



# 1

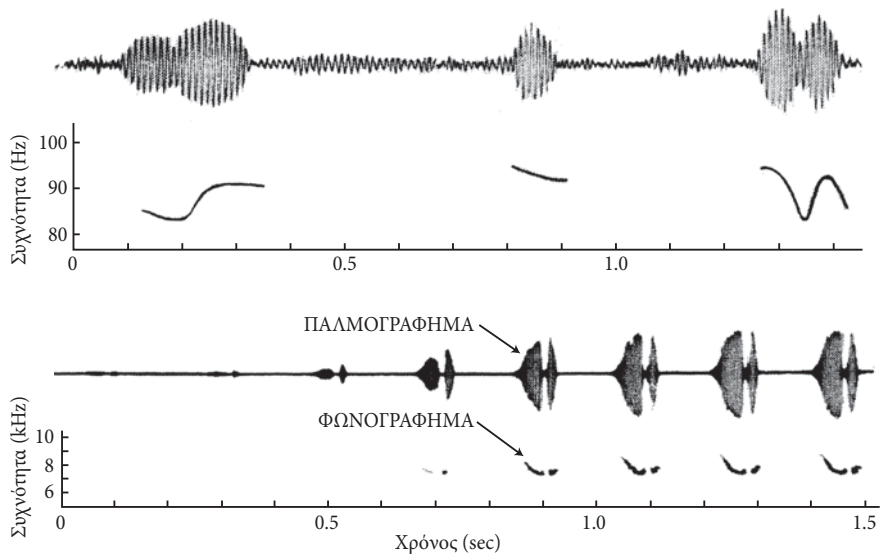
## ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΩΝ ΠΤΗΝΩΝ

Τα πουλιά επικοινωνούν μεταξύ τους μέσα από επιδείξεις, δηλαδή εξειδικευμένες πράξεις οι οποίες μεταβιβάζουν πληροφορίες από ένα αποστολέα σε ένα δέκτη, καθώς και με εκπομπή ποικίλων ήχων. Τέτοια ανταλλαγή πληροφοριών βοηθά τα πτηνά στην επίλυση συγκρούσεων και προωθεί τη συνεργατικότητα. Ενέργειες όπως χωροκρατική άμυνα, προσέληκση και ερωτοτροπία με το άηλο φύλο και διατήρηση της συνοχής των κοπαδιών το χειμώνα απαιτούν επικοινωνία. Ιδιαίτερα τα ζευγαρώματα, συνδυάζουν χαρακτήρες που έχουν εξελιχτεί μαζί όπως χρωματισμούς και επιδείξεις στολιδίων που υπάρχουν στο πτέρωμα, κατάλληλης στάσεις του σώματος και εκπομπή ήχων. Τα χαρακτηριστικά αυτά αλληλοσυμπληρώνονται και έτσι επαυξάνονται τα αποτελέσματα της επίδειξης με πληροφορίες σχετικές με την ταυτότητα, τη φυσική κατάσταση και τους σκοπούς των ατόμων.

### Ακουστική επικοινωνία των πτηνών

Οι φωνές που εκπέμπουν τα πτηνά δεν είναι εύκολο να ταξινομηθούν. Η ποικιλία ήχων που εκπέμπονται αντικατοπτρίζουν ρυθμίσεις που προάγουν το περιεχόμενο και τη φυσική μετάδοση πληροφοριών σ' αυτούς που ακούν. Υπάρ-

χουν δύο διαφορετικοί όροι που διέπουν τους ήχους που παράγουν τα πουλιά. Ο όρος **κεληθήδημα** υποδηλώνει μακρές ηχητικές επιδείξεις με ειδικά επαναλαμβανόμενα μοτίβα, τα οποία είναι συνήθως ευχάριστα στο ανθρώπινο αυτί. Ο όρος αυτός αποδίδεται κυρίως στις ηχητικές επιδείξεις των αρσενικών χωροκρατικών ατόμων. Ο όρος **κάλεσμα** σημαίνει ένα σύντομο και απλό ήχο ο οποίος εκπέμπεται κάτω από ποικίλες περιστάσεις, συνήθως και από τα δύο φύλα. Η κατηγορία αυτή περιλαμβάνει καλέσματα κινδύνου, κι εκείνα που εκπέμπονται σε πτήση, ως προειδοποίηση, κατά την πρόσληψη τροφής, στη φωλιά και μέσα στο κοπάδι. Όμως, δεν υπάρχει διχοτόμηση μεταξύ κεληδημάτων και καλέσμάτων, τόσο στην ακουστική τους δομή όσο και στη λειτουργία τους.



**ΕΙΚΟΝΑ 1.** Παλμογραφήματα και φωνογραφήματα από τις μπάσες νότες (90 Hz) ενός είδους Tetraonidae (*Dendragapus canadensis*) (επάνω) και των πρίμων ήχων (9 KHz) ενός είδους Parulidae (*Dendroica striata*) (κάτω). Τα παλμογραφήματα απεικονίζουν τα πρότυπα διαμόρφωσης κατά πλάτος ως την κάθετη απόκλιση (επάνω και κάτω από τον κεντρικό άξονα) της ημιτονοειδούς καμπύλης (Από Gill, 1994).

Ασχέτως με την προαναφερθείσα άποψη σχετικά με τα κεληθήδημα και καλέσματα, υπάρχει ουσιαστική διαφορά στην ακουστική δομή των φωνητικών εκπομπών στα πτηνά. Διακρίνονται δύο κατηγορίες τα σφυριχτά κεληθήδημα και τα αρμονικά κεληθήδημα. Τα **σφυριχτά κεληθήδημα** φαίνεται πως δεν

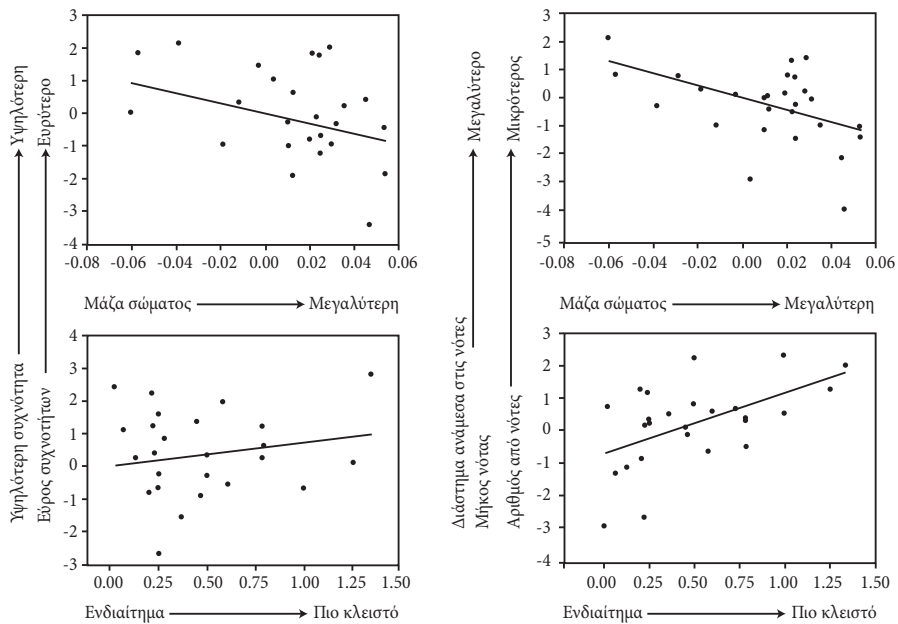
έχουν αρμονικό περιεχόμενο. Αποτελούνται από σχεδόν καθαρές ημιτονοειδείς κυματομορφές, από τις οποίες λείπει η αρμονία, και προκύπτουν από την ποικίλη σωματική συμπίεση του αέρα που εξέρχεται από το φωνητικό σύστημα του πτηνού. Όσο υψηλότερο τόνο έχει η εκπομπή τόσο συχνότερα παράγονται τα ηχητικά κύματα. Τόσο ο μήκος ήχος που εκπέμπεται από τα Tetraonidae (80-90 Hz) όσο και οι υψηλές ηχητικές νότες στρουθιόμορφων Parulidae (9.000 Hz), τεχνικώς αποτελούν σφυριχτά κηληδημάτα (Εικ. 1). Τα **αρμονικά κηληδημάτα** περιλαμβάνουν αρμονικές δηλαδή τόνους με συχνότητες που είναι πολλαπλάσιες της συχνότητας ενός θεμελιώδους τόνου. Μία υπερέχουσα αρμονική έχει περισσότερη ενέργεια (μεγαλύτερο εύρος) απ' ό,τι οι άλλες στο φάσμα. Ο αριθμός των αρμονικών και το σχετικό τους εύρος προσδιορίζουν το **τέμπρο**, δηλαδή τη γενική χροιά του τόνου στις νότες των κηληδημάτων των πτηνών. Η ποιότητα στον εκπνεόμενο ήχο όπως η καθαρότητα, η λαμπρότητα, η διαπερατικότητα καθώς και ένρινοι τόνοι και άλλιοι που μοιάζουν με κόρνα, αντιπροσωπεύουν ποικίλους συνδυασμούς και έμφαση αρμονικών.

Η φυσική δομή ενός ήχου επηρεάζει την ευκολία με την οποία μπορεί να γίνει αντιληπτός από όποιο τον ακούει, θηρευτή ή γείτονα. Τα κηληδήματα τα οποία χρησιμοποιούν τα πουλιά με στόχο τον εντοπισμό ή προσέλιψη μεταξύ τους αποτελούνται από σύντομες νότες με μεγάλο εύρος συχνοτήτων. Η σύνθεση των συχνοτήτων σε τέτοιες νότες εμπλουτίζει την πληροφορία που σχετίζεται με την απόσταση και τη κατεύθυνση. Αντιθέτως, οι νότες συναγεμμού είναι αδύναμες, ηχητικές (επειδή περιέχουν στενό εύρος συχνοτήτων) και υψηλών τόνων κηληδήματα μακράς διάρκειας τα οποία περιέχουν πληροφορίες σχετικές με τον αποστολέα.

Η δομή ενός ήχου επίσης καθορίζει την απόσταση την οποία θα διανύσει και την παραμόρφωση που θα υποστεί ώπου να φτάσει στον ακούοντα. Η παρεμβολή, απορρόφηση και διασπορά των ηχητικών κυμάτων από τη βλάστηση, το έδαφος και τον αέρα προοδευτικά παραμορφώνουν ένα ήχο. Οι χαμηλές συχνότητες που παράγονται στα κηληδήματα από Tetraonidae, Otididae, κούκους, περιστέρια και μεγαλήδωμες κουκουβάγιες, είναι πιο αποτελεσματικά για επικοινωνία μακρών αποστάσεων. Τα κηληδήματα των τροπικών δασόβιων πτηνών, τα οποία εξαρτώνται από επικοινωνία μακρών αποστάσεων μέσα από πυκνή βλάστηση, περιλαμβάνουν συνήθως χαμηλότερες συχνότητες από εκείνες των τροπικών ειδών που ζουν σε ανοιχτές περιοχές. Πουλιά που ζουν στο έδαφος των δασών, παράγουν κηληδήματα χαμηλών τόνων τα οποία παραμορφώνονται λίγο από τις προεξοχές του εδάφους. Επειδή η αντίληψη στα δάση καθύπτει τη συνέχεια των κηληδημάτων των πουλιών, εκείνα που

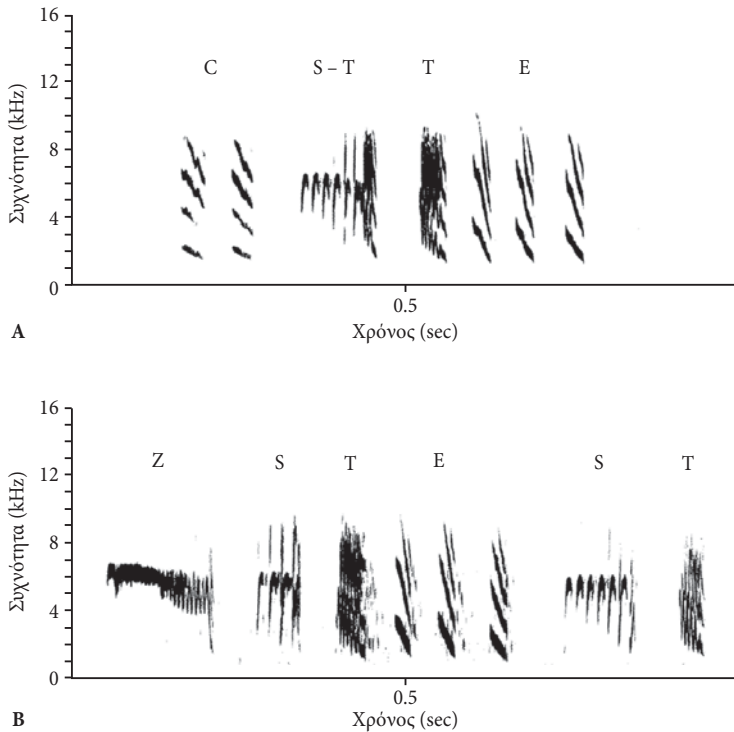
ζουν σε τέτοιες περιοχές τείνουν στην παραγωγή απλών ήχων. Αντίθετα, όσα ζουν σε ανοικτά ενδιαιτήματα έχουν πλεονεκτήματα με την παραγωγή κεληπαδημάτων με ευρύ φάσμα και περίπλοκη διαμόρφωση συχνότητων παρά με απλές ενισχυμένες νότες οι οποίες τείνουν να παραμορφώνονται από ισχυρές διαβαθμίσεις θερμοκρασίας και δίνες του αέρα. Τα χαρακτηριστικά του ενδιαιτήματος τα οποία επηρεάζουν τη διαβίβαση του κεληπαδημάτος έχουν ισχυρή επιρροή στην εξέλιξη των συστατικών του.

Βρέθηκε ότι στα είδη των γενών *Phylloscopus* και *Hippolais* (που είναι συγγενικά), η δομή του ενδιαιτήματος είχε στατιστικώς σημαντική σχέση με τα χωρικά χαρακτηριστικά των κεληπαδημάτων αλλά από τις συχνότητες μόνο με τις υψηλότερες. Τα είδη που ζουν σε «κλειστά» ενδιαιτήματα απέφευγαν τη χρήση σημάτων που διαμορφώνονται γρήγορα και εξέπεμπαν κεληπαδημάτα που ελαχιστοποιούσαν την αντήχηση. Η μάζα του σώματος είχε σημαντική σχέση με τα περισσότερα συστατικά των κεληπαδημάτων. Τα πιο μικρόσωμα είδη χρησιμοποιούν υψηλότερες συχνότητες και τα κεληπαδημάτά τους περιέχουν περισσότερες νότες (Εικ. 2).



**ΕΙΚΟΝΑ 2.** Σχέσεις μεταξύ χαρακτηριστικών συχνότητας κεληπαδημάτων (άξονες Y) και του μεγέθους του σώματος (άνω διαγράμματα) καθώς και χαρακτηριστικών του ενδιαιτήματος (κάτω διαγράμματα) (Από Badyaev & Leaf, 1997).

Σε ένα είδος κολιβρίου (Trochilidae) που ζει στις νοτιοδυτικές Η.Π.Α. σε ξηρικά περιβάλλοντα, όταν υπάρχει σημαντική πυκνότητα πληθυσμού δεν εκδηλώνεται χωροκρατική συμπεριφορά στις περιοχές διατροφής αλλιώς οι συγκρούσεις είναι συνήθεις, και, αμφότερα τα φύλλα, εκπέμπουν καλέσματα κατά τη διάρκεια αγωνιστικών αλληλεπιδράσεων (βλ. αγωνιστική συμπεριφορά παρακάτω). Τα καλέσματα που εκπέμπονται περιλαμβάνουν 1-5 διαφορετικές νότες που ποικίλουν σε διάρκεια και συχνότητες (Πίν. 1) και συνδυάζονται στη σύνταξη φράσεων (Εικ. 3).



**ΕΙΚΟΝΑ 3.** Δύο (Α και Β) αγωνιστικά καλέσματα του κολιβρίου (*Archilochus alexandri*) που δείχνει τις διαφορετικές νότες (C, Z, S, T και E). Οι νότες S-T αποτελούν σύντηξη (Από Rusch *et al.*, 1996).

Τα δύο φύλλα εκπέμπουν παρόμοια καλέσματα αλλιώς το αρσενικό εκπέμπει περισσότερο τη νότα Z (Εικ. 3). Τα καλέσματα αυτά των κολιβρίων έχουν ένα επίπεδο φωνητικής περιπλοκότητας συγκρίσιμο με τα κελαηδήματα ποιητών στρουθιόμορφων.

**ΠΙΝΑΚΑΣ 1.** Ακουστική δομή, διάρκεια και όρια συχνοτήτων (Μέσοι όροι  $\pm$ SD) μέσα στα οποία εκπέμπονται οι νότες του κελιασμού του κολιβριού *Archilochus alexandri* (βλ. και Εικ. 3).

Τύπος Νότας	Ακουστική Δομή	n	Διάρκεια (msec)	Χαμηλότερη συχνότητα (KHz)	Υψηλότερη συχνότητα (KHz)
C	Σύντομη, με δέσμες	24	29 $\pm$ 11.0	1.6 $\pm$ 0.6	8.9 $\pm$ 1.1
Z	Επιμήκης, τριημιστή	11	71 $\pm$ 32.0	5.8 $\pm$ 0.6	7.0 $\pm$ 0.5
S	Επιμήκης, τριημιστή	28	98 $\pm$ 28.0	2.8 $\pm$ 1.0	11.1 $\pm$ 1.7
T	Θορυβώδης	28	48 $\pm$ 9.0	1.9 $\pm$ 0.4	10.7 $\pm$ 1.3
E	Σύντομη, με δέσμες	27	24 $\pm$ 5.0	1.7 $\pm$ 0.3	9.9 $\pm$ 1.3

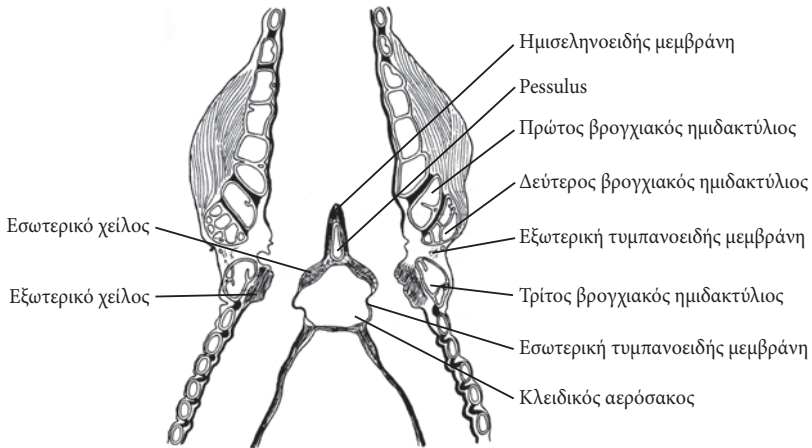
Από τις εμφανέστερες ηχητικές επιδείξεις των πτηνών είναι τα κελιασμοί που εκπέμπονται από τα χωροκρατικά είδη. Αυτά είναι συνήθως ισχυρά σήματα τα οποία μεταφέρονται 50-200 m μακριά ή και περισσότερο. Μεταβιβάζουν πληροφορίες σχετικές με την ταυτότητα, τη θέση και τα κίνητρα του ατόμου που κελιασμά. Χρησιμοποιούν ως σήματα προς πιθανούς ανταγωνιστές δηλώνοντας ότι ο ζωτικός χώρος είναι κατειλημμένος από αρσενικό άτομο το οποίο προτίθεται να κάνει αποκλειστική χρήση του χώρου και των θηλυκών ατόμων που συνδέονται μ' αυτόν. Όταν ένα αρσενικό του είδους *Parus major* (Καλόγηρος) απομακρυνθεί πειραματικά από το ζωτικό του χώρο, αυτός θα καταληφτεί από άλλο αρσενικό μέσα σε 10 ώρες εκτός αν γίνει μαγνητοφωνημένη εκπομπή χωροκρατικού κελιασμού στην επικράτεια. Στην περίπτωση εκπομπής τα ανταγωνιστικά αρσενικά αργοπορούν μέχρι 30 ώρες για να εκμεταλλευτούν την κενή θέση.

Αδιαχώριστη με το μήνυμα προειδοποίησης εκπέμπεται η «διαφήμιση» προς τα αζευγάρωτα θηλυκά. Η προσέλιψη του θηλυκού από το χωροκρατικό αρσενικό είναι το πρώτο στάδιο του ζευγαρώματος, γεγονός που αποδεικνύεται από το ότι τα αρσενικά άτομα κελιασούν λιγότερο μετά από την απόκτηση ενός θηλυκού. Επίσης, αποδεικνύεται πειραματικά σε στρουθιόμορφα μετά από απομάκρυνση θηλυκών από το ζευγάρι τους, οπότε το αρσενικό αρχίζει πάλι να κελιασμά και ελαττώνει τη δραστηριότητα αυτή μετά από νέο ζευγάρωμα. Το χωροκρατικό κελιασμά περιλαμβάνει επίσης πληροφορίες για τη θέση ενός αρσενικού μέσα στο ζωτικό του χώρο. Το φάσμα των εκπεμπόμενων συχνοτήτων αποκαλύπτει ή κρύβει τη θέση αυτή. Για παράδειγμα ορισμένα *Sylviidae* αποκαλύπτουν τη θέση τους εκπέμποντας τονισμένους τύπους κελιασμού στο κέντρο των ζωτικών τους χώρων, ένα μη τονισμένο αποκλειστικά στα όρια και δύο άλλους τύπους σε ενδιάμεσες θέσεις.

Γενικώς, ο ανταγωνισμός για εύρεση συντρόφου είναι εντονότερος μεταξύ των αρσενικών και συνεπώς η **φυλετική επιλογή** (βλ. παρακάτω) οδήγησε στην ανάπτυξη περισσότερο περίπλοκων φωνητικών συστημάτων στα αρσενικά. Όπου όμως τα θηλυκά ανταγωνίζονται για σύντροφο, είναι πιθανό να έχουν εξελικτικώς αναπτύξει καλέσματα που εξυπηρετούν ρόλους ανάλογους των αρσενικών, όπως απομάκρυνση ανταγωνιστικών θηλυκών και προσέληυση αρσενικών. Τέτοιες καταστάσεις παρατηρούνται σε πολυγυνικά και πολυανδρικά συστήματα ζευγαρώματος. Στο είδος *Prunella modularis* (θαμνοψάλτης) (που παρουσιάζει μονογαμική αλληλία και πολυγυνική και πολυανδρική συμπεριφορά) τα τριλήσματα και κεληοδήματα των θηλυκών μπορεί, σύμφωνα με τους Langmore & Davis (1997) να εξυπηρετούν 1) στην προσέληυση συντρόφου μακριά από άλληλα θηλυκά με στόχο ελάττωση της πιθανότητας πολυγυνίας, 2) στο να διασφαλίσουν ότι το αρσενικό συνουσιάζεται αρκετά ώστε να παραμείνει για να βοηθήσει στην ανατροφή των νεοσσών και 3) στο να καθιστούν ικανό το θηλυκό να εκτιμήσει τα μελλογονικά επίπεδα παροχής γονικής φροντίδας από το αρσενικό.

### **Παραγωγή ήχου από τη σύριγγα**

Όλοι οι ήχοι που παράγονται από τα πτηνά προέρχονται από ένα ηχητικό όργανο το οποίο απαντάται αποκλειστικά στην κλίση αυτή και ονομάζεται **σύριγγα**. Βρίσκεται μέσα στη σωματική κοιλότητα και στη θέση όπου η τραχεία διακλαδίζεται σε δύο βρόγχους. Ο ήρυγγας των πτηνών, που βρίσκεται στην κορυφή της τραχείας, στο οπίσθιο τμήμα της στοματικής κοιλότητας δεν περιλαμβάνει φωνητικές χορδές και δεν σχετίζεται με την παραγωγή ήχων. Ο μηχανισμός με τον οποίο παράγεται ο ήχος είναι ο εξής: με συστολή των θωρακικών και κοιλιακών μυών ωθείται αέρας από τους κύριους αερόσακους στους βρόγχους και στη σύριγγα. Σε κάθε πλευρά της σύριγγας υπάρχει μία λεπτή μεμβράνη, η **εσωτερική τυμπανοειδής μεμβράνη**. Ο ήχος παράγεται από τη δόνηση της στήλης του αέρα καθώς διέρχεται μέσα από τις στενές διόδους της σύριγγας οι οποίες κατευθύνονται προς αντίθετες πλευρές από προεξοχές που ονομάζονται **εσωτερικό και εξωτερικό χείλος** (Εικ. 4). Δονήσεις της εσωτερικής τυμπανοειδούς μεμβράνης, οι οποίες ρυθμίζονται από τη μάζα της, την πίεση που ασκείται εσωτερικά και την προεκβολή της μέσα στην παρακείμενη στήλη αέρα, καθορίζουν τα χαρακτηριστικά του ήχου. Η αποτελεσματικότητα της παραγωγής ήχου είναι τεράστια εφόσον σχεδόν 100% του αέρα που διέρχεται από τη σύριγγα χρησιμοποιείται για παραγωγή ήχου, συγκρινόμενο με το 2% που χρησιμοποιείται για παραγωγή ήχου στον άνθρωπο.

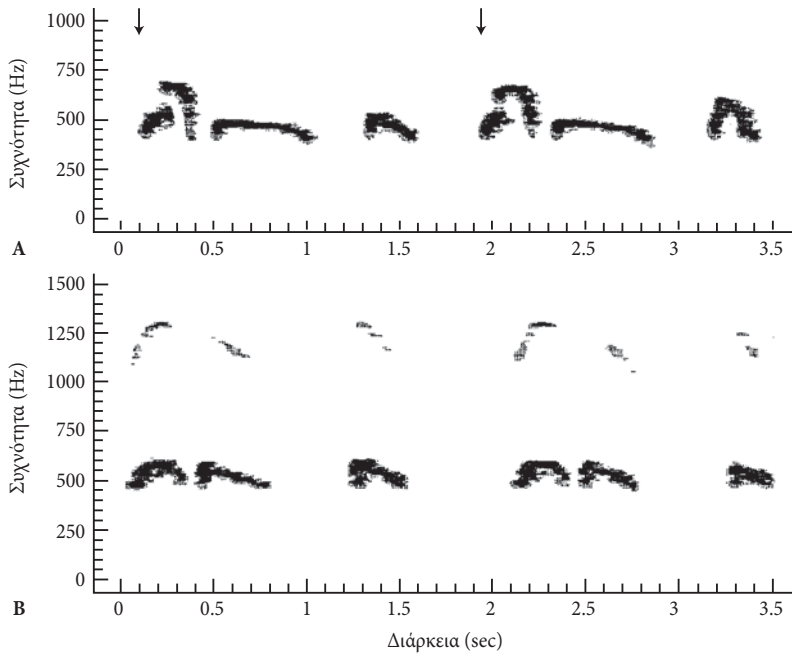


**ΕΙΚΟΝΑ 4.** Κατά μήκος διαμόρφωση της σύριγγας, που αποτελεί τη φωνητική συσκευή των πτηνών (Από Gill, 1994).

Η σύριγγα περιβάλλεται από τον κλειδικό αερόσακο, δηλ. εκείνον που απαντάται μεταξύ των οστών της κλείδας στο θώρακα. Πίεση στον κλειδικό αερόσακο ωθεί τις λεπτές μεμβράνες μέσα στο χώρο των βρόγχων σε θέση δόνησης και παραγωγής ήχου. Ο τόνος του ήχου εξαρτάται από την τάση των μεμβρανών. Η σύριγγα περιβάλλεται από ένα περίπλοκο σύστημα μυών, τους **συρίγγειους** μυς. Οι μύες αυτοί μεταβάλλουν την τάση της τυμπανοειδούς μεμβράνης κατά το κελιάδημα ελέγχοντας λεπτομέρειες της λειτουργίας της σύριγγας. Όταν η μεμβράνη πάλλεται χωρίς περιορισμούς, παράγει σφυριχτό ήχο χωρίς αρμονικές. Κυματοειδείς παραμορφώσεις της ελεύθερης κίνησης της μεμβράνης δημιουργεί αρμονικές. Είδη πτηνών στα οποία λείπουν λειτουργικοί συρίγγειοι μύες, όπως π.χ. στους πελαργούς και στους γύπες του Νέου Κόσμου, μπορούν μόνο να παράγουν ήχους που μοιάζουν με γρύλισμα.

Επειδή η σύριγγα αποτελείται από δύο ανεξάρτητα τμήματα μπορεί να παράγει διαφορετικά και περίπλοκα κελιαδήματα ταυτόχρονα. Εκτός του ότι μπορεί να αποτελούνται από διαφορετικές συχνότητες οι νότες που παράγονται από τις διπλές αυτές φωνές μπορούν να διαμορφώνονται ανεξαρτήτως μεταξύ τους. Το φαινόμενο αυτό έχει παρατηρηθεί σε διάφορες ομάδες πουλιών όπως στις πάπιες, κάποια ερωδιόμορφα (Ήταυρος), τσίχλες, παρυδάτια και στρουθιόμορφα. Οι δύο ήχοι μπορούν να εκπέμπονται ταυτόχρονα και να παράγουν ένα σύνθετο και περίπλοκο ήχο. Το κελιάδημα των πτηνών είναι αποτέλεσμα δύο ή περισσότερων κινητήριων συστημάτων που ενεργούν





**ΕΙΚΟΝΑ 5.** Φωνογραφήματα καλεσμάτων που εκπέμπονται στη θέση κουρνιασματος από αρσενικό (A) και θηλυκό (B) της Δεκαοκτούρας. Υπάρχουν σημαντικές διαφορές μεταξύ των φύλων, όπως οι χαρακτηριστικές διαμορφώσεις και οι χαμηλότερες θεμελιώδεις συχνότητες στο αρσενικό και η παρουσία μίας αρμονικής στα θηλυκά (Από Ballintijn & Ten Cate, 1997).

ταυτόχρονα. Η ηχητική άτρακτος φιλτράρει το αρμονικό φάσμα που παράγεται από τη σύριγγα και συγκεντρώνει την ενέργεια σε μονές συχνότητες. Τα πτηνά ελέγχουν τη διαδικασία φιλτραρίσματος με αλλαγές στο μήκος της τραχείας, συστέλλοντας το ήλάρυγγα, ή διευρύνοντας το ήλαιμό και το άνοιγμα του ράμφους. Κινήσεις όπως οι τελευταίες διακρίνονται στα πτηνά κατά το κελήδημα και υποβοηθούν στην παραγωγή των περίπλοκων ήχων που εκπέμπονται. Οι ισχυροί ήχοι που θυμίζουν τρομπέτα που εκπέμπονται από πουλιά όπως οι κύκνοι, οι γερανοί κ. ά., παράγονται επειδή η τραχεία τους έχει επιμηκυνθεί πολύ. Η τραχεία βρίσκεται περιελιγμένη μέσα στη σωματική κοιλότητα ή μέσα στο στέρνο. Στις περιπτώσεις αυτές οι ήχοι που παράγονται από τη σύριγγα φιλτράρονται και τροποποιούνται εξαιτίας του μήκους της τραχείας που έχει ρόλο αντηχείου.

Στη Δεκαοκτούρα (*Streptopelia decaocto*), ο συγκεκριμένος ήχος που

εκπέμπεται στη θέση κουρνιάσματος διαφέρει σημαντικά μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων στα επίπεδα φωνητικής δραστηριότητας και στις παραμέτρους των φωνογραφημάτων (Εικ. 5). Τα θηλυκά παράγουν λιγότερους και συντομότερους ήχους με υψηλότερη βασική συχνότητα, περισσότερες αρμονικές, διαφορετικό χρονικό πρότυπο και είναι λιγότερο στερεότυπα. Οι ηχητικές διαφορές και κατά συνέπεια ο ηχητικός φυλετικός διμορφισμός οφείλονται σε μεταξύ των φύλων μορφολογικές διαφορές της τραχείας.

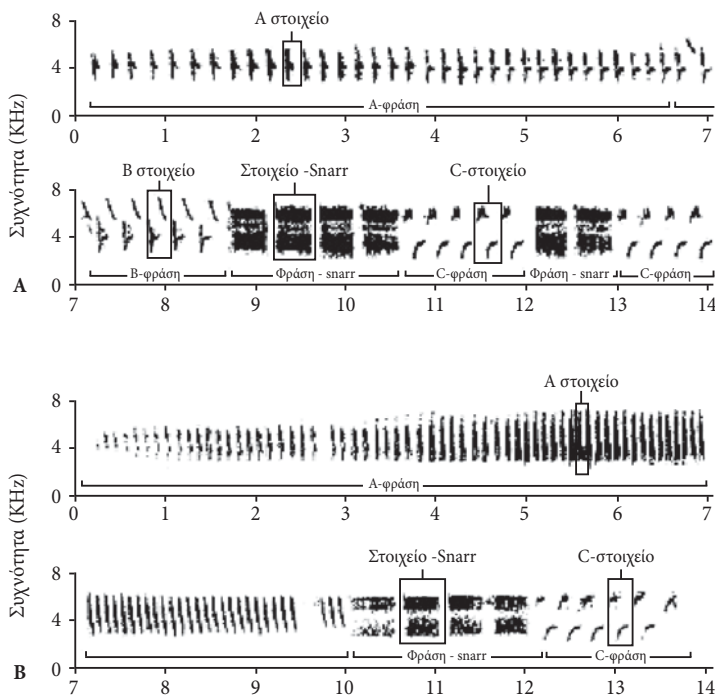
### **Φωνητική ταυτότητα**

Κάθε είδος πτηνού έχει ευδιάκριτες ηχητικές εκπομπές οι οποίες διευκολύνουν την προσέληψη των φύλων, τη διατήρηση του δεσμού των ζευγών και την κοινωνική συνοχή. Οι ήχοι αυτοί εξυπηρετούν στη διαδικασία της αναγνώρισης και σε αλληλεπιδράσεις των ατόμων του ίδιου είδους. Οι φωνές κρυπτικών ειδών πουλιών όπως π.χ. των *Caprimulgidae* (Γυδοβυζάστρες) είναι προφανώς εμφανέστερες από τους χρωματισμούς του πτερώματός τους. Επίσης, υπάρχουν είδη όπως ορισμένα *Turdidae* και είδη του γένους *Phylloscopus* τα οποία είναι μορφολογικά τόσο παρόμοια ώστε αναγνωρίζονται κυρίως από το κελιάδημα. Έχει αποδειχτεί πειραματικά κάτω από φυσικές συνθήκες ότι τα πουλιά ανταποκρίνονται γρήγορα σε μαγνητοφωνημένους ήχους και διακρίνουν τους ήχους του δικού τους είδους, πλησιάζοντας τις συσκευές εκπομπής. Οι εκπομπές μαγνητοφωνημένων κελιαδημάτων διευκολύνουν την ανίχνευση, διερεύνηση και παρακολούθηση πληθυσμών κρυπτικών ειδών όπως είναι τα *Strigiformes* (νυκτόβια αρπακτικά) τα *Rallidae* (νεροκοτσέλλες και συγγενή) και την εκτίμηση της συμπεριφοράς αναγνώρισης γεωγραφικώς διαχωρισμένων πληθυσμών. Οι ηχητικές -όπως και οι οπτικές- επιδείξεις, ιδιαίτερα αν είναι έμφυτες παρά προϊόν μάθησης, αντικατοπτρίζουν την εξελικτική ιστορία (δηλαδή τη φυλογένεση) των ειδών.

Από τα προαναφερθέντα έγινε εμφανές ότι ηχητικά χαρακτηριστικά τα οποία χρησιμοποιούν τα πτηνά για την αναγνώριση του είδους βρίσκονται ενσωματωμένα στη δομή των κελιαδημάτων τους. Η δομή αυτή αφορά στο εύρος των συχνοτήτων, στις αλληλαγές συχνότητας ανάμεσα στις νότες και εκπομπή μακρόσυρτων ή σύντομων φράσεων. Η σύνταξη, δηλαδή η ακολουθία από ιδιαίτερες νότες ή συλλαβές, είναι ορισμένες φορές σημαντικό χαρακτηριστικό αναγνώρισης. Σύντομες φωνητικές φράσεις, οι οποίες ονομάζονται **συλλαβές**, συχνά συνδυάζονται επαναλαμβανόμενες ώστε να δημιουργήσουν μία φράση.

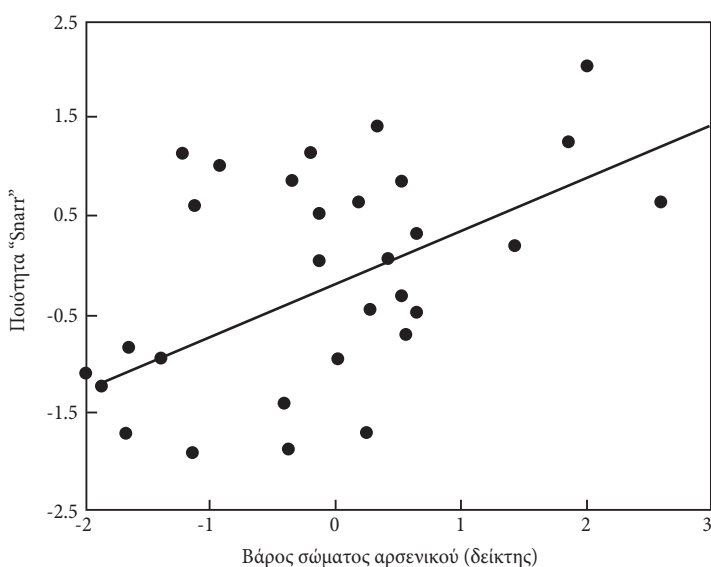
Τα θηλυκά ανταποκρίνονται στο κελιάδημα των αρσενικών, προφανώς με

ένα μη-επιθετικό τρόπο, συχνά εκπέμποντας τριηλιστούς ήχους ή στάσεις ζευγαρώματος. Η μη επιθετική αλληλεπίδραση είναι λογικό να συμβαίνει επειδή ευνοεί το σχηματισμό των ζευγών. Έχει αποδειχτεί πειραματικά ότι σε ορισμένα είδη *Molothrus* τα αρσενικά εκπέμπουν κεληαδήματα τα οποία ποικίλουν σε ισχύ ανάλογα με το κατά πόσο τα θηλυκά δείχνουν διάθεση ζευγαρώματος. Ορισμένα αρσενικά άτομα, εκείνα που είναι υπερέχοντα, εκπέμπουν πολύ ισχυρότερους ήχους από άλλα. Αν κάποιος από τα υποδεέστερα αρσενικά επιχειρήσει να εκπέμψει ισχυρούς ήχους κατά τη διάρκεια των επιδείξεων αυτών δέχεται επίθεση από το κυρίαρχο αρσενικό. Ως αποτέλεσμα, τα υποδεέστερα αρσενικά κρατούν χαμηλότερους τόνους και περιμένουν ευκαιρία να χρησιμοποιήσουν τα καλύτερα κεληαδήματά τους χωρίς να διακινδυνέψουν.



**ΕΙΚΟΝΑ 6.** Φωνογραφήματα δύο διαφορετικών αρσενικών (A, B) του *Anthus spinoletta* όπου διακρίνονται τα φωνητικά στοιχεία που συνθέτουν το κεληαδήμα. Στο αρσενικό (A) το στοιχείο «Snarr», το οποίο ευνοεί την επιτυχία ζευγαρώματος, είναι εντονότερο (Από Rehsteiner et al., 1998).

Τα αρσενικά του είδους *Anthus spinoletta* (Νεροκελιάδα) που εκπέμπουν ισχυρότερα το κελήδημα που είναι γνωστό ως «snarr» (Εικ. 6), ζευγαρώνουν συχνότερα και οι επικράτειές τους επικαλύπτονται λιγότερο σε σύγκριση με εκείνα τα αρσενικά που εκπέμπουν ασθενέστερο κελήδημα. Η συχνότητα του «Snarr», έχει θετική σχέση με την φυσική κατάσταση του αρσενικού (Εικ. 7) αλλά δεν αντικατοπτρίζει την ηλικία του, το μέγεθος και την ποιότητα του ζωτικού του χώρου. Συνεπώς φαίνεται απίθανο το ότι η υψηλή αναπαραγωγική επιτυχία των αρσενικών με ισχυρότερα «snarr» είναι αποτέλεσμα ενεργού επιλογής από θηλυκά των υψηλής ποιότητας αρσενικών. Μάλλον στο είδος αυτό τα ισχυρότερα «snarr» αποτελούν σήματα κυριαρχίας των αρσενικών.

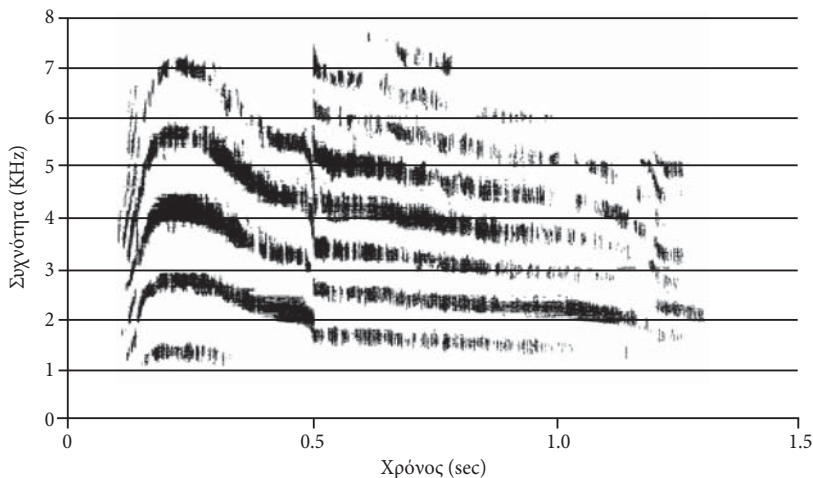


**ΕΙΚΟΝΑ 7.** Στο είδος *Anthus spinoletta* βρέθηκε θετική συσχέτιση μεταξύ της φυσικής κατάστασης του αρσενικού (μετρούμενης ως Βάρος του σώματος) και της ποιότητας του φωνητικού στοιχείου «snarr» ( $P = 0,007$ ) (από Rehsteiner *et al.*, 1998).

### Ατομική αναγνώριση

Λεπτομέρειες του τόνου κεληδημάτος, καθώς και της δομής, σύνταξης και σύνθεσης των φράσεων χρησιμεύουν ως ατομικές «υπογραφές» που καθιστούν ικανά τα πουλιά να αναγνωρίζουν τους απογόνους, τους γονείς, το σύντροφο και τους γείτονες. Η αναγνώριση των μελών μιας οικογένειας

δημιουργεί ουσιαστικούς δεσμούς που διευκολύνουν το τσίγμα και την προστασία ιδιαίτερα σε πυκνές αποικίες όπου η σύγκυση είναι πιθανή. Αμοιβαία ηχητική αναγνώριση μεταξύ γονέων και νεοσσών έχει τεκμηριωθεί σε πτηνά όπως οι πιγκουίνοι, ορισμένα θαλασσοπούλια, χελιδόνια και κίσσες. Στους γιάρους οι νεοσσοί αναγνωρίζουν τους γονείς από τη φωνή αηλιά οι γονείς αναγνωρίζουν τους νεοσσούς τους περισσότερο από τον τρόπο που αυτοί ανταποκρίνονται στα καλήσματα τους. Ιδιαίτερα τα θαλασσοπούλια πρέπει κάπως να αναγνωρίζουν τους γονείς τους από τα πλήθη των εν δυνάμει ανταγωνιστικών γειτόνων. Πολλά τέτοια είδη ανταποκρίνονται άμεσα σε ηχογραφημένες φωνές των συντρόφων τους αηλιά όχι σ' εκείνες άηλιων ατόμων. Ατομικά εκπαιδωμένες φωνές καθιστούν ικανά τα πτηνά να αναγνωρίζουν τους γείτονες και να ανταποκρίνονται αναλόγως, όπως έδειξαν ανάλογα πειράματα με εκπομπές ήχων. Τα χωροκρατικά αρσενικά χρησιμοποιούν την πληροφορία αυτή για να συγκεντρώσουν τις προσπάθειες άμυνας εναντίον εισβολέων οι οποίοι προσπαθούν να βρουν σύντροφο ή άδειο ζωτικό χώρο. Τα αρσενικά αυτά δεν αλληλεπιδρούν επιθετικά εναντίον γείτονα όσο αυτός περιορίζεται στο ζωτικό χώρο που του ανήκει αηλιά επιτίθενται σε γείτονα ο οποίος κηληδά και προσπαθεί να εισβάλλει. Το ίδιο συμβαίνει και όταν πειραματικά εκπέμπονται κηληδήματα του γείτονα.



**ΕΙΚΟΝΑ 8.** Φωνητική ανάλυση στο αρπακτικό πτηνό *Rostrhamus hamatus*, του μοναδικού αρπακτικού που είναι γνωστό ότι εκπέμπει φωνές σε ντουέτα. Πολύ χαρακτηριστική είναι η ύπαρξη πολλών αρμονικών στις φωνές αυτές (Από Beissinger *et. al.*, 1988).

Τουλάχιστον 222 είδη που ανήκουν σε 44 οικογένειες χρησιμοποιούν ντουέτα ατομικής αναγνώρισης μεταξύ των μελών ενός ζεύγους (Εικ. 8). Τα περισσότερα αποτελούν μονογαμικά τροπικά πτηνά τα οποία υπερασπίζονται ζωτικούς χώρους ολόκληρο το χρόνο. Τα ντουέτα εξυπηρετούν σε κοινή άμυνα του ζεύγους εναντίον εισβολέων στο ζωτικό τους χώρο και στη διατήρηση του δεσμού του ζεύγους.

### **Ρεπερτόρια**

Τα φωνητικά ρεπερτόρια των πουλιών είναι από τα πλουσιότερα και πιο ποικίλα στο ζωικό βασίλειο. Υποκείμενα στη φυλετική επιλογή, τα μεγάλα ρεπερτόρια αυξάνουν την ελκυστικότητα ενός αρσενικού από τα θηλυκά ή τη διέγερση συνεχούς ενδιαφέροντος από όσα θηλυκά ακούν και την ικανότητά του να ανταγωνίζεται με τους γείτονες και να αποθαρρύνει άλλα αρσενικά. Η επιτυχία αναπαραγωγής των αρσενικών ατόμων μπορεί να αυξηθεί με το μέγεθος του ρεπερτορίου, όπως π.χ. σε παπαδίτσες που παράγουν βαρύτερους νεοσσούς, που έχουν δηλαδή καλύτερη φυσική κατάσταση. Αυτό γίνεται επειδή μπορεί να διεγείρουν τα θηλυκά περισσότερο ή να υπερασπίζονται καλύτερους ζωτικούς χώρους. Σε πειράματα με μαγνητοφωνημένα κεληαδήματα, τα θηλυκά στρουθιόμορφων πτηνών ανταποκρίνονται στα μεγάλα ρεπερτόρια με ταχύτερη κατασκευή φωλιάς και συντομότερη απόθεση του πρώτου αβγού. Επίσης διακρίνουν τα μεγαλύτερης ηλικίας πιο έμπειρα αρσενικά.

Όταν περισσότερα αρσενικά είναι ικανά να εκπέμπουν μεγάλα ρεπερτόρια αυτό δημιουργεί έρρεισμα για «μονομαχίες» μεταξύ ανταγωνιζόμενων αρσενικών. Σε ορισμένα στρουθιόμορφα μονομαχίες αυτού του τύπου στοχεύουν στον έλεγχο ποιοτικών ζωτικών χώρων οι οποίοι προσελκύουν πολλά θηλυκά. Η εξαιρετική επίδοση στις μονομαχίες αυτές που διακρίνεται από την ικανότητα κεληαδήματος και το μέγεθος του ρεπερτορίου προάγει την κοινωνική ιεραρχία και αυξάνει την αναπαραγωγική επιτυχία. Οι μονομαχίες αυτές μοιάζουν μ' εκείνες στις οποίες οι άνθρωποι βιρτουόζοι σε κάποιο όργανο ανταγωνίζονται επιδεικνύοντας την ικανότητά τους στο παιχνίδι. Αυτό καθιερώνει τον καλύτερο σε κορυφαία θέση συχνά με αντίστοιχο κοινωνικό αντίκρουσμα.

### **Μιμικρία**

Η μίμηση των κλησμάτων άλλων ειδών είναι ένας τρόπος με τον οποίο τα πουλιά αυξάνουν το ηχητικό τους ρεπερτόριο. Από 15% μέχρι 20% των στρουθιόμορφων πουλιών στις περισσότερες ζωογεωγραφικές περιοχές ασκούν την φωνητική μιμικρία. Τα αρσενικά ορισμένων ειδών όπως στα στρουθιόμορφα *Mimus*

*polyglottos* (Mimidae, Εικ. 9) έχουν ρεπερτόριο από περισσότερα από 150 κεληπαθήματα τα οποία αλληλίζουν από χρονιά σε χρονιά και πληθαίνουν με την ηλικία. Αυτό γίνεται με μίμηση φωνών άλλων πουλιών, καλέσματα βατράχων και εντόμων καθώς και μηχανικών ήχων. Σε ορισμένες περιπτώσεις άτομα του είδους αυτού κεληπαθούν φωνές οι οποίες ανήκουν σε είδη που ζουν εκατοντάδες χιλιόμετρα μακριά. Το αν η εκμάθηση έγινε με άμεσο άκουσμα του είδους ή περάστηκε στο συγκεκριμένο άτομο μέσα από ορισμένες γενιές είναι άγνωστο.



**ΕΙΚΟΝΑ 9.** Το μιμητικό είδος *Mimus polyglottos* (Φωτ. Wikipedia).

Όσο αφορά στη λειτουργικότητα της μιμηκρίας αυτού του τύπου, πιστεύεται ότι η αύξηση του ρεπερτορίου αποτελεί μέτρο της ποιότητας ενός αρσενικού και του ζωτικού του χώρου. Είδη τα οποία μεταναστεύουν μπορεί να έχουν «διεθνή» ρεπερτόρια. Από τα γνωστότερα σχετικά είδη αποτελεί το Ευρωπαϊκό είδος *Acrocephalus palustris* (Βαλτοποταμίδα), το οποίο περνά σημαντικό χρονικό διάστημα στην Αφρική. Αν και μιμείται μερικά Ευρωπαϊκά είδη, τα περισσότερα κεληπαθήματα που εκπέμπει είναι πουλιών της Αφρικής, τα οποία ακούει κατά τη μετανάστευση και διαχείμαση. Για τα θηλυκά φαίνεται πως είναι πλεονέκτημα το ζευγάρωμα με αρσενικό το οποίο διαχειμάζει στην ίδια περιοχή της Αφρικής ώστε να δημιουργήσουν απογόνους με τις ίδιες τάσεις.

Σε ορισμένα είδη η φωνητική μιμηκρία εξυπηρετεί στην προσέλιψη βοήθειας για αποτροπή θηρευτών. Στην περίπτωση αυτή οι γείτονες τους οποίους ένα είδος μιμείται προσελκύονται και συμμετέχουν στην καταδίωξη. Αναμφίβολα, η ικανότητα μίμησης νέων ήχων είναι σημαντική στην ανάπτυξη του ρεπερτορίου στα νεαρά πτηνά. Η «αντιγραφή» των φωνών γειτόνων επίσης οδηγεί φυσικά στο σχηματισμό διαλέκτων κατά περιοχές.