

# 3

## Ανάλυση των ειδικών χαρακτηριστικών συμπεριφοράς



Είναι γνωστό ότι τα χαρακτηριστικά της συμπεριφοράς των διαφόρων ειδών ελέγχονται από το γονιδίωμα που διαθέτουν και τις αλληλεπιδράσεις τους με το περιβάλλον. Συμπεράσματα σχετικά με τη σπουδαιότητα του γονιδιώματος των ειδών και των περιβαλλοντικών επιδράσεων διατυπώθηκαν από μελέτες προτύπων συμπεριφοράς σε ζώα που διατηρήθηκαν σε αιχμαλωσία. Το ζώο που χρησιμεύει ως πρότυπο αποχωρίζεται από τα υπόλοιπα ζώα του περιβάλλοντός του, ακόμη και από τη μητέρα του, όσο πιο γρήγορα γίνεται μετά τη γέννησή του. Η συμπεριφορά του αιχμαλωτισμένου ζώου, καθώς μεγαλώνει, όπως και οι αντιδράσεις του στα διάφορα ερεθίσματα, συγκρίνονται με τη συμπεριφορά και τις αντιδράσεις ατόμων του ίδιου είδους που διαβιούν κάτω από φυσιολογικές συνθήκες.

Τα αποτελέσματα των μελετών αυτών έδειξαν ότι ορισμένες πλευρές της συμπεριφοράς και ιδιαίτερα εκείνες που σχετίζονται με τη διατροφή, την αναπαραγωγή και την προστασία, εξακολουθούν να εκτελούνται με φυσιολογικό τρόπο ακόμα και σε ένα απομονωμένο ζώο. Ωστόσο, η συμπεριφορά είναι λιγότερο πολύπλοκη και περισσότερο στερεότυπη απ' ό,τι σε εκείνα που διαβιούν κάτω από φυσιολογικές συνθήκες. Για παράδειγμα, σε σπίνους που διατηρήθηκαν σε απομόνωση παρατηρήθηκε ότι το κελάιδισμά τους είναι απλούστερο απ' ό,τι σ' εκείνους που μεγάλωσαν μαζί με άλλα ενήλικα άτομα. Δηλαδή, ενώ το βασικό κελάιδισμα παρέμενε το ίδιο για όλα τα άτομα του είδους, στις περιπτώσεις εκείνες όπου τα ζώα ζουν σε φυσιολογικές συνθήκες, το βασικό τραγούδι εμπλουτίζεται με επιπλέον στοιχεία (ήχους), που εναλλάσσονται μεταξύ των πουλιών λόγω της συνύπαρξής τους με άλλα άτομα του ίδιου είδους. Οι έρευνες αυτές αποδεικνύουν ότι τα βασικά στοιχεία συμπεριφοράς αναπτύσσονται και σε συνθήκες απομόνωσης. Για να επιτευχθεί, όμως, πλήρης έκφραση της συμπεριφοράς του ατόμου απαιτείται η επαφή του με άλλα άτομα του είδους.

## Ένστικτο

Στο σημείο αυτό κρίνεται αναγκαίο να γίνει αναφορά στον όρο **ένστικτο**. Ο όρος αυτός χρησιμοποιείται ευρέως για να προσδιορίσει τα έμφυτα χαρακτηριστικά συμπεριφοράς που βρίσκονται υπό γενετικό έλεγχο και αναπτύσσονται ανεξάρτητα από το περιβάλλον. Στην πραγματικότητα, όμως, από τη μια μεριά το άτομο δεν μπορεί να αναπτύξει τη συμπεριφορά του χωρίς επιρροές του περιβάλλοντός του, ενώ από την άλλη δεν είναι δυνατόν η συμπεριφορά του ατόμου να βασίζεται αποκλειστικά στο ένστικτο. Παραδεχόμαστε συνεπώς την άποψη που αναφέρθηκε παραπάνω, ότι δηλαδή η συμπεριφορά ενός προτύπου είναι μια πραγματικότητα που πρέπει να αντιμετωπιστεί ως το αποτέλεσμα αλληλεπίδρασης γονιδιώματος και περιβάλλοντος. Έτσι, το «τραγούδι» των σπίνων είναι έμφυτο ως έναν βαθμό, αλλά η εξέλιξή του δεν μπορεί να θεωρηθεί ότι είναι ανεξάρτητη από το περιβάλλον. Και αυτό γιατί δεν είναι δυνατόν να ανατραφούν, κάτω από φυσικές συνθήκες, άτομα σπίνων σε απομόνωση. Η απόλυτα ενστικτώδης συμπεριφορά θα είχε βάση εάν τα άτομα βρίσκονταν συνεχώς σε πλήρη απομόνωση. Έτσι, η έννοια του ενστίκτου έχει περιορισμένη αξία και σημασία στις μελέτες συμπεριφοράς των ειδών.

Ένα από τα απλά παραδείγματα συμπεριφοράς των ειδών σχετίζεται με τη διατροφή και μπορεί εύστοχα να χρησιμοποιηθεί για την εισαγωγή ορισμένων βασικών εννοιών. Αν ένα αρπακτικό ζώο (π.χ. μια τίγρη) που βρίσκεται σε κατάσταση πείνας για κάποιο χρονικό διάστημα, αισθανθεί την παρουσία τροφής στο περιβάλλον του, θα αντιδράσει ψάχνοντάς την και όταν την ανακαλύψει θα την καταβροχθίσει. Το ζώο, όμως, θα αντιδράσει μόνον εάν είναι πεινασμένο, δηλαδή πρέπει να έχει **κίνητρα** για να προβεί σε μια συμπεριφορά. Στην πραγματικότητα το ζώο θα αντιδράσει πολύ πριν αισθανθεί την τροφή αν είναι πολύ πεινασμένο, δηλαδή αν έχει ισχυρά κίνητρα. Η αναζήτηση τροφής απαιτεί πέρα από τον προσανατολισμό και άλλες ποικίλες λειτουργίες συμπεριφοράς. Οι λειτουργίες αυτές μπορεί να προσαρμόζονται και να αλλάζουν από διάφορες εμπειρίες, όπως συχνά παρατηρείται στις κυνηγετικές δραστηριότητες πολλών αρπακτικών ζώων. Ωστόσο, η τελική κατανάλωση τροφής, δηλαδή ο αυτοσκοπός της όλης τροφοληπτικής συμπεριφοράς του ζώου, που περιλαμβάνει μια διαδοχή γεγονότων, φαίνεται ότι αποτελεί το λιγότερο ευαίσθητο μέρος των συνολικών διεργασιών της τροφοληψίας του. Συνήθως είναι στερεότυπη και σχετικά ανεξάρτητη από τις επίκτητες λειτουργίες.

## Ένστικτο και μάθηση

Για πολλές δεκαετίες οι επιστήμονες, ηθολόγοι και ψυχολόγοι, εξετάζουν αδιάκοπα το βασικό ερώτημα που αφορά την ανάπτυξη της συμπεριφοράς του έμβιου κόσμου. Το ερώτημα έχει να κάνει με το πώς αναπτύχθηκε η συμπεριφορά ενός ζώου και πώς είναι τόσο καλά προσαρμοσμένη στο φυσικό του περιβάλλον. Σε πρώτο πλάνο θα μπορούσε να ειπωθεί πως το ζώο γεννιέται φέροντας τις σωστές ανταποκρίσεις συμπεριφοράς που είναι δομημένες στο νευρικό του σύστημα. Για παράδειγμα, οι μέλισσες κληρονομούν την ικανότητα να σχηματίζουν πτέρυγες και μυς πτερύγων

για το πέταγμα. Κληρονομούν, όμως, και την τάση να πετούν προς τα άνθη και να ψάχνουν για νέκταρ ή γύρη. Παρόμοιες ανταποκρίσεις ονομάζονται «ενστικτώδεις». Αν και πρόκειται για έναν όρο που συχνά παρερμηνεύεται, εντούτοις παραμένει χρήσιμος. Η ενστικτώδης συμπεριφορά εξελίσσεται βαθμιαία, όπως και τα δομικά χαρακτηριστικά, καθώς η φυσική επιλογή ως μια διεργασία της εξέλιξης την τροποποιεί έτσι ώστε να προσαρμόζεται στο περιβάλλον. Δημιουργείται λοιπόν κάτι σαν «μνήμη του είδους» που περνάει στους απογόνους του, από γενιά σε γενιά.

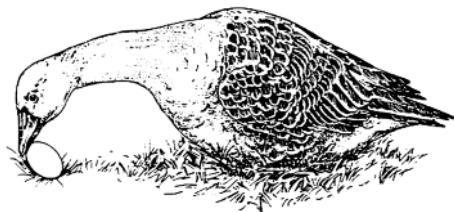
Σε δεύτερο πλάνο μια εναλλακτική απάντηση στο παραπάνω ερώτημα είναι ότι το ζώο μπορεί να γεννηθεί με ορισμένες κληρονομημένες ανταποκρίσεις αλλά φέροντας παράλληλα την ικανότητα να τροποποιεί τη συμπεριφορά του στη βάση των εμπειριών του, τις οποίες αποκτά στη διάρκεια της ζωής του. Μαθαίνει, δηλαδή, ποιες ανταποκρίσεις του δίνουν καλύτερα αποτελέσματα στην επιβίωσή του και ανάλογα προσαρμόζει τη συμπεριφορά του.

Το ένστικτο και η μάθηση μαζί εξασφαλίζουν την προσαρμοστική συμπεριφορά. Το ένστικτο διά της φυσικής επιλογής που λειτουργεί κατά την εξέλιξη ενός είδους, και η μάθηση κατά την εξέλιξη ενός ατόμου. Παρακάτω θα αναφερθούμε αναλυτικότερα στο πρόβλημα αυτό που για πολλά χρόνια παρέμεινε το επίκεντρο της αντιπαράθεσης μεταξύ ηθολόγων και ψυχολόγων.

### Ένστικτο και ηθολογία

Στην καθημερινή μας ζωή οι εκφράσεις του τύπου «είναι μια ενστικτώδης πράξη» ή «πρόκειται για μια έμφυτη συμπεριφορά», συχνά αποσκοπούν στο να δικαιολογήσουν καταστάσεις, οι οποίες εμφανίζονται ως στερεότυπες αποκρίσεις σε συγκεκριμένα κίνητρα. Από το πλήθος των συμπεριφορών αυτών μπορούν να αναφερθούν ως καλά παραδείγματα οι ακόλουθες: (1) Τα μικρά παπαγαλάκια της Αφρικής *Agapornis personata*, που μεταφέρουν λωρίδες φλοιών δένδρων ή χαρτιού ανάμεσα στις οπίσθιες φτερούγες τους όταν κατασκευάζουν τη φωλιά τους. (2) Οι πανομοιότυπες ταλαντεύσεις των πτερύγων του αρσενικού ατόμου της *Drosophila melanogaster*, κατά την ερωτοτροπία, με τις εξαιρέσεις μεταλλαγμένων ατόμων (π.χ. γ-γ αρσενικά). (3) Η συμπεριφορά waπόθεσης της παρασιτικής σφήκας *Pseudorhyssa alpestris*, που μπορεί να εμφανίζεται σύνθετη, ωστόσο όλα τα θηλυκά εκτελούν, ως επί το πλείστον, «μανούβρες» (εξειδικευμένες κινήσεις του σώματος), με τον ίδιο τρόπο.

Γενικά αυτά τα πρότυπα συμπεριφοράς δεν μεταβάλλονται εύκολα από περιβαλλοντικές επιδράσεις. Ο Νίκο Τίνμπεργεν παρατήρησε ότι οι νεοεκκολαπτόμενοι γλάροι «γνωρίζουν», κατά κάποιο τρόπο, πώς θα τραφούν. Ραμφίζουν την κόκκινη κουκκίδα που υπάρχει στο ράμφος των γονιών τους (βλ. παρακάτω) κι εκείνοι ανταποκρίνονται



Εικόνα 3.1. Η γκρίζα χίνα που προσπαθεί να επαναφέρει το αυγό της στη θέση επώασης.

αμέσως εξεμύντας την τροφή που έχουν στο στόμα τους. Σε περίπτωση που το αυγό μιας γκρίζας χήνας μετακινηθεί λίγα εκατοστά πέρα από το γνωστό σημείο επώασης, η χήνα προσπαθεί να επαναφέρει το αυγό στην αρχική του θέση τεντώνοντας τον λαιμό της προς τα εμπρός και βάζοντας το ράμφος της μπροστά από το αυγό, ώστε να το μετακινεί προς τη φορά του σώματός της (Εικ. 3.1). Η κίνηση αυτή γίνεται ακόμα και όταν πρόκειται για μια πρώτη περίοδο επώασης αυγών.

Σύμφωνα με τα παραπάνω, θα μπορούσε να ειπωθεί πως η ενστικτώδης συμπεριφορά εμφανίζεται σε πλήρη λειτουργική μορφή την πρώτη φορά που εκτελείται και πως τέτοιες τυπικές συμπεριφορές προκαλούνται μηχανικά από ένα ερέθισμα. Οι συμπεριφορές αυτές φαίνεται να έχουν έναν αυστηρό προγραμματισμό, ή αυτοματισμό, σε ασυνήθιστες καταστάσεις. Για παράδειγμα, αν οι νεοσσοί των πουλιών δεθούν με έναν γυαλιστερό κρίκο κατά τον χρόνο που βρίσκονται στη φωλιά, οι γονείς τους μερικές φορές θα συμπεριφερθούν σαν να ήταν κομμάτι απόβλητου υλικού, μια ουσία που πάντοτε απομακρύνεται από τη φωλιά και πετιέται σε μακρινή απόσταση. Ένα ενήλικο πουλί μπορεί να τραβήξει δυνατά τον κρίκο παρά το γεγονός της σύνδεσης του κρίκου με το πόδι του απογόνου του και παρά τις φωνές αγωνίας των νεοσσών. Ο γονιός μπορεί εκείνη τη στιγμή να πετύχει το πέταγμα του άχρηστου μαζί με κάτι χρήσιμο. Υπάρχουν πολλά άλλα παραδείγματα αυτού του είδους της «βλακώδους» μηχανικής – αυτοματοποιημένης συμπεριφοράς.

Μερικές αντιδράσεις φαίνεται να είναι χαρακτηριστικές ενός είδους και εκτελούνται με έναν στερεότυπο ή ενιαίο τρόπο. Βασισμένοι σε παρόμοιες παρατηρήσεις μερικοί επιστήμονες υποστηρίζουν πως η έμφυτη συμπεριφορά συνιστά μια νομοτελή συμπεριφορά. Τα ένστικτα μπορούν να θεωρηθούν ως ειδική συμπεριφορά, την οποία εμφανίζουν για πρώτη φορά τα άτομα ενός είδους στην πλήρη τους ανάπτυξη, σε μια ορισμένη ηλικία και μάλιστα όταν αντιμετωπίζουν ένα ιδιαίτερο ερέθισμα – κίνητρο.

### **Ανάπτυξη της ενστικτώδους ή έμφυτης συμπεριφοράς**

Πώς ενεργεί, όμως, η ανάπτυξη ενός ζώου για να διαμορφώσει μια ιδιαίτερη ανταπόκριση (π.χ. ράμφισμα προς τα πάνω), σε ένα ιδιαίτερο αντικείμενο (π.χ. ένα κινούμενο, κόκκινο ράμφος), την πρώτη φορά που το συναντά και αντιδρά σ' αυτό το αντικείμενο; Το να λέμε ότι η συμπεριφορά είναι «γενετικά καθορισμένη», όπως ήδη έχει ειπωθεί, δεν είναι ούτε ακριβές ούτε χρήσιμο. Ίσως ο καλύτερος τρόπος είναι να δούμε αυτά τα πρότυπα συμπεριφοράς σαν τα προϊόντα ενός γενετικού – αναπτυξιακού συστήματος το οποίο διοχετεύει την ανάπτυξη της συμπεριφοράς σε περιορισμένες κατευθύνσεις. Η αναπτυξιακή ομοιόσταση μπορεί να οδηγήσει στο σχηματισμό του προτύπου αύξησης ενός ατόμου σε συγκεκριμένα μονοπάτια παρά τη μοναδικότητα του γενότυπου και του περιβάλλοντος ενός ζώου. Η πιθανώς διοχετευμένη αυτή ανάπτυξη οδηγεί στην έμφυτη συμπεριφορά του είδους, προωθώντας τη δομή του νευρικού συστήματος του είδους το οποίο είναι ικανό να προγραμματίζει τις προσαρμοσμένες αντιδράσεις.

Οι αναπτυξιακοί αυτοί μηχανισμοί μπορεί να δειχθούν με τα λεγόμενα «πειράματα στέρησης», στα οποία χρησιμοποιούνται ζώα που ανατράφηκαν κάτω από περιορισμένες και μη κανονικές συνθήκες. Κατά το χρονικό αυτό διάστημα τα ζώα εμποδίζονται να αλληλεπιδρούν με στοιχεία του περιβάλλοντος, που πιθανώς να παίζουν σπουδαίο ρόλο στην ανάπτυξή τους, δηλαδή στη διαμόρφωση μιας συμπεριφοράς. Επί του παρόντος θα αναφερθούμε σε δύο χαρακτηριστικά παραδείγματα: (1) Επίδραση των κοινωνικών αλληλεπιδράσεων, όπως η επιθετική συμπεριφορά του αρσενικού γαστερόστεου (μικρό ψάρι του γλυκού νερού), αφού προηγουμένως τα αρσενικά άτομα απομονώθηκαν αμέσως μετά την εκκόλαψή τους, με σκοπό να ενταχθούν σε πειραματική διαδικασία στέρησης. Τα απομονωμένα αρσενικά άτομα του γαστερόστεου που κατέχουν μια φωλιά και μια οριοθετημένη περιοχή αναπαραγωγής αναπτύσσουν επιθετικές συμπεριφορές προς άλλα αρσενικά ώριμα ερυθρόκοιλα άτομα του είδους του, από τη στιγμή που τα αντιληφθούν εντός της οριοθετημένης περιοχής τους. (2) Η δοκιμασία της σπουδαιότητας της εμπειρίας ποικίλων υποστρωμάτων στο χτίσιμο της φωλιάς από θηλυκά ποντίκια που ανατράφηκαν σε κενά συρμάτινα κλουβιά. Μετά από μια περίοδο στέρησης μερικών περιβαλλοντικών ερεθισμάτων το ζώο εκτίθεται σε κρίσιμα ερεθίσματα και καταγράφεται η συμπεριφορά του. Τα ενήλικα θηλυκά ποντίκια θα εκτελέσουν όλες τις κινήσεις κατασκευής μιας φωλιάς μόλις τους προσφερθούν για πρώτη φορά λωρίδες χαρτιού ή άχυρο.

Τα αποτελέσματα αυτά δεν δείχνουν ότι η συμπεριφορά είναι «γενετική» αλλά αποκαλύπτουν την αντίδραση του γενετικού προγράμματος για ανάπτυξη συμπεριφοράς στις περιβαλλοντικές διαταραχές. Πολλά ζώα που ανατράφηκαν σε ένα αφύσικο περιβάλλον συμπεριφέρονται σχετικά φυσιολογικά και επιδεικνύουν χαρακτηριστικά πρότυπα συμπεριφοράς στην παρουσία κλειδικών ερεθισμάτων. Αυτά τα πρότυπα συμπεριφοράς συμπεριλαμβανομένης της βάσης ενός κατάλληλα δομημένου νευρικού δικτύου είναι προφανώς ισχυρά προστατευμένα από την αναπτυξιακή ομοίωση. Αυτό υποδηλώνει ότι ορισμένα είδη συμπεριφοράς είναι εξαιρετικά σημαντικά για την επιβίωση και την αναπαραγωγική επιτυχία ενός ατόμου μέλους ενός είδους. Ως αποτέλεσμα, η επιλογή έχει ευνοήσει με αναπτυξιακούς μηχανισμούς, μια εγγυημένη χαρακτηριστική συμπεριφορά στη βάση μιας ευρείας κλίμακας περιβαλλοντικών συνθηκών, που προαπαιτούν ένα ελάχιστο σύνολο συνθηκών. Εξαιτίας αυτού του μηχανισμού, πολλές εμπειρίες που θα μπορούσαν να προμηθεύσουν «πείρα» ή άλλες ευκαιρίες μάθησης, μπορεί να είναι άσχετες προς την ανάπτυξη των έμφυτων ανταποκρίσεων συμπεριφοράς.

Η φυσική επιλογή θα ευνοούσε κάθε μορφή ενός διοχετευμένου μηχανισμού ανάπτυξης συμπεριφοράς. Ο νεοσσός του καστανοκέφαλου γλάρου που υποχρεώθηκε να μάθει πώς και πότε να ραμφίσει το ράμφος των γονιών του θα ήταν σε τρομερά μειονεκτική θέση απέναντι σε έναν άλλον νεοσσό, που θα ήταν ικανός να κάνει ουσιαστικά το σωστό πράγμα την πρώτη φορά που θα υποχρεωνόταν να το κάνει. Ο νεοσσός του γλάρου δεν μπορεί να εκκολαφθεί από το αβγό δίχως μια έμφυτη αναγνώριση των γονιών του. Ένας νεοσσός γλάρου που ζητάει τροφή από

έναν μη πραγματικό γονέα απορρίπτεται στην καλύτερη περίπτωση και χτυπιέται αλύπητα πάνω στο κεφάλι με ένα οξύ ράμφος στη χειρότερη περίπτωση. Οι έμφυτες αντιδράσεις αυξάνουν την πιθανότητα σωστών αντιδράσεων σε πιεστικές βιολογικές απαιτήσεις τις οποίες αντιμετωπίζουν τα ζώα.

Σε κάθε περίπτωση, όμως, το πρότυπο μιας συμπεριφοράς, όπως αυτές που περιγράφηκαν, βασίζεται σε κίνητρα. Παρακάτω θα διερευνηθεί ο ρόλος των κινήτρων και των ερεθισμάτων γενικότερα στη διαμόρφωση της συμπεριφοράς.

## Ρόλος των ερεθισμάτων

Για πρακτικούς λόγους έχουν προταθεί τρεις τύποι ερεθισμάτων: (α) ερεθίσματα που καθορίζουν το επίπεδο απόκρισης του ζώου (**ερεθίσματα ευαισθητοποίησης**), (β) αυτά που προκαλούν ειδικές αντιδράσεις όταν το ζώο έρθει σε επαφή με αυτά (**ερεθίσματα ενεργοποιητές**) και (γ) αυτά που φέρνουν μια πράξη συμπεριφοράς στο τέλος της (**καταληκτικά ερεθίσματα**). Στην τροφοληπτική συμπεριφορά η οσμή της τροφής μπορεί να αυξήσει το επίπεδο της ανταποκρισιμότητας του ζώου. Μπορεί επίσης να το κάνει πιο συνειδητοποιημένο, ως προς το ότι βρίσκεται σε κατάσταση πείνας (από ό,τι ήταν) και έτσι να χρησιμεύσει (η οσμή) ως ερέθισμα ευαισθητοποίησης. Από την άλλη πλευρά, η θέα του φαγητού μπορεί να δρα ως ερέθισμα ενεργοποίησης απελευθερώνοντας την τροφοληπτική συμπεριφορά. Τέλος, ένα γεμάτο στομάχι ενεργεί ως καταληκτικό ερέθισμα φέρνοντας την τροφοληπτική συμπεριφορά στην ολοκλήρωσή της.

## Ενεργοποιητές

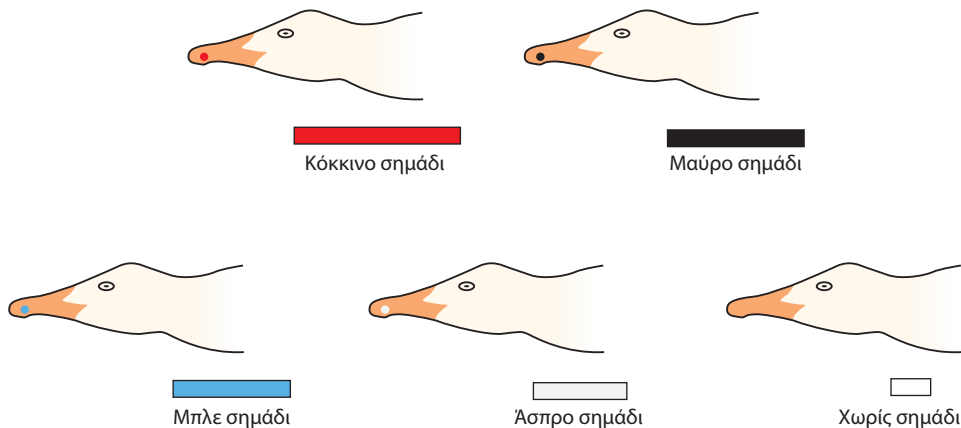
Σε γενικές γραμμές ένας ενεργοποιητής μπορεί να περιλαμβάνει κάθε στοιχείο του περιβάλλοντος το οποίο εγείρει ή προκαλεί μια αντίδραση της συμπεριφοράς. Σε μερικές περιπτώσεις, όπως, για παράδειγμα, η ερωτοτροπία των οργανισμών, ως ενεργοποιητής μπορεί να είναι ένα χαρακτηριστικό που διαθέτει κάποιο άλλο άτομο, όπως, για παράδειγμα, το χρώμα του, το σχήμα ή κάποια άλλα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.

Μία από τις τεχνικές που χρησιμοποιούνται για να διερευνηθούν οι ενεργοποιητές και η σημασία τους στη συμπεριφορά είναι η κατασκευή εκμαγείων που αποδίδουν πειστικά το ερέθισμα και η παρουσίασή τους στον κατάλληλο ζωικό οργανισμό, αναμένοντας τις αντιδράσεις του. Τα εκμαγεία αυτά τροποποιούνται ανάλογα με το κάθε πείραμα ώστε με αφαιρετικές διεργασίες να προσδιορίζονται τα χαρακτηριστικά εκείνα που προκαλούν την υπό μελέτη αντίδραση. Με αυτόν τον τρόπο έχει βρεθεί ότι ένα αντικείμενο που προκαλεί διέγερση μπορεί να κατέχει ένα ευρύ φάσμα χαρακτηριστικών (σχήμα, χρώμα κ.ο.κ.), αλλά μόνο μερικά από αυτά είναι αποτελεσματικοί ενεργοποιητές. Ακολουθώντας τη μεθοδολογία αυτή ο N. Tinbergen και οι συνεργάτες του ανακάλυψαν τους ενεργοποιητές που καθορίζουν τη συμπεριφορά στους γλάρους. Οι νεοσσοί των γλάρων τρέφονται με ψάρια που εξεμούνται από τους γονείς τους. Ο νεοσσός προκαλεί με ραμφίσματα

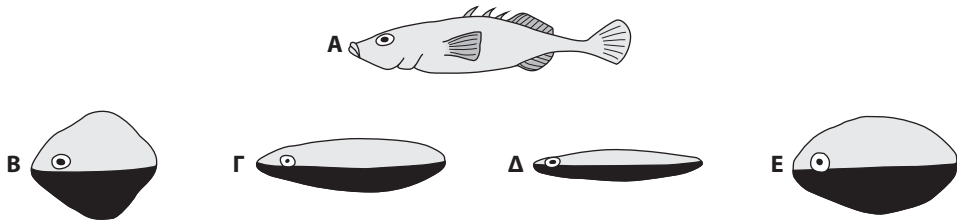
(κτυπήματα ράμφους) τον γονιό, ώστε εκείνος εξεμώντας τη μερικώς πολτοποιημένη τροφή τη μεταφέρει στη στοματική κοιλότητα του νεοσσού. Το ερώτημα που είχε τεθεί από την ομάδα Tinbergen ήταν ποιοι είναι οι ενεργοποιητές της συμπεριφοράς του ραμφίσματος των νεοσσών. Το ράμφος αυτού του γλάρου είναι κίτρινο με μια κόκκινη κηλίδα στο άκρο της κάτω γνάθου. Στο πείραμα κατασκευάστηκαν εκμαγεία της κεφαλής και του ράμφους από χαρτόνι με διαφορετικό σχήμα, ενώ το χρώμα και η αντίθεση της κηλίδας πάνω στη γνάθο είχε διάφορες παραλλαγές.

Καθένα από τα εκμαγεία παρουσιάστηκε στους νεοσσούς με όσο το δυνατόν πιο φυσικό τρόπο, ενώ οι αντιδράσεις των νεοσσών «εκτιμήθηκαν» στη βάση του αριθμού των ραμφισμάτων που έκαναν πάνω σε αυτό και σε προκαθορισμένο χρόνο. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το σχήμα της κεφαλής πίσω από το ράμφος δεν παίζει κανένα ρόλο στις αντιδράσεις και ότι το πιο σπουδαίο χαρακτηριστικό, εντέλει, βρέθηκε να είναι το κόκκινο χρώμα της κηλίδας, που βρίσκεται στην κάτω γνάθο του ράμφους. Μάλιστα, όταν οι νεοσσοί είναι πεινασμένοι, το μόνο πράγμα που μετρά είναι το κόκκινο σημείο του ράμφους του γονέα (Εικ. 3.2).

Αντίστοιχο είναι και το παράδειγμα που ισχύει στη *χωροκρατική συμπεριφορά*. Στον αρσενικό κοκκινολαίμη (ή πυραλλίδα) το κόκκινο στήθος που εκτινάσσεται (φουσκώνει) είναι το αποτελεσματικό ερέθισμα που εγείρει απειλητική διάθεση σε άλλα αρσενικά που διεκδικούν τις θέσεις για εγκατάσταση. Στους αρσενικούς πυγόστεους (ψάρια γλυκών νερών), η κόκκινη κοιλιά χρησιμεύει για τον ίδιο σκοπό και έχει διαπιστωθεί ότι άλλα χαρακτηριστικά του ψαριού αυτού, όπως είναι το σχήμα του, παίζουν μικρό ρόλο στην εκδήλωση αντιδράσεων (Εικ. 3.3).



**Εικόνα 3.2.** Αποτελέσματα των πειραμάτων που δείχνουν ότι το κόκκινο στίγμα στην κάτω γνάθο του γλάρου είναι το πλέον σημαντικό ερέθισμα για το ραμφισμό των νεοσσών. Η ισχύς των αντιδράσεων εκτιμήθηκε με βάση τη συχνότητα του ραμφίσματος (βλ. μήκος ράβδων) δίπλα στα εκμαγεία (από M.B.V. Roberts 1986).



**Εικόνα 3.3.** Εκμαγεία που χρησιμοποιήθηκαν προκειμένου να διαπιστωθούν οι αντιδράσεις του αρσενικού πυγόστεου. Σε κάθε περίπτωση το μαύρο χρώμα αντιστοιχεί σε κόκκινο. Τα εκμαγεία Β-Ε, παρά το ασύμβατο σχήμα τους, δέχθηκαν τις περισσότερες από το πραγματικό μοντέλο Α, που δεν παρουσιάζει κόκκινη κοιλιά (από Μ.Β.Υ. Roberts 1986).

### Εκλογή ερεθίσματος

Για να υπάρξει απόκριση ειδικά σ' ένα ερέθισμα, πρέπει να υπάρχει ένας μηχανισμός στους υποδοχείς ή στον εγκέφαλο, ο οποίος να αποκωδικοποιεί και να διαχωρίζει τα σχετικά χαρακτηριστικά του αντικειμένου που διεγείρει, από εκείνα που δεν σχετίζονται με τη διέγερση. Εξαιτίας αυτής της διαδικασίας επιλογής, οι νεοσσοί του γλάρου αποκρίνονται στο χρώμα της κηλίδας του ράμφους αλλά όχι και στο σχήμα της κεφαλής. Η νευροαισθητική λειτουργία που διεγείρει αυτή την επιλογή καλείται *μηχανισμός διήθησης των ερεθισμάτων* και, παρότι φαίνεται να υφίσταται κάτι τέτοιο, εντούτοις δεν διαθέτουμε παρά στοιχειώδεις πληροφορίες σε επίπεδο φυσιολογίας για το τι συνεπάγεται αυτή η λειτουργία.

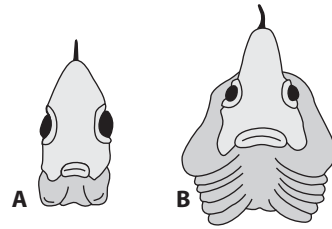
### Λειτουργία ενεργοποιητών

Μπορεί οι γνώσεις μας για τη λειτουργία των ενεργοποιητών στο επίπεδο της φυσιολογίας τους να είναι περιορισμένες, η αξία τους όμως για την επιβίωση των ζώων είναι αρκετά ουσιώδης. Χρησιμεύουν ως «συνθήματα» που διεγείρουν τις κατάλληλες συμπεριφορές και συντονίζουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των διαφόρων ειδών. Είναι φανερό λοιπόν πως τα συνθήματα αυτά παίζουν καθοριστικό ρόλο στη συμπεριφορά των ζώων, αφού το περιβάλλον κάθε ζώου συγκροτείται και από άλλους οργανισμούς. Ο μηχανισμός λοιπόν διήθησης των ερεθισμάτων κρίνεται απαραίτητος ώστε πάντα οι αποκρίσεις των οργανισμών στους ενεργοποιητές να αποδίδουν τον σωστό τύπο συμπεριφοράς, προκειμένου να εμφανίζονται και οι διαφορές μεταξύ των ειδών. Οι διαφορές μεταξύ των ειδών κρίνονται ως καθοριστικής σημασίας, αφού με τον τρόπο αυτό αποφεύγονται κάθε μορφής ανοικτές συγκρούσεις μεταξύ των ατόμων τόσο του ίδιου είδους όσο και διαφορετικών ειδών.

Όλα τα παραπάνω μπορούν να γίνουν κατανοητά στις περιπτώσεις της επιθετικής συμπεριφοράς των οργανισμών. Η επιθετικότητα των οργανισμών συχνά εμπεριέχει μια *επίδειξη απειλητικής στάσης*, κατά την οποία το ζώο υιοθετεί μια συγκεκριμένη στάση του σώματός του ή αποκαλύπτει κάποια μορφολογικά σημάδια, τα οποία εκφοβίζουν τους αντιπάλους όταν αυτοί έχουν καταπατήσει την περιοχή του ή έχουν πλησιάσει προς το μέρος του συντρόφου του. Τέτοιου είδους απειλητικές



διαθέσεις είναι ιδιαίτερα χαρακτηριστικές στα ψάρια, στα πτηνά και σε πολλά θηλαστικά. Για παράδειγμα, οι κιχλίδες (τροπικά ψάρια της οικογένειας Cichlidae) ανοίγουν το στόμα τους ή φουσκώνουν την περιοχή των βραγχίων τους προκειμένου να δείξουν απειλητική διάθεση (Εικ. 3.4). Αντίθετα με τις προηγούμενες συμπεριφορές, η διόγκωση του σώματος που παρατηρείται σε διάφορα είδη ψαριών, με την πρόσληψη νερού (π.χ. *Diodon hystrix*), αποτελεί μια τακτική αντιθηρευτικής συμπεριφοράς και όχι στάση επιθετικής συμπεριφοράς ή εκφοβισμού.



**Εικόνα 3.4.** Σχηματική παράσταση του κιχλινοειδούς ψαριού σε φάση ηρεμίας (Α) και σε φάση εκφοβισμού (Β) (από M.B.V. Roberts 1986).

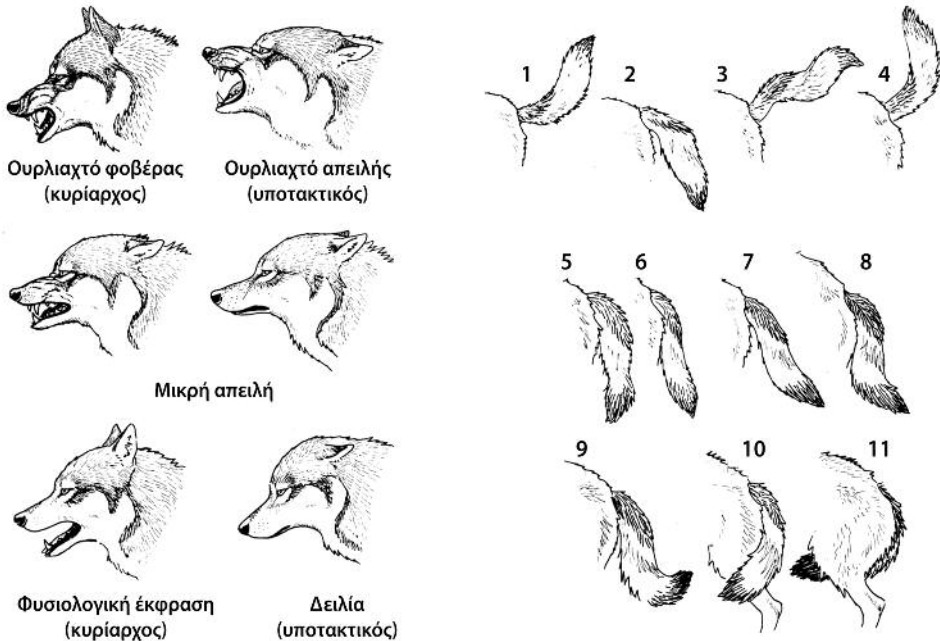
Καλά παραδείγματα, όμως, στην επίδειξη απειλητικής στάσης ή άλλων ενδιαμέσων καταστάσεων παρουσιάζουν οι λύκοι. Η έρευνα της συμπεριφοράς των λύκων σε ημιαιχμαλωσία πραγματοποιήθηκε από ομάδα ερευνητών υπό την επίβλεψη του Felix Rodríguez de la Fuente (1928-1980), ο οποίος ακολούθησε τις πειραματικές διαδικασίες του τότε γνωστού Konrad Lorenz. Οι θέσεις που παίρνει η ουρά των λύκων (υπό την έννοια του προσανατολισμού της), αλλά και η έκφραση της κεφαλής τους σε φάσεις ουρλιαχτού είναι πολύ χαρακτηριστικές (Εικ. 3.5).

Αντίστοιχες είναι και οι καταστάσεις της συμπεριφοράς των λύκων όταν ανταγωνίζονται για την αρχηγία της αγέλης. Στη διάρκεια της διαμάχης τους παρατηρούνται στερεότυπες συμπεριφορές.

Οι επιδείξεις αυτές έχουν ως αποτέλεσμα την αποτροπή έντονων συμπλοκών μεταξύ των ειδών ή και μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους. Από τις συμπλοκές αυτές συνήθως ο φοβισμένος αντίπαλος παραδέχεται την ήττα του και αποχωρεί ή υποχωρεί. Μερικές φορές το ηττημένο ζώο αντί να αποσυρθεί, πραγματοποιεί μια **επίδειξη κατευνασμού**, κάτι που παρατηρείται και στα σκυλιά. Ο επιθετικός λύκος απειλεί κάποιον άλλο δείχνοντας τα δόντια του και γρυλίζοντας πάντα σε όρθια θέση πάνω από τον φοβισμένο. Ο ασθενέστερος αντίπαλος ζαρώνει και εκθέτει την πλευρά του αυχένα του. Αυτή η στάση υποταγής εγείρει μια μη επιθετική συμπεριφορά στον επιθετικό λύκο (Εικ. 3.6). Ανάλογη συμπεριφορά έχουμε και στους λύκους (Εικ. 3.7). Το αποτέλεσμα είναι ότι τα δύο ζώα αποχωρίζονται χωρίς να γίνει πραγματική μάχη<sup>1</sup>.

Στη σεξουαλική αναπαραγωγή οι ενεργοποιητές παίζουν σπουδαίο ρόλο στο να αλλάζουν τη φυσιολογικά επιθετική συμπεριφορά ενός ζώου σε σεξουαλική συ-

1. Το ερώτημα που πραγματικά τίθεται είναι αν υπάρχουν εξαιρέσεις στα βασικά αυτά πρότυπα συμπεριφοράς. Ας σκεφτούμε να δώσουμε μια απάντηση στο ερώτημα αυτό δίνοντας παράλληλα και μια εξήγηση. Σχετικά πρόσφατα (2016) 8 σκύλοι σε αιχμαλωσία και εκπαιδευμένα πίτμπουλ (Pit Bull) επιτέθηκαν θανάσιμα σε παιδιά. Ποιες υποθέσεις μπορούμε να κάνουμε για αυτήν τη συμπεριφορά;

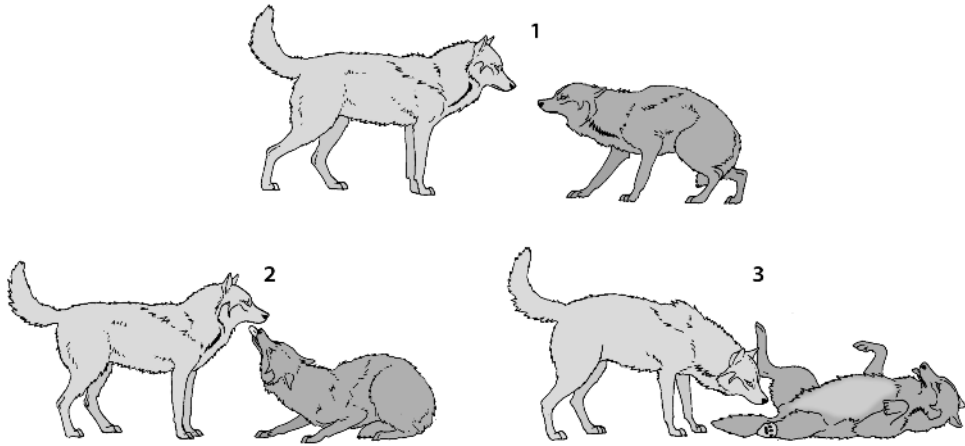


**Εικόνα 3.5.** (α) Εκφράσεις του λύκου σε διάφορες καταστάσεις (Αριστερά). (β) Εκφραστικές θέσεις της ουράς του λύκου (δεξιά): (1) αυτοάμυνα, (2) απειλή από ζώο με αυτοπεποίθηση, (3) εξουσία – η ουρά κινείται από το ένα μέρος στο άλλο, (4) απειλή από ζώο που στερείται αυτοπεποίθησης, (5) απειλή υπό αμφισβήτηση, (6) φυσική – κανονική στάση, (7) ανησυχία, (8) μισο-φοβέρα, μισο-απειλή, (9) υποταγή (η ουρά κινείται από τη μια πλευρά στην άλλη), (10) & (11) πλήρης υποταγή (από Θαυμαστό Κόσμο των Ζώων, σελ. 188, τ. 5).

μπεριφορά. Καλό παράδειγμα για την κατανόηση της παραπάνω συμπεριφοράς αποτελεί το ζευγάρι ορισμένων αραχνειδών. Η φυσική τάση της θηλυκής αράχνης είναι να επιτίθεται και να τρώει κάθε άλλη αράχνη που την πλησιάζει. Ωστόσο, όταν ένα αρσενικό προχωρήσει προς το μέρος της θηλυκής με σκοπό το ζευγάρι, στέλνει ένα χαρακτηριστικό σήμα προς αυτήν χρησιμοποιώντας τις ποδοπροσακτρίδες του. Το σήμα ενεργεί ως ερέθισμα αλλάζοντας τη συμπεριφορά του θηλυκού από θηρευτική/επιθετική σε σεξουαλική. Η ιστορία αυτή, όμως, έχει δυσάρεστο τέλος, αφού μετά τη σύζευξή τους, η συμπεριφορά του θηλυκού επανέρχεται στην προηγούμενη κατάσταση (δηλαδή γίνεται πάλι επιθετική), καταβροχθίζοντας το ταίρι της.

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα ερεθίσματα συχνά οδηγούν στην αποπεράτωση ενός μέρους μιας συμπεριφοράς. Μερικές φορές το ίδιο ερέθισμα μπορεί να σημάνει το τέλος μιας φάσης της συμπεριφοράς και την έναρξη κάποιας άλλης. Για παράδειγμα, όταν το αρσενικό άτομο πυγώστεου<sup>2</sup> φθάσει την άνοιξη στους τόπους

2. Είδη του γένους *Pungitius*, κάτοικοι των γλυκών νερών.

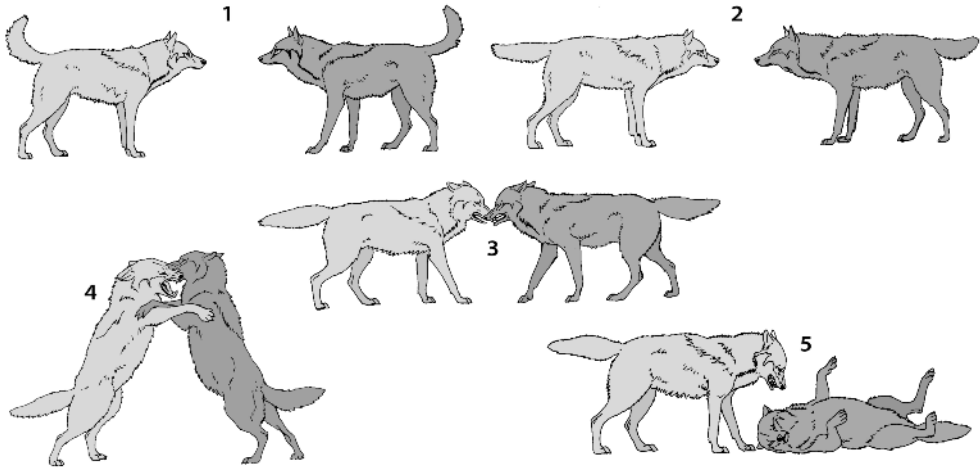


**Εικόνα 3.6.** (1) Όταν δύο λύκοι διαφορετικής ιεραρχικής τάξης συναντώνται, το κατώτερο άτομο ζαρώνει, σέρνει την ουρά του και χαμηλώνει τ' αυτιά. (2) Κοντοκαθιστά στο έδαφος, γλείφει το ρύγχος του συντρόφου. (3) Αν ο αρχηγός εξακολουθεί να δείχνει επιθετικότητα, ο υποτακτικός ξαπλώνει με την πλάτη στο έδαφος, ουρεί και αποκαλύπτει τα γενετικά του όργανα. Τέτοιες στάσεις υποταγής είναι κοινές στα μικρά, όταν παρουσιάζονται οι πρεσβύτεροι (από Θαυμαστό Κόσμο των Ζώων, σελ. 190, τ. 5).

αναπαραγωγής, ερεθίσματα προερχόμενα από το άμεσο περιβάλλον του προκαλούν λήξη της μεταναστευτικής του συμπεριφοράς, ενώ πυροδοτούν-ενεργοποιούν παράλληλα τη συμπεριφορά της χωροκρατικότητας, κατά την οποία το ψάρι εκδηλώνει επιθετική συμπεριφορά απέναντι σε άλλα αρσενικά άτομα του είδους.

Δεν πρέπει, όμως, να θεωρηθεί από τα παραπάνω ότι τα ερεθίσματα προέρχονται πάντα από το εξωτερικό περιβάλλον. Συχνά τα ερεθίσματα προέρχονται από εξειδικευμένους φυσιολογικούς ρυθμούς/μεταβολισμούς του ίδιου του οργανισμού. Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνεται με τη συμπεριφορά της πόσης. Η πόση ελέγχεται από εξειδικευμένους ωσμωρυθμιστές του εγκεφάλου. Η συγκέντρωση ιόντων χλωρίου στο αίμα, η συγκέντρωση των διαλυτών αλάτων στα υγρά του σώματος και ο όγκος των κυττάρων στο σώμα μπορούν, όλα μαζί ή το καθένα με τη σειρά του, να επηρεάσουν την πόση. Πειράματα έδειξαν ότι μπορεί να ξεκινήσει η συμπεριφορά της πόσης, εισάγοντας με ένεση ελάχιστα ποσά άλατος στον εγκέφαλο, κάτι που δείχνει τη σπουδαιότητα ενός εσωτερικού ερεθίσματος στην έναρξη κάποιας συμπεριφοράς.

Η σπουδαιότητα των εσωτερικών ερεθισμάτων στην καταληκτική συμπεριφορά έχειδειχθεί στο *Rhodnius*<sup>3</sup>. Το αίμα απορροφάται διαμέσου της προβοσκίδας του, μέσω μιας μυϊκής κοιλιακής αντλίας. Η αντλία αυτή παύει να λειτουργεί και η απομύζηση σταματά όταν η πίεση του αίματος στην κοιλιά φτάσει σε ένα ορισμένο οριακό επίπεδο. Παρόμοιοι μηχανισμοί λειτουργούν στα θηλαστικά, όπου χημικές διεγέρσεις του τοιχώματος του στομάχου σε συνδυασμό με μηχανική έκταση οδηγούν



**Εικόνα 3.7.** Δύο λύκοι αντίπαλοι: (1) Αντικρίζουν ο ένας τον άλλον κουνώντας την ουρά τους. (2) Έρχονται ο ένας κοντά στον άλλο και κοιτάζονται με τεντωμένη και αλύγιστη ουρά. (3) Με αυτιά χαμηλωμένα, χείλη τραβηγμένα, ρύγχος με κατεύθυνση προς τον λαιμό του άλλου ο ένας αγγίζει τον άλλον. (4) Υψώνονται στα πίσω πόδια, πιάνονται και προσπαθούν να δαγκώσουν ο ένας τον άλλον. (5) Ο ηττημένος ξαπλώνεται κάτω με την πλάτη στο έδαφος αποκαλύπτοντας τον λαιμό στον νικητή, ο οποίος κατευνάζεται, υψώνει τη ουρά, μυρίζει τον ξαπλωμένο αντίπαλο και δεν επιχειρεί άλλη απόπειρα να τον δαγκώσει (από Θαυμαστό Κόσμο των Ζώων, σελ. 190, τ. 5).

στην παύση της τροφοληψίας. Χημικές αλλαγές στη σύνθεση του αίματος μπορούν επίσης να είναι αποφασιστικές στο να επιφέρουν τη λήξη της τροφοληψίας.

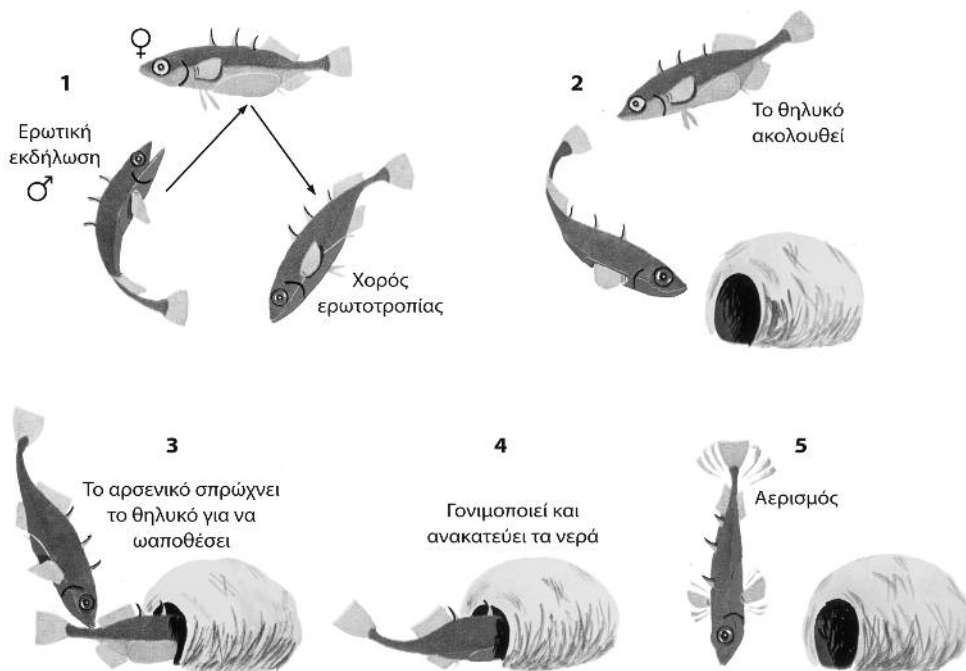
### **Συγχρονισμός στη σεξουαλική συμπεριφορά**

Στην αναπαραγωγική συμπεριφορά τα ερεθίσματα μεταξύ των συντρόφων διασφαλίζουν τον απαραίτητο συγχρονισμό της σεξουαλικής τους δραστηριότητας ώστε η όλη διαδικασία να είναι επιτυχημένη. Αυτό παρατηρήθηκε από τον Tinbergen σε μια σειρά κλασικών παρατηρήσεων και πειραμάτων με πυγόστεους<sup>4</sup>. Αφότου οι εργασίες του ερευνητή αποσαφήνισαν πολλές φάσεις της χαρακτηριστικής συμπεριφοράς του είδους, άρχισε μια συστηματική διερεύνηση της συμπεριφοράς αυτού του ψαριού.

Τα αρσενικά κατά την περίοδο της άνοιξης μεταναστεύουν αντίθετα στο ρεύμα προς τις περιοχές αναπαραγωγής. Κάθε αρσενικό άτομο εντοπίζει μια μικρή περιοχή, την οποία περιφρουρεί (συμπεριφορά χωροκρατικότητας) και από την οποία διώχνει όλους τους απρόσκλητους επισκέπτες είτε αυτοί είναι αρσενικά είτε θηλυκά άτομα. Στη συνέχεια φτιάχνει τη φωλιά του, η οποία μοιάζει με μικρή στοά ανοιχτή στα δύο

3. Κοριός που τρέφεται απομυζώντας αίμα.

4. *Pungitius*, Pisces: ψάρια τροπικά των γλυκών νερών.



**Εικόνα 3.8.** Στάδια ερωτοτροπίας αρσενικού και θηλυκού ατόμου του πυγόστεου. Τα ερεθίσματα που προκαλούν τις διάφορες φάσεις – στάδια της ερωτοτροπίας αναφέρονται στο κείμενο (από Roberts M.B.V. 1986, σύμφωνα με Tinbergen ή από Θαυμαστό Κόσμο των Ζώων, σελ. 304, τ. 4).

άκρα της. Σε αυτή τη φάση η υπογάστρια περιοχή του ατόμου αλλάζει τον συνήθη χρωματισμό της σε φωτεινό κόκκινο.

Αφού ολοκληρωθεί η κατασκευή της φωλιάς, το αρσενικό άτομο εκδηλώνει το ενδιαφέρον του προς τα ωφόρα θηλυκά. Με την εμφάνιση του θηλυκού στη χωροθετημένη περιοχή του, το αρσενικό αρχίζει να κολυμπά προς το μέρος του θηλυκού με μια χαρακτηριστική ζιγκ-ζαγκ κίνηση (Εικ. 3.8). Το θηλυκό, που αντιλαμβάνεται τις κινήσεις του αρσενικού, ανταποκρίνεται κολυμπώντας προς το μέρος του, γυρίζοντας το κεφάλι και την ουρά του προς τα πάνω. Με την κίνηση αυτή επιδεικνύει να δείξει τη φουσκωμένη κοιλιά του, γεγονός που επιβεβαιώνει το ότι βρίσκεται σε ώριμο αναπαραγωγικό στάδιο. Η απόκριση του αρσενικού σε επίδειξη εκδηλώνεται άμεσα. Γυρίζει απότομα και κολυμπά γρήγορα προς τη φωλιά του ενώ το θηλυκό ακολουθεί. Το αρσενικό δείχνει την είσοδο στο θηλυκό με το ρύγχος του και τη στιγμή που το θηλυκό ανταποκρίνεται στις υποδείξεις του αρσενικού, το τελευταίο σπρώχνει το θηλυκό προς την είσοδο της φωλιάς. Την ίδια στιγμή το αρσενικό με κατάλληλο ελιγμό βάζει το ραχιαίο πτερύγιό του πάνω στο θηλυκό. Το θηλυκό μπαίνει στη φωλιά βγάζοντας το κεφάλι του από την έξοδο της φωλιάς και αφήνοντας την ουρά του έξω από την είσοδο. Το αρσενικό διεγείρει το θηλυκό με

απαλές κινήσεις στο πίσω μέρος του σώματός του προκειμένου να ωαποθέσει. Μετά την ωαπόθεση, το θηλυκό εγκαταλείπει τη φωλιά και το αρσενικό μπαίνει μέσα περιχύνοντας τα αυγά με σπερματικό υγρό. Στη συνέχεια διώχνει μακριά το θηλυκό αναζητώντας άλλη σύντροφο για ζευγάρωμα. Το κάθε αρσενικό μπορεί να οδηγήσει μέχρι και πέντε διαφορετικά θηλυκά στη φωλιά του, προκειμένου να εξασφαλίσει μια επιτυχημένη αναπαραγωγή.

Αφού ολοκληρωθεί το ζευγάρωμα, το αρσενικό φυλάγει τη φωλιά του και αναδύει το νερό γύρω από τα αυγά με τα θωρακικά του πτερύγια, έτσι ώστε να επιτυγχάνεται ο απαραίτητος αερισμός των αυγών. Με τον τρόπο αυτό το νερό που βρίσκεται πάνω από τα αυγά βρίσκεται σε συνεχή κίνηση – ανάδευση και κατά συνέπεια διατηρείται πάντα καλά οξυγονωμένο. Μετά την εκκόλαψη των αυγών, το αρσενικό άτομο προστατεύει για κάποιο χρονικό διάστημα τα νεαρά ψάρια, μέχρι αυτά να είναι ικανά να αυτοπροστατεύονται.

Με την περιγραφή του πρότυπου αυτού της συμπεριφοράς από τον Tinbergen, δόθηκε η δυνατότητα να περιγραφούν τα ερεθίσματα που επηρεάζουν την ερωτοτροπία. Το ερέθισμα που προκαλεί τον «ζιγκ-ζαγκ» χορό του αρσενικού είναι η φουσκωτή κοιλιά του θηλυκού, η οποία υποδηλώνει ένα ώριμο θηλυκό ή ένα πρησμένο αρσενικό (σπάνια περίπτωση λόγω τροφοληψίας), που όμως δεν είναι εξίσου επιθυμητό για το αρσενικό που ψάχνει σύντροφο. Το σημάδι που κάνει το θηλυκό να ακολουθήσει το αρσενικό είναι η κόκκινη κοιλιά. Θα μπορούσε να ακολουθήσει εξίσου επίμονα ένα οποιοδήποτε κόκκινο αντίγραφο. Το θηλυκό αφήνει τελικά τα αυγά του με τα απαλά ερεθίσματα στο πίσω μέρος της κοιλιάς, τα οποία δεν είναι απαραίτητο να προέρχονται από το αρσενικό αλλά αρκεί ακόμα και μια γυάλινη ράβδος. Τέλος, ο αερισμός των αυγών προκαλείται από τα ίδια αυγά, αφού σε περίπτωση απομάκρυνσής τους από τη φωλιά ο αερισμός σταματά. Φαίνεται, λοιπόν, ότι η συμπεριφορά του πυγόστεου συνιστά μια στερεότυπη συμπεριφορά που εκτελείται τόσο από τα θηλυκά όσο και από τα αρσενικά άτομα. Κάθε μια από αυτές τις ενέργειες της στερεότυπης συμπεριφοράς αντιπροσωπεύει μια στερεότυπη φάση της συμπεριφοράς, η οποία προκαλεί την επόμενη κίνηση του άλλου φύλου. Το αποτέλεσμα αυτών των αλυσιδωτών φάσεων της συμπεριφοράς είναι ο σχεδόν απόλυτα συντονισμένος και συγχρονισμένος τρόπος της αναπαραγωγικής διαδικασίας των δύο φύλων. Πρέπει ωστόσο να υπογραμμιστεί ότι αυτή είναι μια εξιδανικευμένη διεργασία. Στην πραγματικότητα η αναπαραγωγική συμπεριφορά είναι περισσότερο πολύπλοκη.

### ***Ενδογενές κίνητρο (motivation)***

Για να παρατηρηθεί και να ερμηνευτεί σωστά η συμπεριφορά των ζώων πρέπει οι παρατηρήσεις να γίνονται κάτω από ορισμένες προϋποθέσεις. Για παράδειγμα, δεν είναι δυνατό να παρατηρηθεί η συμπεριφορά της τροφοληψίας ενός ζώου ρίχνοντάς του τροφή, αν λίγο πριν από την πειραματική διαδικασία έχει ήδη εκπληρώσει τις διατροφικές του ανάγκες.

Με τον ίδιο τρόπο, στη σεξουαλική συμπεριφορά η άφιξη ενός πιθανού συντρόφου δεν οδηγεί άμεσα σε αναπαραγωγική συμπεριφορά αν το ζώο δεν είναι ακόμα έτοιμο να εισέλθει σε περίοδο σεξουαλικής ωριμότητας. Ο όρος που χρησιμοποιείται για να περιγράψει το στάδιο των φυσιολογικών μεταβολών — που πρέπει να προηγηθούν μιας συγκεκριμένης συμπεριφοράς— του εσωτερικού περιβάλλοντος ενός οργανισμού είναι το «**ενδογενές κίνητρο**» (motivation). Το ενδογενές κίνητρο προέρχεται από διάφορους φυσιολογικούς μηχανισμούς του οργανισμού και πιο συγκεκριμένα από τα διαφορετικά επίπεδα συγκεντρώσεως των διαφόρων ορμονών στο αίμα. Οι αλλαγές των συγκεντρώσεων αυτών, με τη σειρά τους, προκαλούνται από ερεθίσματα, όπως η μεταβολή της θερμοκρασίας ή της φωτοπεριόδου. Για παράδειγμα, η αύξηση της διάρκειας της ημέρας επηρεάζει τη σεξουαλική συμπεριφορά των πουλιών, καθώς η φωτοπερίοδος προκαλεί μια σειρά φυσιολογικών αντιδράσεων που εντείνουν τους ρυθμούς αύξησης των γονάδων τους (Πλαίσιο 3.1). Πρόκειται για άριστο παράδειγμα φωτοπεριοδισμού. Τα μάτια λαμβάνουν το ερέθισμα του φωτός, το μεταφέρουν στον εγκέφαλο και από εκεί στον αδένα της υπόφυσης όπου γίνεται η έκκριση της γοναδοτροπίνης. Αυτή επιδρά, με τη σειρά της, στις γονάδες που παράγουν ορμόνες που προκαλούν τη σεξουαλική συμπεριφορά. Οι ερωτοτροπίες στον πυγόστεο πραγματοποιούνται την άνοιξη, όταν για ποικίλους περιβαλλοντικούς και φυσιολογικούς λόγους τα γενετικά ώριμα θηλυκά βρίσκονται σε οίστρο. Η περιγραφή της αναπαραγωγικής συμπεριφοράς του πυγόστεου μας δείχνει πως ένα ενδογενές κίνητρο μπορεί να αλλάζει στη διάρκεια μιας πολύπλοκης διαδοχής τύπων συμπεριφοράς.

Την άνοιξη το αρσενικό μεταναστεύει αντίθετα στο υδάτινο ρεύμα προς τις περιοχές αναπαραγωγής και αυτή η μεταναστευτική συμπεριφορά προκαλείται από ορμονικές αλλαγές που σχετίζονται άμεσα με τον αδένα της υπόφυσης και τον θυρεοειδή αδένα. Φθάνοντας στην περιοχή αναπαραγωγής, η συμπεριφορά αλλάζει σε συμπεριφορά χωροκρατικότητας και αυτό οφείλεται στο ενδογενές κίνητρο που προέρχεται από την ίδια την περιοχή αναπαραγωγής. Η συμπεριφορά στη συνέχεια επικεντρώνεται στο χτίσιμο της φωλιάς, στο ζευγάρισμα, στις ερωτοτροπίες, στον αερισμό των αυγών και τέλος στην προστασία των νεαρών ατόμων. Ο χρόνος που δαπανάται για τον αερισμό αυξάνεται καθημερινά, με κορύφωση κατά τη διάρκεια της 8<sup>ης</sup> μέρας όταν τα αυγά βρίσκονται στο στάδιο της εκκόλαψης. Έχει παρατηρηθεί ότι η δραστηριότητα του αερισμού είναι ανάλογη της ποσότητας του CO<sub>2</sub> στο νερό γύρω από τα αυγά και αντιστρόφως ανάλογη της ποσότητας του O<sub>2</sub>. Αν μια μάζα αυγών απομακρυνθεί έπειτα από έξι μέρες και αντικατασταθεί από μία άλλη μάζα αυγών, το αρσενικό συνεχίζει να αερίζει τα τελευταία σαν να ανήκαν στην αρχική μάζα ωαπόθεσης, αλλά μια μέρα πριν εκκολαφθούν τα πρώτα αυγά ο χρόνος αερισμού μειώνεται, παραμένοντας όμως σε υψηλότερο επίπεδο από αυτό της πρώτης ημέρας (Εικ. 3.9). Το γεγονός αυτό δείχνει ότι ο αερισμός των αυγών ελέγχεται από ενδογενείς και εξωγενείς παράγοντες. Σημαντική επίσης είναι και η επίδραση της μάζας των αυγών, αφού αυξάνει μακροπρόθεσμα την ανάγκη του αερισμού τους.

**ΠΛΑΙΣΙΟ 3.1.****Συμπεριφορά ζευγαρώματος και φωλαιοποίησης στο νησί των γλάρων Bird Island (South Georgia) (από Pickering & Berrow 2001)****Χαρακτηριστική Ειδική Συμπεριφορά – Ένστικτο και Έμφυτη Συμπεριφορά**

Οι γλάροι *Diomedea exulans* ακολουθούν περίπλοκες συμπεριφορές ζευγαρώματος στη Νότια Γεωργία στο νησί των γλάρων. Οι στάσεις του σώματος και οι ακολουθίες τους συνιστούν ένα πολύπλοκο σύστημα επικοινωνίας μεταξύ των ατόμων ενός ζεύγους την περίοδο του ζευγαρώματος και της φωλεοποίησης. Πολλές από τις στάσεις αυτές καταγράφονται σχεδόν σε όλα τα άλμπатρος (Albatross), αν και μεταξύ των ειδών εμφανίζονται σημαντικές διαφοροποιήσεις που ενδεχομένως να έχουν φυλογενετικά ή και γεωγραφικά αίτια. Στο επίκεντρο των κινήσεων αυτών συμπεριλαμβάνεται, εκτός από κινήσεις του κεφαλιού, και ένα τελετουργικό το οποίο συνοδεύεται με τραγούδια και διάφορους άλλους ήχους που προέρχονται από τη χρήση των δύο γνάθων του ράμφους τους. Στα είδη *Phoebas trianigripes* (black-footed albatross), *Phoebastria immutabilis* (Laysan albatross) και στο *Diomedea exulans* παρατηρούνται περισσότερα κοινά σημεία στη συμπεριφορά ζευγαρώματος και φωλεοποίησης, παρά με τα άλλα είδη γλάρων. Συνήθως τα τρία αυτά είδη αναπτύσσουν τους πληθυσμούς τους σε ανοιχτές περιοχές, ενώ τα άλλα είδη επιλέγουν ως επί το πλείστον βραχώδεις έως και απόκρημνες ακτές. Σχεδόν πάντα τα θηλυκά αρχίζουν τη διαδικασία της συμπεριφοράς. Αλλά και στις περισσότερες περιπτώσεις το θηλυκό άτομο είναι εκείνο που θέτει τέρμα στις προσπάθειες ζευγαρώματος με την απομάκρυνσή του. Από το σύνολο των προσπαθειών που καταβάλλονται μόλις στο 25% των περιπτώσεων τα πουλιά κάθονται μαζί στη φωλιά που έστηνε το αρσενικό. Παρακάτω δίνονται διάφορες στάσεις και κινήσεις των πουλιών οι οποίες σχετίζονται με τη χαρακτηριστική ειδική συμπεριφορά αναπαραγωγής του γλάρου *Diomedea exulans*. Ορισμένες από αυτές καταγράφονται και σε άλλα είδη γλάρων. Μπορείτε να αναζητήσετε σε ποια άλλα είδη;

**Αμοιβαία περιποίηση πτερώματος (= Allo-preening)**

Παρατηρείται σε ζεύγη μικρής ή μακροχρόνιας συμβίωσης. Η καθαριότητα πραγματοποιείται από κάτω προς τα πάνω και από το στήθος προς τα φτερά. Διαπιστώνεται σαφής διάκριση από τον αυτοκαθαρισμό – αυτοπεριποίηση.

