחר ההאבקה הופך הפרח לאדום, יתר על כן: בפרחים רבים התכונות המאפיינות פרחי צפורים אינן ברורות באופן חד משמעי, ורק תצפיות בהאבקה שלהם מאפשרות לקבוע באיזו מידה אפשר לשייכם לקבוצה זו.

מבין התכונות שצינו כאן כתכונותיהם של פרחי צפורים זוכה תכונת הצבע להתענינות מרובה מצד החוקרים (אם כי לא רק היא). עשרות מאמרים נכתבו על אספקטים שונים של נושא הצבע בפרחי צפורים מאז ראשית המאה ועד היום מפני שבבעיות הטמונות בנושא זה מודגמים חלק מהאספקטים היותר מענינים של יחסי גומלין בין בעלי חיים לצמחים: הקואבולוציה שלהם, הדרך שבה הם מותאמים ותלויים זה בזה. הבנת הנושא של צבעים בפרחי צפורים יכולה לתרום לנו להבנה טובה יותר של האבקה ע"י צפורים ואקולוגיה של האבקה בכלל. סיבה נוספת לפופולריות של הנושא היא הבעיתיות שבו: עד היום, לאחר כ-80 שנה של תצפיות ונסיונות, אין תשובות משכנעות לחלק מהשאלות הבסיסיות בתחום זה.

לשאלה: מדוע "בחרו" פרחי הצפורים לעצמם את הצבעים שאותם הם נושאים? בכדי לדון בשאלה זו מנקודת המבט של יחסי הגומלין צפור-פרח נתיחס תחילה לשלוש שאלות נוספות, מקדימות:

1. מהם צבעיהם של פרחי הצפורים (בעיני האדם) ?
2. כיצד נראים צבעי הפרחים בעיני הצפורים ?
3. האם צפורים מעדיפות צבעים מסוימים על פני אחרים ?

צבעיהם של פרחי צפורים

הצבע האדום על גווניו השונים נחשב כמאפיין בולט של פרחי צפורים (Faegri and Van der Pijl 1979). מוסכמה זו מופיעה ברבות מהעבודות שנכתבו בנושא. ברוב המכריע של המחקרים שבוצעו מאז תחילת המאה ועד

היום ישנה התייחסות מודגשת לקשר שבין הצבע האדום לפרחי צפורים * .
האמנם משקפת מוסכמה זו את המציאות ? ורת (Werth 1915 מצוטט ע"י
Melin 1935), סקר את הצבעים של 160 מיני צמחי צפורים מאזורים שונים
בעולם, ומצא כי 84.2% היו אדומים, 5% צהובים, 2.5% סגולים וכחולים.
8.1% לבנים.

Pickens (1930) (מצוטט ע"י Melin 1935) מצא כי מבין 110 מינים
בצפון אמריקה, אשר בוקרו לעתים קרובות ע"י קוליברים, היו 45%
אדומים, 15% כתומים, 19% סגולים, והשאר אחרים.
Grant (1966) קבעה שבקליפורניה כל, או כמעט כל מיני פרחי
הקוליבריים (Hummingbird-flowers), הם בעלי גוון כלשהו של אדום.
היא מצאה שפרחים שאינם אדומים ובכל זאת בוקרו והואבקו ע"י
קוליברים, בוקרו והואבקו גם ע"י מאבקים אחרים.
Grant and Grant (1968), בהמשך לעבודתה של Grant (1966), הביאו את
רשימת 129 מיני הצמחים של פרחי קוליברים מחוף האוקיינוס השקט במערב
ארה"ב ועד הרלי הרוקי במזרח. הם ציינו שלרובם גוון כלשהו של אדום,
או אדום עם צהוב. אין בעבודתם נתונים מספריים כלשהם לגבי שעור
הפרחים האדומים ולכן אין אפשרות השוואה עם עבודות אחרות. (ולכן
ממצאיה לא יופיעו בתמונה מס' 1).

לגבי פרחי הקוליברים של האזורים הטרופיים של אמריקה, ציינה (גרנט
Grant 1966) שהידע לגביהם הוא דל, ולעיתים תכופות אינו מאפשר
להבחין בין מיני פרחים המותאמים במיוחד להאבקה ע"י קוליברים לבין
מינים אשר מבוקרים על ידם באקראי. לכן גם אין אפשרות לקבוע את
שכיחות הצבע האדום שם. על פי הדוגמאות המעטות שהיו בידה טענה שיתכן
ושכיחות הצבע האדום בפרחי הצפורים באמריקה הטרופית קטנה לעומת
שכיחותו בפרחי הצפורים בארה"ב. אחד מהמקורות שעליהם בססה Grant את
התרשמותה הוא זה של Fries (1903) (צוטט ע"י Melin 1935) אשר דווח
כי מבין 25 מיני פרחי צפורים באזור הגבול שבין ארגנטינה לבוליביה
28% בלבד היו אדומים, 36% צהובים, 20% סגולים או כחולים ו-16%
לבנים.

Stiles (1976) אסף נתונים על הצבע של 68 מינים של פרחי קוליברים,
17 מהם מקליפורניה ו-51 מאמריקה הטרופית. הוא מצא (ראה תמונה מס'
1) שלפחות 50% מהם הם בעלי פרח בגוון כלשהו של אדום. אחוז גבוה

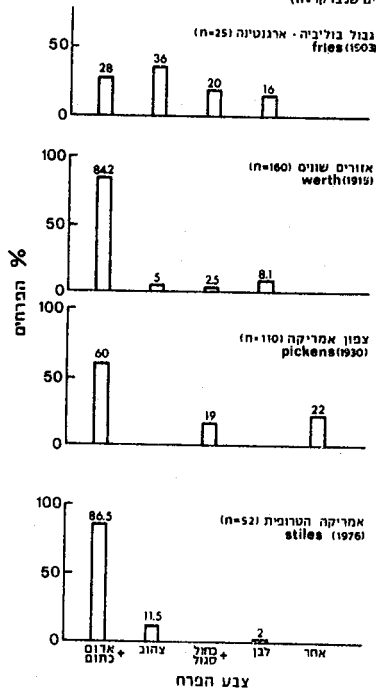
* בפרק זה אדום - אדום לעין האדם. בהמשך תידון שאלת ראית הצבעים
ע"י צפורים והקשר שלה לראית צבעים ע"י האדם.

הרבה יותר 85-90% - הכלול גוון של אדום בפרח או באיבר אחר של החפריחה. Stiles מציין שהנתונים בעבודתו שוללים את התרשמותה של Grant (1966) לגבי השכיחות הקטנה של הצבע האדום בפרחי הקוליבריס באמריקה הטרופית לעומת ארה"ב. הוא קובע לסיכום, שצבעיהם של רוב פרחי הקוליבריס הם בתחום אורכי הגל הארוכים (צהוב-אדום).

לגבי צבעי פרחי הצפורים באפריקה, הנתון היחיד שישנו בידנו הוא של Vogel (1954) (מצוטט ע"י Faegri and Van der Pijl 1979) אשר לפיו לצבע האדום שליטה יחסית בפרחי הצפורים של דרום אפריקה.

באוסטרליה קטנה השכיחות היהסית של פרחים אדומים בין פרחי הצפורים והגדלים שם (Porsch (1931) (מצוטט ע"י Grant 1966) מצא בהואי, במשפחת הלובליים (Lobeliaceae), כי בפרחים המואבקים ע"י צפורים הצבע האדום נדיר. ראוי לזכור כפי שצוין בפרק המבוא, כי הצפורים המאביקות באוסטרליה ובהואי שייכות למשפחות שונות לגמרי מאלו של צפורי הפרחים באמריקה ובאפריקה. אין בידנו נתונים על צבעי פרחי צפורים באסיה, אולם ידוע שבני משפחת הצופיתיים פעילים שם (כמו גם באפריקה).

צבעיהם של פרחי צפורים (כפי שנראים על האדם) עמ"י עבודות שונות (סך מניין שנבדקו *n)



אין בידינו נתונים על צבעי פרחי צפורים באסיה, אולם ידוע שבני משפחת הצופיתיים פעילים שם (כמו גם באפריקה).

מחקרות העבודות והנתונים המתהססים לצבעיותם של פרחי הצפורים באזורים שונים בעולם מתקבלת התמונה הבאה:
באמריקה הצפונית כמעט כל "פרחי הקוליבריים" הם בעלי גוון כלשהו של אדום, או אדום עם צהוב.

באזורים הטרופיים של אמריקה יש כנראה שליטה של הצבעים האדומים (ועד יותר של תחום אורכי הגל אדום-צהוב) אם כי הנתונים על אזורים אלה אינם מלאים, ויש גם עדויות סותרות.

הנתונים החלקיים שישנם לגבי אפריקה תומכים בדעה כי יש שליטה יחסית של הצבע האדום בין צבעי פרחי הצפורים בה, ואילו באוסטרליה ובאיי הוואי השכיחות היחסית של פרחי צפורים אדומים היא כנראה קטנה.

בהכללה ניתן לומר כי הנתונים הקיימים תומכים בהשקפה כי חלקם של הפרחים בעלי גוון כלשהו של אדום באזורי הפעילות של הקוליבריים והצופיתיים הוא גדול. חלק זה גדל כמובן אם מתיחסים לתחום אורכי גל רחב יותר: אדום - צהוב. יחד עם זאת ברור כי הקשר בין צבע אדום לפרחי צפורים ולצפורים אינו מוחלט ואפשר למצוא פרחי צפורים "מובהקים" בכל צבע שהוא.

ראית צבעים של צפורים מאביקות

עד כה נסקרו עבודות שונות אשר ציינו את צבעיהם של פרחי הצפורים. לכל העבודות הללו מגרעת אחת בולטת ומשותפת: כולן מתארות את צבעי הפרחים מנקודת מבטה של עין האדם. הן מתעלמות לגמרי מהעובדה שיתכן כי הצפור המאביקה רואה את צבעי הפרחים בצורה שונה לגמרי מאתנו. ראית צבעים היא סוביקטיבית לגמרי ותלויה במבנה הספציפי של מערכת הראיה והאינטרפטציה בכל בעל חיים.

ככדי לקבל תשובה אמיתית, במידת האפשר, לשאלה כיצד "רואה" הצפור המאביקה את צבעי הפרחים, יש לבחון את הנקודות הבאות:

- א. תחום אורכי הגל הנקלט ע"י הציפור.
- ב. יכולת האבחנה בין צבעים וגוונים, כלומר יכולת ההפרדה בין אורכי גל שונים (colour - discrimination).
- ג. הרגישות הספקטרלית (spectral sensitivity) של עין הצפור לאורכי גל שונים.

רק תמונה אשר כוללת את כל המרכיבים הנ"ל, והשוואתה למרכיבים המקבילים בראית הצבעים של האדם, תאפשר להכין במידה נאותה את ראית הצבעים של הצפורים המאביקות.

א. תחום אורכי הגל הנקלט ע"י קוליבריים וצופיתיים

בעבר היתה סברה כי קוליבריים אינם רואים צבעים אלא אדום בלבד (Granicher (1910) (צוטט ע"י Grant 1966). אולם כיום ברור לכל כי קוליבריים וכך גם צופיתיים מבחינים לפחות בתחום אורכי הגל שבין האדום לכחול * (Faegri and van der Pijl (1979; Bene 1941; Stiles 1976; Grant 1966; נהרי 1980 ועוד). בעבודה מפורטת יותר במין של קוליבריים מצאו Huth and Barkhard (1972) (צוטטו ע"י - Faegri and Van der Pijl 1979) כי בהשוואה לראית האדם, לקוליבריים יש הטיה קטנה של התחום הנראה לכוון הגלים הקצרים, דהיינו *nm 363-740 לעומת 390-750 אצל האדם. (Goldsmith (1979) שבדק את ההבחנה באור בתחום הקרוב לאולטרה-סגול ב-3 מינים של קוליבריים, מצא גם הוא שהם מבחינים באור באורך גל של 20 nm לכוון הגלים הארוכים לעומת האדם (Ikeda 1965) וכנ"ל גם הזרזירים (Adler and Dalland) (צוטטו ע"י Stiles 1976).

ב. יכולת ההבחנה בין צבעים וגוונים (Colour discrimination)

היכולת של קוליבריים להבחין באופן גס בין הצבעים אדום, צהוב, ירוק וכחול צוינה בעבודות רבות (Stiles 1976; Grant 1966; Bene 1941) (ועוד), ואין לגביה חלוקי דעות. נהרי (1980) בדקה בעבודתה על הצופית 7 צבעים - סגול, כחול, ירוק, צהוב, אדום, לבן וכן שחור - ומצאה שיש לצופית יכולת הבחנה ביניהם. בכל העבודות הללו לא היו הצבעים בעלי הרכב ספקטרוני מוגדר ומצומצם. המסקנה היחידה שאפשר להסיק מכל הניסויים הללו היו שקוליבריים וצופיתיים מבחינים היטב בין צבעים שונים. אין בכך כדי לספק מידע שיאפשר להגדיר באופן מדויק את גווני

* להלן תחום אורכי הגל המתאים לצבעים הנראים (ע"י עין האדם): סגול וכחול - 390-490 nm. ירוק - 490-550 nm. צהוב - 550-600 nm. אדום - 600-750 nm.
(Boynton 1979).

** nm - ננומטר (10^{-9} מ', מיליארדית המטר).

הצבע הנראים ע"י הצפור, את הגבולות ביניהם (במונחים של אורכי גל), ואת כושר ההפרדה בין אורכי גל קרובים. כמו כן אי אפשר לקבל מושג על הבחנת הצבעים של הצפורים בהשוואה לאדם. על רקע זה לא ברור על מה מתבססת קביעתו של Raven (1972) כי "אפשר שיכולת של צפורי הפרחים להבחין בגוונים בתחום הצבעים אדום-כתום עולה בהרבה על זו שלנו".

העבודה היחידה עד כה, שבדקה בצורה כמותית את יכולת ההבחנה בצבעים של צפורים מאביקות, נעשתה ע"י Goldsmith and Goldsmith (1979) במין של קוליברים (*Archilochus alexandri*). הם השתמשו לשם כך במקורות אור בעלי תחומי אורך גל צרים ומוגדרים ואלפו צפורים חופשיות לקשר בין צבעים בעלי אורך גל מוגדר של 480nm, 546nm, 590nm, 620nm, לבין מציאותו של מזון (בכל ניסוי נבדק אחד מארבעת הצבעים הנ"ל). לאחר מכן בדקו את יכולת ההבחנה של צפורים בין הצבע הזה לבין גוונים אחרים של כלי מזון. ההבדלים בין הגוון הנלמד לגוונים ה"שכנים" שנבדקו היו של 10nm או כפולות שלו. באופן כללי הם מצאו כי למין הצפור שנבדקה יכולת הבחנה בין גוונים הנבדלים זה מזה ב-10nm בכך תחום אורכי הגל שבדקו - 480-630nm. יכולת הבחנה דקה יותר לא נבדקה.

אם יכולת ההבחנה שווה בכל הספקטרום הנראה ?
Goldsmith and Goldsmith (1979) מצאו בניסויים שלהם שיש הבדלים ביכולת ההבחנה בנקודות שונות בספקטרום הנראה לקוליברים. הבדלים כאלה נמצאו גם בבע"ח אחרים כגון ביונים Hamilton and Coleman 1933 (צוטטו ע"י Wright 1972; Blough 1972; Jacobs 1981) ובאדם Wright (1947 - צוטט ע"י Jacobs 1981). לחוסר האחידות ביכולת הבחנת הצבעים משמעות נוספת: לגבי השאלה באיזה אופן מתחלק הספקטרום הנראה לצבעים "ראשיים". על סמך עבודתם הגיעו Goldsmith and Goldsmith למסקנה כי באורכי הגל 546nm ו-590nm, או בקרבתם, יש מעבר בין צבעים אצל

* להשוואה: בני אדם מסוגלים להבחין בין אורכי גל שנבדלים זה מזה בכ-1nm בתחומים מסוימים של הספקטרום הנראה.

הקוליברים. הם קבעו כי יש בכך דמיון לגבולות בין צבעים אצל היונה ושוני בולט לעומת האדם*.

ג. רגישות ספקטרלית (Spectral sensitivity)

הרגישות הספקטרלית לצבעים היא תכונה סובייקטיבית לכל אורגניזם. נוהגים לבטא באמצעות המושג "בהירות" (brightness)**
"בהירות" מוגדרת כמימד של הצבע, אשר מביע את דמיונו לאחד משורה של צבעים א-כרומטיים שבין הכהה ביותר (שחור) לבהיר ביותר (לבן). כל זאת לפי אמת המידה של קליטת הצופה. במלים אחרות אפשר לומר כי ה"בהירות" מבטאת את הצד הא-כרומטי של הראיה המכונה colourless night vision (או scotopic vision), הבהירות מתארת איפוא באיזה מידה צבע מסוים הוא כהה או בהיר.***

* נמצא בניסויים שונים (Jacobs 1981) שיש התאמה בין אורכי הגל שבהם יש שיאים ביכולת ההבחנה, לבין מעבר בין צבעים. כך אצל היונה וכך גם אצל האדם. ביונה נמצאו שיאים ביכולת ההבחנה באורכי הגל 500nm, 540-550nm, 590-600nm. באדם נמצאו שיאים ביכולת ההבחנה באורכי הגל 490-500nm ו-590-600nm ומינימום בסביבת 540nm.

** אפשר למצוא בספרות שמוש במושג sensitivity גם לתאור גדלים הקשורים להבחנה בין צבעים. כך למשל כותבים Goldsmith and Goldsmith (1979) כי בניסוייהם לא הוכחה רגישות גבוהה יותר לצבע אדום, למרות שבדקו בניסוייהם את יכולת הבחנת הצבעים.

כמו כן משמש המושג לעתים לתאור של התרשמות, לאו דווקא מבוססת, לגבי קליטת הצבעים של האורגניזם. למשל: Kuhn (1929) כותב: "צפורים יומיות רגישות יותר מאשר האדם לצבע האדום".

*** באופן מעשי נקבעת ה"בהירות" של צבעים ע"י השוואתם בעוצמות אור נמוכות. בעוצמות אור כאלה נקלטים כל אורכי הגל כצבעים א-כרומטיים בלבד. זאת משום שסף הגרווי של התאים החרוטיים (cones) בעין אשר קולטים את גרווי הצבע, גבוה יותר מסף הגרווי של התאים המקליים (rods) אשר קולטים אור א-כרומטי.

הרגישות הספקטרלית של צפורים מאביקות לא נבדקה עד כה בצורה כמותית בנסויים. על רקע זה לא ברורה קביעה כגון זו של Faegri and Van der Pijl (1979) כי "הניסויים בתחום הפיסיולוגיה של החושים בצפורים מוכיחים את רגישותם הגבוהה לאדום ורגישותם הפחותה בהרבה לכחול".

מכל האמור לעיל אפשר לומר כי הניסויים לקביעת ראית צבעים בצפורים מאביקות עבר להתרשמות כללית ביותר, הם בתחילת דרכם. הניסויים הבודדים שנעשו עד כה בקוליברים מאפשרים לקבוע כי תחום אורכי הגל דומה פחות או יותר לזה של האדם וכולל בתוכו את תחום אורכי הגל שבין הכחול לאדום. כמו כן ברור כי לקוליברים יכולת הבחנה טובה בין צבעים (אורכי גל) שאינה פחותה בהרבה ויתכן שאף עולה על זו של האדם. יתכן כי חלוקת ספקטרום הראיה שלהם לצבעים אינה זהה לשלנו. הרגישות הספציפיות של הצפורים המאביקות לא נבדקה. כל הנקודות האלו יחד אינן מעידות על כך שקליטת הצבעים של הצפורים המאביקות בתחום הגלים הארוכים (וביניהם אדום) טובה יותר מקליטת הצבעים בתחומי הגלים הקצרים.

ביונים אמנם נמצאים המחקרים בנושא ראית צבעים בשלב מתקדם הרבה יותר אולם גם בנוגע אליהם רב הסתום. (Jacobs 1981). יתר על כן, גם אם תפוענח מערכת הראיה של היונה, אזי הביולוגיה השונה בתכלית של צפורים אלה לעומת הקוליברים והצופיתיים לא תאפשר להסיק באופן ישיר לגבי ראית צבעים אצל קוליברים וצופיתיים.

הניסויים שנעשו ביונים ומעט בקוליברים מעידים על כך שיש הבדלים ביכולת הבחנת הצבעים והסיווג לצבעים ביניהן לבין האדם. לכן חשובה קביעתו של Jacobs (1981) כי תוצאות הניסיונות "מדגישים עד כמה מוטעה הוא להשתמש בכנויי הצבעים של האדם לתאור ראית הצבעים במינים אחרים".

העדפת צבעים של צפורים מאביקות

העדפה של צבעים מסוימים ע"י צפורים יכולה להתחלק לשנים, מבחינת גורמיה:

1. העדפה ספונטנית. העדפה שטבועה בציפור (innate). העדפה כזו היא

תוצאה של גורמים גנטיים - למעשה למידה פילוגנטית.
2. העדפה נלמדת - זו העדפה שכל פרט רוכש במהלך חייו כתגובה
לסביבתו - למידה אונטוגנטית.

השאלה אם קיימת העדפה ספונטנית חייבת להבדק על פרטים צעירים אשר
טרם היתה להם הזדמנות ללמוד את הצבעים בסביבתם ומשמעותם. בעבודות
מועטות בלבד אמנם נבדקה ההעדפה בדרך זו: Bene (1945) בדק את התנהגותם
של גוזלי קוליברי ממין *Archilochus alexandri* לקראת עזיבת הקן. הוא
מצא שבתחילה ביקוריהם בפרחים הם אקראיים. מכאן הסיק שאין לקוליבריים
העדפה שטבועה בהם (העדפה ספונטנית) לצבע האדום. נהרי (1980) מצאה
גם היא כי לזכר צעיר של צופית שנבדק על ידה לא היתה העדפה ספונטנית
לצבע כלשהו.

לעומת מיעוט העבודות שבדקו העדפה ספונטנית, הרי העדפה כללית של
צבעי ע"י צפורים נבדקה בעבודות רבות. העבודות בנושא זה נסקרו
בהרחבה, וחזרו ונסקרו ע"י מחברים רבים (ראה Grant 1966; Grant 1968;
Grant and Goldsmith 1979; Goldsmith and Goldsmith 1979; נהרי 1980; ועוד). על כן
נסתפק בסקירה מתומצתת ובהצגת המסקנות הנובעות ממנה.

בעבר היתה סברה שקוליבריים מעדיפים פרחים אדומים.
Grant 1968 (1910); Garnicher (1929); Kuhn (1961); MacGabe (צוטטו ע"י Grant
and Grant 1979) וכן Faegri and van der Pijl 1979 הביעו דעה זו.
בניסויים רבים שנעשו לא נמצא אישור לקביעה זו; Sherman (1913),
Pickens (1941), Bene (1941), Wagner 1946, וכן גם Lyerly et al
(1950) (צוטטו ע"י Grant 1966, וע"י Goldsmith and Goldsmith 1979).
Goldsmith and Goldsmith, Grant 1966). כל אלה מצאו בניסוייהם
שקוליבריים לא הראו העדפה לכלי מזון בעל צבע מסוים, על פני צבעים
אחרים. כנ"ל מצאה נהרי 1980 בצופית א"י. לעומתם (1968) Poley -
(מצוטט ע"י Goldsmith and Goldsmith 1979), Collias and Collias 1968,
ו- Stiles (1976) וכן נהרי (1980) במקרה אחד בצופיות, מצאו העדפה
לצבע מסוים (ולאו דווקא אדום) על פני צבעים אחרים. הם יחסו העדפה
זו באופן ברור לצבע מקור המזון שאליו היו הצפורים רגילות בתקופת
הניסוי או לפנייה.

היכולת של צפורים מאביקות לקשר בין מקור מזון מועדף לבין צבעו
אושרה מעל לכל ספק בעבודתם של Goldsmith and Goldsmith (1979) במין

של קוליברי ובעבודתה של נהרי (1980) בצופיות. נהרי קבעה כי הלמידה מאפשרת לצפור להשתמש בצבע הפרח כסמן (Signal) חיובי או שלילי למקור מזון מועדף. הצפור מעדיפה צבע אשר באותו זמן נקשר אצלה עם מקור מזון מועדף. האסוציאציה בין הצבע למקור המזון (כלומר ההעדפה) ניתנת ל"מחיקה" כאשר מתבטל הקשר הקודם בין הצבע לטיב מקור המזון. אין "החתמה" של הצפור על צבע מסוים לכל חילה.

מדוע "בחרו" לעצמם פרחי הצפורים צבעים מסוימים ?

אם מסכמים בקצרה את הדברים העיקריים שנאמרו בפרקים הקודמים לגבי גורם הצבע במערכת ההאבקה ע"י צפורים מתקבלת התמונה הבאה:

בפרחי הצפורים:

א. הנתונים שישנם על צבעי פרחי צפורים בעולם תומכים בדעה כי חלקם של הפרחים בעלי צבע אדום (לעין האדם) גדול לעומת צבעים אחרים. בודאי נכונה קביעה זו אם מתיחסים לתחום אורכי הגל הארוכים אדום-צהוב ולא לאדום בלבד. כל זאת בהסתיגות שהנתונים הם חלקיים ושישנם אזורים בעולם אשר צבעי פרחי הצפורים בהם לא נבדקו כמעט.

בצפורים:

ב. לא נמצאה העדפה ספונטנית לצבע אדום או לאורכי גל ארוכים בכלל. אין הוכחות לכך, לא ממחקרים בראית צבעים ע"י צפורים, ולא מתצפיות על התנהגותו.

ג. אפשרית העדפה זמנית של צבע מסוים כלשהו, אשר נקשר אצל הצפור למקור מזון מועדף. זו העדפה בלמדת אשר נתנת ל"מחיקה" בכל פרט.

ד. חקירת ראית הצבעים ע"י צפורים היא בראשית הדרך. העבודות שנעשו עד כה מעידות כי יש הבדלים ביכולת הבחנת הצבעים והסווג לצבעים בין הצפורים המאביקות לבין האדם. לכן ההתייחסות אל נושא הצבעים בפרחי צפורים מנקודת המבט של ראית האדם אינה נכונה, או לפחות אינה מדויקת. גם השמוש במושגים מתחום ראית האדם לתאור ראית הצבעים של הצפורים הוא מטעה.

אם מקבלים את הסעיף האחרון כפשוטו אזי בזאת צריך להסתים הדיון. מכיון שאין אנו ידועים איך באמת נראים צבעי הפרחים בעיני הצפורים המאביקות. ממילא נסיון להשיב על השאלה "מדוע פרחי הצפורים אדומים" הוא חסר משמעות.

ננסה להתעלם זמנית מנקודה חשובה זו ולהניח כי גם הצפורים המאביקות רואות את הפרחים (אשר לנו נראים אדומים-כתומים) בצבע מסוים השונה לגביהן מצבעים של פרחים אחרים.

מקובל להתייחס אל מערכת האבקה ע"י צפורים כאל מערכת של יחסי גומלין שהתפתחה בדרך של קו-אבולוציה של הפרח והצפור. קו-אבולוציה זו הבאה לידי מצב של התאמה הדדית (co-adaptation) בין שני מרכיבי המערכת. משמעות הדבר שמול כל תכונה שנמצאת אצל אחד ממרכיבי המערכת, ואשר אפשר ליחס אותה באופן ברור ליחסי הגומלין הללו, צפוי למצוא תכונה משלימה אצל המרכיב השני של המערכת. את התכונות המשלימות בצפורים מאביקות ופרחי צפורים אפשר לראות יפה בעמ' 15. אולם העובדות שהובאו בעבודה זו, כפי שהן מסוכמות בקצרה בראשית פרק זה מעידות לכאורה על חוסר איזון כזה בנושא הצבע. נשאלת השאלה מהן התכונות או התיפקודים של הצפורים המאביקות אשר "מצדיק" את היותם של פרחי הצפורים אדומים. מספר תאורית הוצגו בנסיון לענות על שאלה זו, והן יסקרו להלן:

1. "הצבע הבולט"

Pinkens (1930) העלה תאוריה זו לראשונה. היא הורחבה ע"י מס' חוקרים אחרים כגון Knoll (1956) (מצוטט ע"י Grant 1966) והוצגה שוב ע"י Stiles (1976): "הדרישה הבסיסית מצבע של פרחי צפורים הוא שיהיה בולט במידה מכסימלית לצפורים המאביקות. מידת ההתבלטות של צבע תלויה בחלקה בצבעי הרקע של הסביבה. אדום הוא הצבע הבולט ביותר על רקע עלוה בעלת גוונים כחולים. (בהיות זוגות צבעים אלה "צבעים משלימים" השיחות של פריחה צהובה בצמחים בעלי עלוה עם גוון כחול כגון טבק השיח *Nicotiana glauca*) מחזקת השערה זו. בתנאים של סביבה מוצלת כגון אלו השוררים בתוך היער הטרופי הצבעים הבולטים יהיו לבן, צהוב, או כתום. בתנאים של סביבה מוארת היטב הצבעים הבולטים יהיו אדום או צהוב. הקושי בתאוריה זו הוא שהיא מניחה שיש דמיון בראית צבעים משלימים אצל הצפורים המאביקות לעומת האדם, דבר אשר כפי שכבר הוזכר לא נבדק דיו.

2. "הצבע הדוחה"

Raven (1972) מסביר את התפוצה הרחבה של הצבע האדום בין פרחי הצפורים בכך שהצבע האדום אינו בולט לרוב החרקים, משום שאינם קולטים אותו כלל, או שרגישותם הסוביקטיבית לגביו היא קטנה. לדוגמא: הדבורה, שהיא מאביק נפוץ מאד רואה בתחום אורכי הגל 310-650 nm (Kuhn 1947; Frisch 1914 - צוטטו ע"י שלפ 1963) הצבע האדום גורם לכן להקטנת משיכתם של חרקים לא מאביקים לפרחים.

לדעתנו יש מספר קשלים בהסבר זה: א. חרקים שהצבע האדום אינו מצוי בתחום הנראה שלהם רואים אותו כפי שאנו רואים צבע שחור - צבע אשר אינו מחזיר כלל בתחום הנראה לנו. האם צבע שחור בהכרח אינו בולט? ב. פרחים אינם בהכרח מונוכרומיים. פרחים אשר נראים בעינינו אדומים יכולים להחזיר אורכי גל אחרים אשר נראים בעיני חרקים. לדוגמא: פרג מצוי אשר נראה אדום בעיני האדם מחזיר גם אור אולטרה סגול ונראה היטב ע"י הדבורה (Daumer 1960 מצוטט ע"י שלפ 1963) בכדי לודא שהסבר זה נכון. יש להוכיח שפרחי הצפורים האדומים אינם מחזירים אור באורכי גל אשר נראים ע"י חרקים. בסתירה לכך נמצא שהרנוג השיטים מחזיר אורכי גל נוספים לצבע האדום (נהרי 1980). ג. התאוריה של Raven אינה נותנת הסבר מספיק לתפוצה הרחבה יחסית של פרחים בתחום הצבע הכתום-צהוב בין פרחי הצפורים. צבעים אלו נראים ע"י רוב החרקים.

3. "הצבע המשותף"

Grant (1966) הציעה תאוריה זו להסביר את השליטה הבולטת של הצבע האדום בפרחי הצפורים של מערב ארה"ב. היא הסבירה שצבע משותף אחד לפרחי הצפורים מהווה יתרון הן לפרחים והן לצפורים המאביקות: צבע הפרחים המשותף מקנה להם פרסום משותף ואמין כלפי הצפורים. צפור מאביקה יוצרת פעם אחת את הקשר האסוציאטיבי שבין הצבע האדום לבין מקור מזון זמין ולאחר מכן משתמשת בסמן זה בכל פרחי הצפורים. ע"י כך מובטחים לפרחי הצפורים בעלי הצבע המשותף בקורים רבים יותר של צפורים מאביקות. לגבי הצפור המאביקה היתרון הוא בכך שאינה צריכה ללמוד כל פעם מחדש מהו הצבע שמשמש כסמן למקור מזון זמין, וחוסכת אנרגיה על בקורי סרק. Grant and (1968) מביאים כדוגמא למנגנון דומה את צבעי האזהרה הדומים בבע"ח רחוקים זה מזה. הלחץ הסלקטיבי ליצירת צבע משותף

בפרחי צפורים גדול באזורים שבהם הצפורים המאביקות הן נודדות, דבר שמחייב אותן לשנות בתדירות גבוהה את מקורות המזון שלהן. באזורים שבהם הצפורים המאביקות הן יציבות יש בידן זמן מספיק כדי להכיר באופן מפורט את מקורות המזון באזור מחיתן ולכן ה"מוטיבציה" להוצרות צבע משותף קטנה. זו הסיבה ש-Grant (1966) צפתה שבאזורים הטרופיים של אמריקה ימצא מגוון גדול יותר של צבעים בפרחי הצפורים. את העובדה שדוקא הצבע האדום "נבחר" להיות הצבע המשותף מסבירה Grant בכך שהוא הפחות בולט לדבורים, ובכך שהוא צבע בולט לצפורים.

Stiles (1976) מתיחס לתאוריה של Grant ודוחה אותה. בין השאר הוא טוען שמצא כי % הפרחים האדומים באזורים הטרופיים של אמריקה שווה לזה שבצפונה, וכי קצב הנדידה של צפורי מערב ארה"ב הוא איטי ומאפשר להם בדיקה ולמידה של מקורות המזון המועדפים בכל מקום שהיה. מעבר לכך יש לזכור כי הקוליברים והצופיתיים הם צפורים בעלות כושר למידה מהיר ומסוגלות לשנות את העדפת הצבע שלהם במהירות כתגובה לשנויים שחלים במקורות המזון שלהם. בהתייחס לכך, האם היה בתאוריה של Grant (1966) כדי להסביר את המניע האבולוציוני החזק המעצב פרחים רבים ורחוקים זה מזה וגורם להם ל"שנות" את צבעיהם לאדום? וכיצד החל התהליך הזה - מה היה הלחץ הסלקטיבי הראשוני שגרם לתחילת התהליך כל עוד לא היה קיים צבע משותף? כל אלה עדיין נעלמים מאתנו ומצפים להסבר משכנע.

ס י כ ו ם

הסקירה של התיאוריות השונות שהוצעו להסבר השכיחות של הצבע האדום בפרחי צפורים מראה שבכל אחת מהן יש חולשות משמעותיות. אף אחת מהן אינה נותנת פתרון מלא לבעיה. גם בשלוב שלושן יחד לא יכולה להיות תשובה שלמה לשאלת הצבע בפרחי הצפורים. מיד עולה השאלה: אם כל כך "טוב" להיות אדום, מדוע יש פרחי צפורים שצבעיהם כחולים, לבנים, ירוקים ועוד?

לדעתנו, המפתח להבנה טובה יותר של משמעות הצבע בפרחי צפורים טמון בשני כוונות מחקר: א. הבנה טובה יותר של ראית הצבעים ע"י הצפורים המאביקות. ב. נסיון להבין את משמעות הצבע דוקא בפרחים שאינם אדומים, כגון הרנוג השיטים, שהוא ירוק בשעת בקור הצפרים ומאדים לאחר ההאבקה.

רשימת ספרות

1. נהרי, נ. (1980). הצופית הא"י - Nectarinia osea התנהגות אכילה וקשרה להרחבת תפוצתה הגיאוגרפית. עבודה גמר באוניברסיטת תל-אביב.
2. שלפ, ר. (1963). מהם צבעי הפרחים בעיני הדבורה. מדע ח', 1: 21-27.
3. Bene, F. (1941). Experiments on the colour preference of black-chinned hummingbirds. Condor 43: 237-242.
4. Bene, F. (1945). The role of learning in the feeding behavior of black-chinned hummingbirds. Condor 47: 3-22.
5. Boynton, B.M. (1979). Human colour vision. New York: Holt.
6. Collias, N.E. and Collias, E.C. (1968). Anna's hummingbirds trained to select different colors in feeding. Condor 70: 273-274.
7. Faegri, K. and van der Pijl (1979). The principles of pollination ecology. 3rd ed. New York: Pergamon Press.
8. Goldsmith, T.H. and Goldsmith, K.M. (1979). Discrimination of colors by the black-chinned hummingbird Archilochus alexandri. J. of comparative Physiology 130: 209-220.
9. Grant, K.A. (1966). A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in California Hummingbirds flowers. The American Naturalist 100: 85-97.
10. Grant, K.A. and Grant, V. (1965). Pollination in the Phlox Family. New York and London, Columbia University Press.
11. Grant, K.A. and Grant, V. (1968). Hummingbirds and their flowers. New York and London, Columbia University Press.
12. Jacobs, G.H. (1981). Comparative color vision. New York, Academic Press.
13. Melin, D. (1935). Contributions to the study of the theory of selection. II. The problem of ornithophily. Uppsala Universitets Arsskrift. 16.
14. Raven, P. (1972). Why are birds visited flowers predominantly red. Evolution 26: 672.
15. Stiles, F.G. (1976). Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. Condor 78: 10-26.