

Τ.Ε.Ι. ΜΕΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΙΧΘΥΟΚΟΜΙΑΣ - ΑΛΙΕΙΑΣ

ΗΘΟΛΟΓΙΑ ΨΑΡΙΩΝ

Μία βιβλιογραφική αναφορά στα βήματα της
γονικής φροντίδας-σπηλαιόβιων ψαριών-συμπεριφορά
στην αιγιαλίτιδα ζώνη.

Εισηγητής:
Λεονάρδος Ιωάννης

Πτυχιακή εργασία των σπουδαστών:

Λιαπάκης Μηνάς
Λουκάς Γεώργιος
Σαντορινιός Ηλίας

ΜΕΣΟΛΟΓΓΙ 1998

Τ.Ε.Ι. ΜΕΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΙΧΘΥΟΚΟΜΙΑΣ - ΑΛΙΕΙΑΣ

ΗΘΟΛΟΓΙΑ ΨΑΡΙΩΝ

Μία βιβλιογραφική αναφορά στα βήματα της
γονικής φροντίδας-σπηλαιόβιων ψαριών-συμπεριφορά
στην αιγιαλίτιδα ζώνη.

Εισηγητής:
Λεονάρδος Ιωάννης

Εξοφλήθηκε
Dr. I. Leonar...
5/1/98

Πτυχιακή εργασία των σπουδαστών:

Λιαπάκης Μηνάς
Λουκάς Γεώργιος
Σαντορινιός Ηλίας



ΜΕΣΟΛΟΓΓΙ 1998

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

• ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	3
• ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ.....	4
Η ΑΡΧΗ ΤΟΥ ΓΟΥΪΛΙΑΜΣ : ΕΠΕΞΗΓΗΣΕΙΣ ΕΠΙ ΤΗΣ ΓΟΝΕΪΚΗΣ ΦΡΟΝΤΙΔΑΣ ΤΩΝ ΤΕΛΕΟΣΤΕΩΝ ΙΧΘΥΩΝ.....	5
1. <u>Εισαγωγή</u>	5
2. <u>Το κόστος της αναπαραγωγής - Αρχή ΓουΪλιαμς</u>	8
3. <u>Εξέλιξη γονεϊκής φροντίδας σε ιχθύες :</u> <u>Γιατί η φροντίδα από το αρσενικό είναι τόσο κοινή:</u>	12
4. <u>Συμπεριφορική οικολογία γονεϊκής φροντίδας : Το κόστος αναπαραγωγής και η δυναμική της γονεϊκής συμπεριφοράς</u>	16
4.1 Γονεϊκή συμπεριφορά και ηλικία γόνων.....	17
4.2 Γονεϊκή συμπεριφορά και μέγεθος ομάδας επώασης.....	22
4.3 Γονεϊκή συμπεριφορά και αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή.....	24
4.4 Ταυτόχρονο αντιστάθμισμα : Γονεϊκή συμπεριφορά και ανταγωνισμός αρσενικού με αρσενικό.....	25
4.5 Δυναμικά πρότυπα.....	27
5. <u>Δυναμικά πρότυπα</u>	28
5.1 Πρότυπα δυναμικού προγραμματισμού για φροντίδα παρεχόμενη από τον ένα γονέα.....	29
5.2 Σίτιση ή φροντίδα.....	29
5.3 Δυναμικά πρότυπα.....	32
6. <u>Σύνοψη</u>	36
• ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ.....	39
ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΕΣ ΚΑΙ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΕΣ ΣΤΗΝ ΑΙΓΙΑΛΙΤΙΔΑ ΖΩΝΗ.....	40
1. <u>Επιλογή κατοικίας</u>	42

2. <u>Συντήρηση κατοικίας</u>	46
3. <u>Κατοικία</u>	47
4. <u>Εδαφικότητα</u>	49
5. <u>Αναπαραγωγή</u>	51
6. <u>Συγχρονισμός συμπεριφοράς με την παλίρροια</u>	52
7. <u>Αμφίβιος συμπεριφορά</u>	55
8. <u>Περίληψη</u>	56
• ΜΕΡΟΣ ΤΡΙΤΟ	58
ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ ΤΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΤΩΝ ΨΑΡΙΩΝ ΠΟΥ ΚΑΤΟΙΚΟΥΝ ΣΤΙΣ ΣΠΗΛΙΕΣ.....	59
1. <u>Εισαγωγή</u>	59
2. <u>Σύγκριση των τύπων συμπεριφοράς των ψαριών που ζουν σε σπηλιές και των επίγειων συγγενικών ειδών</u>	60
2.1 Διατροφική συμπεριφορά.....	60
2.2 Αναπαραγωγική συμπεριφορά.....	66
2.3 Αγωνιστική συμπεριφορά.....	68
2.4 Συμπεριφορά των κοπαδιών.....	77
2.5 Αντίδραση πανικού.....	80
2.6 Συμπεριφορά φωτοτακτισμού.....	82
2.7 Αντίδραση του ραχιαίου τμήματος στο φως.....	83
2.8 Circadian clock.....	84
3. <u>Επιθετική εξέλιξη και συμπεριφορά</u>	85
4. <u>Επίλογος</u>	87
5. <u>Περίληψη</u>	88
• ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	89

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η εργασία αυτή αναφέρεται σε πειράματα και μελέτες που έγιναν κατά καιρούς πάνω στην συμπεριφορά των ψαριών. Επειδή το θέμα είναι ευρείας κλίμακας θα αναφερθούμε σε τρεις κατηγορίες που θεωρήσαμε σημαντικές. Πρόκειται για πειράματα σχετικά με την γονεϊκή συμπεριφορά, την προσαρμογή των ειδών στην αιγιαλίτιδα ζώνη και στις σπηλιές.

Στο κεφάλαιο της γονεϊκής συμπεριφορά μελετάται η συμπεριφορά των γονέων ως προς την προστασία των αυγών, καθώς ορισμένοι τύποι υπολογισμού της αναπαραγωγικής ικανότητας. Επίσης γίνεται αναφορά για την δυναμικότητα της γονεϊκής φροντίδας.

Στο δεύτερο κεφάλαιο παρουσιάζονται πειράματα πάνω στις μορφολογίες και φυσιολογικές προσαρμογές κάποιων ειδών που κατοικούν στην αιγιαλίτιδα ζώνη. Ακόμα γίνεται λόγος για τον τρόπο επιλογής και συντήρησης της κατοικίας καθώς και στην αναπαραγωγή τους.

Τέλος, στο τρίτο μέρος γίνεται λόγος για διάφορους τύπους συμπεριφοράς των ψαριών που κατοικούν στις σπηλιές, όπως της συμπεριφοράς για την διατροφή, αναπαραγωγή, αγωνιστική, αλλά και την συμπεριφορά τους όταν βρίσκονται σε κοπάδια.

Πιστεύουμε ότι πρόκειται για τρία ενδιαφέροντα κεφάλαια τα οποία δεν έχουν αναπτυχθεί ακόμα τόσο πολύ, που όμως απ' ότι φαίνεται υπόσχονται πολλά στο μέλλον.

Η Αρχή του Γουίλιαμς: επεξηγήσεις επί της γονεϊκής φροντίδας των τελεοστέων ιχθύων

Ρόμπερτ Κραιγκ Σάρνζεντ και Μάρτ Ρ. Κρος

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η γονική φροντίδα μπορεί να χαρακτηριστεί ως σχέση γονέως και γόνων μετά την γονιμοποίηση η οποία συντελεί στην αύξηση της επιβίωσης του γόνου. Αυτό το φαινόμενο έχει προσελκύσει την προσοχή εξελικτικών βιολόγων από την εποχή του Δαρβίνου. Εν τούτοις, μόνο μετά την πρόσφατη ανάπτυξη της συμπεριφορικής οικολογίας και κοινωνιοβιολογίας π.χ. Williams, 1966α, Trives 1972, Alexander 1974, Wilson 1975) η ποικιλία των προτύπων της γονικής φροντίδας στα ζώα αποτέλεσε αντικείμενο πολλών τέτοιων άτεγκτων μελετών. Ίσως επειδή κι εμείς είμαστε θηλαστικά, έχουμε την τάση να θεωρούμε ότι η γονική φροντίδα αποτελεί την κύρια απασχόληση των θηλυκών, πιθανόν με λίγη βοήθεια από την πλευρά του αρσενικού. Παρ' όλα αυτά, μί αμελέτη στα σπονδυλωτά αποκαλύπτει ότι τα θηλαστικά είναι απλώς η μία άκρη του φάσματος, με υπεροχή της φροντίδας από το θηλυκό, και οι ιχθύες το άλλο με υπεροχή της φροντίδας από το αρσενικό (Πίνακας 1). Στους τελεόστεους ιχθύες με εξωτερική γονιμοποίηση (περίπου 85% όλων των οικογενειών των τελεοστέων), ανακαλύπτουμε ότι οι τέσσερις καταστάσεις της γονεϊκής φροντίδας, ταξινομούνται με βάση την συχνότητα τους και είναι: καμμία, φροντίδα, φροντίδα από το αρσενικό, φροντίδα από τους δυο γονείς και φροντίδα από το θηλυκό. Αυτή η παράξενη τάση έχει προσελκύσει σημαντικά την προσοχή των εξελικτικών βιολόγων, οι οποίοι έχουν προτείνει διάφορες λογικές θέσεις σχετικά με την προέλευση της γονεϊκής φροντίδας στους ιχθύες (ανασκοπήσεις, Maynard Smith 1977, Blumer 1979, Zerrone και Zaret 1979, Baylis 1981, Gross και Shine 1981, Grosss και Sarget 1985).

Οι ιχθύες έχουν διάφορα χαρακτηριστικά που τους καθιστά ιδανικά αντικείμενα μελέτης ως προς την συμπεριφορά με βάση την γονεϊκή φροντίδα εντός των γενικών πλαισίων του ιστορικού εξέλιξης της ζωής. Κατά πρώτο λόγο, εκθέτουν φυλογενετικές διαφορές των καταστάσεων της γονεϊκής φροντίδας. Κατά δεύτερο λόγο, η μελέτη πολλών ειδών είναι εύκολη στον συγκεκριμένο χώρο. Κατά τρίτο λόγο,

Πίνακας 1. Κατά προσέγγιση φυλογενετική κατανομή των καταστάσεων της γονεϊκής φροντίδας (εκφρασμένη σε ποσοστά), ανά οικογένεια, στις κυριότερες κατηγορίες

σπονδυλωτών. Σε κάθε κατηγορία, εαν είναι γνωστό ότι δεν υπάρχουν είδη στην οικογένεια που να δείνουν γονεϊκή φροντίδα, τότε η οικογένεια εκείνη ταξινομείται ως "άνευ φροντίδος". Εαν ένα τουλάχιστον είδος σε μία οικογένεια παρουσιάζει μία από τις άλλες καταστάσεις γονεϊκής φροντίδας. Οικογένειες που παρουσιάζουν περισσότερες από μία εκ των άλλων καταστάσεων γονεϊκής φροντίδας υπολογίζονται πλέον της μίας φορές. Τα στοιχεία παρουσιάζονται σε επίπεδο οικογένειας προκειμένου να αυξηθεί η πιθανότητα ότι οι καταστάσεις γονεϊκής φροντίδας στον πίνακα είναι ανεξάρτητες από φυλογενετικές σχέσεις. Τα στοιχεία συγκεντρώθηκαν από τις ακόλουθες πηγές: θηλαστικά, Kleiman (1977), Kleiman και Malcom (1981): πτηνά, Lack (1968):ερπετα, Porter (1972): αμφίβια, Salthe και Meacham (1974), Gross και Shine (1981): και ιχθύς, Breder και Rosen (1966), Blumer (1982), Gross και Sargent (1985).

Ταξινόμηση	Φροντίδα από το αρσενικό	Φροντίδα από το θηλυκό	Αμφιγονεϊκή φροντίδα	Ανευ φροντίδος
Θηλασικά	0	90	10	0
Πτηνά	2	8	90	0
Ερπετά	0	15	Σπάνια	85
Αμφίβια	24	32	14	30
Μη-τελεόστεοι				
ιχθύες	6	66	0	28
Τελεόστεοι ιχθ.	11	7	4	78

πολλά είδη προσαρμόζονται εύκολα στο εργαστήριο όπου μπορεί κάποιος να ελέγξει ή να εξετάσει ενδιαφέρουσες μεταβλητές. Κατά τέταρτο λόγο, η φύλαξη των αυγών ή των νεογνών στο υθόβαθρο αποτελεί τον κυρίαρχο τύπο γονεϊκής φροντίδας στους ιχθύες (Πίνακας 2). Η φύλαξη αντίθετα από την παροχή τροφής είναι διανεμητέο δυναμικό (Wittenberger 1981), υπό την έννοια ότι μία μονάδα γονεϊκού δυναμικού μπορεί να δοθεί σε έναν ή διάφορους γόνους. Δηλαδή, ένας ιχθύς μπορεί να είναι σε θέση να φυλάξει με την ίδια ευκολία τόσο μεγάλες ομάδες επωαζομένων όσο και μικρές (Williams 1975: σελ. 135). Ας το θέσουμε και κατ' άλλο τρόπο, σε σχέση με τη φύλαξη, η επιβίωση του γόνου είναι ανεξάρτητη από την πυκνότητα του γόνου και εξαρτάται μόνο από την ποσότητα παροχής της γονεϊκής φροντίδας. Αυτή η προϋπόθεση καθιστά την δυναμική της γονεϊκής συμπεριφορά στους ιχθύες σχετικά εύκολη στο να τυποποιηθεί μαθηματικά.

Αντί να ταξινομούμε την διαφορά των ειδών γονεϊκής φροντίδας που παρουσιάζουν οι ιχθύες (ανασκόπηση, Breder και Rosen 1966), εστιαζόμαστε σ' αυτό το κεφάλαιο σε μία σημαντικά εξελικτική αρχή και δείχνουμε πως οδηγεί σε μία καλύτερη κατανόηση της γονεϊκής συμπεριφοράς. Αναφερόμαστε σ' αυτή την αρχή μετά τον κύριο πρόγο-

νό της, τον G.G. Williams (1966α,β). Η αρχή του Γουίλιαμς είναι ότι η φυσική επιλογή ευνοεί την μεγιστοποίηση της επιτυχίας της αναπαραγωγής του εναπομείναντος χρόνου ζωής, αλλά με αντισταθμίσεις μεταξύ συνιστώσων καταλληλότητας, όπως παρούσα έναντι μελλοντικής αναπαραγωγής. Το δεδομένο του Γουίλιαμς ότι η αναπαραγωγή έχει ένα κόστος μπορεί να διαμορφωθεί σε ένα γενικό πλαίσιο για την πρόβλεψη και την μελέτη ποικίλων προβλημάτων στην εξελικτική και συμπεριφορική οικολογία της γονεϊκής φροντίδας των ιχθύων. Αποικονίζουμε το πρότυπο με επλεγμένα παραδείγματα ιχθύων και συζητούμε τις συνεπαγωγές του για μελλοντική έρευνα.

Πίνακας 2 Κατά προσέγγιση κανανομή των τελεόστεων οικογενειών με εξωτερική γονομοποίηση επί των τεσσάρων πλέων κοινών τύπων γονεϊκής φροντίδας όπως ταξινομούνται από τον Blumer (1982). Αυτές οι κατηγορίες δεν είναι απαραίτητα κοινώς περιοριστές. Μερικές οικογένειες περιλαμβάνουν είδη με περισσότερους από έναν τύπο γονεϊκής φροντίδας. Τα στοιχεία συγκεντρώθηκαν από τον Blumer (1982), με προσθήκες που σημειώθηκαν από τον Gross και Sargent (1985).

Κατάσταση γονεϊκής φροντίδας

Τύπος γονεϊκής φροντίδας	Από το αρσενικό	Από το αρσενικό ή αμφιγονεϊκό	Από αρσενικό ή θηλυκό	Αμφιγονεϊκό	Από αρσενικό, ή από θηλυκό ή αμφιγονεϊκό	Από θηλυκό	
Φύλαξη υποστρώματος	28	6	2	10	5	2	1
Επώαση στόματος	2	1	1	0	2	0	1
Εξωτερική επώαση ωών	3	1	0	0	0	0	2
Μάρσιπος επώασης	1	0	0	0	0	0	1

2. ΤΟ ΚΟΣΤΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ- ΑΡΧΗ ΤΟΥ ΓΟΥΪΛΙΑΜΣ

Ο ΓουΪλιαμς (1966 α,β) πρότεινε ότι ένας γονέας που συνεχίζει να επενδύει στους γόνους του ενεργεί έτσι εις βάρος ενδεχόμενης μελλοντικής αναπαραγωγής. Αυτή η παραδοχή μπορεί εύκολα να γίνει αποδεκτή σε ένα πρότυπο κατανομής στατικού δυναμικού. Ο Pressley (1976) και ο Carlisle (1982) συγκατανέμονται μεταξύ των πρώτων που εφάρμοσαν τέτοια πρότυπα σε γονεϊκή φροντίδα ιχθύων. Θα αρχίσουμε με το απλούστερο δυνατό πρότυπο (π.χ. Coleman κ.α, 1985, Sargent και Gross 1985). Εάν υποθέσουμε ότι ένας γονέας, σε οποιοδήποτε χρονικό σημείο, επιλεχθεί να μεγιστοποιήσει την αναπαραγωγική επιτυχία της χρονικής του ζωής που μένει, μπορούμε να διαμορφώσουμε την αντίθεση μεταξύ της παρούσης και μελλοντικής αναπαραγωγής ως ακολούθως:

$$RS = P(RE) + F(SE) \quad (1)$$

όπου RS είναι η αναμενόμενη αναπαραγωγική επιτυχία της χρονικής ζωής του γονέως που μένει, P είναι η παρούσα αναπαραγωγή (ο διακυβευόμενος αριθμός των γόνων χρονολογεί την αναμενόμενη επιβίωσή τους) F είναι η αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή του γονέων, RE είναι η αναπαραγωγική προσπάθεια (βλέπε Williams 1966 α,β)- η αναλογία γονεϊκού δυναμικού (χρόνος ενέργειας) αφιερωμένου στην αναπαραγωγική ικανότητα και επιβίωση γόνων, και SE είναι η σωματική προσπάθεια (βλέπε Williams 1966β)- η αναλογία του δυναμικού αφιερωμένου στον ρυθμό ανάπτυξης, στην συντήρηση και επιβίωση του γονέων $SE=1-RE$.

Το ποσόν των RE και SE αντιπροσωπεύει το συνολικό δυναμικό που διατίθεται σε έναν γονέα ($RE+SE=1$), συνεπώς, η αναπαραγωγική προσπάθεια (π.χ. γονεϊκή φροντίδα) είναι εις βάρος της σωματικής προσπάθειας και ενδεχόμενης μελλοντικής αναπαραγωγής του γονέως. Δηλαδή, η αρχή του Williams είναι ότι η φυσική επιλογή ευνοεί τα ζώα που μεγιστοποιούν την αναπαραγωγική επιτυχία τους κατά τον υπόλοιπο χρόνο ζωής τους, υποκειμένης σε αυτόν τον περιορισμό. Εμείς προβαίνουμε στην υπόθεση ότι αμφότερα τα P και F αυξάνονται με φθίνουσα απόδοση (Real, 1980) με αυξανόμενα RE και SE, αντίστοιχα (Σχ. 11.1.α.). Με άλλα λόγια, υποθέτουμε ότι μικρές επενδύσεις στα P ή F αποφέρουν υψηλότερες αποδόσεις ανά επένδυση από ό,τι μεγάλες επενδύσεις στα P ή F. Η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια (RE^*), η οποία μεγιστοποιεί το RS, θα συμβεί όπου $dR/dRE = dP/dRE + dF/dRE = 0$, ή

$$dP/dRE = -dF/dRE \quad (2)$$

Η παραδοχή της φθίνουσας απόδοσης (σχ. 11.1α) σημαίνει ότι d^2P/dRE^2 , δηλαδή d^2RS/dRE^2 είναι πάντοτε αρνητικά. Επειδή το d^2RS/dRE^2 είναι πάντοτε αρνητικό για όλες τις τιμές του RE, και επειδή παραδεχόμαστε ότι υπάρχει ένα RE^* για το οποίο $dRS/dRE=0$, τότε αυτό το RE^* πρέπει να μεγιστοποιήσει το RS. Σ' αυτό το επίπεδο του RE, ο γονέας καταλαμβάνει ίσα ποσοστά απόδοσης στις επενδύσεις του στην παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή (Εξίσωση 2, Σχ. 1β). Στο πρότυπο

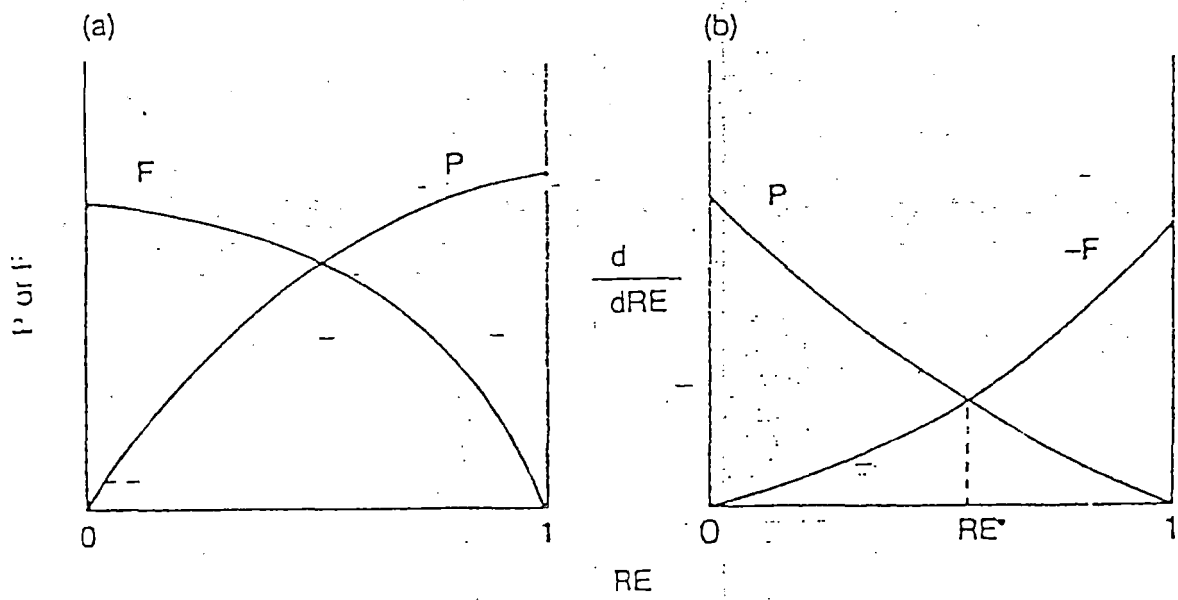
μας το κόστος της αναπαραγωγής (CR) είναι η απώλεια σε αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή (F) που αποδίδεται στην παρούσα αναπαραγωγή (P). Θα χρησιμοποιήσουμε το CR πρότυπό μας για να αναλύσουμε την γονεϊκή επένδυση. Εν τούτοις, πρώτα θα συζητήσουμε κάποια διαμφισβήτηση που περιστοιχίζει την αρχή του Γουίλιαμς, και παρόντα αποδεικτικά στοιχεία της εφαρμογής του στους ιχθύες.

Σχ. 1 (α) Η παρούσα αναπαραγωγή (P) θεωρείται ότι αυξάνει με φθίνουσα απόδοση με αυξανόμενη αναπαραγωγική προσπάθεια (RE), και η μελλοντική αναπαραγωγή (F) θεωρείται ότι αυξάνει με φθίνουσα απόδοση με αυξανόμενη σωματική προσπάθεια (1-RE). Η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια (RE*) συμβαίνει όταν τα ποσοστά απόδοσης σε επένδυση στην παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή είναι ισότιμα ($dP/dRE = -dF/dRE$).

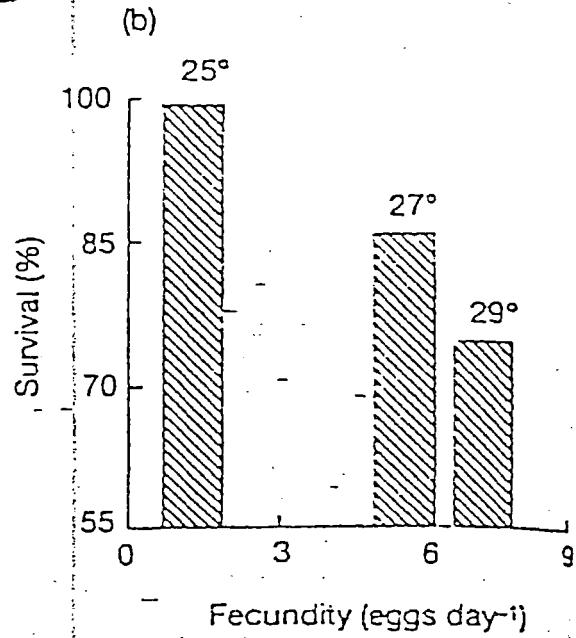
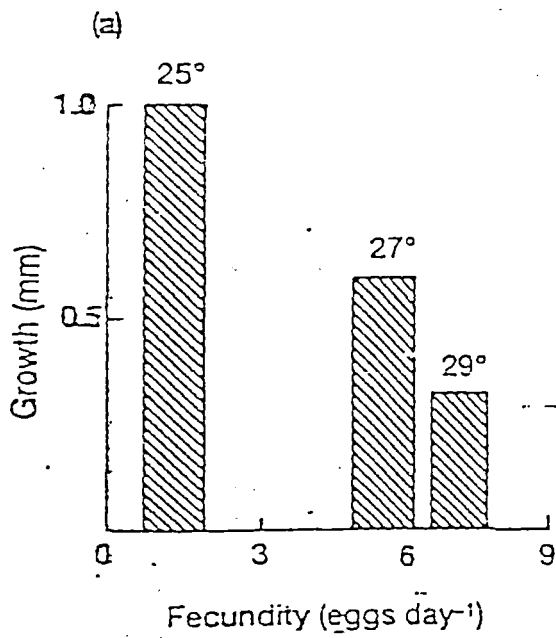
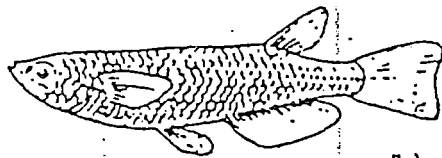
Υπήρξαν σημαντικές συζητήσεις ως προς το πώς μετριέται η αναπαραγωγική προσπάθεια (RE) (Hirshfield και Tinkle 1975, Pianka και Parker 1975, Hirshfield 1980) όπως και το εάν υπάρχει ή όχι κόστος αναπαραγωγής (CR) (Lynch 1980, Bell 1984, α,β). Ο Bell για παράδειγμα έχει προτείνει ότι μηδέν ή θετική συσχέτιση μεταξύ παρούσης και μελλοντικής αναπαραγωγής (P και F) σε ατομικές περιπτώσεις εντός πληθυσμού αναιρεί την ιδέα του CR. Εμείς πιστεύουμε ότι μία τέτοια αμφισβήτηση πηγάζει από παρανόηση του αρχικού προτύπου του Γουίλιαμς. Ειδικότερα, είναι σημαντικό να σημειωθεί ότι το κόστος αναπαραγωγής βασίζεται στο RE που είναι μία αναλογία του ατομικού προϋπολογισμού δυναμικού, και ότι η δυναμική του αντισταθμίματος θεωρείται ανεξάρτητη του μεγέθους του προϋπολογισμού του δυναμικού. Παρ' ότι δύο ενήλικες μπορεί να έχουν το ίδιο βέλτιστο RE (RE*), ο ένας μπορεί να έχει μαζί αναπαραγωγική ικανότητα και υψηλότερο ρυθμό ανάπτυξης επειδή έχει μεγαλύτερο προϋπολογισμό δυναμικού. Επομένως, έλλειψη παρατηρούμενης αρνητικής συσχέτισης μεταξύ P και F σε μεμονωμένες περιπτώσεις σε ένα πληθυσμό δεν μπορεί από μόνη της να αναιρέσει την ιδέα του CR. Βλέπε Noordwijk και de Jong (1986) και Grafen (1988) για περαιτέρω συζήτηση για τις δυσκολίες ερμηνεύσης συσχετισμών μεταξύ συνιστωσών καταλληλότητας, σε μεμονωμένους εντός του ίδιου πληθυσμού. Συμφωνούμε με τον Grafen (1988) ότι επιδεικνυόμενες αντιθέσεις μεταξύ συνιστωσών καταλληλότητας πραγματοποιούνται καλύτερα σε πειράματα εξέτασης στα οποία οι συσχετισμοί υπολογίζονται σε πειραματικές κατεργασίες.

Διάφορες μελέτες με ιχθύες δείχνουν ότι το αντιστάθμισμα CR υπάρχει στην πραγματικότητα. Πιθανόν το πλέον γνωστό πείραμα είναι εκείνο του Hirshfield (1980), ο οποίος μελέτησε την Ιαπωνική medaka, *Oryzias latipes*, σε διάφορα περιβάλλοντα ελεγχόμενης θερμοκρασία και

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)



1



2

1. Ρυθμός ανάπτυξης (mm)
2. Αναπαραγωγική ικανότητα ωά ημέρα-1)
3. Αναπαραγωγική ικανότητα ωά ημέρα-1)
4. Επιβίωση (%)

Σχ. 2 Το κόστος αναπαραγωγής σε τρία καθεστώτα θερμοκρασία στην *Oryzias latipes* (Hirshfield 1980). (α) Ο ρυθμός ανάπτυξης του θηλυκού ενήλικος αυξάνει καθώς αυξάνει και η αναπαραγωγική ικανότητα. (β) Η επιβίωση θηλυκού ενήλικους (ποσοστό μη ασθενών ή αποβιωσάντων) μειώνεται καθώς αυξάνει η αναπαραγωγική ικανότητα.

διατροφής. Όταν η διατροφή ήταν σταθερή, η συνολική ενέργεια που αφιερωνόταν στα ωά και στον ρυθμό ανάπτυξης (συνολική παραγωγή) δεν είχε διαφορές σε θερμοκρασίες. Εν τούτοις, καθώς η θερμοκρασία αυξανόταν σε κατεργασίες, η αναπαραγωγική ικανότητα αυξανόταν, και τόσο ο ρυθμός ανάπτυξης όσο και η επιβίωση μειώνονταν. Παρ' ότι δεν γνωρίζουμε πως η θερμοκρασία επιδρούσε στο RE^* , αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ένα CR (Σχ. 2), εξαιτίας της αρνητικής συσχέτισης μεταξύ P και F στις κατεργασίες, ενώ η συνολική παραγωγή παρέμενε σταθερή. Περαιτέρω στοιχεία μας προμηθεύει ο Reznick (1983), ο οποίος βρήκε μία αρνητική συσχέτιση μεταξύ αναπαραγωγής και ρυθμούς ανάπτυξης σε πέντε πληθυσμούς του είδους, *Poecilia reticulata*, όλες εκ των οποίων είχαν παρόμοιες τιμές στην συνολική παραγωγή. Σε είδη με γονεϊκή φροντίδα από το αρσενικό, είναι γνωστό ότι τα αρσενικά χάνουν βάρος με αυξανόμενη διαμονή στον ζωτικό χώρο και τα αρσενικά πάσχουν από βαριά θνησιμότητα στο τέλος μιας αναπαραγωγικής σύντομης χρονικής περιόδου ή εποχής πολλαπλασιασμού (*Lepomis gibbosus*: Gross 1980, *Pimeplalis promelas*: Unger κ.α. 1989). Συνεπώς το δεδομένο του Γουίλιαμς για το κόστος αναπαραγωγής φαίνεται ότι ισχύει για τους ιχθύες.

Εαν το βέλτιστο RE^* είναι ανεξάρτητο του μεγέθους προϋπολογισμού του δυναμικού, όπως θεωρείται από το πρότυπό μας, τότε τα P και F αυξάνονται καθώς αυξάνεται η διατροφή. Αυτός ο τύπος έχει αναφερθεί για διάφορα είδη ιχθύων (π.χ. *Oryzias latipes*: Hirshfield 1980, *Poecilia reticulata*: Reznick 1983, *Cichlasoma nigrofasciatum*: Twinnshend και Wotton 1984).

3 ΕΞΕΛΙΞΗ ΓΟΝΕΪΚΗΣ ΦΡΟΝΤΙΔΑΣ ΣΕ ΙΧΘΥΕΣ: ΓΙΑΤΙ Η ΦΡΟΝΤΙΔΑ ΑΠΟ ΤΟ ΑΡΣΕΝΙΚΟ ΕΙΝΑΙ ΤΟΣΟ ΚΟΙΝΗ;

Παραδοσιακά, τα πρότυπα για την εξέλιξη της γονεϊκής φροντίδας περιλαμβάνουν αντιθέσεις μεταξύ της γονεϊκής φροντίδας και του αριθμού των γόνων στην επώαση (π.χ. Triners 1972, Maynard Smith 1977). Εν τούτοις, πιθανόν να υπάρχει μεγαλύτερη αντίθεση για τους ιχθύες. Σε αντίθεση με άλλα σπονδυλωτά, οι ιχθύες συνεχίζουν να αυξάνονται αφού έχουν φτάσει στην αναπαραγωγή. Στους ιχθύες, τόσο η αναπαραγωγική ικανότητα του θηλυκού όσο και ο αριθμός των γονιμοποιηθέντων ωών από τα αρσενικά τείνουν να αυξάνονται με το μέγεθος σώματος (Gross και Sargent 1985). Οποιαδήποτε ενέργεια η οποία δαπανείται στην αναπαραγωγή είναι εις βάρος του ρυθμού ανάπτυξης. Επομένως, η αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή ιχθύος εξαρτάται από το πόσο επενδύει στον ρυθμό ανάπτυξης και στο πόσο μεγάλο γίνεται (π.χ. Renzick 1983). Το πρότυπό μας θεωρεί ότι η γονεϊκή φροντίδα στους ιχθύες θα είναι ευαίσθητη σ' αυτή την αντίθεση μεταξύ αναπαραγωγής και ρυθμού ανάπτυξης.

Πώς μπορεί το κόστος της γονεϊκής φροντίδας έναντι του ρυθμού ανάπτυξης να επιδράσει, στο ποιο φύλο είναι το πιο πιθανόν να αναπτύξει γονεϊκή φροντίδα; Φανταστείτε ένα είδος ιχθύων με εξωτερική γονιποίηση, καμμία γονεϊκή φροντίδα, και αρσενικά που διατηρούν ζωτικό χώρο στον οποίο αποκομίζουν όλους τους γόνους τους. Θεωρείστε ότι εαν και τα δύο φύλα επιδείξουν γονεϊκή φροντίδα, χάνουν τον ρυθμό ανάπτυξης. Τότε το φύλο που πιθανότερα είναι αυτό που θα αναπτύξει γονεϊκή φροντίδα είναι εκείνο με τις χαμηλότερες σχετικές απώλειες σε μελλοντική γονιμότητα, επειδή θα λάβει τα υψηλότερα σχετικά οφέλη από την φροντίδα. Είναι αρκετά γνωστό στους ιχθύες ότι η αναπαραγωγική ικανότητα του θηλυκού αυξάνει με επιταχυνόμενη απόδοση με αυξημένο μήκος σώματος (Bagenal και Braum 1978). Εαν η ικανότητα του αρσενικού με μήκος σώματος, τότε τα θηλυκά θα είχαν τις υψηλότερες απώλειες σε μελλοντική γονιμότητα, και επομένως θα ήταν περισσότερο πιθανόν να αναπτύξουν γονεϊκή φροντίδα. Αυτό το απεικονίζουμε παρακάτω.

Εξετάστε το ακόλουθο παράδειγμα από τους Gross και Sargent (1985) (Σχ. 3). Θεωρείστε ότι δύο ιχθύες μόλις εναπόθεσαν γόνους και ότι ο καθένας έχει τρέχον μήκος x . Εαν ένας γονέας φυλάξει τους γόνους του, αναμένεται να έχει μήκος g στην επόμενη εποχή πολλαπλασιασμού. Εαν εγκαταλείψει εν τούτοις θα αποκτήσει μεγαλύτερο μέγεθος d , επειδή δεν έχει επενδύσει ενέργεια στην γονεϊκή φροντίδα. Το σχετικό κόστος της γονεϊκής φροντίδας προς την μελλοντική γονιμότητα είναι ο λόγος του αναμενόμενου κέρδους του στην γονιμότητα εαν εγκαταλείψει προς το αναμενόμενο κέρδος του εαν φυλάξει (D/G). Αυτή η αναλογία, η οποία είναι πάντοτε μεγαλύτερη του ενός, κατατάσσεται σε καθοδική διάταξη του F έναντι τύπων καμπύλης μήκους σώματος: επιταχυνόμενη, γραμμική και φθίνουσα (Σχ. 3). Οι Gross και Sargent 1985 εξέτασαν τα σχήματα αυτών των καμπυλών για πέντε είδη ιχθύων με φροντίδα από το

αρσενικό: Το *Lepomis macrochirus*, το *Lepomis gibbosus*, η πέρκα η βραχώδης *Ambloplites rupestris*, ο γαστερόστεος ακανθώδης *Gasterosteus aculeatus*, και το *Gottus bairdi*. Σε κάθε είδος οι καμπύλες του θηλυκού αυξάνονταν με επιταχυνόμενη απόδοση με μήκος σώματος, αλλά οι καμπύλες του αρσενικού αυξάνονταν είτε **γραμμικώς ή με φθίνουσα απόδοση**.

Επομένως, σ' αυτά τα πέντε είδη, τα θηλυκά έχουν το υψηλότερο σχετικό κόστος προς την μελλοντική τους γονιμότητα εαν επιδείξουν γονεϊκή φροντίδα. Αυτή η διαφορά μεταξύ των φύλων

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

1. Μελλοντική αναπαραγωγική επιτυχία
2. Μήκος σώματος

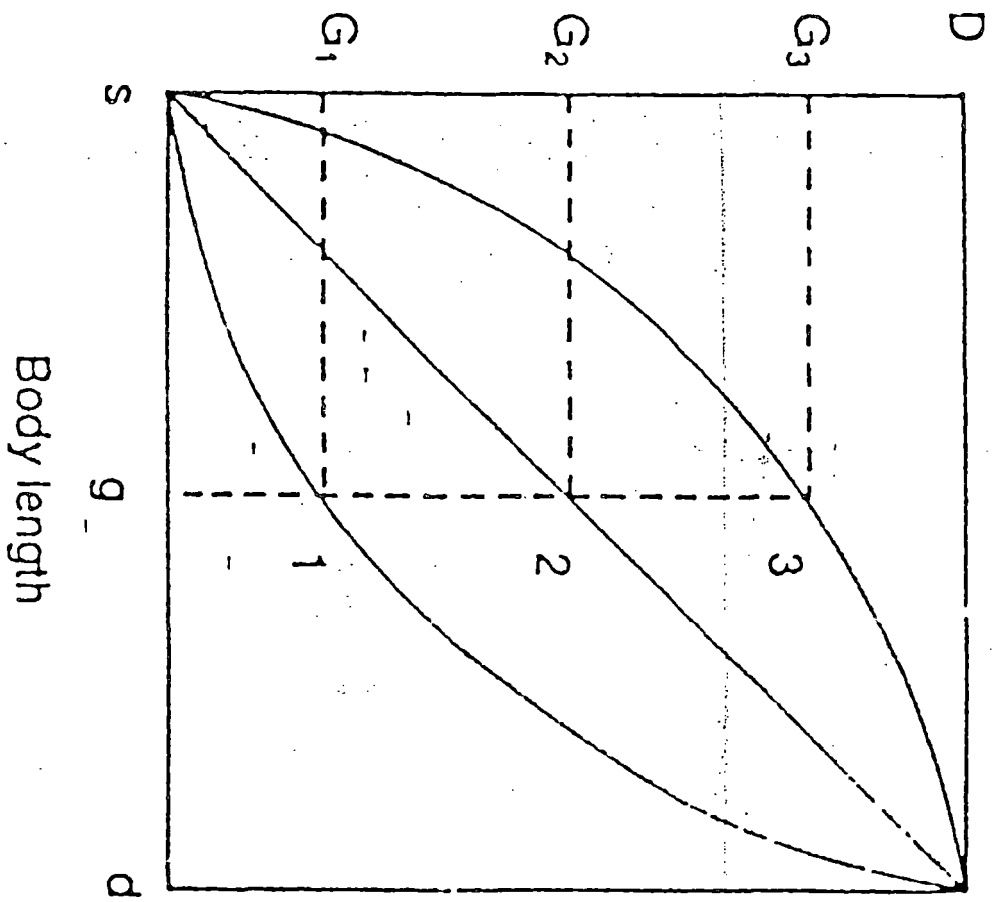
Σχ. 3 Η σχέση μεταξύ της αναμενόμενης μελλοντικής αναπαραγωγικής επιτυχίας και του μήκους σώματος μπορεί να είναι επιταχυνόμενη (1), γραμμική (2), ή φθίνουσα (3). Στην επόμενη εποχή πολλαπλασιασμού, ένας ιχθύς που επί του παρόντος είναι μήκους s θα αποκτήσει μήκος g εάν φυλάξει τα ωά, ή d εαν εγκαταλείψει. Εάν το αναμενόμενο κέρδος ενός ιχθύος που εγκαταλείπει είναι το ίδιο για κάθε τύπο καμπύλης, τότε το σχετικό κόστος φύλαξης, D/G , προς την αναμενόμενη μελλοντική γονιμότητα καταχωρείται σε καθοδική διάταξη στους τύπους καμπύλης: επιταχυνόμενη (1), γραμμική(2) και φθίνουσα (3).

είναι πιθανόν ο λόγος που αναπτύσσεται σ' αυτά τα είδη η φροντίδα από το αρσενικό αντί της φροντίδας από το θηλυκό, και μπορεί να μας παρέχει μία γενική επεξήγηση για την επικράτηση της γονεϊκής φροντίδας από το αρσενικό στους ιχθύες. Οι Gross και Sargent (1985) ανασκοπούν αυτό καθώς και ανταγωνιστικές θέσεις για την εξέλιξη της γονεϊκής φροντίδας από το αρσενικό στους ιχθύες.

Μία πρόσθετη θέση που αξίζει να αναφερθεί είναι η σεξουαλική επιλογή δι' εκλογής θηλυκού (π.χ. Peterson και Marchetti 1989). Η Θεωρία προτείνει ότι η εκλογή θηλυκού θα πρέπει να βασίζεται στο δυναμικό του αρσενικού που συνεισφέρει στην επιβίωση του είδους του (π.χ. Trivers 1972, Williams 1975, Kirkpatrick 1985). Κατανοητά, μία τέτοια διαδικασία οδηγεί στην εξέλιξη της γονεϊκής φροντίδας από το αρσενικό.

Για παράδειγμα, ο Kirkpatrick (1985) εξέτασε τον ρόλο της γονεϊκής επένδυσης από το αρσενικό στην εξέλιξη της προτίμησης ζευγαρώματος θηλυκού στην μελέτη της θέσεως των Weatherhead και Robertson (1979) "σεξουαλικός υιός". Πήρε σαν δεδομένο ότι πολύγωνα αρσενικά αντισταθμίζουν την γονεϊκή επένδυση και επομένως έχουμε βραχυπρόθεσμη επιβίωση γόνων έναντι μακροπρόθεσμης επιβίωσης των υιών του αρσενικού μέσω των ανωτέρων γονιδίων του "σεξουαλικού πατέρα". Τα θηλυκά θεωρούνται ότι είναι ικανά να κάνουν διακρίσεις σε ολόκληρη την κλίμακα των αρσενικών φαι-

Future reproductive success



3.

νοτύπων. Θηλυκά που εκλέγουν “σεξουαλικά αρσενικά” ως συντρόφους, πάσχουν από χαμηλή αναπαραγωγική ικανότητα εξαιτίας της χαμηλής γονεϊκής επένδυσης των συντρόφων τους, όμως έχουν υιούς με υψηλή βιωσιμότητα. Ο Kirkpatrick τότε άφησε να αναπτυχθούν οι προτιμήσεις των θηλυκών, και βρήκε ότι σε ισορροπία, η αναπαραγωγική ικανότητα των θηλυκών μεγιστοποιείται, πράγμα που συμβαίνει όταν η γονεϊκή επένδυση των αρσενικών μεγιστοποιείται. Υπό κάποιες συνθήκες, η σεξουαλική επιλογή οδηγεί σε υψηλότερα επίπεδα γονεϊκής φροντίδας από το αρσενικό από ό,τι θα είχε μόνο από την φυσική επιλογή (Kirkpatrick 1985).

Πρόσφατα, οι Curtsinger και Heisler (1988) βρήκαν ένα ενδιαφέρον αντιπαράδειγμα στο γενικό αποτέλεσμα του Kirkpatrick ως προς την προτίμηση του θηλυκού συντρόφου και στην ανάπτυξη μεγιστοποίησης της αναπαραγωγικής ικανότητας του θηλυκού και της γονεϊκής επένδυσης του αρσενικού. Και ενώ ο Kirkpatrick (1985) χρησιμοποίησε απλοειδή και πολυγονικά πρότυπα, οι Curtsinger και Heisler (1988) χρησιμοποίησαν ένα διπλοειδές πρότυπο έτσι ώστε να διερευνήσουν τις επιδράσεις της υπεροχής. Θεωρώντας δεδομένη την κυριαρχία στην επιλογή θηλυκού συντρόφου υπέρ των πλέον ακραίων “σεξουαλικών” αρσενικών με χαμηλή γονεϊκή επένδυση, ήταν σε θέση να παράγουν ένα σταθερό πολυμορφισμό σε αμφότερες την προτίμηση ζευγαρώματος του θηλυκού και των χαρακτηριστικών του αρσενικού. Σε ισορροπία, η αναπαραγωγική ικανότητα του θηλυκού και η γονεϊκή επένδυση του αρσενικού δεν μεγιστοποιούνται. Οι Curtsinger και Heisler θεωρούν ότι αυτό το είδος αντιπαδείγματος στηρίζει την θέση “σεξουαλικός υιός”. Εν τούτοις, όπως επισημαίνει ο Kirkpatrick (1988), η θέση των Curtsinger και Heisler (1988) για την υπερκυριαρχία επιβάλλει ένα γενετικό περιορισμό που εμποδίζει την προτίμηση ζευγαρώματος του θηλυκού εξελισσόμενη σε μέγιστη αναπαραγωγική ικανότητα του θηλυκού και γονεϊκή επένδυση από το αρσενικό. Σε ισορροπία, η γενετική διακύμανση για προτίμηση θηλυκού είμαι μηδέν. Η προϋπόθεση υπερκυριαρχίας σε προτίμηση ζευγαρώματος του θηλυκού φαίνεται κατά κάποιο τρόπο περισταλτική, και ενδεχομένως μη ρεαλιστική. Θα είναι ενδιαφέρον να δούμε ποια άλλα αντιπαδείγματα θα παράγουν στο μέλλον αυτά τα πρότυπα.

Επί του παρόντος, φαίνεται ότι η φυσική επιλογή ευνοεί τα θηλυκά στην εκλογή συντρόφου βάσει της γονεϊκής επένδυσης του αρσενικού. Διάφορες εμπειρικές μελέτες στους ιχθύες με πατρική φροντίδα απέδειξαν ένα θετικό συσχετισμό μεταξύ προτίμησης θηλυκών και επιβίωσης γόνων. Τα ακόλουθα παραδείγματα δείχνουν είδη και ενδείξεις για επιλογή θηλυκού: *Cottus bairdi*, μέγεθος αρσενικού (Downhower και Brown 1980, 1981), *Cottus gobio*, μέγεθος αρσενικού, ωά σε φωλιά (Marconato και Bisazza 1986, 1988, Bisazza και Marconato 1988), *Casterosteus aculeatus*, ποιότητα ζωτικού χώρου- συγκάλυψη σε χώρο φωλιάς (Sargent και Gebler 1980, Sargent 1982), *Lepomis macrochirus*, μέγεθος αρσενικού, ποιότητα ζωτικού χώρου- θέση κέντρου (Gross και McMillan 1981), *Pimephales promelas*, ωα εν φωλιά (Sargent 1988, 1989, Unger και Sargent 1988). Προτίμηση θηλυκού για αρσενικά με ωά ως μέρος στρατηγικής ζευγα-

ρώματός τους (π.χ. Rohwer 1978, Ridley και Rechten 1981, Marconato και Bisazza 1986, Unger και Sargent 1988). Εν τούτοις, εαν η σεξουαλική επιλογή οδηγεί ή δεν οδηγεί στην εξέλιξη της γονεϊκής φροντίδας από το αρσενικό σε μία κατάσταση χωρίς φροντίδα αποτελεί ακόμη ένα αναπάντητο ερώτημα.

4 ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΙΚΗ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ ΓΟΝΕΪΚΗΣ ΦΡΟΝΤΙΔΑΣ: ΤΟ ΚΟΣΤΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ Η ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΗΣ ΓΟΝΕΪΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ

Το πρότυπο μας CR υποδεικνύει ότι επίπεδα γονεϊκής φροντίδας είναι απίθανο να είναι στατικά σε μεμονωμένο χρόνο ή σε μεμονωμένες περιπτώσεις υπό διαφορετικές συνθήκες.

Βλέπουμε ειδικότερα τέσσερα φαινόμενα που είναι συχνά σε είδη με γονεϊκή φροντίδα και ερωτούμε:

1. Πώς μπορεί η γονεϊκή συμπεριφορά να ποικίλει με την ηλικία των γόνων;
2. Πώς μπορεί η γονεϊκή συμπεριφορά να ποικίλει με το μέγεθος της ομάδας επώασης;
3. Πώς μπορεί η γονεϊκή συμπεριφορά να ποικίλει με την πιθανότητα νέου πολλαπλασιασμού;
4. Πώς μπορεί η γονεϊκή συμπεριφορά να ποικίλει με αυξημένη επένδυση σε ανταγωνισμό αρσενικού εναντίον αρσενικού;

Η προσέγγισή μας στην απάντηση αυτών των ερωτήσεων είναι μέσω μία απλής γραφικής ανάλυσης του προτύπου. Εξετάζουμε γονείς που ήδη έχουν καταναείμει ενέργεια στο ζευγάρωμα και τώρα αναλαμβάνουν ωά ή γόνους. Συνεπώς οποιεσδήποτε εκκρεμείς δαπάνες του RE είναι υπό τον τύπο γονεϊκής φροντίδος. Ας θυμηθούμε από την Εξίσωση 2 ότι η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια, RE^* , είναι εκείνη που αποφέρει ίσα ποσοστά απόδοσης σε επένδυση σε παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή (P εναντίον F), κάτι που αποτελεί μία πολύ χρήσιμη ιδιότητα του προτύπου. Για παράδειγμα, εαν το ποσοστό απόδοσης σε επένδυση στο P , dP/dRE αυξηθεί, τότε το RE^* θα αυξηθεί έτσι ώστε να ισορροπήσει τα δύο ποσοστά απόδοσης, $dR/dRE = -dF/dRE$ (Σχ. 4). Ομοίως, εάν το ποσοστό απόδοσης επί επενδύσεως σε μελλοντική αναπαραγωγή, $dF/dSE (= -dF/dRE)$, αυξηθεί τότε η βέλτιστη σωματική προσπάθεια θα αυξηθεί και το RE^* θα μειωθεί (Σχ. 5). Δηλαδή, μπορούμε να μελετήσουμε την δυναμική της γονεϊκής φροντίδας εξετάζοντας το αντιστάθμισμα μεταξύ παρούσης και μελλοντικής αναπαραγωγής και διερευνώντας αποδεικτικά στοιχεία της προβλεφθείσας μετατόπισης στο RE^* . Επειδή

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

Σχ. 4 Αυξάνοντας το ποσοστό απόδοσης της επένδυσης στην παρούσα αναπαραγωγή (π.χ. αυξάνοντας το μέγεθος της ομάδας επώασης) αυξάνει την βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια. (α) Ένας γονέας με μεγάλη ομάδα επωαζομένων έχει υψηλότερη παρούσα αναπαραγωγή από ένα γονέα με μικρή ομάδα επωαζομένων ($P^2 > P^1$). (β) Καθώς αυξάνεται το dR/dRE , αυξάνεται το RE^* .

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

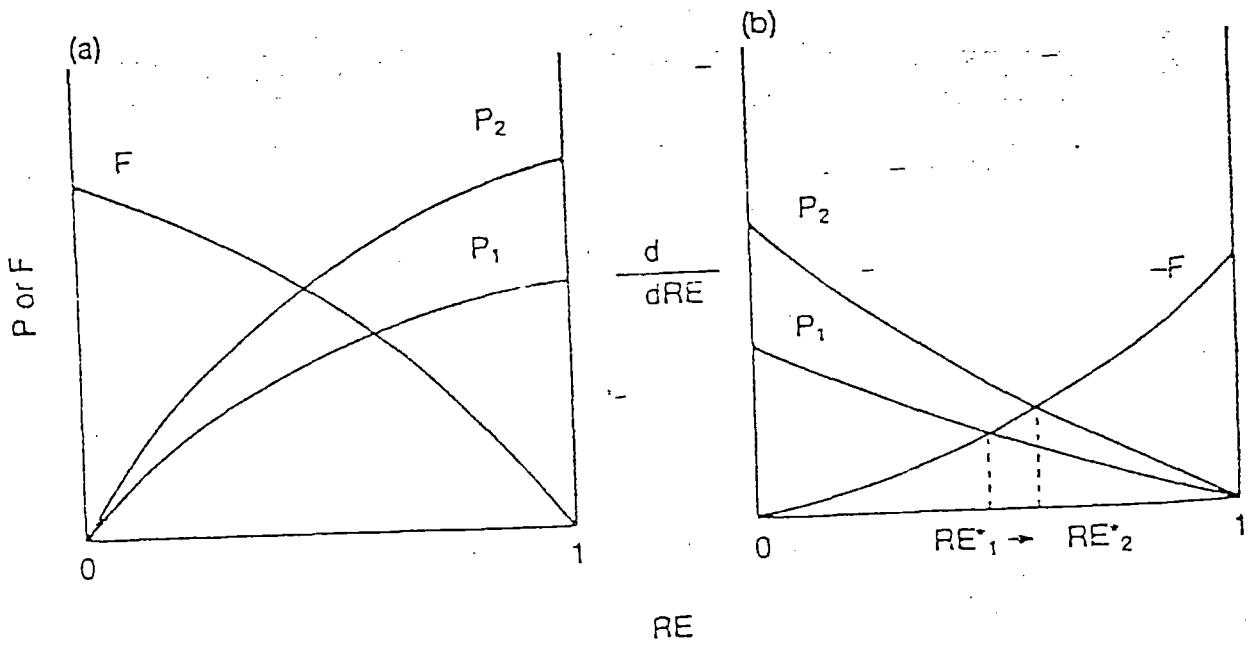
Σχ. 5 Αυξάνοντας την τιμή απόδοσης επί επενδύσεως σε μελλοντική αναπαραγωγή (π.χ. αυξάνοντας την πιθανότητα επαναζευγαρώματος) αυξάνει η βέλτιστη σωματική προσπάθεια, η οποία χαμηλώνει την βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια. (α) Ένας γονέας που βιώνει F^2 έχει υψηλότερη αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή από ένα γονέα που βιώνει F^1 . (β) Καθώς αυξάνεται το dR/dRE , το RE^* μειώνεται.

δεν μπορούμε να μετρήσουμε το RE^* άμεσα, αναζητούμε μία αρνητική συσχέτιση μεταξύ της παρούσας και μελλοντικής αναπαραγωγής σε κατεργασίες.

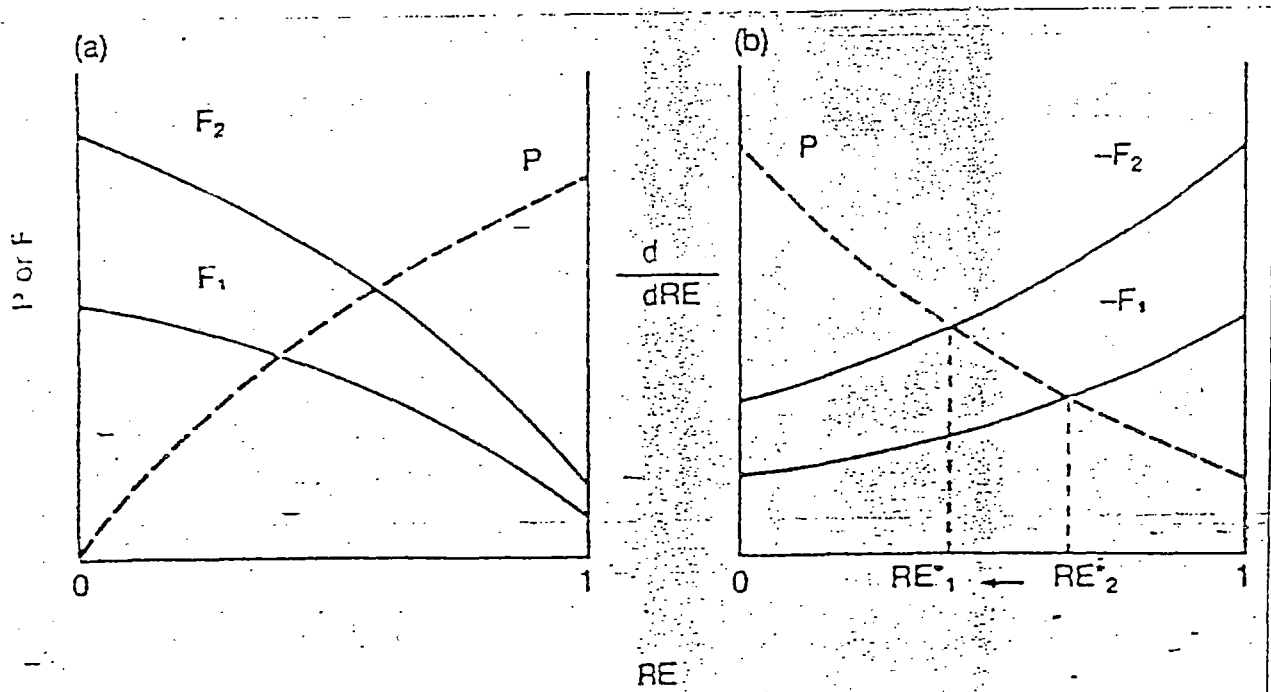
4.1 Γονεϊκή συμπεριφορά και ηλικία γόνων

Στους ιχθύες, έχει παρατηρηθεί ότι, κατά πρώτον, η γονεϊκή φροντίδα αυξάνει καθώς μεγαλώνουν οι γόνοι, όμως αργότερα, η γονεϊκή φροντίδα μειώνεται καθώς οι γόνοι τείνουν προς την ανεξαρτησία (π.χ. van Iersel 1953, Barlow 1964). Παρ' ότι αυτές οι γονεϊκές συμπεριφορικές δυναμικές μπορούν να εξηγηθούν σαν να αντανακλούν την απόφαση των γονέων ενός αντισταθμίματος μεταξύ P και F . Μπορούμε να περιγράψουμε αυτή τη διαδικασία σε μία πρόοδο των CR προτύπων των οποίων τα αντισταθμίματα μεταβάλλονται με τον χρόνο, ή πιο συγκεκριμένα, με την ηλικία των γόνων. Ας εξετάσουμε τέσσερα στάδια ανάπτυξης γόνων ιχθύων: (1) γεογονιμοποιηθέντα ωά (π.χ. ζυγωτές), (2) ωά που τώρα θα εκκολαφθούν, (3) σε κατάσταση "ελιγμού" και (4) ιχθύδια ελεύθερης κολύμβησης (Keenleyside 1979). Τα υποθετικά αντισταθμίματα P εναντίον F για αυτές τις αναπτυξιακές καταστάσεις παρουσιάζονται στο Σχ.

6. Θεωρούμε δεδομένο ότι κατά τη διάρκεια ενός κύκλου επώασης ο προϋπολογισμός δυναμικού του γονέως παραμένει κατά προσέγγιση σταθερός, και ότι οι μεταβολές του RE^* κατά τον χρόνο παράγουν μεταβολές στα καθαρά επίπεδα της παρατηρούμενης γονεϊκής συμπεριφοράς. Επίσης παίρνουμε ως δεδομένο ότι, καθώς περνάει ο κύκλος επώασης, μεταβολές στην ικανότητα του γονέως να βελτιώσει την επιβίωση των γόνων υπερτερούν κατά πολύ οποιωνδήποτε μειώσεων στην ικανότητά του



4



5

να επηρεάσει την δική του επιβίωση (και επομένως F).

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

Σχ. 6 Υποθετικά γονεϊκά αναπαραγωγικά αντισταθμίσματα για τέσσερα διαφορετικά στάδια ανάπτυξης γόνων: (α) ζυγωτές, (β) όψιμο έμβρυο, (γ) κατάσταση "ελιγμού" και (δ) ιχθύδια ελεύθερης κολύμβησης. Η άνω σειρά δείχνει παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή εναντίον αναπαραγωγικής προσπάθειας, η κάτω σειρά δείχνει τα ποσοστά απόδοσης επί επενδύσεως σε παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή έναντι αναπαραγωγικής προσπάθειας. Σύμφωνα με αυτό το πρότυπο, το RE^* αυξάνεται μεταξύ των σταδίων α και β, και μειώνεται μεταξύ των σταδίων β και γ και μεταξύ των σταδίων γ και δ. Βλέπε κείμενο για δεδομένα και επεξηγήσεις.

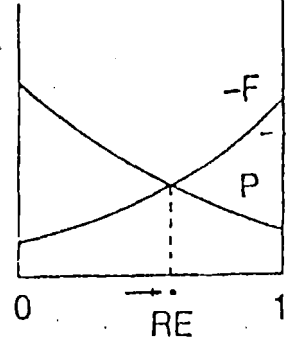
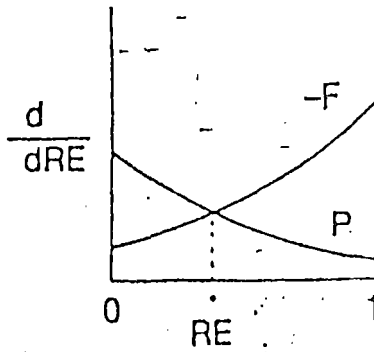
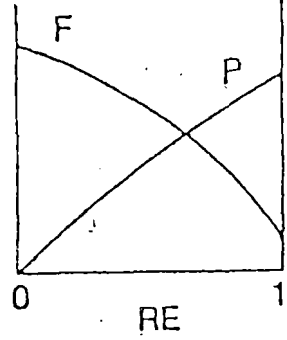
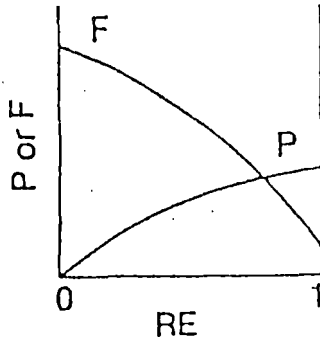
Επομένως, για λόγους απλούστευσης, μεταχειριζόμαστε την καμπύλη $F(RE)$ ως μη μεταβαλλόμενη με την ηλικία των γόνων. Εν τούτοις, η καμπύλη $P(RE)$ εξαρτάται από την ηλικία των γόνων (Σχ.11.6).

Δηλαδή:

$$P(RE) = bI(RE) \quad (3)$$

όπου b είναι το μέγεθος της ομάδας επώασεως, το οποίο υποτίθεται είναι σταθερό, και I είναι η πιθανότητα των γόνων να επιβιώσουν για να αναπαράγουν, κάτι που αυξάνει με φθίνουσα απόδοση με αυξανόμενη RE . Κατά την ωοτοκία (Σχ. 6(a)), η επιβίωση γόνων είναι μηδέν εαν ο γονέας δεν προσφέρει γονεϊκή φροντίδα, όπως βελτιώνεται κατά κάποιο τρόπο με μέγιστη γονεϊκή φροντίδα ($RE=1$). Πριν την εκκόλαψη (Σχ. 6(β)), οι γόνοι εξαρτώνται παντελώς από την γονεϊκή φροντίδα ($P=0$ εάν $RE=0$), όμως τώρα ο γονέας μπορεί να αποκομίσει υψηλότερη νεανική επιβίωση με μέγιστη γονεϊκή φροντίδα ($RE=1$), απλώς επειδή οι γόνοι είναι μεγαλύτεροι και επομένως πλησιέστερα στην ανεξαρτησία. Επειδή το ποσοστό απόδοσης επί επενδύσεως στο $P(dP/dRE)$ έχει αυξηθεί επ' αυτού για νεοεπωαζόμενα ωά, το RE^* αυξάνεται επίσης. Όταν οι γόνοι είναι στο στάδιο "ελιγμού" (Σχ. 6(γ)), έχουν κάποια πιθανότητα να επιβιώσουν από μόνοι τους ($P>0$ εάν $RE=0$), και η διαφορά στην επιβίωση γόνων μεταξύ του $RE=0$ και του $RE=1$ είναι τώρα μικρότερη απ' ό,τι όταν οι γόνοι εκκολάπτοντο. Επομένως ο γονέας τώρα αποκομίζει ένα χαμηλότερο dP/dRE για τα εκκολαπτόμενα ωά και έτσι χαμηλώνει το RE του. Τέλος, όταν τα ιχθύδια κολυμπούν ελεύθερα (Σχ. 6(δ)), η διαφορά μεταξύ της επιβίωσης γόνων όταν το $RE=0$ και το $RE=1$ είναι πολύ μικρή, και είναι πάντοτε μικρότερη του $-dF/dRE$. Επειδή ο γονέας έχει υψηλότερη αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή όταν το $RE=0$ από αυτήν που μπορεί να κερδίσει εάν επένδυε ο,τιδήποτε στους γόνους του ($RE>0$), η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια είναι μηδέν ($RE^*=0$), και ο γονέας εγκαταλείπει τους γόνους του.

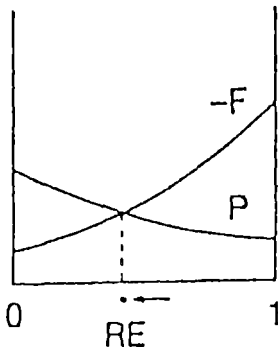
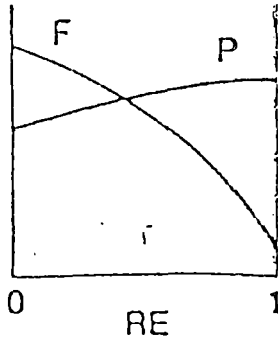
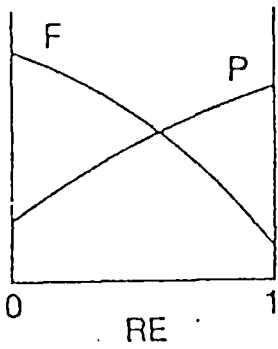
Δηλαδή, έχουμε επεκτείνει το βασικό μας πρότυπο CR σε ένα που μεταβάλλεται με χρόνο επί κύκλου επώασεως, και με αυτό μπορούμε να εξηγήσουμε γιατί η δυναμική



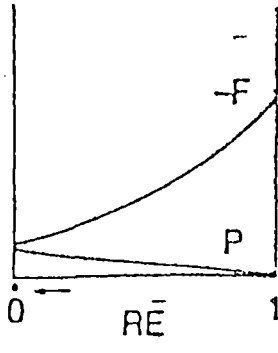
(a)

(b)

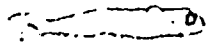




(c)



(d)



της γονεϊκής φροντίδας αλλάζει με την ηλικία γόνων. Παρ' ότι η δυναμική που έχουμε περιγράψει στο Σχ. 6 ποικίλει στα διάφορα είδη, είναι δυνατόν να παρουσιάσουμε ένα γενικό υπόδειγμα σε ιχθύες με γονεϊκή φροντίδα. Για να απεικονίσουμε αυτές τις δυναμικές εξετάζουμε τον γαστερόστεο ακανθώδη, *Gasterosteus aculeatus*.

Ο γαστερόστεος, είναι ένα είδος που χαρακτηρίζεται από αρσενικά που συγκεντρώνονται σε ρηχά νερά, δημιουργούν ζωτικούς χώρους, χτίζουν φωλιές, φλερτάρουν τα θηλυκά, και φροντίζουν τα εκκολαπτόμενα ωά και τα νεοεπωαζόμενα ιχθύδια (Wootton 1976). Ένα αρσενικό μπορεί να περάσει διάφορους κύκλους επάσεως κατά την εποχή πολλαπλασιασμού. Είναι γνωστό για τον γαστερόστεο ότι ο αερισμός από τους γονείς αυξάνεται με την ηλικία των ωών μέχρι περίπου μία ημέρα πριν την εκκόλαψη και τότε συνεχίζει να ελλατώνεται καθώς οι γόνοι πλησιάζουν προς την ανεξαρτησία (van Iersel 1953, van den Assem 1967). Παρ' ότι αυτό το αποτέλεσμα προβλέπεται από το πρότυπό μας, το υπόδειγμα επώασης κατά τον κύκλο επώασης μπορεί επίσης να εξηγηθεί εξαιτίας του ότι τα ωά απαιτούν περισσότερο οξυγόνο καθώς μεγαλώνουν, και λιγότερο οξυγόνο όταν εκκολαφθούν. Επομένως ο "αερισμός" μπορεί να μην ενισχύει το πρότυπό μας. Ένας άλλος τύπος γονεϊκής φροντίδας στον γαστερόστεο ακανθώδη είναι η υπεράσπιση των επωασθέντων από άπραγες. Σε αντίθεση με τον "αερισμό" οι απαιτήσεις για την υπεράσπιση των επωασθέντων από άπραγες είναι ανεξάρτητες από την ηλικία. Στον γαστερόστεο οι κύριοι άπραγες των επωασθέντων είναι αυτού του είδους αμφοτέρων των φύλων (Kynard 1978). Η δραστηριοποίηση προς υπεράσπιση των επωασθέντων μπορεί να μετρηθεί εκθέτοντας μία επίμονη απειλή στα επωασθέντα στον ζωτικό χώρο του αρσενικού, και μετά να ακολουθήσει μαγνητοσκόπηση της συμπεριφοράς του αρσενικού. Μία τέτοια απειλή είναι ένα άλλο αρσενικό γαστερόστεο σε γυάλινο κύλινδρο κοντά στην φωλιά του εγκατεστημένου αρσενικού (Wootton 1976). Κατά τον κύκλο επώασης τέτοιες δοκιμές δείχνουν ότι καθώς τα ωά πλησιάζουν προς την εκκόλαψη, αυξάνεται η υπεράσπισή τους (η υπεράσπιση μετράται ως τσιμπήματα ανά λεπτό προς τον παρείσακτο). Μετά την εκκόλαψη, εν τούτοις, η υπεράσπιση των επωασθέντων μειώνεται καθώς τα ιχθύδια πλησιάζουν προς την ανεξαρτησία (Huntigford 1977, Sargent και Gebler 1980, Sargent 1981). Παρόμοιες δυναμικές άμυνας επωασθέντων βρέθηκαν και στο *Lepomis gibbosus* (Colgan και Gross 1977). Έτσι, αμφότεροι ο "αερισμός" και η άμυνα των επωασθέντων εκθέτουν τις δυναμικές που αναφέρθηκαν στο πρότυπό μας (Σχ. 7(a)).

4.2 Γονεϊκή Συμπεριφορά και μέγεθος ομάδας επώασης

Διάφορες εργαστηριακές και επιστημονικές μελέτες ανέδειξαν σημαντική παραλλαγή στα επίπεδα γονεϊκής συμπεριφοράς μεταξύ γονέων, και το μεγαλύτερο

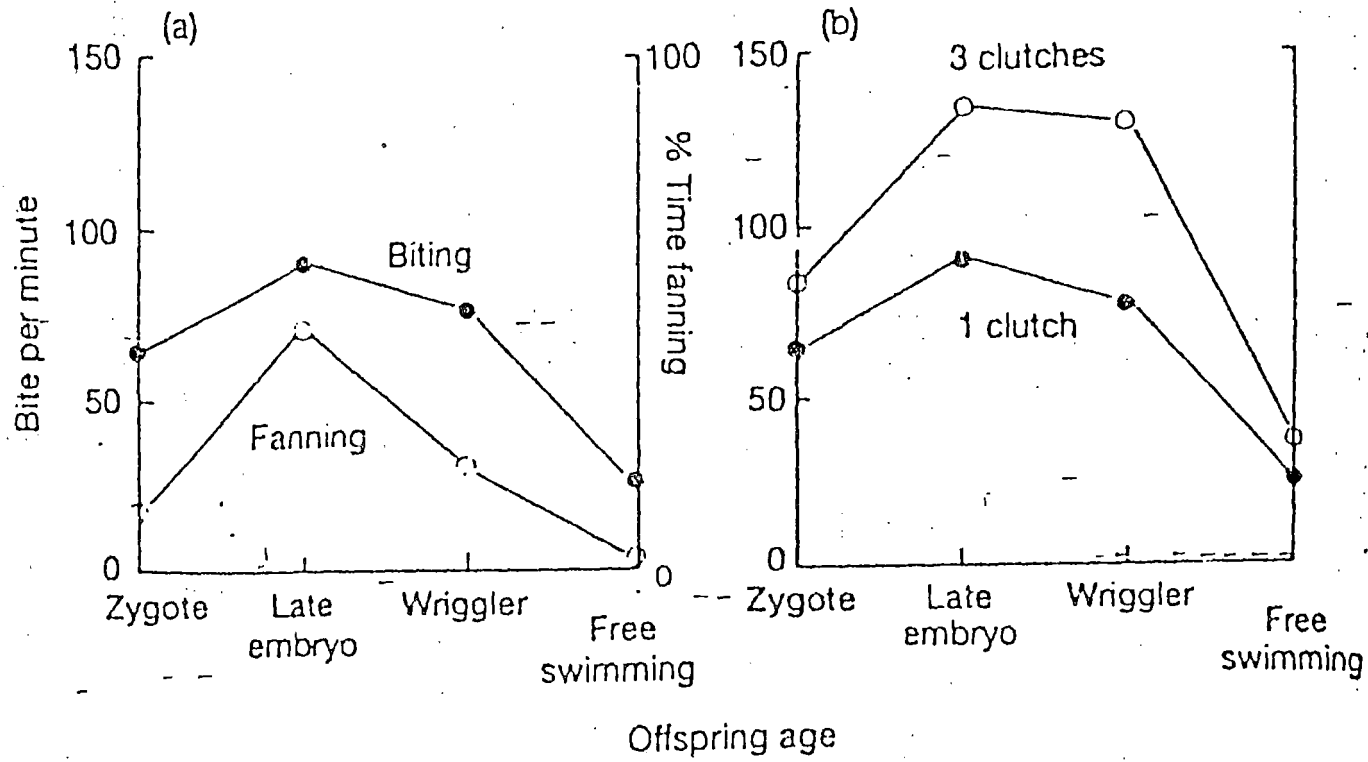
(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

1. Τσίμπημα ανά λεπτό
2. Ζυγωτός
3. Όψιμο έμβρυο
4. Κατάσταση "ελιγμού"
5. Ελεύθερη κολύμβηση
6. "αερισμός"
7. Τσίμπημα
8. "Ο αερισμός" %
9. Ζυγωτής
10. Όψιμο έμβρυο
11. Κατάσταση "ελιγμού"
12. Ελεύθερη κολύμβηση
13. Επώαση
14. 3 επώσεις
15. Ηλικία γόνων

Σχ. 7. Γονεϊκή συμπεριφορά έναντι ηλικίας γόνων στον *Gasterosteus aculeatus* (Sargent 1981). (α) Αμφότερα ο "αερισμός" και η υπεράσπιση των επωζομένων παραλληλίζουν το RE* που δίδεται στο Σχ 6 Κάθε σημείο στοιχείου αντιπροσωπεύει τον μέσο όρο για 8 ιχθύες. Τόσο ο "αερισμός" όσο και το τσίμπημα αυξάνονται σημαντικά μέχρι το στάδιο του όψιμου εμβρύου και μετά μειώνεται σημαντικά ($P < 0,05$), (β) Αρσενικά με τρεις επώσεις επιδεικνύουν μεγαλύτερη επωαστική υπεράσπιση από τα αρσενικά με μία επώαση στα στάδια ζυγωτού, όψιμου εμβρύου και "ελιγμού" ($P < 0,50$).

μέρος αυτής της παραλλαγής μπορεί να εξηγηθεί με έναν θετικό συσχετισμό μεταξύ γονεϊκής συμπεριφοράς και μεγέθους ομάδας επώασης (π.χ. van Iersel 1953, Pressley 1981). Σύμφωνα με το πρότυπό μας ενδέχεται να υπάρχουν δύο συνισταμένες σ' αυτόν τον συσχετισμό.

1. Μεγαλύτεροι σε μέγεθος γονείς μπορεί να έχουν μεγαλύτερους προϋπολογισμούς δυναμικού, πράγμα που τους επιτρέπει να συγκεντρώνουν μεγαλύτερες μονάδες επώασης και συνεπώς να επιδεικνύουν υψηλότερη υπεράσπιση επωζομένων. Διάφορες μελέτες κατέγραψαν ένα θετικό συσχετισμό μεταξύ του μεγέθους σώματος του γονέως και γονεϊκής συμπεριφοράς (Downhower και



.7

Brown 1980, Gross 1980).

2. Γονείς με μεγαλύτερες ομάδες επώασης βιώνουν υψηλότερο ποσοστό απόδοσης επί επενδύσεως σε υπεράσπιση επωαζομένων (dF/dRE , Σχ. 4), και συνεπώς δείχνουν υψηλότερη υπεράσπιση επωαζομένων προκειμένου να μεγιστοποιήσουν την αναπαραγωγική επιτυχία του εναπομείναντος χρόνου ζωής.

Για να ελέγξει αυτές τις υποθετικές θέσεις, ο Sargent (1981) τυχαία ανέθεσε σε ανταγωνιστικά αρσενικά γαστερόστεα ακανθώδη μία ή τρεις επώσεις. Αρσενικά με τρεις επώσεις επέδειξαν σταθερά υψηλότερη υπεράσπιση επωαζομένων από τα αρσενικά με μία επώαση (Σχ. 7(β), κατά την διάρκεια του κάθε σταδίου ανάπτυξης των γόνων. Τα μεγαλύτερα αρσενικά πιθανόν να είχαν υψηλότερη υπεράσπιση επώασεων από τα μικρότερα αρσενικά. Εν τούτοις, αυτή η διαφορά δεν ήταν στατιστικά σημαντικά. Επομένως, παρ' ότι το μέγεθος προϋπολογισμού του δυναμικού μπορεί να επιδράσει το επίπεδο γονεϊκής συμπεριφοράς, το μέγεθος επώασεως έχει πρόσθετο αποτέλεσμα, προφανώς επειδή γονείς με μεγαλύτερο αριθμό επωαζομένων έχουν υψηλότερο ποσοστό απόδοσης στην υπεράσπιση επώασεως. Ο Ridway (1989) βρήκε παρόμοια αποτελέσματα στον τομέα μελετών του στον *Micropterus dolomieu*.

4.3 Γονεϊκή συμπεριφορά και αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή

Η αναμενόμενη μελλοντική συμπεριφορά του γονέα ποικίλει σύμφωνα με ένα ορισμένο αριθμό παραγόντων, ενδογενών και εξωγενών. Παραδείγματα ενδογενών παραγόντων μπορεί να περιλαμβάνουν ηλικία, υγεία και κοινωνική κατάσταση, εξωγενείς παράγοντες μπορεί να περιλαμβάνουν αναλογία φύλου, διαθεσιμότητα τροφής και αρπακτικά. Το πρότυπό μας προβλέπει ότι μεταβολές στην αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγή θα παράγει μεταβολές στο RE^* . Για παράδειγμα, αυξάνοντας το ποσοστό απόδοσης σε επένδυση μελλοντικής αναπαραγωγής ($-dF/dRE$) μειώνεται το RE^* (Σχ. 5), ή η βέλτιστη επένδυση στο P .

Παράδειγμα σ' αυτό βρίσκεται στην γονεϊκή συμπεριφορά των αρσενικών του αμφιγονεϊκού *Herotilapia multispinosa* (Keenleyside 1983). Σ' αυτά τα είδη οι γονείς φυλάνε τα ωά σε μια δερματική πτυχή και φυλάνε τα ιχθύδια μετά την εκκόλαψη. Κάθε φύλακας αρσενικό υπερασπίζεται μόνο μία ομάδα επωαζομένων, και είτε θα πρέπει να ολοκληρώσει τον κύκλο επώασεως είτε να εγκαταλείψει τους γόνους του πριν ζευγαρώσει ξανά. Ο Keenleyside μελέτησε αμφότερους τους ιχθύες σε δεξαμενές στις οποίες εξέταζε την αναλογία ενηλίκου φύλου (5:7, 1:1 και 7:5, θηλυκά προς αρσενικά). Σημειώστε ότι καθώς η αναλογία των θηλυκών αυξάνεται στις δεξαμενές, αναμένεται να αυξάνεται και η αναλογία των φυλάκων αρσενικών που εγκαταλείπουν τους γόνους τους. Αυτό είναι ό,τι ακριβώς ανακάλυψε και ο Keenleyside (Σχ. 8). Το πείραμά του ενισχύει το πρότυπό μας και δείνει ότι η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια είναι ευαίσθητη όχι μόνο σε μεταβολή του ποσοστού απόδοσης επί επενδύσεως στους γό-

νους που κινδυνεύουν, αλλά επίσης και σε μεταβολή του ποσοστού απόδοσης επί επενδύσεως σε μελλοντική αναπαραγωγή.

4.4 Ταυτόχρονα αντισταθμίματα: γονεϊκή συμπεριφορά και ανταγωνισμός αρσενικού με αρσενικό

Σχεδόν όλα τα είδη ιχθύων που φυλάνε τα ωά του και τα ιχθύδια παρουσιάζουν υπεράσπιση του πεδίου ωοτοκίας τους. Για πολλά είδη με γονεϊκή φροντίδα, τα αρσενικά εγκαθιδρύουν φωλιές σε πυκνές συγκεντρώσεις. Αρσενικά σε γειτονικές περιοχές μάχονται το ένα το άλλο, πιθανότατα για πρόσβαση στα θηλυκά. Ο χρόνος και η ενέργεια που δαπανείται σε ενδοσεξουαλικές επιδρομές μπορεί να αποβεί εις βάρος της γονεϊκής φροντίδας και εις βάρος της μελλοντικής αναπαραγωγής.

Για να ελέγξει αυτή την υπόθεση, ο Sargent (1985) επέκτεινε το βασικό πρότυπο CR για να περιλάβει δύο ταυτόχρονα αντισταθμίματα: (1) παρούσα έναντι μελλοντικής αναπαραγωγής και (2) εντός της παρούσας αναπαραγωγής, ζευγάριμα έναντι γονεϊκής φροντίδας.

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

1 Εγκατάλειψη

2 Αναλογία φύλου

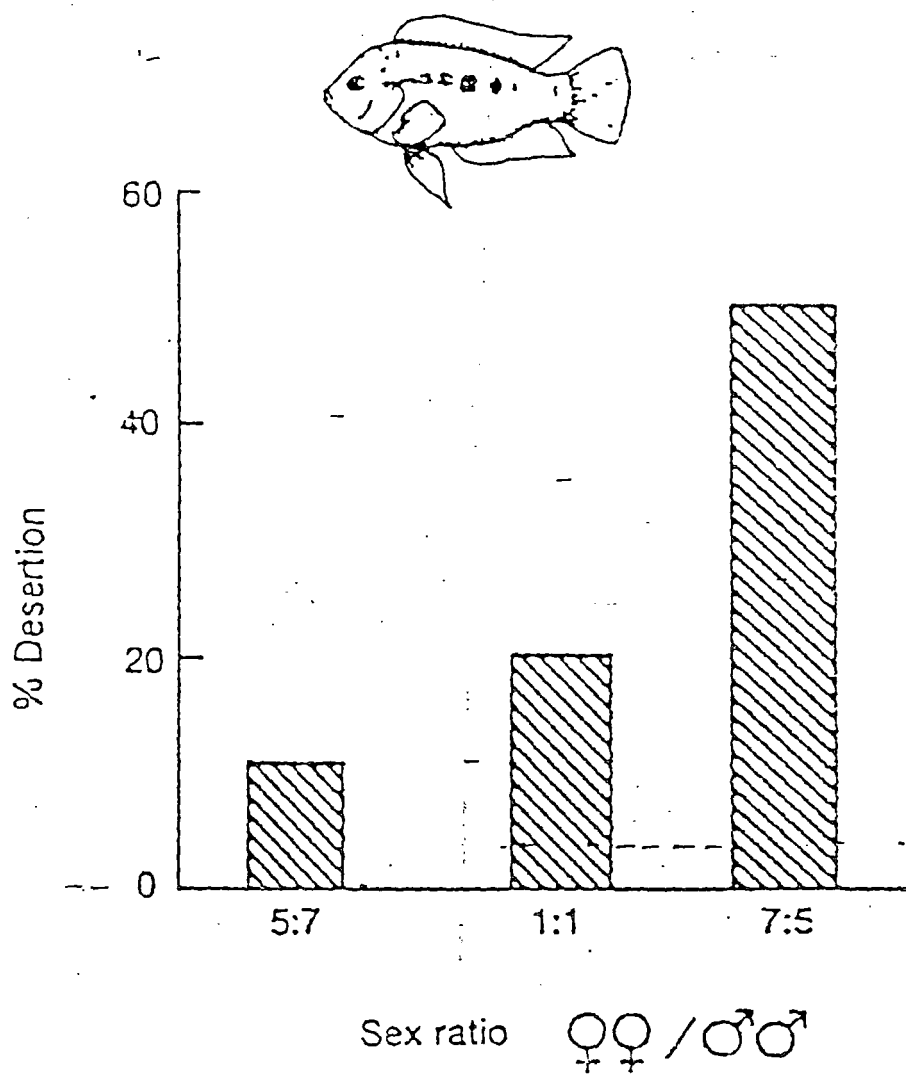
Σχ. 8 Εγκατάλειψη αρσενικού έναντι αναλογίας φύλου ενηλικίωσης στο *Herotilapia multispinosa* (Keensleyside 1983). Καθώς η αναλογία του φύλου ενηλικίωσης (αναλογία θηλυκών) αυξάνεται, η αναλογία των αρσενικών που εγκαταλείπει τους γόνους τους αυξάνεται.

Στον απλούστερο τύπο, το πρότυπο έχει ως ακολούθως.

$$RS = L(PE) + c(ME) + F(SE), \quad (4)$$

όπου L είναι επιβίωση των επωαζομένων που κινδυνεύουν, c είναι αναπαραγωγή που μπορεί να κερδίσει το αρσενικό στον παρόντα κύκλο επώσεως αποκομίζοντας πρόσθετα επωαζόμενα, PE είναι η γονεϊκή προσπάθεια - η αναλογία του γονεϊκού δυναμικού που αφιερώνεται στην βελτίωση των γόνων που κινδυνεύουν, ME είναι η προσπάθεια ζευγαρώματος - η αναλογία του γονεϊκού δυναμικού που αφιερώνεται στην αύξηση του μεγέθους των επωαζομένων κατά τον παρόντα κύκλο επώσεως, F και SE είναι η Εξίσωση 11.1 $RE = PE + SE$, $PE + ME + SE = 1$. Όπως στο απλούστερο πρότυπο, τα L, c, και F υποτίθεται ότι αυξάνονται με φθίνουσα απόδοση με αυξανόμενα PE, ME και SE, αντίστοιχα. Θεωρώντας ότι υπάρχει μία βέλτιστη κατανομή προσπάθειας όπως ότι $0 < PE^*, ME^*, SE^* < 1$, τότε στο βέλτιστο ο γονέας αποκομίζει ίσα ποσοστά απόδοσης σε επένδυση σε κάθε μία εκ των επιλογών του.

$$dL/dPE = dc/dME = dF/dSE$$



Παρόμοια με την ανάλυση της Εξίσωσης 2, εάν τα dc/dME αυξηθούν από μία σταθερά (και τα dL/dPE και dF/dSE παρέμεναν τα ίδια), τότε το ME^* θα αυξηθεί και τα PE^* και SE^* θα μειωθούν.

4.5 Δυναμικά Πρότυπα

Εάν πυκνές συγκεντρώσεις φωλιών αρσενικών προσελκύουν θηλυκά, και εάν υπάρξει ενδοσεξουαλική επίθεση για την αποκόμιση συντρόφου, τότε είναι εφικτό να εξετάσουμε πειραματικώς την αντίληψη του ποσοστού απόδοσης του αρσενικού επί επενδύσεως σε ζευγάρωμα με εξέταση της πυκνότητας των φωλιαζομένων αρσενικών. Ο Sargent (1985) διεκπεραίωσε ένα τέτοιο πείραμα με γαστερόστεα ακανθώδη.

Τα αρσενικά γαστερόστεα χωρίστηκαν σε δύο κατεργασίες: ανταγωνιστικά και απομονωμένα. Τα Replicate aquaria χωρίστηκαν στο ήμισυ με διαχώρισμα και ένα αρσενικό εγκαταστάθηκε στην φωλιά του κάθε τμήματος. Ανταγωνιστικά αρσενικά χωρίστηκαν από διαφανή διαχωρίσματα και απομονωμένα αρσενικά από σκοτεινά διαχωρίσματα. Σε κάθε αρσενικό επιτρεπόταν να ωτοκήσει με ένα θηλυκό ανά κύκλο επώασης, και του επιτρεπόταν όσοι κύκλοι επώασης μπορούσε να αποκομίσει εντός μίας εποχής πολλαπλασιασμού. Με την προϋπόθεση ότι ανταγωνιστικά αρσενικά έλαβαν υψηλότερο ποσοστό απόδοσης στην προσπάθεια ζευγαρώματος από τα απομονωμένα, ο Sargent προέβλεψε ότι σε σχέση με τα απομονωμένα αρσενικά, τα ανταγωνιστικά αρσενικά δείχνουν περισσότερα κίνητρα για να φλερτάρουν τα θηλυκά, λιγότερη γονεϊκή φροντίδα, περισσότερο χρόνο και ενέργεια δαπανούν ανά κύκλο επώασης και λιγότερους κύκλους επώασης πριν το τέλος της εποχής ζευγαρώματος. Κάθε πρόβλεψη επιβεβαιώθηκε.

Τα ανταγωνιστικά αρσενικά δαπάνησαν περισσότερο χρόνο σε διαμάχες και επιδείξεις στο διαφανές διαχώρισμα, πράγμα που είχε ως αποτέλεσμα στο να δαπανούν λιγότερο χρόνο στην επιμέλεια της φωλιάς και στην γονεϊκή φροντίδα από τα απομονωμένα αρσενικά. Αργοπορημένα στον πρώτο τους κύκλο επώασης, τα ανταγωνιστικά αρσενικά ήταν περισσότερο πιθανόν να φλερτάρουν ένα θηλυκό υπό δοκιμή από τα απομονωμένα αρσενικά. Τα ανταγωνιστικά αρσενικά έχαναν βάρος γρηγορότερα από τα απομονωμένα, συνεπώς η ενδοσεξουαλική επίθεση επέβαλε ένα ενεργειακό κόστος επί της γονεϊκής φροντίδας. Τα ανταγωνιστικά αρσενικά χρειάστηκαν περισσότερο χρόνο για να κατασκευάσουν την φωλιά τους επειδή δαπανούσαν χρόνο σε διαμάχες, και επίσης τους πήρε περισσότερο χρόνο η εκκόλαψη των αυτών τους επειδή δαπανούσαν λιγότερο χρόνο στον "αερισμό" (Ο χρόνος μεταξύ της ωτοκίας και εκκόλαψης αυξάνει καθώς ο "αερισμός" μειώνεται (van Iersel 1953). Η διαφορά στον χρόνο εκκόλαψης μεταξύ ανταγωνιστικών και απομονωμένων αρσενικών έχει προγενέστερα αναφερθεί από τον van den Assem (1967). Αυτό το χρονικό κόστος της εδαφικότητας είχε ως κατάληξη την μεγαλύτερη διάρκεια των κύκλων επώασης για τα ανταγωνιστικά αρσενικά απ' ότι για τα απομονωμένα. Τόσο το κόστος ενέργειας όσο

και εδαφικότητας είχαν αποτέλεσμα στο να υπάρχουν περισσότεροι κύκλοι επώασης για τα απομονωμένα αρσενικά ανά εποχή πολλαπλασιασμού από ό,τι για τα ανταγωνιστικά.

Συνοπτικά, εδαφικά αρσενικά μπορεί να αποφέρουν υψηλότερο χρονικό και ενεργειακό κόστος από τα απομονωμένα. Αυτά τα υψηλότερα κόστη πιθανόν να αντανακλούν σε ένα υψηλότερο ποσοστό απόδοσης επί επενδύσεως σε ζευγάρισμα, και μπορούν να μετρηθούν σε σχέση με ταχύτερη απώλεια βάρους και χαμηλότερη προοπτική μελλοντικών κύκλων επώασης.

5. ΔΥΝΑΜΙΚΑ ΠΡΟΤΥΠΑ

Το τμήμα μας που αναφέρεται σε γονεϊκή φροντίδα και ενδουσεξουαλική επίθεση απεικονίζει ότι ο χρόνος μπορεί να είναι μία σημαντική συνιστώσα του κόστους αναπαραγωγής, και το τμήμα μας που αναφέρεται στην γονεϊκή συμπεριφορά και στην ηλικία των γόνων απεικονίζει το πώς συμπεριφορικά αντισταθμίσιμα μπορούν να μεταβληθούν με τον χρόνο. Επομένως ο χρόνος εμφανίζεται ως μία σημαντική μεταβλητή στην κατανόηση των δυναμικών της γονεϊκής φροντίδας, όμως έχει ελλείψεις στα στατικά πρότυπα. Η προσέγγιση της δυναμικής βελτιστοποίησης ρητώς συσχετίζεται με τον χρόνο. Μία σχετικά εύκολη αριθμητική προσέγγιση στην δυναμική προτυποποίηση είναι ο δυναμικός προγραμματισμός (ανασκοπήσεις, Houston και McNamara 1988, Mangel και Clark 1988). Ένα δυναμικό πρότυπο προγραμματισμού για αναπαραγωγική επιτυχία σε γενικό τύπο μπορεί να αναγραφεί ως ακολούθως:

$$RS(t, T) = RS(t, t+1) + RS(t=1, T) \quad (6)$$

όπου RS είναι η αναπαραγωγική επιτυχία, που είναι συνάρτηση της τρέχουσας χρονικής στιγμής (t), και ο χρονικός ορίζοντας (T), ή το τέλος της χρονικής πορείας επί της οποίας μετράται η αναπαραγωγική επιτυχία. Παίρνοντας για μονάδα χρόνου ημέρες, και T ως το τέλος της ζωικής ζωής, τότε η Εξίσωση 6 δηλώνει ότι αναπαραγωγική επιτυχία μεταξύ του σήμερα και του τέλους της ζωικής ζωής είναι ίση με το ποσό των δύο συνιστωσών: (1) αναπαραγωγική επιτυχία μεταξύ του σήμερα και του αύριο και (2) αθροιστική αναπαραγωγική επιτυχία μεταξύ του σήμερα και του τέλους της ζωικής ζωής. Η πρώτη συνιστώσα περιλαμβάνει όλους τους γόνους που καθίστανται ανεξάρτητοι "σήμερα", και επιβίωση ανεξαρτήτων γόνων εαν αποβιώσει ο γονέας (Sargent 1990). Ο δεύτερος όρος είναι η αναμενόμενη αναπαραγωγική επιτυχία του εναπομείναντος χρόνου ζωής, με το δεδομένο ότι ο γονέας επιβιώνει μέχρι "αύριο".

Ο γονέας υποτίθεται ότι είναι σε θέση να διαλέξει μία συμπεριφορά για να μεγιστοποιήσει την αναπαραγωγική επιτυχία κατά τον εναπομείναντα χρόνο ζωής, $RS(t, T)$. Η βέλτιστη συμπεριφορά είναι πιθανόν ότι εξαρτάται από δύο μεταβλητές καταστάσεων: (1) γονεϊκή κατάσταση (π.χ. αποθέματα ενέργειας) και (2) κατάσταση γόνων (π.χ. συνδυασμός αριθμούς γόνων και ηλικίας - Sargent 1990).

5.1 Πρότυπα δυναμικού προγραμματισμού για φροντίδα παρεχόμενη από τον ένα γονέα

Για να διερευνήσει την γονεϊκή επένδυση στους ιχθύες ως πρόβλημα δυναμικής βελτιστοποίησης, ο Sargent (1990) κατασκεύασε μία σειρά προτύπων δυναμικού προγραμματισμού. Αυτά τα πρότυπα εξερευνούσαν την φροντίδα μόνο από τον ένα γονέα, όπου η γονεϊκή φροντίδα υποτίθεται ότι είναι διαιρετό δυναμικό (βλέπε Wittenberger 1981) δηλαδή μία μονάδα φροντίδας μπορεί να δοθεί σε έναν ή διαφορετικούς γόνους. Επειδή η φύλαξη είναι πιθανόν ένα διαιρετό δυναμικό (Williams 1975), αυτά τα πρότυπα είναι ειδικώς κατάλληλα στους ιχθύες. Υπήρξαν δύο μεταβλητές καταστάσεων: γονεϊκά αποθέματα ενέργειας, και αριθμός ή ηλικία γόνων. Για να απλοποιήσουμε την παρουσίαση, αφήνουμε τις μεταβλητές καταστάσεων εκτός των εξισώσεων δυναμικού προγραμματισμού μας εδώ, και παραπέμπουμε τον αναγνώστη στον Sargent (1990) για μία περισσότερη ολοκληρωμένη κατεργασία των μεταβλητών καταστάσεων και των δυναμικών καταστάσεως.

5.2 Σίτιση ή φροντίδα;

Εδώ διαμορφώνουμε την ικανότητα ενός γονέως να διατηρήσει τον εαυτό του και τους γόνους του ζωντανούς μέχρις ότου οι γόνοι του ανεξαρτητοποιηθούν, επομένως ο χρονικός μας ορίζοντας είναι το τέλος του κύκλου επώασης.

Παίρνουμε ως προϋπόθεση ότι ο γονέας μας έχει όλα τα ωά που θα αποκομίσει κατά τον παρόντα κύκλο επώασης, και ότι περαιτέρω ζευγάριμα δεν είναι δυνατόν να γίνει μετά τον χρονικό ορίζοντα. Κατά συνέπεια αυτό το πρότυπο είναι μία δυναμική έκδοση του στατικού προτύπου μας τεσσάρων σταδίων, *Γονεϊκή συμπεριφορά και ηλικία γόνων* (σελ. ...). Αρχίσαμε κάνοντας μερικές απλοποιημένες υποθέσεις.

1. Όλοι οι γόνοι έχουν την ίδια ηλικία.
2. Εκκολαφθέντα ή διακριτικά τμήματα εκκολαφθέντων, ζουν ή πεθαίνουν ως μονάδα εντός χρονικής διαβάθμισης. Αυτή η υπόθεση έγινε προκειμένου να διατηρηθεί ο καταστατικός χώρος των γόνων και η καταστατική δυναμική ανιχνεύσιμη.
3. Η στρατηγική που καθορίστηκε ήταν να διατρέφεται (το ίδιο) να φροντίζει (τους γόνους του), ή και τα δύο μαζί η διατροφή και η φροντίδα.
4. Τα αντισταθμίσιμα αναπτύσσονται διά μέσου επιδράσεων εξαρτωμένων από τη συμπεριφορά στην επιβίωση του γονέα και των γόνων, και μέσω επιδράσεων εξαρτωμένων από τα γονεϊκά αποθέματα ενέργειας. Η διατροφή μειώνει τόσο την γονεϊκή επιβίωση όσο και την επιβίωση των γόνων, όμως αυξάνει τα γονεϊκά αποθέματα ενέργειας. Η φροντίδα μειώνει την γονεϊκή επιβίωση και τα αποθέματα ενέργειας, όμως βελτιώνει την επιβίωση των γόνων.

Η εξίσωση του δυναμικού προγραμματισμού έχει τον ακόλουθο γενικό τύπο:

$$RS(t,T) = (1 - Sp(t))So(t,T) + Sp(t)RS(t+1,T) \quad (7)$$

όπου $Sp(t)$ είναι η επιβίωση γονέως κατά τον t και $So(t,T)$ είναι η επιβίωση των γόνων άνευ φροντίδος από τώρα (t) μέχρι την εκκόλαψη (T). Κατά συνέπεια ο πρώτος όρος στην δεξιά πλευρά της Εξίσωσης 7 συμφωνεί με την επιβίωση των γόνων εαν αποβιώσει ο γονέας, ενώ ο δεύτερος όρος συμφωνεί με όλη την αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγική επιτυχία εαν ο γονέας επιβιώσει μέχρι $t+1$. Για να ευρεθεί λύση επί του προτύπου, αρχικοποιούμε τα τελικά ικανά στοιχεία στο T . Μετά αρχίζοντας από το $T-1$, επαναλαμβάνουμε προς τα πίσω επί όλων των συνδυασμών των μεταβλητών καταστάσως (δηλαδή γονεϊκά αποθέματα ενέργειας και αριθμός γόνων), και επιλύουμε την συμπεριφορά που μεγιστοποιεί το RS για κάθε συνδυασμό καταστατικής μεταβλητής σε κάθε χρονική διαβάθμιση. Κατά συνέπεια βρίσκουμε αναμενόμενες συμπεριφορές δια μέσω του χρόνου και του καταστατικού διαστήματος.

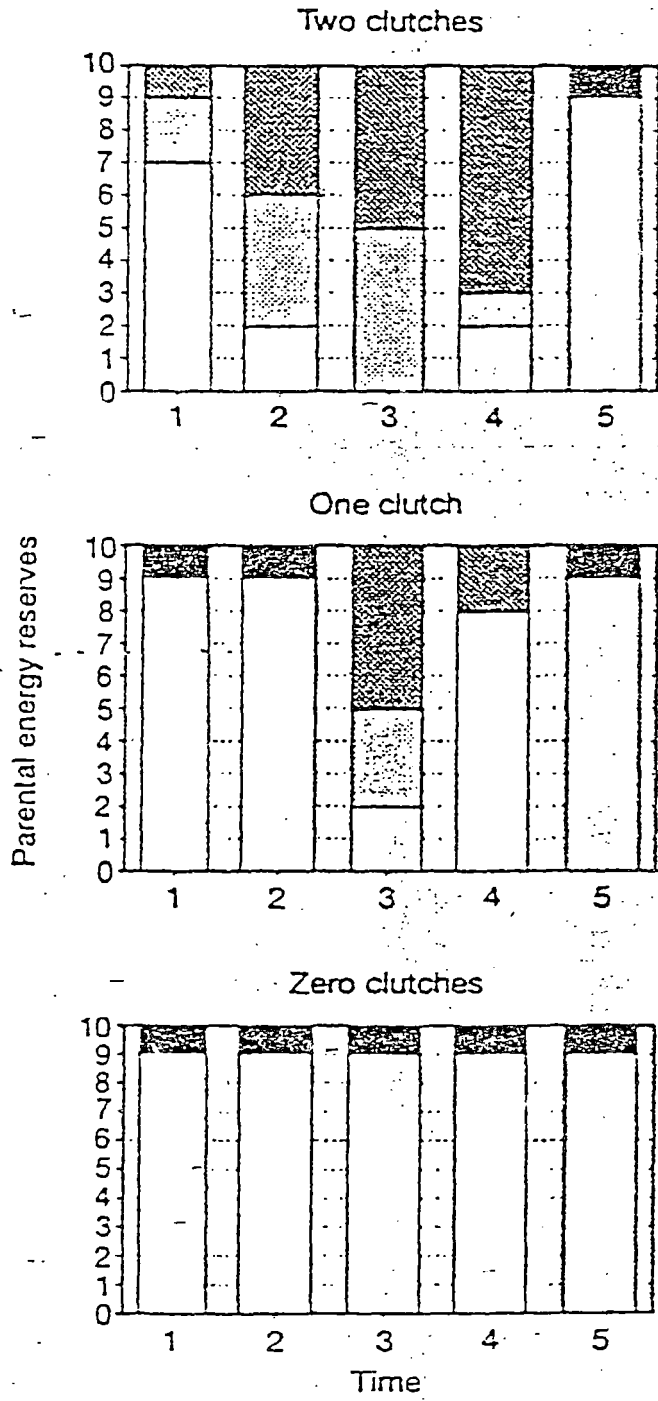
Τα ακόλουθα γενικά υποδείγματα βρέθηκαν (Sargent 1990) και απεικονίζονται γραφικά στο Σχ. 9.

1. Καθώς αυξάνονται τα αποθέματα ενέργειας, η σίτιση μειώνεται και αυξάνεται η φροντίδα.
2. Καθώς αυξάνεται η ηλικία των γόνων, η σίτιση μειώνεται και αυξάνεται η φροντίδα.
3. Καθώς αυξάνεται ο αριθμός γόνων μειώνεται η σίτιση και αυξάνεται η φροντίδα.
4. Η φροντίδα δεν μειώνεται στο μηδέν στο τέλος του κύκλου επώασης εκτός εαν μειωθεί η επιβίωση άνευ φροντίδος των γόνων με αυξανόμενη ηλικία γόνων.

Αυτά τα αποτελέσματα συμφωνούν με αυτά των τεσσάρων στατικών προτύπων μας, Γονεϊκή συμπεριφορά και ηλικία γόνων, και Γονεϊκή συμπεριφορά και μέγεθος επώασης, ανωτέρω. Επιπλέον, το δυναμικό πρότυπο έχει το προστιθέμενο πλεονέκτημα διαχωρισμού ενέργειας και χρόνου ως συνιστώσες του κόστους αναπαραγωγής.

- 1 Δύο ομάδες εκκολαφθέντων
- 2 Γονεϊκά αποθέματα ενέργειας
- 3 Μηδέν ομάδες εκκολαφθέντων
- 4 Τίποτα
- 5 Φροντίδα
- 6 Σίτιση και φροντίδα
- 7 Σίτιση

Σχ. 9 Μια γραφική παρουσίαση του προτύπου *Σίτιση ή Φροντίδα*, τροποποιημένη από τον Sargent (1990). Κατά μήκος του οριζόντιου άξονος είναι ο χρόνος, ή η ηλικία των γόνων. Κατά μήκος του καθέτου άξονος είναι το γονεϊκό απόθεμα ενέργειας. Οι τρεις πιθανές καταστάσεις φωλιών παρατίθενται. Ένας γονέας υποτίθεται ότι έχει 0, 1 ή 2 επώσεις αυγών στην φωλιά του, και αυτές υποτίθεται ότι επιβιώνουν ή πεθαίνουν



ως ολόκληρες μονάδες. Η στρατηγική του γονέα καθορίσθηκα θεωρείται ότι αποτελείται από τρεις συμπεριφορές: Σίτιση (του ιδίου), Φροντίδα (για αυγά στην φωλιά), ή συνδυασμός της Σίτισης και της Φροντίδας. Η επιβίωση των επωαζομένων ανά χρονική διαβάθμιση με φροντίδα είναι 0,9. Η επιβίωση των επωαζομένων χωρίς φροντίδα είναι 0,3 μέχρι την εκκόλαψη (με $t=3$), μετά από την οποία η επιβίωση των επωαζομένων χωρίς φροντίδα αυξάνεται με τον χρόνο μέχρι να εξισωθεί με την επιβίωση επωαζομένων με φροντίδα (ήτοι 0,9) στο $t=5$. Είναι χρήσιμο να εξετάσουμε πως η γονεϊκή φροντίδα διανέμεται ανάμεσα στα επίπεδα του αποθέματος ενέργειας, τις θέσεις των φωλιών, και τις διαβαθμίσεις του χρόνου. Η γονεϊκή φροντίδα είναι περισσότερη όσο περισσότερη ενέργεια διαθέτει ένας γονέας, και όσο περισσότερες ομάδες επωαζομένων έχει. Η γονεϊκή φροντίδα αυξάνεται με την ηλικία των επωαζομένων μέχρι την εκκόλαψη και μειώνεται με την αυξανόμενη ηλικία καθώς οι γόννοι βαδίζουν προς την ανεξαρτησία. Σημειώστε την συνάφεια μεταξύ αυτών των προβλέψεων και αυτών του στατικού προτύπου στο Σχ. 6, και τον παρατηρούμενο τύπο στο γαστερόστεα στο Σχ. 7.

5.3 Δυναμικά Πρότυπα

Ο Sargent (1990) κατασκεύασε μία δεύτερη έκδοση του προτύπου δυναμικού προκειμένου να κατανοήσει τα ταυτόχρονα αντισταθμίσιμα ανάμεσα στη σίτιση, το ζευγάρι και την παροχή γονεϊκής φροντίδας. Βασικά, αυτό το πρότυπο είναι μία απλή επέκταση του *Σίτιση ή φροντίδα*; (ανωτέρω), με κύρια εξέταση ότι ένα αρσενικό με αυτά μπορεί να συνεχίσει να ζευγαρώνει με θηλυκά και να προσθέτει περισσότερα αυτά στην φωλιά του. Εάν ένα αρσενικό με αυτά συνεχίσει να ζευγαρώνει, τότε οι γόννοι στην φωλιά του ενδέχεται να είναι διαφορετικών ηλικιών. **Συνεπώς, το τέλος της εποχής πολλαπλασιασμού εξελέγη ως ο χρονικός ορίζοντας.** Όπως και το στο προηγούμενο πρότυπο, υπάρχουν δύο παράγοντες: το γονεϊκό απόθεμα ενέργειας και ο αριθμός/ηλικία των γόννων. Υπάρχουν διαφορετικές βασικές προϋποθέσεις.

1. Ένα αρσενικό χρειάζεται μια χρονική διαβάθμιση για να ζευγαρώσει και να αποκομίσει ομάδα επωαζομένων, και στην ομάδα επωαζομένων παίρνει τρεις χρονικές διαβαθμίσεις για να εκκολαφθούν. Συνεπώς, υπάρχουν οκτώ πιθανά επίπεδα κατάστασης φωλιά: μηδέν επωαζόμενα, μία ομάδα επωαζομένων ηλικίας 1, μία ομάδα επωαζομένων ηλικίας 2, μία ομάδα επωαζομένων ηλικίας 3, δύο ομάδες επωαζομένων ηλικίας 1 και 2, δύο ομάδες επωαζομένων ηλικίας 1 και 3, δύο ομάδες επωαζομένων ηλικίας 2 και 3, και τρεις ομάδες ηλικίας 1,2, και 3.
2. Οι ομάδες επωαζομένων ζουν και πεθαίνουν ως μονάδες εντός μία χρονικής αναβάθμισης.
3. Η καθορισμένη στρατηγική ήταν η διατροφή, το ζευγάρι, η φροντίδα ή οποιοσδήποτε συνδυασμός αυτών των συμπεριφορών.
4. Τα αντισταθμίσιμα αναπτύσσονται μέσω επιδράσεων εξαρτωμένων από την συ-

μπεριφορά στην επιβίωση του γονέα και των γόνων, και μέσω επιδράσεων εξαρτωμένων από τα γονεϊκά αποθέματα ενέργειας. Η διατροφή μειώνει τόσο την γονεϊκή επιβίωση όσο και την επιβίωση των γόνων, όμως αυξάνει τα γονεϊκά αποθέματα ενέργειας. Το ζευγάρι μειώνει την επιβίωση του γονέως και των γόνων, μειώνει το γονεϊκό απόθεμα ενέργειας όμως αυξάνει τον αριθμό των γόνων. Η φροντίδα μειώνει την γονεϊκή επιβίωση και τα αποθέματα ενέργειας, όμως αυξάνει την επιβίωση των γόνων.

Η εξίσωση του δυναμικού προγραμματισμού έχει τον ακόλουθο γενικό τύπο:

$$RS(t,T) = S^3(t,H) + (1 - S_0(t,^2(t,H) + Sp(t)RS(t+1,T)) \quad (8)$$

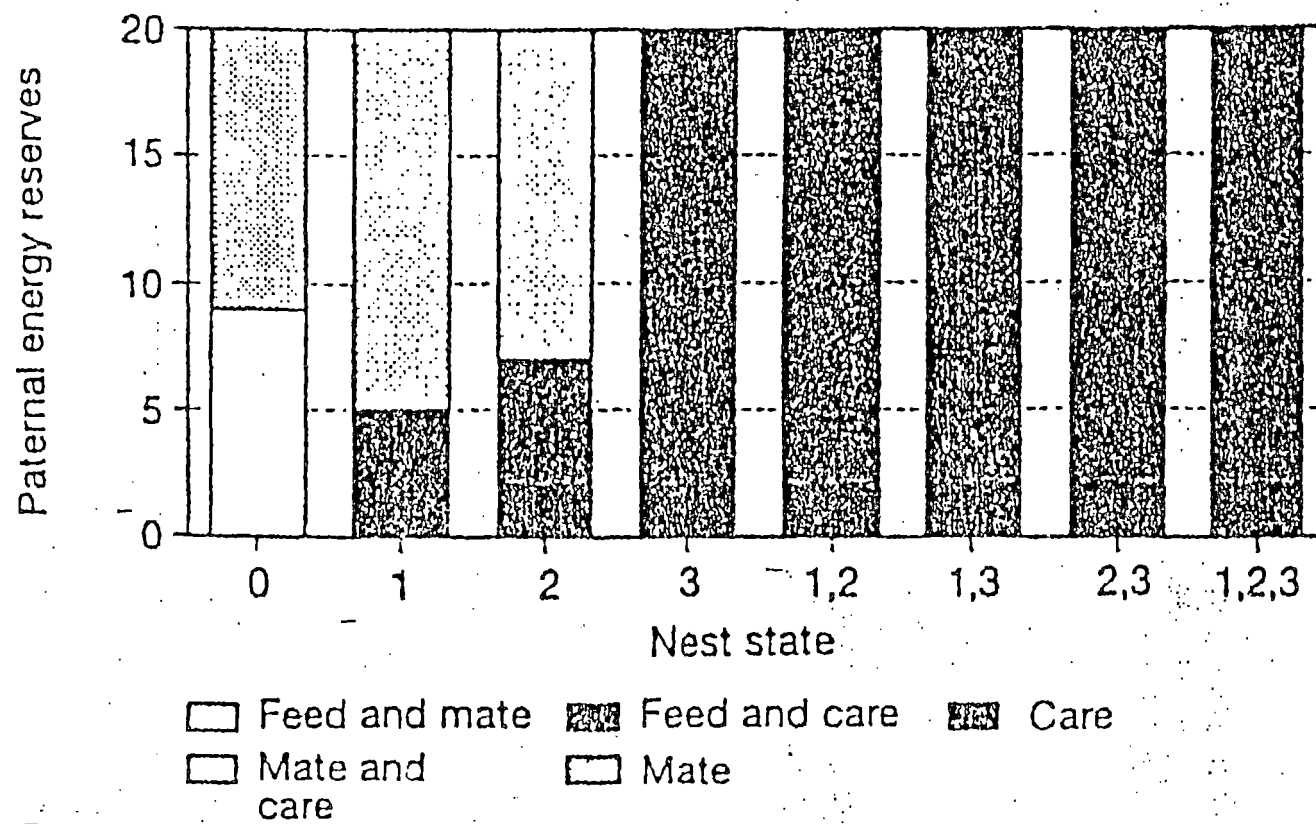
όπου $S^3(t)$ είναι η πιθανότητα ότι μια ομάδα επωαζομένων 3 εκκολάπτεται το t , $S_{1,2}(t,H)$ είναι η πιθανότητα ότι οι ομάδες ηλικίας 1 ή 2 επιβιώνουν μέχρι την εκκόλαψη εάν αποβιώσει ο γονέας, και $Sp(t)$ είναι η πιθανότητα ότι ο γονέας επιβιώνει t . Συνεπώς ο πρώτος όρος στην δεξιά πλευρά της Εξίσωσης 8 συμπίπτει με οποιεσδήποτε ομάδες επωαζομένων εκκολαφθούν κατά την διάρκεια του t . Ο δεύτερος όρος συμπίπτει με οποιεσδήποτε ομάδες επωαζομένων εκκολαφθούν μετά το t εάν ο γονέας αποβιώσει και ο τρίτος όρος συμπίπτει με την αναμενόμενη μελλοντική αναπαραγωγική επιτυχία του γονέως εάν επιβιώσει σε $t+1$. **Για να επιλύσουμε την Εξίσωση 11.8, αρχίζουμε με αρχικοποίηση των τελικών ικανών στοιχείων στο T .** Μετά αρχίζοντας από το $T-1$, επαναλαμβάνουμε προς τα πίσω στον χρόνο όλους τους συνδυασμούς των δύο καταστατικών μεταβλητών, και βρίσκουμε την βέλτιστη συμπεριφορά για κάθε συνδυασμό μεταβλητικής καταστάσεως σε κάθε χρονική διαβάθμιση.

Τα ακόλουθα γενικά υποδείγματα βρέθηκαν (Sargent 1990) και απεικονίζονται γραφικά στο Σχ. 10.

(Τίθεται Σχηματική παράσταση)

- 1 Αποθέματα γονεϊκής ενέργειας
- 2 Σίτιση και ζευγάρι
- 3 Ζευγάρι και φροντίδα
- 4 Κατάσταση φωλιάς
- 5 Σίτιση και φροντίδα
- 6 Ζευγάρι
7. Φροντίδα

Σχ. 10 Μία γραφική παρουσίαση του προτύπου δυναμικού προγραμματισμού, *Σίτιση ή Φροντίδα*, τροποποιημένη από τον Sargent (1990). Κατά μήκος του οριζόντιου άξονα είναι τα οκτώ επίπεδα της καταστάσεως φωλιάς (δηλαδή συνδυασμοί ηλικίας-αριθμός ομάδων επωαζομένων). Κατά μήκος του καθέτου άξονα είναι τα επίπεδα των γονεϊκών αποθεμάτων ενέργειας. Για επεξηγήσεις βλέπε κείμενο. Αυτή η γραφική παράσταση αντιπροσωπεύει μία σταθερή διανομή, δηλαδή τα αποτελέσματα είναι σταθε-



.10

ρά στον χρόνο για τις πρώτες 16 (από τις 30) χρονικές διαβαθμίσεις στην εποχή του πολλαπλασιασμού.

1. Καθώς αυξάνονται τα αποθέματα ενέργειας, η σίτιση μειώνεται και αυξάνεται τόσο το ζευγάρωμα όσο και η φροντίδα.
2. Καθώς αυξάνεται η ηλικία της ομάδας επωαζομένων, η σίτιση και το ζευγάρωμα μειώνεται και αυξάνεται η φροντίδα.
3. Καθώς αυξάνεται ο αριθμός της ομάδας επωαζομένων μειώνεται η σίτιση και το ζευγάρωμα και αυξάνεται η φροντίδα.
4. Εάν η συμπεριφορά φλερταρίσματος αυξήσει την θνησιμότητα των αυγών που υπάρχουν ήδη στην φωλιά του αρσενικού, τότε μετά από κάποιο συνδυασμό της ηλικίας και αριθμού της ομάδας επωαζομένων, το αρσενικό θα σταματήσει να φλερτάρει θηλυκά, και γυρνάει σε μία "γονεϊκή φάση" (βλέπε van Iersel 1953). Αυτό δημιουργεί το φαινόμενο ανακυκλώσεως επωαζόντων (π.χ. Peterson και Marchetti 1989).

Η "γονεϊκή φάση" μπορεί να εξετασθεί παρακολουθώντας την συμπεριφορά του αρσενικού έναντι της κατάστασης της φωλιάς στο Σχ. 10. Εάν υποθέσουμε ότι το αρσενικό μπαίνει στην εποχή πολλαπλασιασμού με μέγιστα αποθέματα ενέργειας και μηδέν επώασεις δηλαδή κατάσταση φωλιά=0), τότε η βέλτιστη συμπεριφορά είναι να ζευγαρώσει. Θεωρώντας ότι αυτή η πρώτη προσπάθεια ζευγαρώματος ήταν επιτυχής, το αρσενικό μετά έχει μία επώαση ηλικίας ενός (δηλαδή κατάσταση φωλιάς=1), κατόπιν της οποίας η βέλτιστη συμπεριφορά του είναι το ζευγάρωμα και η φροντίδα. Εάν αυτή η δεύτερη προσπάθεια ζευγαρώματος ήταν επίσης επιτυχής, το αρσενικό μετά έχει δύο επώασεις ηλικίας ενός και δύο (δηλαδή κατάσταση φωλιάς = 1,2), κατόπιν των οποίων η βέλτιστη συμπεριφορά του είναι η φροντίδα. Η φροντίδα παραμένει η βέλτιστη συμπεριφορά μέχρι την εκκόλαψη, κατά συνέπεια το αρσενικό μπαίνει στην γονεϊκή φάση με κατάσταση φωλιάς= 1,2. Από την άλλη πλευρά, εάν η δεύτερη προσπάθεια ζευγαρώματος του αρσενικού είναι ανεπιτυχής και η πρώτη εκκόλαψή του επιβίωσε, τότε μπαίνει στην κατάσταση φωλιάς =2, κατόπιν της οποίας η βέλτιστη συμπεριφορά είναι το ζευγάρωμα και η φροντίδα. Τα αρσενικά με μία επώαση δεν μπαίνουν στην "γονεϊκή φάση" μέχρις ότου η ηλικία της ομάδας επωαζομένων είναι τρία (δηλαδή κατάσταση φωλιάς =3).

Επομένως αυτό το πρότυπο προβλέπει ότι όσο λιγότερες εκκόλαψεις έχει ένα αρσενικό τόσο αργότερα μπαίνει στην γονεϊκή φάση, πράγμα που συμφωνεί με τα αποτελέσματα για τα γαστερόστεα του van Iersel (1953).

Αυτό το πρότυπο απεικονίζει ότι σε σχέση με τα αποθέματα ενέργειας, η σίτιση αντισταθμίζεται έναντι ζευγαρώματος και γονεϊκής φροντίδας. Εν τούτοις, σε σχέση με

τον αριθμό/ηλικία των εκκολαφθέντων, το ζευγάρι και η γονεϊκή φροντίδα αλληλοαντισταθμίζονται. Επιπλέον, αυτό το πρότυπο απεικονίζει πώς η γονεϊκή φάση και ο κύκλος επώασης στην φύση ενδέχεται να αποτελεί μέρος της βέλτιστης απόφασης ενός γονέα, **αντί να τεθεί περιορισμός στο σύστημα, όπως στο πρότυπο Σίτιση ή φροντίδα**; Παρ' ότι αυτό το πρότυπο δεν έχει ακόμα ελεγχθεί ρητώς, συμφωνεί απόλυτα με γνωστή συμπεριφορά ιχθύων (van Iersel 1953, Sargent 1988, Peterson και Marchetti 1989).

6 ΣΥΝΟΨΗ

Η αρχή του Γουίλιαμς θεωρεί ότι η αναπαραγωγή έχει πάντοτε ένα κόστος. Καθώς τα ζώα προσπαθούν να μεγιστοποιήσουν την αναπαραγωγική επιτυχία του υπολοίπου της ζωής τους, το κόστος αναπαραγωγής θα περιορίσει την ποσότητα που μπορούν να επενδύσουν σε μελλοντική αναπαραγωγή. Τα ζώα που μεγιστοποιούν αυτή τη διαφορά αποκομίζουν ίσα ποσοστά απόδοσης σε επενδύσεις σε παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή. **Αυτό το αντιστάθμισμα, όταν προτυποποιηθεί**, παρέχει μία ισχυρή τεχνική για την ανάλυση της γονεϊκής συμπεριφοράς στους ιχθύες. Με αυτό μπορούμε να εξηγήσουμε την επικράτηση της γονεϊκής φροντίδας του αρσενικού, τις μεταβολές στην γονεϊκή συμπεριφορά σε έναν κύκλο επώασης, την θετική συσχέτιση μεταξύ γονεϊκής συμπεριφοράς και μεγέθους επώασης, την αρνητική συσχέτιση μεταξύ γονεϊκής συμπεριφοράς και αναμενόμενη μελλοντικής αναπαραγωγής. Μελλοντικές έρευνες μπορούν να κατευθυνούν τους ακόλουθους τομείς.

1. Τις επιδράσεις της κοινωνικής κατάστασης σε βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια. Από την αρχή έως το τέλος έχουμε θεωρήσει ότι η βέλτιστη αναπαραγωγική προσπάθεια (RE^*) είναι ανεξάρτητη του μεγέθους προϋπολογισμού του δυναμικού, που υποστηρίξαμε με τέσσερα είδη ιχθύων στα οποία αμφότερη η παρούσα και μελλοντική αναπαραγωγή αυξάνεται με το μέγεθος του προϋπολογισμού του δυναμικού. Παρ' όλα αυτά πιθανόν να υπάρχει μία ενδιαφέρουσα εξαίρεση σ' αυτή τη θέση. Ειδικότερα, σε πολλά είδη κυρίαρχοι μεμονωμένοι ιχθύες, οι οποίοι πιθανώς έχουν τον μεγαλύτερο προϋπολογισμό δυναμικού, μπορούν να απογορεύσουν ή ακόμα και να εμποδίσουν την αναπαραγωγή υποδεέσερων ιχθύων (π.χ. Jones και Thompson 1980). Επομένως, το ποσοστό απόδοσης μεμονωμένων ιχθύων σε επένδυση παρούσας αναπαραγωγής μπορεί να εξαρτάται από την κοινωνική κατάσταση η οποία εναλλάξ θα επιδράσει στο RE^* .
2. Αδιαίρετες πηγές δυναμικού. Προς μαθηματική διευκόλυνση, περιορίσαμε το πρότυπό μας και τις ερμηνείες του σε αυτές τις γονεϊκές συμπεριφορές που αντιπροσωπεύουν διαιρετά δυναμικά στους γόνους (Wittenberger 1981). Η φύλαξη, είναι η πλέον κοινή γονεϊκή συμπεριφορά στους ιχθύες. Εν τούτοις, άλλες γονεϊκές συμπεριφορές, όπως αερισμός των αυγών και σίτιση των νεοτέρων, μπορεί

να αντιπροσωπεύουν ιδιαίτερα δυναμικά (δηλαδή αυτό που δίδεται σε έναν γόνο δεν μπορεί να μοιραστεί με άλλους γόνους). Εάν τα ωά ή τα ιχθύδια βρίσκονται υπό ανταγωνισμό για γονεϊκή φροντίδα, τότε το πρότυπό μας θα πρέπει να γίνει πιο σύνθετο για την περιγραφή της γονεϊκής συμπεριφοράς. Δυστυχώς, έχουν γίνει λίγες έρευνες στον ανταγωνισμό μεταξύ αδελφών για γονεϊκές πηγές δυναμικού στους ιχθύες.

3. Φροντίδα από τους δυο γονείς και παιχνίδια μεταξύ των φύλων. Επειδή κάθε φύλο ωφελείται εάν το άλλο παράσχει φροντίδα, ίσως είναι ενημερωτικό να επιστρέψουμε στην διατύπωση του Maynard Smith (1977) σχετικά με την γονεϊκή φροντίδα ως παιχνίδι μεταξύ των φύλων. Μία προσέγγιση που περιλαμβάνει την θεωρία του παιχνιδιού είναι απαραίτητη για την κατανόηση της φροντίδας και από τους δυο γονείς. Επιπλέον, άσχετα με το ποιο φύλο παρέχει την φροντίδα, μία προσέγγιση με την θεωρία του παιχνιδιού θα παράγει επίσης βαθιά αντίληψη επί των αλληλεπιδράσεων μεταξύ γονεϊκής φροντίδας σε ένα φύλο και επιλογής συντρόφου στο αντίθετο φύλο. Οι Hammerstein και Parker (1987) εξετάζουν διάφορα παιχνίδια μεταξύ των φύλων, και όπως ο Maynard Smith (1977) βρίσκουν ότι πολλά από αυτά τα παιχνίδια έχουν πολλές σταθερές στρατηγικές (ESSs), που εξαρτώνται από τις παραμέτρους. Εξ όσων γνωρίζουμε, κανένας δεν έχει ακόμη προσπαθήσει να ελέγξει αυτά τα πρότυπα για τους ιχθύες. Το βέλτιστο επίπεδο γονεϊκής φροντίδας είτε για το ένα φύλο είτε για το άλλο πιθανόν να εξαρτάται εν μέρει από το αριθμό των γόνων, την ηλικία και τα αποθέματα ενέργειας ενός ή και των δύο γονέων και αυτές οι μεταβλητές ενδεχομένως να μεταβάλλονται με τον χρόνο, σε συνάρτηση με την συμπεριφορά του κάθε γονέως. Συνεπώς, προτείνουμε ότι είναι χρήσιμο να προτυποποιήσουμε την γονεϊκή φροντίδα ως ένα δυναμικό πρότυπο που διερευνούν την αλληλεπίδραση μεταξύ φροντίδας και των δύο φύλων και επιλογής συντρόφου και από τα δύο φύλα. Εν τούτοις, ο Crowley κ.α. (1991) έχουν κάνει ένα βήμα προς αυτήν την κατεύθυνση, διαμορφώνοντας ταυτόχρονη επιλογή συντρόφου και από τα δύο φύλα ως ένα δυναμικό παιχνίδι. Θεωρούν ότι κάθε φύλο ωφελείται περισσότερο με το να έχει ένα μεγάλο σε μέγεθος σύντροφο από έναν μικρό, και ότι υπό ορισμένες συνθήκες, τα δύο φύλα θα είναι εκλεκτικά. Τα γενικά αποτελέσματά τους μπορεί να παρατεθούν συνοπτικά ως ακολούθως: (1) ο περιορισμός του φύλου (δηλαδή το φύλο που είναι ικανό να ζευγαώσει λιγότερο συχνά, συνήθως θηλυκά) είναι πιθανόν να είναι το πιο ελεγκτικό. (2) η εκλεκτικότητα αυξάνει καθώς το ποσοστό συγκρούσεων με πιθανά αρσενικά αυξάνει και (3) η εκλεκτικότητα αυξάνει όσο μειώνεται ο κίνδυνος θηρευτών. Δυστυχώς, στο πρότυπο του Crowley κ.α. (1991), η γονεϊκή φροντίδα (ή με περισσότερη ακρίβεια η αναπαραγωγική επένδυση) είναι συνεχής, και δεν αποτελεί μία “μεταβλητή αποφάσεως” υπό γονεϊκό έλεγχο. Θεωρούμε ότι δυναμικά πρότυπα που συνδυάζουν γονεϊκή φροντίδα (π.χ. Sargent

1990) και επιλογή συντρόφου (π.χ. Crowley κ.α. 1991) θα παράγουν μια βαθιά αντίληψη της οικολογίας και εξέλιξης της γονεϊκής φροντίδας στους ιχθύες.

4. Μειονεκτήματα και ειλικρινή σήματα. Κατά τα μέσα του 1970, ο Zahavi (1975, 1977) εισήγαγε μία καινοτομική διατύπωση, "την αρχή του μειονεκτήματος". Ο Zahavi υπέδειξε ότι αρσενικοί επιγαμικοί χαρακτήρες παρουσιάζουν μειονεκτήματα (υπό την έννοια ότι μειώνουν την επιβίωση των αρσενικών) που ειλικρινώς σηματοδοτούν την ποιότητα των αρσενικών σε ενδεχόμενα θηλυκά. Αυτή η θέση έγινε αφορμή για ουσιαστικές διενέξεις (Maynard Smith 1976, 1985, Kirchnerpatrick 1986, Pomiankowski 1987) ως προς τον εαν ο μηχανισμός του Zahavi θα μπορούσε να φέρει αποτέλεσμα, και εαν ναι υπό ποιες συνθήκες. Πρόσφατα πρότυπα, εν τούτοις, (π.χ. Hasson 1989, Grafen 1990α,β), δείχνουν ότι όχι μόνο μπορεί η αρχή του "μειονεκτήματος" να φέρει αποτέλεσμα αλλά ότι μπορεί να φέρει αποτελέσματα υπό μία ευρεία κλίμακα μαθηματικών δεδομένων. Το βασικό πρότυπο "ESS" (Εξελεγκτικής Σταθερής Στρατηγικής) του Grafen (1990β) της αρχής του "μειονεκτήματος" προϋποθέτει τα ακόλουθα: (1) αρσενικά ποικίλουν ως προς το ενδιαφέρον σε θηλυκά (περιβαλλοντολογική και /ή γενετική ποιότητα), (2) αρσενικά επίσης ποικίλουν στο επίπεδο διαφήμισης σε θηλυκά (π.χ. συμπεριφορά φλερταρίσματος, έκφραση επιγαμικού χαρακτήρος) (3) τα θηλυκά βασίζουν την επιλογή συντρόφου στην διαφήμιση του αρσενικού, και (4) για ένα δοθέν επίπεδο διαφήμισης, το σχετικό κόστος σε ένα αρσενικό χαμηλής ποιότητας είναι μεγαλύτερο από ό,τι σε ένα αρσενικό υψηλής ποιότητας. Ο Grafen βρήκε ότι η "ESS" (Εξελεγκτική Σταθερή Στρατηγική) υπάρχει προκειμένου η διαφήμιση του αρσενικού να συσχετισθεί θετικά με την ποιότητα του αρσενικού και για τα θηλυκά προκειμένου να προτιμούν αρσενικά με τα υψηλότερα επίπεδα διαφήμισης.

Παρ' ότι οι περισσότεροι σπουδαστές που ασχολούνται με την σεξουαλική επιλογή ενδιαφέρονται για την εκλογή του θηλυκού βασισμένη σε γενετική ποιότητα του αρσενικού, η ανάλυση του Grafen έχει βαθείς συνεπαγωγές για τους ιχθύες με γονεϊκή φροντίδα από το αρσενικό. Εαν η αρχή του "μειονεκτήματος" λειτουργεί σ' αυτά τα είδη, τότε θα πρέπει να βρούμε ότι ο γαμήλιος χρωματισμός από το αρσενικό, η συμπεριφορά φλερταρίσματος, και ο βαθμός ανάπτυξης επιγαμικών χαρακτήρων (π.χ. μεγεθυμένα πτερύγια) θα πρέπει να συσχετισθούν θετικά με ποιότητα φροντίδας, και σε τελευταία ανάλυση με επιβίωση γόνων. Συναφή επιχειρήματα έγιναν από τον Hoelzer (1989). Μελλοντικές έρευνες σ' αυτόν τον τομέα φαίνονται να υπόσχονται περισσότερα.

ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ

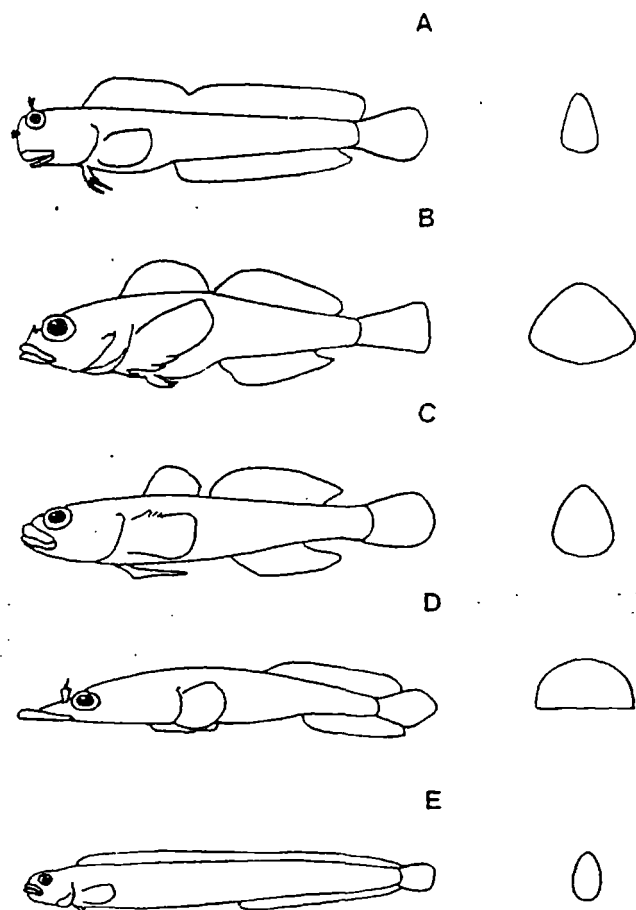
ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΕΣ ΚΑΙ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΕΣ ΣΤΗΝ ΑΙΓΙΑΛΙΤΙΔΑ ΖΩΝΗ

Όταν τα νερά της παλίρροιας είναι ανεβασμένα, οι συνθήκες στην αιγιαλίτιδα ζώνη αντανακλούν αυτές της θάλασσας και είναι σχετικά ομοιόμορφες όσον αφορά κάποιους παράγοντες όπως η θερμοκρασία, η αλατότητα, το pH, και η περιεκτικότητα του οξυγόνου στο νερό. Κατά την αμπώτιδα, το περιβάλλον αλλάζει και από υδάτινο μετατρέπεται ουσιαστικά σε χερσαίο. Έτσι η παραμονή των ψαριών που βρίσκονται στα νερά της παλίρροιας είναι κρίσιμη. Αν το μέρος είναι βραχώδες τότε οι συνθήκες του ίσως αλλάξουν μέσα σε λίγες ώρες αν αυτό απομονωθεί από την θάλασσα. Επίσης η θερμοκρασία της ατμόσφαιρας κατά την διάρκεια της ημέρας καθώς και οι καιρικές συνθήκες που επικρατούν, μπορούν να αυξομειώσουν την θερμοκρασία και την αλατότητα του νερού. Την νύχτα η συγκέντρωση τόσο του pH όσο και του οξυγόνου μπορεί να διακυμανθεί σημαντικά λόγω της αναπνοής των υδρόβιων φυτών. Έτσι κάτω από συνθήκες μειωμένου οξυγόνου, κάποια είδη έχουν την ικανότητα να μετακινούνται από το μέρος αυτό και να αναπνέουν κοντά στην επιφάνεια με την βοήθεια του ατμοσφαιρικού αέρα. Κατά την διάρκεια της αναπνοής αυτής, υπάρχει το πλεονέκτημα της μεγάλης συγκέντρωσης οξυγόνου στον αέρα, αλλά και το μειονέκτημα ότι μπορεί να εκτεθούν σε κινδύνους "αποξήρανσης". Η έκθεσή τους στους κινδύνους εξαρτάται από την κατακόρυφη θέση που βρίσκεται το κάθε ψάρι στην υδάτινη στήλη. Αυτά στην ψηλότερη στάθμη είναι εκτεθειμένα σε μεγαλύτερους κινδύνους για μεγαλύτερες περιόδους απ' ότι αυτά στις χαμηλότερης στάθμης. Συνεπώς τα είδη που κατοικούν σ' αυτά τα μέρη έχουν προικιστεί με πολλές φυσικές προσαρμοστικές ιδιότητες. Τα είδη αυτά είναι ευρύθερμα και ευρύαλα και συχνά έχουν την ιδιότητα να αναπνέουν εξίσου καλά στον ατμοσφαιρικό αέρα όσο και στο νερό. Πολλά είδη μπορούν να επιζήσουν έξω από το νερό για μερικές ώρες και ανέχονται απώλεια νερού 20% ή και περισσότερο από το βάρος του σώματός τους. Σ' αυτή τη σχέση, μεγαλύτερη ανοχή παρουσιάζουν τα περισσότερα αμφίβια.

Η αναταραχή είναι ένας πρόσθετος παράγοντας κύριας σημασίας στην ζωή των ψαριών της αιγιαλίτιδας ζώνης. Οφείλεται στην δράση των κυμάτων, και επηρεάζει τα ψάρια μόνο όταν (στην αιγιαλίτιδα ζώνη) υπάρχει πλημμυρίδα. Μόνο στην πιο γαλήνια ημέρα και σε προφυλαγμένη περιοχή είναι δυνατόν να μην υπάρχει ταραχή. Κάποιες φορές παρουσιάζεται και σε μικρή κίνηση του νερού. Η έντασή τους ποικίλει από την ήρεμη φουσκοθαλασσιά μέχρι τα γεμάτα δύναμη σπασμένα κύματα. Η ζωή σε τέτοιου είδους συνθήκες, επιβάλλει περιορισμούς στην μορφολογία και συμπεριφορά των ψαριών, για την καλύτερη προφύλαξή τους. Έτσι είναι πιθανό να υπάρχουν αρκετές ομοιότητες στο σχήμα του σώματος αυτών των οικογενειών που είναι συχνά κάτοικοι στην αιγιαλίτιδα ζώνη.

Οι πιο σημαντικές οικογένειες που αποικούν στην αιγιαλίτιδα ζώνη είναι τα γαστροστεοί, γωβιοί και οι κοντινοί συγγενείς τους τα μικρά ψάρια της παραλιακής ζώνης.

Τα κυριότερα κοινά χαρακτηριστικά αυτών των ειδών είναι το μικρό τους μέγεθος (σπάνια ξεπερνούν τα 15-20 cm), η αρνητική πλευστότητα που είναι αποτέλεσμα της έλλειψης ή μείωσης της νυκτικής κύστης, συμπιεσμένο και καταπιεσμένο σχήμα σώματος, καθώς και μερικές τροποποιήσεις των πτερυγίων τα οποία δρουν σαν μηχανικά προσαρτήματα. Στα gobies και στα clinfishes τα κοιλιακά πτερύγια είναι ανωμένα και απορροφητικά βαδιστικά κεφαλάκια. Στα blennies οι ακτίνες των θωρακικών, κοιλιακών και του εδρικού πτερυγίου είναι συχνά καμπυλωτές στις άκρες τους, επιτρέποντας έτσι την προσκόλλησή τους σε ανώμαλες επιφάνειες. Όλα αυτά τα χαρακτηριστικά συνδυαζόμενα, καθιστούν το ψάρι ικανό να κρατιέται στον πυθμένα όπου η ταχύτητα του νερού είναι χαμηλότερη, να αντέχει σε ξαφνικά μεγάλα κύματα και να πλεοκεκτεί σε μικρά ανοίγματα που προσφέρονται για καταφύγιο όταν οι συνθήκες γίνονται άσχημες. Thigmotaxy, δηλαδή η τάση στην συμπεριφορά να έχει επαφή με στέρεα αντικείμενα, μειώνει την διάρκεια του χρόνου που το ψάρι βρίσκεται μακριά από καταφύγιο, και να εξασφαλίζει όταν δεν είναι δραστήριο να ξεκουράζεται σε τρύπες, χαραμάδες ή κάτω από πέτρες. Η υιοθέτηση αυτού του «κρυπτοβενθικού» τρόπου ζωής είναι ένα μοντέλο κίνησης κατά το οποίο το ψάρι ωθείται τόσο από τα μεγάλα του θωρακικά πτερύγια, όσο και από την ουρά του. (Σχήμα 1)



1 Σχέδιο επιλογής αιγιαλίτικων ψαριών με σχεδιασμένη εγκάρσια τομή του σώματος με το βάθος. Το μήκος είναι το μεγαλύτερο συνολικό μήκος. (A) *Istriblennius lineatus* (16cm). (B) *Oligocottus maculosus* (9cm). (C) *Cobius paganellus* (12cm). (D) *Lepadogaster lepadogaster* (6,5cm). (e) *Pholis gunnellus* (25cm).

Έτσι η κίνηση γίνεται με μικρά πηδηματάκια και πετάγματα κατά μήκος του πυθμένα και τα ψάρια σπάνια επιχειρούν να κολυμπήσουν για σύντομο χρονικό διάστημα στα ανοιχτά νερά.

4. ΕΠΙΛΟΓΗ ΚΑΤΟΙΚΙΑΣ

Ένα από τα κλειδιά της επιβίωσης για τα είδη που αναζητούν κινούμενα την τροφή τους στην αιγιαλίτιδα ζώνη, είναι η ικανότητα να βρίσκουν και να κατέχουν ευνοϊκή θέση όταν τα νερά της παλίρροιας χαμηλώνουν. Πολλά πρότυπα συμπεριφορά των ψαριών της αιγιαλίτιδας ζώνης, μπορούν να εξηγηθούν σαν προσαρμογές για προστασία είτε ατομική, είτε του γόνου όταν η παλίρροια είναι ανεβασμένη.

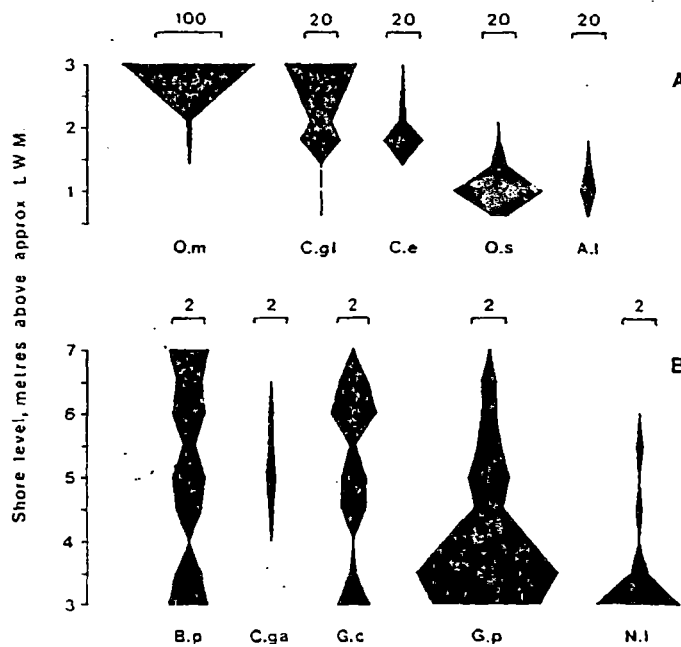
Ίσως ο πιο γενικός τρόπος εξασφάλισης αυτής της ευνοϊκής θέσης είναι να επιλέγουν ένα επίπεδο στη στάθμη του νερού όπου οι συνθήκες είναι πιθανόν να αντιστοιχούν στις φυσιολογικές ικανότητες των ψαριών. Για παράδειγμα, είδη ικανά να αντέχουν στην ξηρασία ή σε υψηλές θερμοκρασίες θα μπορούν να επιβιώνουν σε υψηλότερες στάθμες του νερού, σε σχέση με άλλα που δεν έχουν αυτή την ικανότητα. Οι διαφορές στην μορφολογία συνδυασμένες με τις διαφορές στην συμπεριφορά είναι υπεύθυνες για τον διαφορετικό καταμερισμό των ειδών, που έχουν καταγραφεί σ' όλο τον κόσμο. Αντίθετα είναι πιθανόν ότι η πίεση για εύρεση τροφών επηρεάζει σημαντικά τον τρόπο καταμερισμού μερικών ειδών.

Τα δύο παραδείγματα των μοντέλων ζωνών που διευκρινίζονται στο σχήμα 2 έχουν παρθεί από χώρες με μεγάλο παλιρροιακό εύρος αλλά ακόμη και από την Μεσόγειο, όπου οι διακυμάνσεις στο επίπεδο του νερού λόγω παλιρροιακών είναι μικρές τα πεδία παρατήρησης έχουν δείξει ότι τα blennies κατέχουν συγκεκριμένες ζώνες και μικροκατοικίες βάθους 1' ως 2 μέτρων.

Στο μεγαλύτερο μέρος, οι μηχανισμοί συμπεριφοράς στις βασικές αυτές ζωνώσεις είναι άγνωστες. Το πεδίο παρατηρήσεως δείχνει ότι οι λάρβες αντέχουν κατά την μετατόπιση του νερού, πηγαίνοντας προς τα βαθύτερα στρώματα μετά την εκκόλαψή τους, και πριν τον αποικισμό, κι έτσι συμπεριφέρονται σαν ενήλικοι κάτοικοι. Υπάρχουν επίσης μερικές αποδείξεις από πειράματα, που δείχνουν ότι οι λάρβες των κυριοτέρων ειδών είναι ικανές να διαλέγουν συγκεκριμένα υποστρώματα στα οποία θα κατοικήσουν, και επίσης ότι είναι υπεύθυνες για την αρχική εκλογή κατοικίας τους. Αυτή η συμπεριφορά τους μπορεί να είναι υπεύθυνη για την αρχική αλλά και την άτεχνη επιλογή της κατοικίας. Όμως δεν είναι ακόμα ξεκάθαρο αν τα πρότυπα των ενήλικων ατόμων που βρίσκονται στην ζώνη που έχουν επιλέξει, είναι αποτέλεσμα του (1) αρχικού ακριβή αποικισμού ή (2) τυχαίου αποικισμού ακολουθούμενου από επιλογή δραστηριότητας ή (3) τυχαίου αποικισμού ακολουθούμενου με παθητική έλλειψη ατόμων από δυσμενείς ζώνες, ή και οι τρεις παραπάνω μηχανισμοί.

Υπάρχουν περισσότερες πληροφορίες διαθέσιμες όσον αφορά την συμπεριφορά, που περιπλέκουν έτσι την θέση διατήρησης της κατοικίας που επιλέχτηκε. Πολλές με-

λέτες έχουν δείξει ότι η κάλυψη έχει μεγάλη σημασία και εξυπηρετεί στο να κρατάει το ψάρι σε μια περιοχή όπου υπάρχει καταφύγιο, κατά την περίοδο της χαμηλής παλίρροιας. Οι απαιτήσεις για συγκεκριμένο τύπο κάλυψης έχουν ήδη εξηγηθεί. Έτσι για παράδειγμα, με το σκέπασμα του καταφυγίου από άλλη τα οποία μεγαλώνουν σε συγκεκριμένη στάθμη της θάλασσας, εξασφαλίζεται η καταλληλότητα της ζώνης αυτής (Σχήμα 2)



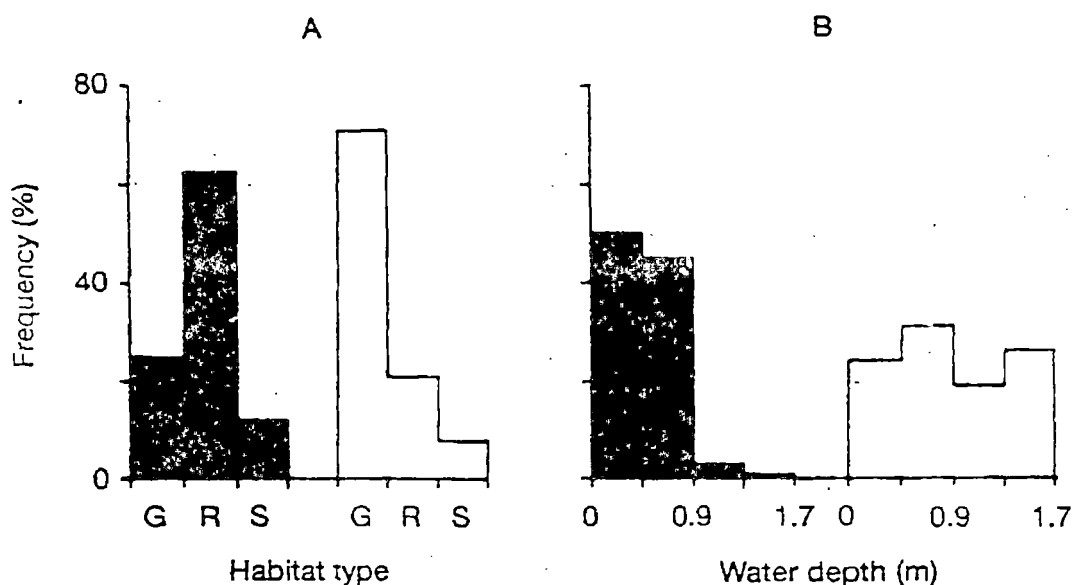
2: Ζωνώδη πρότυπα μερικών κοινών αιγιαλιτικών ψαριών από τη Βρετανική Columbia (A) και την Ατλαντική ακτή της Γαλλίας (B). Στην (A) τα συνολικά νούμερα των ψαριών από σειρές παλίρροιακών δεξαμενών που σχεδιάστηκαν. Στο (B) οι σκάλες αντιπροσωπεύουν το μέσο αριθμό ψαριών ανά δεξαμενή που εξετάστηκαν. Και στις δυο περιπτώσεις τα είδη που κατέχουν την ανώτερη στάθμη του νερού μπορούν να διακριθούν από του κυρίως κατοίκους των χαμηλής στάθμης νερού. Τα είδη εν συντομία: A. l. *Artedius lateralis*; B.p. *Lipophrys (Bleñnius) pholis*; C.e. *Clionottus embryum*; C.ga *Coryphoblennius galerita*; C.gl. *Clinocottus globiceps*; G.c. *Gobius cobitis*; G.p. *Gobius paganellus*; N.l. *Nerophis lumbriciformis*; O.m., *Oligocottus maculosus* O.s, *Oligocottus snyderi*.

Μια επίδειξη κατά πόσο διαφορετική συμπεριφορά υπάρχει, και που οδηγεί στον καταμερισμό των ειδών στην ακτή, παρέχεται από τα πειράματα του Nakamura σε δύο είδη ψαριών. Τα δύο είδη, που μπορούν να ζήσουν σε μικρές δεξαμενές και μπορούν να βρεθούν στον Ειρηνικό και στην Βόρεια Αμερική, είναι το *Oligocottus maculosus* και το *O. snyderi*. Το πρώτο κατοικεί στο ανώτερο μέρος της θάλασσας ενώ το *O. snyderi* βρίσκεται στην χαμηλότερη στάθμη της δεξαμενής, καθώς και στην παλίρροιακή ζώνη. Δόθηκαν τρεις επιλογές τύπων κατοικίας στα ενυδρεία (είδος φυκών, πέτρες, ανοιχτή άμμος) και το *O. maculosus* έδειξε μια παράξενη προτίμηση στις πέτρες, ενώ το *O. snyderi* έδειξε να προτιμάει τα είδη φυκών (Σχήμα 3 A.) Τα αποτελέσματα κάποιων

ειδών που ελέχθησαν μαζί ή ξεχωριστά, δείχνουν ότι οι διαφορές στην διανομή τους δεν οφείλονται στην επιθετική αλληλοεπίδρασή τους ή στις απαιτήσεις τους για συγκεκριμένου τύπου κατοικία. Επιπλέον όταν έγινε πειραματικό τεστ με κλίση του βάθους και με απομίμηση του κύκλου της παλίρροιας και τεχνητής δεξαμενής, το *O maculosus* συνεχώς βρισκόταν σε ρηχό βάθος, ενώ το *O snyderi* είχε τυχαία κατανομή βάθος (Σχήμα 3 Β.) Η επίδραση της θερμοκρασίας μελετήθηκε στο *O snyderi*, το πιο στενόθερμο απ' τα δύο είδη. Ανεβάζοντας την θερμοκρασία στις δεξαμενές χαμηλής παλίρροιας, άλλαζε η διανομή της παλιρροιακής δεξαμενής της χαμηλότερης στάθμης στις επόμενες παλίρροιας. Τα αποτελέσματα αυτά, μαζί με τα πειράματα της ανοχής στην θερμοκρασία, βοήθησαν στο να εξηγήσουμε τις παρατηρούμενες αυτές διανομές. Το πιο ευρύθερμο *O maculosus*, που προτιμά τα ρηχά νερά και γενικότερα τις πετρώδεις κατοικίες, κατέχει το ανώτερο τμήμα του νερού. Το στενόθερμο *O snyderi*, σε αντίθεση, αποφεύγει το ανώτερο της δεξαμενής επειδή υπάρχει ασταθής θερμοκρασία (παρόλο που μπορεί να υπάρχει η κατάλληλη βλάστηση), και επομένως περιορίζεται στην κατώτερη στάθμη.

Τα *Sculpins* είναι ασυνήθιστο απ' ότι φαίνεται να δείχνουν ενδο ή διαειδική επιβατική συμπεριφορά. Σε άλλες μελέτες της διαλογής κατοικίας, έχει παρατηρηθεί αλληλοεπίδραση.

Τα gobies *Gobiosoma robustum* και *G. bosci*, για παράδειγμα, τα οποία ζουν σε περιβάλλον με φύκια και ανάμεσα σε στρείδια, αλλάζουν την προτίμησή τους στην κατοικία όταν υπάρχει παρουσία από άλλα είδη (Hoese, 1966). (Σχήμα 3)

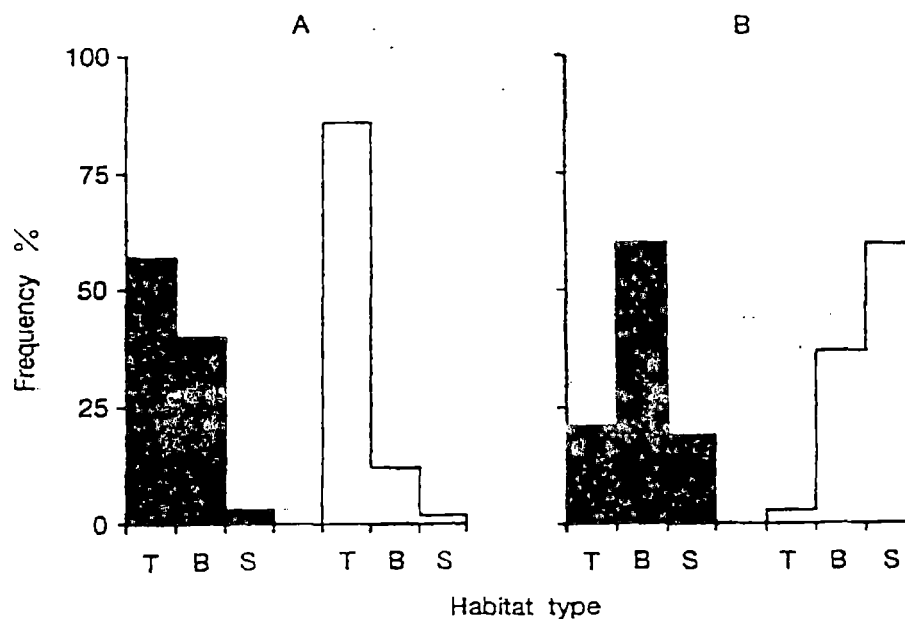


3: Προτίμηση κατοικίας του *Oligocottus maculosus* (μαύρο χρώμα) και *O. snyderi* (ανοικτό χρώμα) σε ενυδρείο. (Α) Διαμομή των δύο ειδών όταν παρουσιάστηκε μαζί με χέλια (G), βράχους (R) και ανοιχτή άμμο (S). (Β) Διανομή με σχέση το βάθος νερού.

Παρόμοια αποτελέσματα υπάρχουν και στα blennies *Hypsoblennius jenkinsi* και *H. gilberti* της Καλιφόρνιας. Το τελευταίο ζει σε εσωπαλιρροιακές και υποαιγιαλίτιδες πε-

τρώδεις περιοχές, έχει σε μια σειρά από κατοικίες και περιφέρεται σ' αυτές. Σε αντίθεση, το *H. Jenkinsi* βρίσκεται μόνο στην υποαιγιαλίτιδα ζώνη και κατοικεί σε τρύπες από ανοικτά μαλάκια, γαστερόποδα ή σε στρώματα μυδιών, όπου είναι καθιστικό. Όταν το *H. Jenkinsi* μελετήθηκε μοναχό του στα ενυδρεία, βρισκόταν συχνά ανάμεσα στους σωληνοειδής ασεβτολιθικούς σχηματισμούς που σχημάτιζαν τα γαστερόποδα *Serpulorbis*. Το *H. gilberti* συνήθως κατέχει σωληνοειδής σχηματισμούς στην άμμο. Όταν τα δύο είδη αναμείχθηκαν, οι προτιμήσεις του καθενός έγιναν πιο έντονες (Σχήμα 4). Το *H. Jenkinsi* λόγω της μεγάλης τάσης που έχει προς το έδαφος και την επιθετική ανωτερότητά του, εκτόπιζε εύκολα το *H. gilberti* και έπαιρνε τις κατοικίες που ήθελε στους σωληνοειδής σχηματισμούς. Κατά τις επιθετικές συναντήσεις των δύο ειδών, κέρδιζε πάνω από το 90%.

Μια παρόμοια κατάσταση έχει περιγραφεί για τα συντιπικά blennies, το *Blennius canevae* και το *B. incognitus*. Και τα δύο ζουν σε πολύ χαμηλά νερά και χρησιμοποιούν τις άδειες τρύπες από ανοικτά μύδια σαν θέσεις καταφυγίου και διατροφής. Το *B. canevae* διαλέγει μικρότερες και οριζόντιες τρύπες κάτι που σχετίζεται με το σχήμα του σώματός του, ενώ το *B. incognitus* χρησιμοποιεί μεγαλύτερες τρύπες οποιασδήποτε κλίσης της οποίας η διάμετρος δεν σχετίζεται με το μέγεθος του σώματός του. (Σχήμα 4)

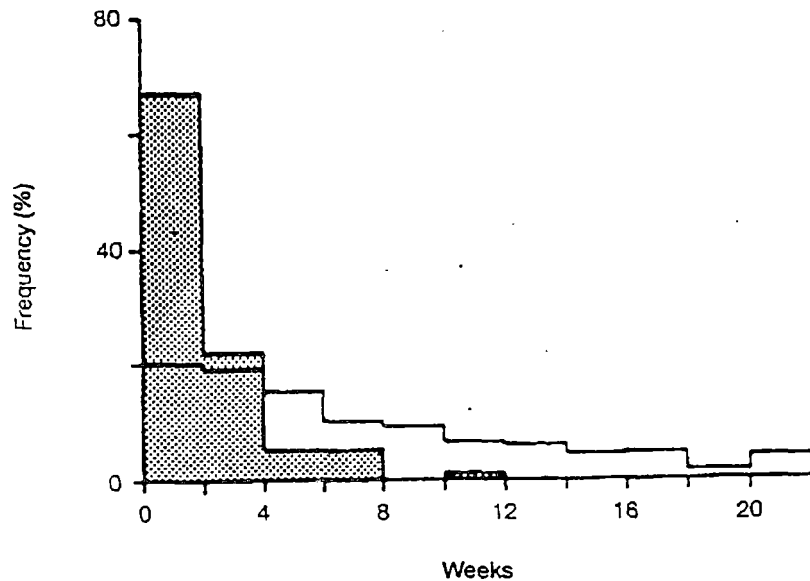


4: Προτίμηση κατοικίας του *Hypsoblennius Jenkinsi* (A) και του *H. gilberti* (B) όταν δοκιμάστηκαν σε ενυδρείο μόνο τους (μαύρο χρώμα) και μαζί (ανοικτό χρώμα). Στο ιστόγραμμα οι ανάλογες παρατηρήσεις στις οποίες το ψάρι φαίνεται μεταξύ των συραγγών του *Serpulorbis* (T), στο βάθος της σύραγγας (B) ή στην ανοικτή άμμο (S).

Οι διαφορές αυτές μαζί με τις διαφορές της εδαφικής συμπεριφοράς, ίσως να μειώνουν τον ανταγωνισμό για καταφύγιο, μεταξύ του ειδικευμένου *B. canevae* και του καιροσκόπου *B. incognitus*.

2. ΣΥΝΤΗΡΗΣΗ ΚΑΤΟΙΚΙΑΣ

Ο προσδιορισμός της ευνοϊκής ζώνης για την κατοικία αποτελεί πλεονέκτημα, διότι απλά το ψάρι δεν χρειάζεται να κινείται πολύ μακριά απ' αυτή. Εάν το ψάρι πρέπει να μετακινείται σχετικά μεγάλες αποστάσεις από το καταφύγιό τους για να βρει αρκετή τροφή, τότε πρέπει να είναι και ικανό να επιστρέψει στο μέρος που κατείχε. Η περιορισμένη μετακίνηση είναι ένα χαρακτηριστικό των ψαριών της υποαιγιαλίτιδας ζώνης, και πολλές μελέτες έχουν αποδείξει ότι κάποια άτομα μπορεί να βρεθούν στις ίδιες δεξαμενές χαμηλής παλίρροιας για πολλές και συνεχείς περιπτώσεις. Η εικόνα 5 δείχνει το αποτέλεσμα δύο ακόμη μελετών από εκτεταμένες διαδοχικές περιο-

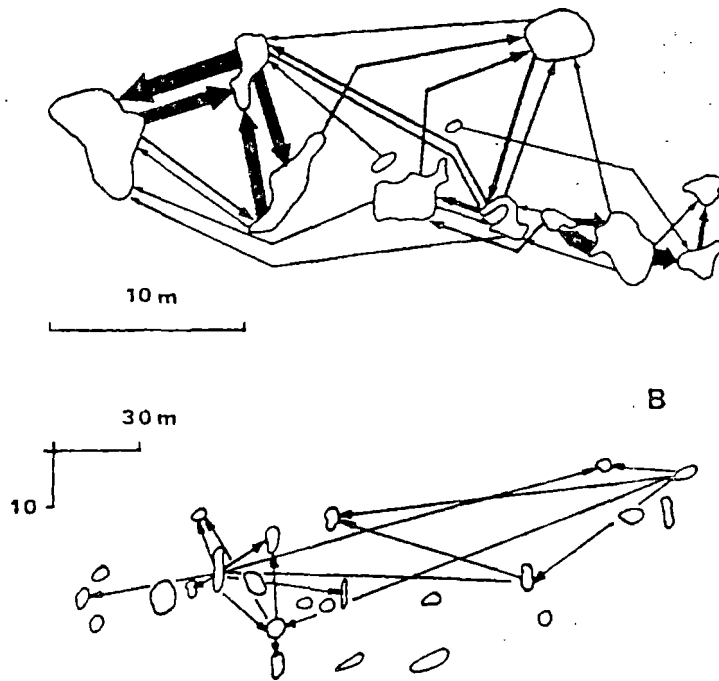


.5: Συχνότητα διανομής του χρόνου που τα ατομικά ψάρια μένουν σε μια παλιρροιακή δεξαμενή. Στο ανοιχτό χρώμα το *Clinocottus analis* στην Καλιφόρνια; στο στιγματισμένο χρώμα είναι το *Taurulus (Acanthocottus) bubalis* στην Βρετανία.

χές. Το *Clinocottus analis* τείνει να παραμείνει στην δεξαμενή περισσότερο από το *Taurulus (Acanthocottus) bubalis*. Η διαφορά στην διαμονή των δύο ειδών, δεν είναι απαραίτητο να αντιπροσωπεύει μια πραγματική ενδοειδική διαφορά, επειδή και μερικοί άλλοι παράγοντες μπορεί να επηρεάζουν το πόσο καιρό θα κατοικήσει ένα ψάρι στις συγκεκριμένες δεξαμενές. Ένα σημαντικός παράγοντας που ρυθμίζει τον χρόνο διαμονής είναι η disturbance που υπάρχει στην δεξαμενή. Η αναταραχή είναι συνήθως αποτέλεσμα της επίδρασης των κυμάτων τα οποία μπορούν ολοκληρωτικά να αλλάζουν την καταλληλότητα της δεξαμενής, κυρίως λόγω της μετακίνησης των πετρών, αλλάζοντας έτσι τη μορφολογία του σκεπάσματος του πυθμένα.

Υπάρχει όμως κι ένα βιολογικό παράγοντας ο οποίος επηρεάζει στον χρόνο διαμονής ή στην ακρίβεια της ειδικής δεξαμενής, και αυτός είναι η ηλικία του ψαριού. Πολλές παρατηρήσεις συμφωνούν ότι τα νεαρά ψάρια είναι πιο κινητικά και δεν παραμένουν στην ίδια δεξαμενή τόσο όσο τα μεγαλύτερα ψάρια. Ο λόγος της μεγαλύτερης κινητικότητας των νεαρών ψαριών φαίνεται να είναι το ότι βρίσκονται στην αποικιακή

φάση της ζωής τους. Όταν οι δεξαμενές (φυσικές ή πειραματικές) είναι μειωμένες, τότε είναι συνηθισμένο τα νεαρά ψάρια που βρίσκονται στα αρχικά στάδια της ζωής τους να αποικούν σε ελεύθερες περιοχές. (Σχήμα 6)



6: Επέκταση της μετακίνησης των ψαριών μεταξύ παλιρροιακών δεξαμενών (A) *Clippocottus analis* πάνω από 20 εβδομάδες; στο έντονο βέλος ο μεγαλύτερος αριθμός ψαριών που μετακινήθηκε μεταξύ των δεξαμενών. Στην λεπτότερη γραμμή παρουσιάζονται δυο ψάρια. (B) το *Liporhynchus (Blennius) pholis* πάνω από 15 μήνες. Διαγραμματικά από τον Gibson (1967).

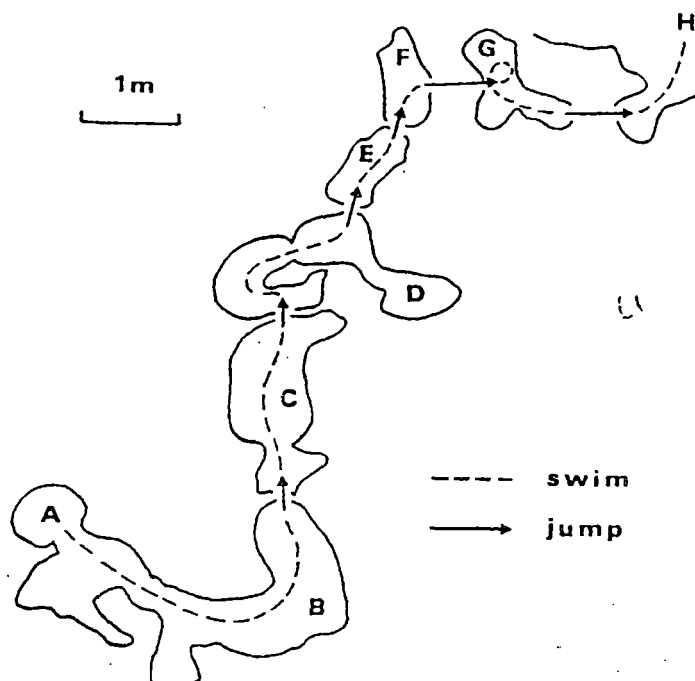
Επίσης για το είδος *Oligocottus maculosus*, φαίνεται πιθανό ότι στα νεαρά στάδια κατά την διάρκεια της πρωταρχικής περιόδου της ευρείας μετακίνησής του να αποκτεί γνώση της τοποθεσίας του και ότι αυτή η γνώση να διατηρείται και στο μέλλον και να χρησιμοποιείται σαν συζήτηση στο επόμενο τμήμα. Το γενικό πρότυπο που προκύπτει από τις μελέτες, είναι ότι η ατομική τάση κίνηση κατά προτίμηση περιορίζει την σειρά η οποία δεν είναι απαραίτητα κεντρική σε μια ειδική δεξαμενή ή τοποθεσία χαμηλής παλίρροιας.

3. ΚΑΤΟΙΚΙΑ

Φαίνεται ότι αυτά τα περιορισμένα μοντέλα κίνησης δεν μπορούν να αναφερθούν αποκλειστικά σαν φτωχές κινητικές ικανότητες, επειδή πολλά είδη διαφορετικών οικογενειών που μεταφέρθηκαν πειραματικά σε διάφορες γεωγραφικές περιοχές επέστρεψαν στην αρχική τους τοποθεσία. Για παράδειγμα, γνωστά είδη που επιστρέφουν στην αρχική δεξαμενή τους είναι τα Cottidae, Blenniidae, Gobiidae και τα Kyphosidae, από διαφορετικά μακρινά μέρη της Ευρώπης και της περιοχής του Ειρηνικού Ωκεανού στην Βόρειο Αμερική. Αυτή η πειραματική μετακίνηση παρέχει την ένδειξη ότι τα ψά-

ρια είναι ικανά να αναγνωρίζουν και να μαθαίνουν τις τοπογραφικές λεπτομέρειες του περιβάλλοντός τους και να τις χρησιμοποιούν για να γυρίσουν στην αρχική κατοικία τους. Η κατοχή της τοπογραφικής μνήμης φαίνεται να είναι κοινό χαρακτηριστικό των blennies και των gobies, και αυτή η λεπτομερής γνώση του περιβάλλοντος μπορεί να αποκτηθεί γρήγορα.

Μια πειστική ένδειξη για την γρήγορη μάθηση και την μακρά περίοδο συγκράτησης της γνώσης της περιοχής, αποκαλύπτεται από πειράματα ενός μικρού τροπικού goby, του *Bathygobius soporator*. Αυτό το ψάρι μπορεί να βρεθεί και σε άμμωδες περιοχές κοντά στην παραλία και σε πέτρινες δεξαμενές. Όταν διεγερθεί το ψάρι από την χαμηλής παλίρροιας δεξαμενή, πηδάει έξω και πηγαίνει σε άλλη κλειστή δεξαμενή με εξαιρετική ακρίβεια, αν και πολλές φορές αποτυγχάνει (Σχήμα 7). Η λειτουργία αυ-



7: Αποτελέσματα πειράματος που αποδεικνύουν την γνωστή τοπογραφία του *Bathygobius soporator*. Ένα ψάρι ενοχλήθηκε στην δεξαμενή A και μέσα συνέχισε να κολυμπάει διά μέσου των δεξαμενών B έως δ πηδώντας τις ξέρες που μεσολαβούν μέχρι να φτάσει στην ανοιχτή θάλασσα.

τής της συμπεριφοράς παραμένει άγνωστη, αλλά παρέχει μια εξήγηση για την μάθηση και την προσανατολιστική ικανότητα του ψαριού. Αυτά που είναι συνηθισμένα στο περιβάλλον τους θα πηδήξουν εύκολα απ' την μια δεξαμενή στην άλλη, αλλά αυτά που έχουν μεταφερθεί στην δεξαμενή από κάπου αλλού δεν θα το κάνουν αυτό εκτός και αν τους επιτραπεί να εξοικειωθούν πρώτα με την περιοχή. Πειράματα σε τεχνητές δεξαμενές έδειξαν ότι η εξοικείωση αποκτιέται με κολύμπι γύρω από τις δεξαμενές υψηλής παλίρροιας. Επειδή μόνο μια παλίρροια είναι απαραίτητη για την διαδικασία της εξοικείωσης και της τοπογραφικής γνώσης, η απόκτησή της μπορεί να κρατήσει το λι-

γότερο 40 ημέρες.

Η γνώση της τοπικής γεωγραφίας πιθανώς να αποκτιέται οπτικά, αλλά η συμπεριφορά τους δεν εξαρτιέται μόνο απ' αυτή την οπτική επαφή, και αυτό φαίνεται σε μερικά ψάρια τα οποία μπορούν να βρουν την κατοικία τους ακόμα και όταν μετακινηθούν σε αποστάσεις μεγαλύτερες απ' αυτές που φυσιολογικά περιμένουν να ταξιδέψουν. Πειράματα με το *Oligocottus maculosus* έχουν δείξει ότι η όραση γι' αυτό το ψάρι δεν είναι ουσιώδης για να βρει την κατοικία του αφού και τυφλά άτομα μπορούν να την βρουν, αν και οι επιτυχημένες προσπάθειές τους δεν είναι τόσο πολλές όσο των φυσιολογικών. Επίσης σε αυτά τα είδη η όσφρηση φαίνεται να παίζει μεγάλο ρόλο στην επιστροφή, επειδή όπως αποδείχτηκε η καταστροφή στο μέρος των οσφρητικών οργάνων μειώνει την ικανότητα επιστροφής στο μέρος που άλλοτε κατείχαν. Αυτά τα αποτελέσματα στο εργαστήριο για τα Σαλμονοειδή και τα Κυπρινοειδή με περιορισμένη κατοικία δείχνουν την ποικιλία των οσφρητικών μηχανισμών για μικρές αποστάσεις (Σχήμα 7)

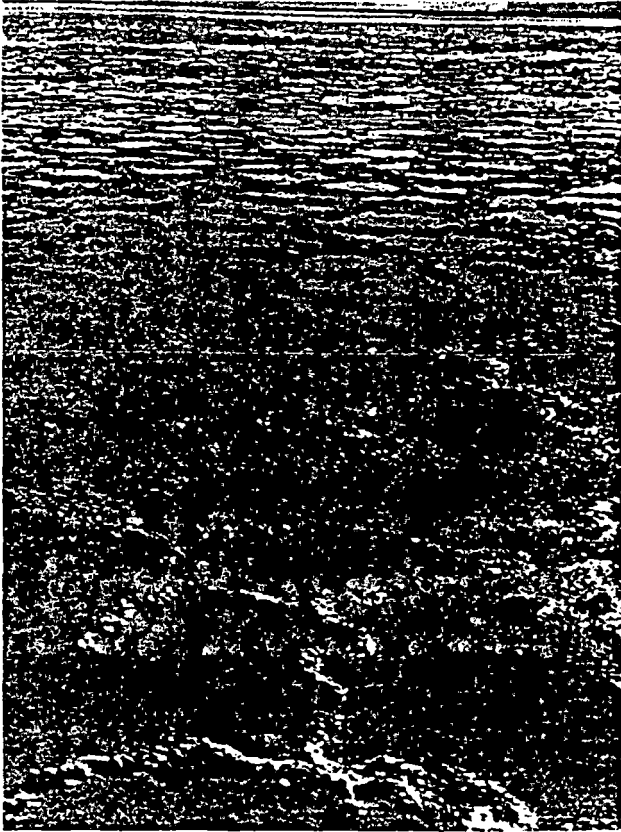
Η λειτουργικότητα της κατοικίας και της αφοσίωσης σε μια συγκεκριμένη περιοχή, φαίνεται να προσφέρει την δυνατότητα στο ψάρι να την εκμεταλλεύεται και να επιστρέφει στην τοποθεσία αυτή η οποία του παρέχει το κατάλληλο καταφύγιο στην κρίσιμη περίοδο της χαμηλής παλίρροιας. Οι δεξαμενές παλίρροιας είναι τα πιο φανερά καταφύγια, και όλα τα πειράματα της κατοικίας έχουν οδηγήσει τα είδη αυτά σε τέτοιες δεξαμενές, επειδή αυτές λειτουργούν σαν συλλεκτικές λεκάνες για ψάρια, τα οποία είναι και κατάλληλα δείγματα για έρευνες. Τα ψάρια δεν συγκεντρώνονται παθητικά στις δεξαμενές με την παλίρροια, αλλά γυρνάνε μόνο σ' αυτές στις οποίες παρέχεται ευνοϊκό περιβάλλον κατά την χαμηλή παλίρροια. Σε κάποιο βαθμό αυτή η ερμηνεία της λειτουργικότητας της κατοικίας στην δεξαμενή παλίρροιας, αποδείχτηκε από πολλές παρατηρήσεις που έγιναν σε είδη τα οποία κατείχαν συνήθως κατοικίες έξω από τις δεξαμενές. Για παράδειγμα, τα gunnels, τα pricklebacks και μερικά ψάρια δεν φαίνονται να δείχνουν προτίμηση για ένα συγκεκριμένο μέρος κατά την διάρκεια του χρόνου και έχουν μεγάλη ποικιλία στην προτίμηση της κατοικίας. Γι' αυτό η ανάγκη γυρισμού σε μια συγκεκριμένη τοποθεσία δεν είναι μεγάλη.

4. ΕΔΑΦΙΚΟΤΗΤΑ

Ένα άλλο είδος περιορισμένης κίνησης η οποία εξασφαλίζει ότι μια ευνοϊκή τοποθεσία διατηρείται, είναι η εδαφικότητα η οποία συγκεκριμένη περιοχή, συνήθως πολύ μικρότερη από ένα εύρος κατοικίας, είναι ενεργά προστατευμένη από άλλα άτομα του ίδιου είδους ή από διαφορετικά είδη.

Η θέση του εδάφους εγγυάται την ανεύρεση τροφής, καταφυγίου και της ωορρηξίας σε προστατευμένη περιοχή.

Παρόλο που η τροφή και η αναπαραγωγή είναι δύο σημαντικοί παράμετροι, το καταφύγιο προσφέρει και προστασία εναντίον της ταραχής και της αρπαγής των από τους



8: Πενταγωνική εδαφικότητα από το muskipper *Boleophthalmus boddarti* σε επίπεδη λάσπη στο Κουβέιτ. Τα σύνορα εδαφικότητας και το άνοιγμα των τρυπών είναι καθαρά ορατά. Τα τοιχώματα λάσπης είναι 3-4 cm ύψος,

θηρευτές, κάτι, που έχει εξίσου μεγάλη σημασία για τα μικρά ψάρια. Η εδαφικότητα, οι κυρίαρχες ιεραρχίες και η επιθετική συμπεριφορά, συνοδεύει αυτά τα κοινά είδη των gobies, blennies, cligfishies και mudskippers, παρόλο που ο βαθμός στον οποίο είναι αναπτυγμένες οι παραπάνω ιδιότητες ποικίλει μεταξύ των ειδών και μερικές φορές ακόμα και μεταξύ των φύλων ενός είδους. Κάποια είδη κυνηγούν άλλα που έτυχε να κατοικούν γύρω από την κατοικία τους, ενώ άλλα είναι σκληροί φύλακες και προστατεύουν την καλά καθορισμένη περιοχή τους. Μερικές μελέτες έχουν αποδείξει ότι τα κυρίαρχα ψάρια ή αυτά που κατέχουν το έδαφος έχουν καλύτερη παροχή τροφής και καταφυγίου απ' ό,τι τα υποτασσόμενα. Στα ραβδωειδές blenny, το *Chasmodes bosquianus* είναι αυτό που κυριαρχεί και βρίσκει το καταφύγιο που θέλει, έχοντας έτσι μικρό κίνδυνο από τους θηρευτές του.

Αξιοσημείωτα παραδείγματα εδαφικότητας είναι γνωστά ανάμεσα σε mudskippers τροπικών και υποτροπικών περιοχών.

Στην Μαδαγασκάρη, το *Periophthalmus sobrinus* μπορεί να βρεθεί στις όχθες των παλίρροιακών καναλιών ανάμεσα στα έλη. Κατά την διάρκεια της υψηλής παλίρροιας το ψάρι κατέχει αδύναμη αμυντική θέση στο έδαφος στην κορυφή των ακτών όπου είναι η τοποθεσία της κατοικίας του. Όταν η παλίρροια υποχωρήσει, το ψάρι κινείται προς τα κάτω των όχθων των καναλιών, ενώ κάποια προστατεύουν την περιοχή τους πριν από την κάθοδό τους προς τον πυθμένα του καναλιού. Εκεί έχουν άλλους παράξενους προστατευτισμούς οι οποίοι τους βοηθούν να τρέφονται μέχρι η παλίρροια να επιστρέψει και να μετακινηθούν ξανά στις τρύπες τους. Στο Κουβέιτ το είδος *Boleophthalmus boddarti* ζει στο επίπεδο της χαμηλής παλίρροιας σε μεγάλα νούμερα,

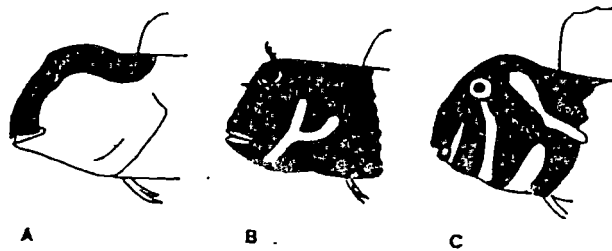
και διαχωρίζει την εδαφικότητά του με κατασκευή τοιχωμάτων λάσπης γύρω από τα σύνορά του. Τα τοιχώματα είναι διαμορφωμένα από μπουκιές λάσπης τις οποίες τα ψάρια μεταφέρουν από τις τρύπες τους και τις τοποθετούν στις άκρες της εδαφικότητά τους. Σε μερικές περιοχές με πυκνό πληθυσμό, τα σύνορα του ενός από του άλλου έχουν μορφή εντυπωσιακού πολυγωνικού μωσαϊκού. Τα πειράματα που έγιναν, έχουν αποδείξει ότι αυτή η κατασκευή του τοιχώματος δρα σαν οπτικό όριο και παράγει επιθετικότητα μεταξύ των γεγονότων (Σχ. 8)

5. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Παρόλο που πολλά είδη της υποαιγιαλίτιδας ζώνης αμύνονται σε όλη την διάρκεια του χρόνου, η εδαφικότητα είναι πιο συνηθισμένη κατά την διάρκεια της αναπαραγωγής περιόδου. Ουσιαστικά, σε όλα τα κατοικούμενα είδη που έχουν μελετηθεί, το αρσενικό διαλέγει και αμύνεται για το συγκεκριμένο μέρος κατά την διάρκεια της ωορρηξίας. Τα θηλυκά blennies, gobies, clingfishes και sculpins συνήθως αφήνουν τα αυγά τους σε φουρνιές, χωριστές μεταξύ τους και σε μονό στρώμα, και αυτά κολλούν στο υπόστρωμα με μια κολλητική νηματοειδής ουσία ή σε κάποιες περιοχές που ευνοούν την προσκόλληση. Τα gunnels και τα pricklebacks αφήνουν κι αυτά τα αυγά τους σε φουρνιές αλλά αυτά κολλούν το ένα στο άλλο και δεν προσκολούνται στο υπόστρωμα. Ο τρόπος αυτός της αποβολής των βυθόβιων αυτών αυγών, είναι κοινός σε πολλά ψάρια που ζουν σε ρηχά νερά και εξυπηρετεί σαν μηχανισμός διατήρησης του γόνου στο ευνοϊκότερο περιβάλλον του. Αυτό σημαίνει όμως ότι τα στατικά αυγά των ειδών που θα ωορρηχθούν μ' αυτό τον τρόπο είναι ευάλωτα στους βενθικούς και πελαγικούς θυρευτές, στις ζημιές από αναταραχές και σε όλα τα υπόλοιπα ρίσκο που επιβάλει η υποαιγιαλίτιδα ζώνη στα ενήλικα ψάρια. Έτσι τα αυγά τοποθετούνται σε προστατευμένα μέρη όπου τα ρίσκο μειώνονται στο ελάχιστο. Τέτοια προστατευόμενα μέρη είναι τρύπες, ρωγμές και κάτω από πέτρες. Επίσης προτάθηκε (wirtz 1978) ότι τα μέρη αυτά πλεονεκτούν σε ταραγμένα νερά γιατί αυξάνεται η πιθανότητα το σπέρμα να φτάσει και να γονιποιήσει το ωάριο.

Η αιγιματική αυτή θέση ωορρηξίας, παρόλο που μειώνει το στρες από φυσικούς παράγοντες, προκαλεί κάποια προβλήματα στην ελεύθερη ωορρηξία των πελαγικών ψαριών. Γενικά το αρσενικό είναι υπεύθυνο για την επιλογή του προστατευμένου μέρους όπου θα πάει το θηλυκό για να αρχίσει η ωορρηξία. Το πόσο γρήγορα θα προσελκύσει τον σύντροφό του παίζει σημαντικό ρόλο στα αιγιαλίτικα ψάρια επειδή έχει όριο τον παλιρροιακό κύκλο καθώς και την καθημερινή διακύμανση της έντασης του φωτός. Ο περιορισμός αυτός παρουσιάζεται εν μέρει διότι ο διαθέσιμος χρόνος ζευγαρώματος είναι στην χαμηλής περίοδο παλιρροίας. Η ερωτοτροπία γίνεται κατά την διάρκεια του φωτός της ημέρας επειδή βασίζεται πολύ στην οπτική επικοινωνία μεταξύ των συντρόφων. Η αρχική τραβηκτική φάση αναπαραγωγής συμπεριφοράς περιλαμβάνει μερικές μορφές μετακίνηση προς τον πυθμένα και ο οποίος διαφημίζει την θέση του αρ-

σενικού και που παρουσιάζει αντίθεση στον προσανατολισμό μετακινήσεις σε φυσικό πυθμένα. Τα modskippers, για παράδειγμα, πηδούν προς τον αέρα της λάσπης ενώ κάποια blennies κολυμπούν κάθετα προς τα πάνω κάνοντας λούπινγκ. Σ' άλλα blennies η κάθετη μετακίνηση γίνεται με ελάττωση του σηκώματος του προηγούμενου μέρους του σώματος. Ένα σημαντικό όργανο επικοινωνίας κατά την τελευταία φάση ερωτοτροπίας στην τρύπα- κατοικία των blennies είναι το κεφάλι το οποίο συχνά φέρει χρώματα που είναι σε αντίθεση με την φωτεινή ή σκοτεινή περιοχή (εικόνα 9).



9: Σχηματική απεικόνιση του κεφαλιού ενός θηλυκού blennies κατά την αναπαραγωγική σεζόν (A) *Blennius canevae*. (B) *Entomacrodus vermiculatus*. (C) *Lipophrys velifer*.

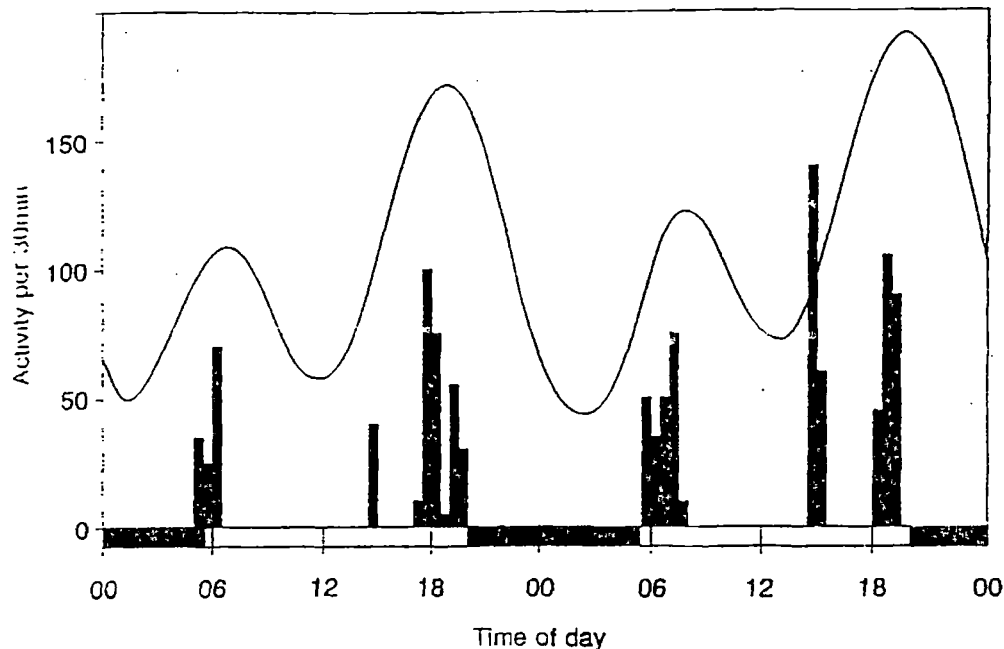
Συχνά στο κεφάλι υπάρχουν υποβοηθήματα που μοιάζουν με λοφία ή πλοκάμια και τα οποία του δίνουν μια εντυπωσιακή εμφάνιση. Εκτός από τα οπτικά σημάδια κάποια υποστηρίζουν ότι μερικά blennies χρησιμοποιούν μυστικές ορμόνες από ειδικούς αδένες του εδρικού πτερυγίου για να προσελκύσουν το θηλυκό.

Τα θηλυκά προσελκύονται και πείθονται να ωρρήξουν στην φωλιά όπου το αρσενικό αναλαμβάνει την φύλαξη των αυγών μέχρι την εκκόλαψη. Το αρσενικό εκτός την αποτροπή των θηρευτών αναλαμβάνει και την αποκάκρυνση των νεκρών αυγών ώστε να αναπτυσσόμενα αυγά να είναι καθαρά από συντρίμια και να έχουν επαρκή οξυγόνο αφού το νερό θα πηγαίνει σ' όλη την μάζα των αυγών. Το ανακάτεμα αυτό των αυγών με το νερό είναι σημαντικό όταν τα αυγά είναι σε κλειστά μέρη όπου η κυκλοφορία του νερού είναι περιορισμένη. Γενικά η πατρική φροντίδα σε κολλοειδή μάζα αυγών έχει μεγάλη σημασία στα αιγιαλίτικα ψάρια και έχει συζητηθεί από τον Ridley (1978) και Blumer (1979). Και οι δύο κατέληξαν ότι είναι συνδεδεμένη με την εξωτερική γονιποίηση και με την θέση προσκόλλησης. Η εξωτερική γονιμοποίηση εξασφαλίζεται όταν το αρσενικό έχει μεγάλη πιθανότητα γενετικής ασυγγένειας με τον γόνο που θα φυλάει ενώ η θέση προσκόλλησης να επιτρέπει στο αρσενικό το επιτυχές τράβηγμα των θηλυκών και την γονιμοποίηση και φύλαξη των αυγών.

6. ΣΥΓΧΡΟΝΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΜΕ ΤΗΝ ΠΑΛΙΡΡΟΙΑ

Το περιβάλλον στην αιγιαλίτιδα ζώνη συνέχεια αλλάζει έτσι επιβάλλεται στους κατοίκους της να είναι σε ένα συνεχής ρυθμό αλλαγής. Για την εκτέλεση κάποιων ιδιαίτερων δραστηριοτήτων υπάρχουν ειδικές φάσεις οι οποίες είναι ευνοϊκότερες από κά-

ποιες άλλες. Το τάισμα, για παράδειγμα, είναι πιθανόν να επιχειρείται σε ψηλά νερά όταν υπάρχει περιορισμένη μετακίνηση και είναι προσιτή μεγαλύτερη ποικιλία τροφής. Στα αιγιαλίτικα ψάρια παρόλο που είναι δύσκολο να παρατηρηθούν μικρού μεγέθους και στροβιλιζόμενοι κάτοικοι έχουν γίνει πολλές μελέτες πάνω στα φυσικά πρότυπα δραστηριότητας. Σε περιοχές χαμηλής παλίρροιας τα μόνιμα είδη συγχρονίζουν τις δραστηριότητές τους σε φάσεις παλιρροιακού κύκλου. Σε βραχώδη ακτές, η δραστηριότητα είναι πιθανότατα μεγαλύτερη πριν ή κατά την υψηλή παλίρροια σύμφωνα με μελέτες τους είδους *Cebidichthys violaceus* (εικόνα 10). Το είδος αυτό λόγω μεγέθους

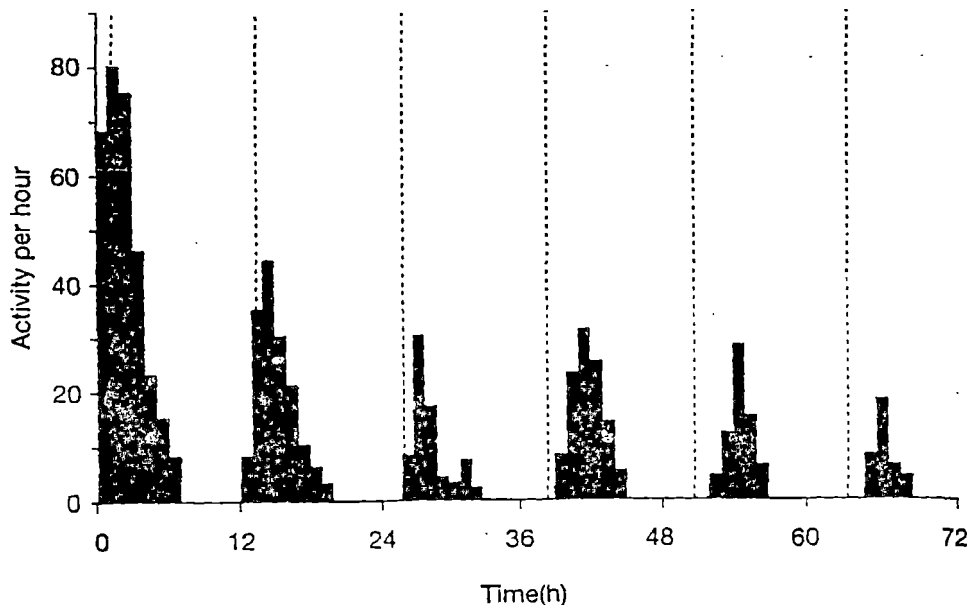


10: Η δραστηριότητα του αιγιαλίτικου *Cebidichthys violaceus* καταγραφόμενη με υπερηχητικό τηλέμετρο από την ακτή. Η μορφή του παλιρροιακού κύκλου φαίνεται από την συνεχόμενη γραμμή και τον χρόνο σκοταδιού και με τις μαύρες πλάκες του οριζόντιου άξονα. Το ψάρι είναι πιο δραστήριο στην πλημμυρίδα. Τροποποίηση από τον Ralston και τον Horn (1986).

προσφέρεται για προσκόλληση μικρο μικροσκοπικού υπερηχητικού πομπού ο οποίος θα καταγράφει λεπτομερώς την μετακίνηση του είδους στον τόπο και χρόνο μέσα από ακουστικούς σταθμούς στην ακτή. Περιοχές με μικρή παλιρροιακή έκταση, στην Μεσόγειο για παράδειγμα, τα πρότυπα δραστηριότητας είναι συγχρονισμένα με τον κύκλο φως-σκοτάδι και λιγότερο με την παλίρροια. Μερικές μορφές συγχρονισμού, με τις αλλαγές του περιβάλλοντος (σε μεγάλο βαθμό είναι προβλέψιμες), είναι πιθανό να γίνονται πιο ικανές αν χρησιμοποιηθούν οριακές περιόδι σε ευνοϊκές συνθήκες.

Συγχρονισμός επιτυγχάνεται με άμεση αντίδραση αλλαγής; πλημμυρίζοντας μια δεξαμενή ή ξαφνικό ύψωμα της παλίρροιας έτσι για παράδειγμα, μπορεί να χρησιμοποιηθεί σινιάρο για να ξεκινήσει η παλιρροιακή δραστηριότητα. Πολλά είδη έχουν χρονικά μηχανισμό (βιολογικό ρολόι) οπότε στην παρούσα φάση μπορεί να δράσουν ανεξάρτητα από τις ρευματικές περιβαντολλογικές συνθήκες. Στο εργαστήριο η παρουσία

αυτού του βιολογικού ρολογιού εκδηλώνεται με ένα ρυθμό μετακίνησης στις περιόδους όπου αφήνεται να εναλλάσσεται με περιόδους υψηλής δραστηριότητας (εικόνα 11). Οι ρυθμοί αυτοί φαίνεται να αποτελούν κοινό χαρακτηριστικό κίνησης στα αι-



11: Παράδειγμα ενδογενούς παλιρροιακού ρυθμού. Δραστηριότητα του μοναδικού *Liporhynchus rholis* καταγράφηκε με συνεχή φως στο εργαστήριο. Οι κάθετες διακοπτόμενες γραμμές κουκίδων δείχνουν τον προβλέψιμο χρόνο υψηλής παλίρροιας της ακτής όπου το ψάρι έχει συλληφθεί. Ο χρόνος αιχμής δραστηριότητας αναφορικά με την υψηλή παλίρροια σιγά-σιγά αλλάζει επειδή ο ενδογενής ρυθμός "ελεύθερο τρέξιμο" σε περίοδο μεγαλύτερη από αυτή του παλιρροιακού κύκλου. Τροποποίηση από τον Northcott (1990).

γιαλίτικα ψάρια και μπορεί να διαμορφώσει σε εποχιακό, σεληνιακό ή με την αλληλεπίδραση με τον περιφερειακό ρυθμό. Στα ψάρια της αιγιαλίτιδας ζώνης, η ρυθμική συμπεριφορά είναι λιγότερο γνωστή από τα ασπόνδυλα της ζώνης αυτής, παράδειγμα σ' αυτό τον τύπο διαμόρφωσης έχει περιγραφεί. Σ' ένα τουλάχιστον είδος, αυτός ο ρυθμός φαίνεται να εισέρχεται σε κύκλος υδροστατικής πίεσης σε σχέση με ύψωση και μείωση της παλίρροιας. Ο ρόλος του ρυθμού αυτού στη ζωή του ψαριού είναι άγνωστος, αλλά δείγμα δράσης τους φαίνεται στο εργαστήριο, όπου ένα ξένο ερέθισμα είναι αποκλεισμένο και είναι απίθανο να είναι το ίδιο με ένα που επιδεικνύεται στην φύση. Μερικές μελέτες έχουν δείξει διαφορές μεταξύ δειγμάτων εξωτερικής και εργαστηριακής δραστηριότητας. Οι διαφορές ίσως οφείλονται στην επίδραση των τεχνητών εργαστηριακών συνθηκών, στην εικόνα των δραστικών δειγμάτων: Από την άλλη απαιτεί σχέση που δεν περιμένουμε επειδή τα εξωτερικά δείγματα δείχνουν ένα πιθανό συνδυασμό άμεσης αντίδρασης και ταυτόχρονης διέγερσης με τον ρυθμό, ο οποίος ρυθμίζει το σύνολο συμπεριφοράς και ότι άλλο αφορά την συμπεριφορά. Εάν οι συνθήκες είναι πολύ δύσκολες έτσι ώστε να μην υπάρχει δράση, κατά την διάρκεια θύελλας για παράδειγμα, ο ρυθμός χρησιμεύει σαν αληθινό ρολόι, έτσι όταν οι συνθήκες

Ξαναγίνουν φυσιολογικές, τα ζώα μπορούν να εκτελούν τη δράση τους σε κατάλληλο ύψος της παλίρροιας. Γενικά όμως η κύρια λειτουργία του ρολογιού είναι μάλλον για παλιρροιακή πρόβλεψη, αφήνοντας να ετοιμάζονται ατομικά για αλλαγές περιβαλλοντικών συνθηκών, που παίρνουν συχνά μέρος με την παλίρροια.

Ζ. ΑΜΦΙΒΙΟΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ

Πολλά από τα χαρακτηριστικά ψαριών της αιγιαλίτιδας ζώνης, ιδιαίτερα η ικανότητά του να επιβιώνουν αναδύοντας και η μορφολογική τους προσαρμογή στην βενθική ζωή, έχει επιτρέψει σ' αυτά να αφήσουν το νερό και να συνεχίζουν τη δράση τους στην ξηρά. Η αμφίβια αυτή συμπεριφορά ποικίλει σε διάρκεια, από δεπτερόλεπτα έως μερικές ώρες και ίσως δρουν. Στην έσχατη μορφή, τα αποτελέσματα συμπεριφοράς έχουν ξεκάθαρη προτίμηση για ξηρά γύρω από το νερό, όπως το κινέζικο *Muds Kipper* *Periophthalmus cantonensis* και εαν το υπόστρωμα είναι υρό το *rockskipper* *Alticus Kirki*. Οι κύριες προσαρμογές για ένα τρόπο ζωής στην ξηρά, συνδέονται με την αναπνοή και την συντήρηση της θερμοκρασία και της ισορροπίας νερού. Μερικά *muds Kippers* για παράδειγμα, ρυθμίζουν την θερμοκρασία σώματος με αλλαγή χρώματος του δέρματος ή με αλλαγή της θέσης της κατοικίας τους, η οποία παρέχει καλύτερες συνθήκες θερμοκρασίας. Ο αριθμός των βραγχιακών ελασμάτων σε αμφίβια είδη, μερικές φορές μειώνεται για να αποτρέψει την βραγχιακή κατάρρευση και την εξάτμιση. Το δέρμα και το στοματοφαρυγγικό επιθήλιο είναι συχνά πολύ χυμώδεις για την προώθηση εναέριας αναπνοής και για απώλεια διοξειδίου του άνθρακα και έτσι το ψάρι δεν αφήνει την επιφάνεια αυτή ποτέ στεγνή. Τα *muds Kippers* και μερικά *blennies* συχνά κυλούν στην θέση τους, στο υπόστρωμα ή γυρνάνε στο νερό για να βρέξουν το δέρμα τους και να ανανεώσουν το νερό στο στόμα τους και στην βραγχιακή κοιλότητα. Άλλα αμφίβια είδη απλά μένουν σε υγρές συνθήκες ή πάνω στην γραμμή του νερού όπου στην συνέχεια υδροποιούνται με τον κυματισμό και το ψέκασμα. Κρατώντας το δέρμα υγρό, προωθούμε την ήρεμη εξάτμιση και διατηρούμε την θερμοκρασία σώματος πάνω από το όριο θνησιμότητας.

Ιδιαίτερο ενδιαφέρον υπάρχει στο ότι η εναέρια αναπνοή και η αμφίβια συμπεριφορά φαίνεται να έχει αναπτυχθεί στα ψάρια του γλυκού νερού και της θάλασσας για διαφορετικούς λόγους. Δραστήριες αμφίβιες θαλασσινές μορφές έχουν την ικανότητα να αξιοποιούν μια κατοικία όπου υπάρχουν πολλοί ανταγωνιστές. Η απαπνοή αέρα στα γλυκού νερού ψάρια, βοηθάει να επιβιώνουν σε κατοικίες όπου το νερό γίνεται συχνά ανοξικό και ίσως υγρό για μεγάλες περιόδους. Πολλά γλυκού νερού είδη είναι αμφίβια και αυτό συμβαίνει επειδή το περιβάλλον γύρω από τα γλυκά νερά, είναι ήδη αξιοποιημένο από τα ίδια τα αμφίβια. Περισσότερη συζήτηση για την αέρια αναπνοή των ψαριών γλυκού και θαλασσινού νερού μπορεί να βρεθεί στο Graham (1976) και Johansen (1970) αντίστοιχα.

Τα είδη που δρουν έξω από το νερό, είναι αντιμέτωπα με το πρόβλημα της χαμηλό-

τερης πυκνότητας του αέρα σε σύγκριση με του νερού. Ο αέρας δεν παρέχει πλευστότητα και απαιτείται μεγαλύτερη μυική δύναμη για την μετακίνηση ισοδύναμων αποστάσεων στην ξηρά. Τα Muds Kippers υπερνικούν αυτό το πρόβλημα χρησιμοποιώντας τα δυνατά θωρακικά τους πτερύγια σαν προπέλα για ναπηγαίνουν μπροστά και η μέθοδος κίνησής τους είναι ανάλογη μ' αυτή ενός ανθρώπου με δεκανίκι: τα θωρακικά πτερύγια είναι τα "δεκανίκια" ή τα κοιλιακά πτερύγια είναι τα πόδια. Αυτή είναι βηματική μετακίνηση στην οποία η ουρά παίζει σε μικρά μέρη. Εάν απειληθεί το ψάρι, δραπέτευει χοροπηδώντας γρήγορα στο έδαφος, προπελίζοντας μπροστά και πάνω με ξαφνικές δυνατές κινήσεις του ουραίου και των κοιλιακών πτερυγίων. Αμφίβια blennies όπως το rockkipper *Alticops* (*Alticus*), τι μαργαριταρένιο blennies *Entomacrodus* και το Clinid *Mnierpes* επίσης μετακινούνται στην ξηρά χρησιμοποιώντας χτυπήματα εναλλάξ των μακρών ουρών τους και είναι ικανά στο να πηδούν πολλές φορές το σωματικό τους μήκος όταν ενοχληθούν. Σ' αυτό υπάρχει βοήθεια από την μετακίνηση των καμπυλωτών άκρων του εδρικού πτερυγίου και των θωρακικών ακτινών των πτερυγίων. Είδη τα οποία επεκτείνουν τις δραστηριότητές τους στην ξηρά, βρίσκονται κυρίως σε τροπικές και υποτροπικές περιοχές, παρόλο που αυτή η συμπεριφορά έχει παρατηρηθεί σε δύο Μεσογειακά blennies, τι *Coryphoblennius golerita* και το *Blennius trigloides* τα οποία αφήνουν την νύχτα το νερό και σε καλές θερμοκρασίες το Χιλιανό Clingfish *sicyases sanguineus*. Η επιλεγόμενη πίεση που έχει οδηγήσει στην εξέλιξη αυτής της συμπεριφοράς στα θαλασσινά ψάρια, δεν έχει ερευνηθεί λεπτομερώς, αλλά διάφορες προτάσεις έχουν προτείνει μαζί με την αποφυγή δυσμενών υδάτινων συνθηκών, απαιτήσεις για την τροφή και χώρο στην αιγιαλίτιδα ζώνη και την αποφυγή θηρευτών. Υπάρχουν λίγα στοιχεία που υποστηρίζουν οποιαδήποτε από αυτές τις προτάσεις, αλλά το χαρακτηριστικό ανέρχεται ανεξάρτητα των ειδών σε πετρώδεις ακτές (blebbies, clinids, clingfishes (και αυτών που κατοικούν σε λασπώδη ακτές (mudsKuippers, μερικά gobies). Αυτή η ταξινομική ποικιλία αμφίβιων ειδών ταιριάζει με την οικοφυσιολογική προσαρμογή της ζωής τους στην στεριά, επιτρέποντας σ' αυτά να κατέχουν και να εκμεταλλεύονται την αδιαθέσιμη επινόηση στην πλειοψηφία των ψαριών. Μερικές από αυτές τις προσαρμογές, ίσως είναι παρόμοιες μ' αυτές που χρησιμοποιήθηκαν σε πρωτόγονες μορφές κατά την διάρκεια γνήσιων πληθυσμών στην ξηρά στη δεβόνιο περίοδο.

8. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Αρκετοί τελεόστεοι οργανισμοί χρησιμοποιούν την αιγιαλίτιδα ζώνη είτε σαν μόνιμη κατοικία ή σαν τροφικό έδαφος όταν βυθίζονται. Η μόνιμη ζωή δείχνει πολλές μορφολογικές, φυσιολογικές προσαρμογές οι οποίες επιτρέπουν σ' αυτούς να επιβιώσουν και να αναπαραχθούν σε κατοικίες για ήρεμες αλλαγές. Είναι μικρού μεγέθους, έχουν αρνητική πλευση και συχνά έχουν τροποποιημένα πτερύγια τα οποία τους επιτρέπουν να είναι κολλημένοι στον πυθμένα. Για να επιζήσουν σε κρίσιμες περιόδους χαμηλής πα-

λίρροιας, είναι ευρύθερμοι και ευρύαλοι. Μπορούν επίσης να αναπνεύσουν σε ικανοποιητικά επίπεδα έξω από το νερό και ανέχονται σημαντικές απώλειες νερού. Μερικά έχουν ικανότητες ανάπτυξης σε πολύ μεγάλο βαθμό, όπου οδηγούνται σε ημιγήινη ζωή. Η πλειοψηφία των αυγών στο βυθό, προσκολλάται στο υπόστρωμα και φυλάγονται από το αρσενικό μέχρι να εκκολαφθούν. Πρότυπα συμπεριφοράς που εξασφαλίζουν την απόκτηση και διατήρηση της κατάλληλης χαμηλής παλίρροιας καταφύγια, περιλαμβάνουν την ικανότητα διαλογής ζώνης και μικροκατοικιών στην ξηρά, οι οποίες συμφωνούν με τις φυσιολογικές ικανότητές τους.

Μπορούν να μάθουν και να θυμηθούν λεπτομέρειες του περιβάλλοντός τους, όρια μετακίνησης σε περιορισμένες περιοχές μέσα στην επιλεγμένη ζώνη και γυρνάνε (σπίτι) εαν εκτοπιστούν. Πολλά είδη κατέχουν ένα βιολογικό ρολόι το οποίο αποτελεί φάση της παλίρροιας και πιθανά επιτρέπει σ' αυτά να συγχρονίσουν τις δραστηριότητές τους με τον κύκλο της παλίρροιας.

ΜΕΡΟΣ ΤΡΙΤΟ

ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ ΤΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΤΩΝ ΨΑΡΙΩΝ ΠΟΥ ΚΑΤΟΙΚΟΥΝ ΣΕ ΣΠΗΛΙΕΣ

1. Εισαγωγή

Οι οικολογικές συνθήκες στις σπηλιές χαρακτηρίζονται από δυο κύριους παράγοντες: σχεδόν όλες οι σπηλιές είναι εντελώς σκοτεινές και έχουν λίγο πολύ σταθερή θερμοκρασία. Τα ψάρια που βρίσκονται σ' αυτήν την κατοικία διαμορφώνουν μια ετερογενή συγκέντρωση. Μερικά ψάρια χρησιμοποιούν τις σπηλιές μόνο περιστασιακά, για να αποφύγουν τις ακατάλληλες συνθήκες που υπάρχουν έξω απ' αυτές. Άλλα, εισέρχονται στις σπηλιές για να ξεκουραστούν κατά την διάρκεια της ημέρα και του Χειμώνα. Αλλά υπάρχουν επίσης πολλά είδη που ζουν μόνιμα σε σπηλιές. Παραλείποντας όλες τις διαφορετικές ταξινομήσεις (Vaudei 1965) των ψαριών που ζουν σε σπηλιές, μπορούμε να ονομάσουμε αυτούς τους αληθινούς κατοίκους των σπηλιών τρογλοδιόδιτες. Οι εντυπωσιακές μορφολογικές διαφορές τους, σε σύγκριση με τα επίγεια συγγενικά είδη, αφορούν την μείωση των ματιών και του χρωματισμού. Αυτά τα φαινόμενα ελάττωσης μπορούν να παρατηρηθούν σε πολλά είδη ψαριών. Ο βαθμός της μείωσης που μελετήθηκε διάφορα είδη, φαίνεται ότι συνδέεται με την φυλογενετική ηλικία του αποικισμού της σπηλιάς (Wilekns 1982).

Στους τελεόστους από 14 οικογένειες περίπου, έχουν κατοικήσει σε σπηλιές επιτυχώς (πίν. 1.). Σε 9 απ' αυτές τις οικογένειες, τα επίγεια είδη είναι γνωστά σαν νυ-

Πιν. 1: Οικογένειες με ψάρια που κατοικούν υποχρεωτικά σε σπηλιές F (γλυκού νερού). M (θαλασσινού νερού). Ημερομηνία από τον Thines (1955, 1969), Thines και Prodllove (1989).

Family	Number of						General activity	
	Populations		Species		Epigeal relatives		Diurnal	Nocturnal
	F	M	F	M	F	M		
Amblyopsidae	-	-	4 ^a	-	+	-	-	+ ^d
Astroblepidae	-	-	1	-	+	-	-	+
(Loricariidae)								
Brotulidae	-	-	6	-	-	+ ^b	-	+ ^b
(Ophidiidae)								
Characidae	29 ^c	-	2	-	+	-	+	-
Clariidae	-	-	5	-	+	-	-	+
Cobitidae	-	-	4	-	+	-	+	-
Cyprinidae	-	-	9	-	+	-	+	-
Gobiidae	-	-	6	2	-	+	+	-
Ictaluridae	-	-	4	-	+	-	-	+
Mastacembalidae	-	-	1	-	+	-	-	+
Pimelodidae	-	-	3	-	+	-	-	+
Poeciliidae	1 ^e	-	-	-	+	-	+	-
Trichomycteridae	-	-	5	-	+	-	-	+
Synbranchidae	-	-	6	-	+	-	-	+

^a Additional data: ^aCooper and Kuehne (1974); ^bRiedl (1966); ^cMitchell, Russel and Elliot (1977); ^dPoulson (1963); ^eGordon and Rosen (1962).

κτόβια και έτσι δεν είναι περίεργο ότι αυτά τα είδη προτιμούν περισσότερο να δραστηριοποιούνται στο σκοτάδι εισέρχοντας σε σπηλιές. Αλλά ανάμεσα στους προγόνους των ψαριών που κατοικούν σε σπηλιές, σημειώνουμε πολλά είδη με καθαρά δραστηριότητα την ημέρα, όπως τα Characidae, Poeciliidae και τα Cyprinidae.

Τι κάνει ικανές τις συγκεκριμένες οικογένειες ψαριών ώστε να επιβιώνουν και να αναπαράγονται μέσα στις σπηλιές; Πρέπει να ψάξουμε για να δούμε αν όλες αυτές οι οικογένειες εμφανίζουν προ-προσαρμογές στην συμπεριφορά τους για να ζήσουν στο σκοτάδι. Συγκρίνοντας τα ψάρια που ζουν σε σπηλιές με τα επίγεια συγγενικά τους είδη, είναι ενδιαφέρον να μελετήσουμε τις πιθανές προσαρμογές στην συμπεριφορά ενός κατοίκου της σπηλιάς, αλλά αυτό είναι κάτι δύσκολο γιατί η συμπεριφορά των ψαριών αυτών δεν μπορεί να εξεταστεί εύκολα. Αυτό το κεφάλαιο εντούτοις επικεντρώνεται κυρίως σε 3 καλά μελετημένες οικογένειες: τα Amblyopsidae, τα Characidae και τα Poeciliidae.

2. ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΤΩΝ ΤΥΠΩΝ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΤΩΝ ΨΑΡΙΩΝ ΠΟΥ ΖΟΥΝ ΣΕ ΣΠΗΛΙΕΣ ΚΑΙ ΤΩΝ ΕΠΙΓΕΙΩΝ ΣΥΓΓΕΝΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ

Οι δυνητικοί κάτοικοι των σπηλιών πρέπει να έχουν απαραίτητα τα αισθητήρια όργανα και την κατάλληλη συμπεριφορά για να βρίσκουν τροφή και να αναπαράγονται στις σπηλιές. Αυτά τα ψάρια μπορεί να έχουν προ-προσαρμοστεί στην ζωή της σπηλιάς. Σ' αυτό το κεφάλαιο πρώτα θα εξετάσουμε την διατροφική και αναπαραγωγική συμπεριφορά και μετά θα ερευνήσουμε τους άλλους τύπους συμπεριφορά που έχουν μελετηθεί.

2.1. Διατροφική συμπεριφορά

Η ποσότητα και η προέλευση της τροφής ποικίλουν από σπηλιά σε σπηλιά. Μιας και μέσα στις σπηλιές δεν υπάρχει παραγωγή πράσινων φυτών λόγω σκοταδιού, τα ψάρια των σπηλιών εξαρτώνται απ' την τροφή που εισέρχεται σ' αυτές απ' τα ρεύματα και απ' την παρουσία άλλων ψαριών. Συγκρινόμενες με κατοικίες που βρίσκονται πάνω από τον πυθμένα, στις περισσότερες σπηλιές δεν υπάρχει αφθονία τροφής.

Μια εξαίρεση είναι η σπηλιά θείου όπου το ωζωτοκόκυπρινοδοντίνια *Poecilia mexicana* (προδενέστερα είχε περιγραφεί ως *P. sphenops*. Schultz και Miller 1971) υφάρχει σε υψηλή πληθυσμιακή συγκέντρωση (Parzefall 1974, 1979), παρατηρείται μια ασυνήθιστη αφθονία τροφής (Πίν. 2). Αυτά τα ψάρια τρέφονται από ένα άσπρο υλικό που αποτελείται από διάφορα άλγη και βακτήρια (J Parzefall, αδημοσίευτο), τα οποία δημιουργούνται σε σύνδεση με πηγή υδρογονοθειούχου άλατος, και που καλύπτει όλους τους βράχους της σπηλιάς αυτής. Αυτό το κάνουν με τον ίδιο τρόπο όπως τα επίγεια συγγενή τα οποία ξύνουν τα πράσινα άλγη από τους βράχους. Η πλούσια παραγωγή τροφής σε σπηλιές θείου, οδηγεί σε μια υψηλότερη πληθυσμιακή συγκέντρωση στον τύπο της σπηλιάς του *Poecilia mexicana*, παρά σε επίγειους πληθυσμούς.

Πιν. 2: Πυκνότητα πληθυσμού και πηγή τροφής ψαριών που κατοικούν σε σπηλιά και των επίγειων αναφορικά.

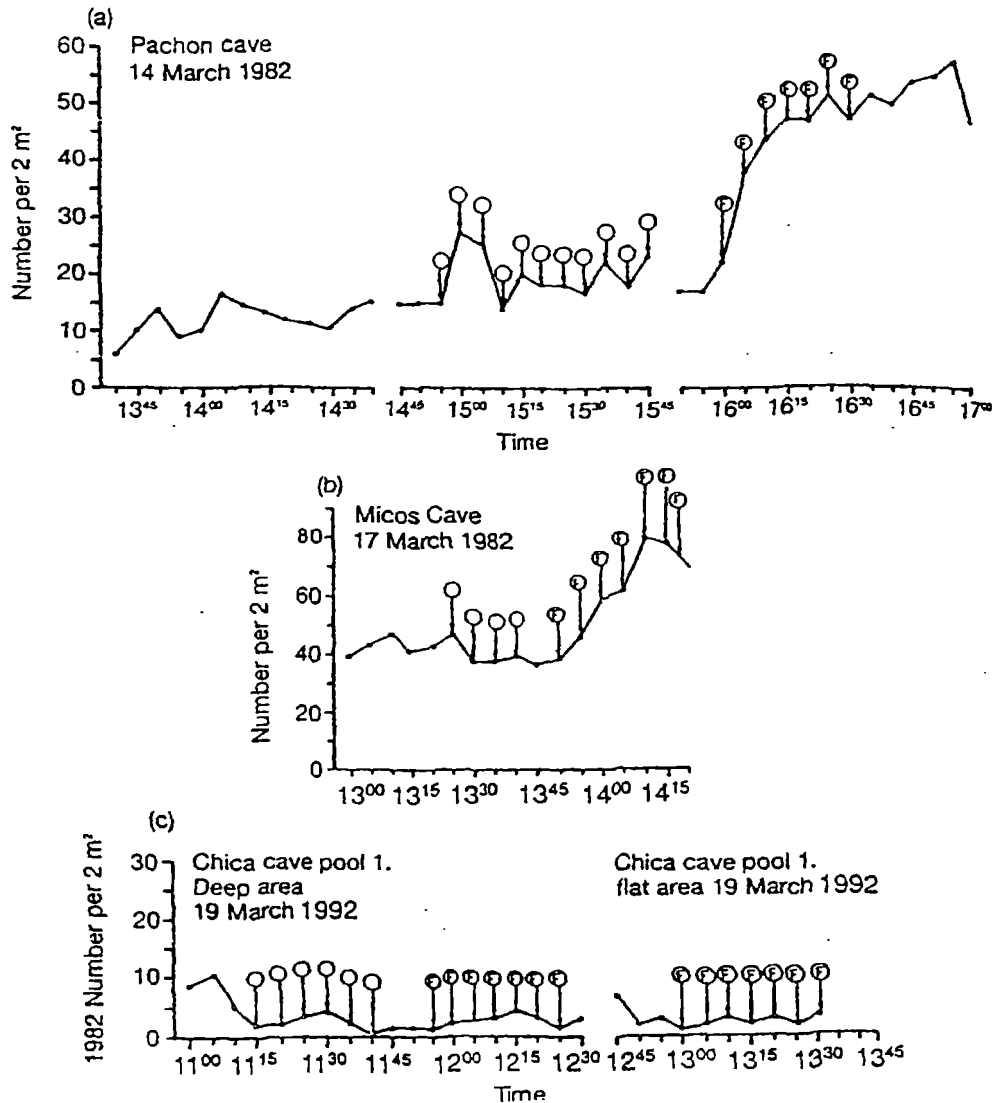
Table 2 Population density and food sources of cave-dwelling fishes and their epigean relatives

Family and species*	Density (fish m ⁻²)	Food sources
Poeciliidae:		
<i>Poecilia mexicana</i> ^a		
Epigean fish	2-50	Algae
Cave fish	100-200	Bat guano, sulphur bacteria and algae
Characidae:		
<i>Astyanax fasciatus</i> ^b		
Epigean fish	15-200	Omnivorous
Cave fish	5-15	Bat guano
Amblyopsidae:		
<i>Chologaster cornuta</i> , <i>C. agassizi</i>	0.001	Invertebrates
Cave habitat	0.005	Invertebrates
Epigean habitat	0.01	Invertebrates
<i>Typhlichthys subterraneus</i>	0.03	Invertebrates
<i>Amblyopsis spelaea</i>	0.05	Invertebrates
<i>Amblyopsis rosae</i>	0.15	Invertebrates, young conspecifics

*Data from: ^aParzefall (1979), ^bParzefall (1983), ^cPoulson (1963, 1969).

Σ' ένα άλλο σημείο της σπηλιάς όπου υπάρχει μια αποκία bat τα ψάρια τρέφονται με κοπρο πτηνών ή ασπόνδυλα που ζουν στο guano (Gordon και Rosey 1962, Peters et al 1973). Σ' αυτόν τον τύπο της σπηλιάς η ύπαρξη άφθονης τροφής σημαίνει ότι δεν απαιτούνται αλλαγές για την ανεύρεση της τροφής και στην διατροφή, από τα ψάρια.

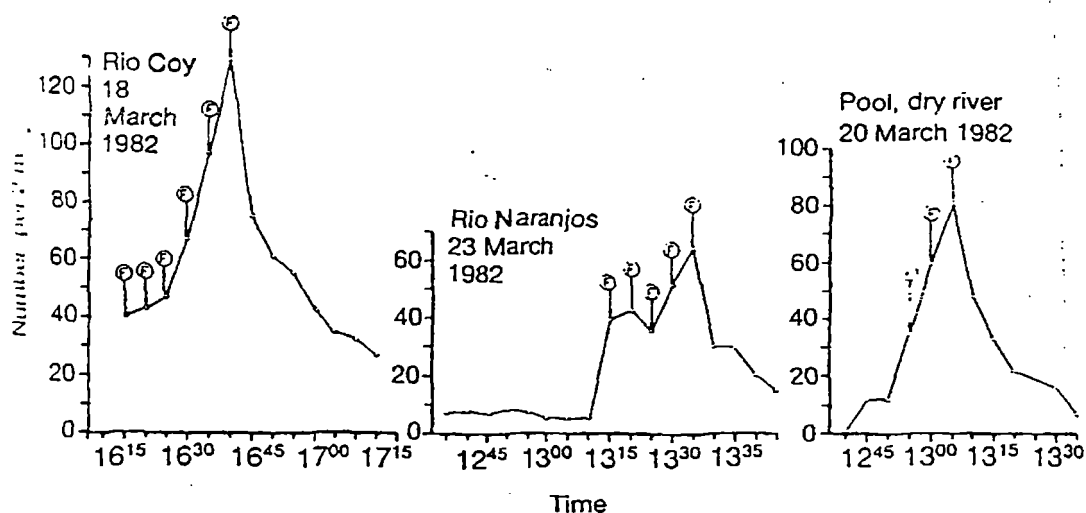
Η διατροφική συμπεριφορά διαφόρων πληθυσμών των Μεξικάνικων σπηλιών του *Astyanax mexicanus* (= *Fasciatus*) διαφέρει απ' αυτή των παμφάγων ψαριών των επίγειων κατοικιών τα οποία γενικά υπάρχουν σε υψηλότερη πληθυσμιακή πυκνότητα (πιν. 2). Στους διαφόρους κατοίκους σπηλιών που μελετήθηκαν, όλα τα ψάρια κολυμπούν χωρίς να έχουν επαφή μεταξύ τους και με αργές κινήσεις ζιγκ-ζιγκ διασκορπισμένες πάνω απ' τις αρχές αντιδράσεις σε μπάλες αργύλου και μπάλες τροφής διαμέτρου 5mm, που έχουν πειραματιστεί στο Pachon. Σε διάφορες περιοχές έγιναν πειραματισμοί σε σπηλιές Micos και Chica 1m². Στα ψάρια του Pachon και στη σπηλιά Micos, μια μπάλα αργύλου καθώς διέσχιζε το νερό, ελάττωσε την υψηλή κολυμβητική ικανότητα μέσα σε μια απόσταση 0,80 m και τα ψάρια άρχισαν να ψάχνουν για τροφή κοντά στον πυθμένα ή στην επιφάνεια του νερού. Εντούτοις υπήρχε μόνο μια μικρή αύξηση σε ψάρια σ' αυτήν την περιοχή πειραματισμού. (εικόνα 1 a. και b.) Απ' την άλλη πλευρά στην σπηλιά Chica δεν παρατηρήθηκε καμία αντίδραση (εικόνα 1 c.) και αυτός ο πληθυσμός δεν έδειξε επίσης καμία αντίδραση στις μπάλες τροφής. Στους δυο άλλους πληθυσμούς οι μπάλες τροφής παρήγαγαν μια σημαντική αύξηση των ατόμων στην πειραματική περιοχή. Τα είδη ψαριών bit off με κίνηση του κεφαλιού ή προ-



ΕΙΚΟΝΑ 1: Πυκνότητα που κατοικούμενο σε σπηλιά *Astyanax fasciatus* μετρούμενη κάθε 5 λεπτά σε δοκιμαζόμενη περιοχή. Κάθε βέλος το νούμερο μετά από προσφορά από πηλώδη μπάλα (κενοί κύκλοι) ή μια τροφική μπάλα (κύκλοι F) 5mm διαμέτρου. Αναπαράσταση με άδεια από τον Parzefall (1983).

σπαθούσαν να μεταφέρουν την μπάλα τροφής μακριά, ακολουθούμενα από άλλα. Όταν η προσφορά τροφής σταμάτησε στην σπηλιά Pachon, τα περισσότερα ψάρια συνέχισαν να ψάχνουν στην πειραματική περιοχή για μερικές ώρες. Στις επίγειες κατοικίες τα ψάρια με μάτια αντιδρούν μ' ένα παρόμοιο τρόπο με μια ραγδαία αύξηση σε αριθμούς κατά την διάρκεια της τροφικής περιόδου και μια ραγδαία μείωση χωρίς τροφή στην πειραματική περιοχή (εικόνα 2).

Οι επίγειες μορφές κανονικά συγκεντρώνονται κοντά στις όχθες του ποταμού σ' ένα βάθος 2m. Σε μια μικρή πισίνα στο Río Narangos η οποία είχε χωριστεί από επίπεδα κομμάτια του ποταμού, παρατηρήθηκε το φαινόμενο της επικράτειας. Κοπάδια με μικρότερα ψάρια μένουν κοντά στην επιφάνεια του νερού ενώ τα μεγαλύτερα μένουν σε βαθύτερα νερά. Τα ψάρια κινούνται με γρήγορες κολυμβητικές κινήσεις προς τα μικρότερα μέρη τροφής και τα δοκιμάζουν κατευθείαν. Επίσης δοκιμάζουν να τραφούν

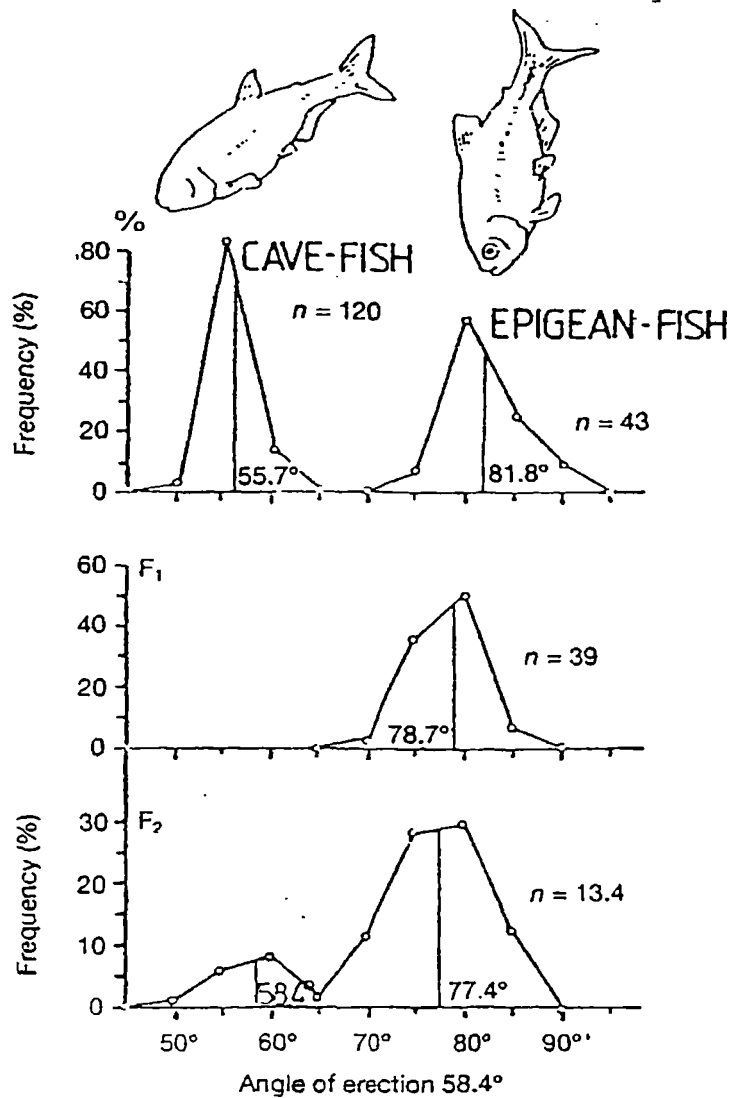


ΕΙΚΟΝΑ 2: Πυκνότητα του επίγειου *Astyanax fasciatus* μετρούμενη σε διαφορετικές κατοικίες. Για παραπάνω εξηγήσεις βλέπε εικόνα 17.1. Αναπαράσταση με άδεια από τον Parzefallo (1983).

με μεγαλύτερα ακίνητα θηράματα. Γενικά, όλα τα μικρά θηράματα, όπως έντομα τα οποία πέφτουν μέσα στο νερό ή μικρά ψάρια που κολυμπούν απροστάτευτα, τρώγονται μέσα σε λίγα δευτερόλεπτα. Τα μικρότερα ψάρια που βρίσκονται κοντά στην επιφάνεια του νερού συλλαμβάνουν πρώτα την τροφή που πέφτει στο νερό. Όταν η τροφή βυθίζεται, καταναλώνεται από μεγαλύτερα *Astyanax* που βρίσκονται εκεί. Σε πειραματικές περιοχές βάθος 1m νερού, η βυθισμένη τροφή σπάνια φτάνει στον πυθμένα. Γενικά τα επίγεια ψάρια πέρνουν την τροφή τους βλέποντάς τη στο ανοιχτό νερό, ενώ τα ψάρια των σπηλιών οδηγούνται στην τροφή από την κίνησή της μέσα στο νερό καθώς και από τα χημικά ίχνη της.

Εργαστηριακές μελέτες που έγιναν σε σκοτάδι με την βοήθεια υπέρυδρων βιντεογραφιών, έδειξαν ότι υπάρχει μια σαφής διαφορά στην μέθοδο λήψης της τροφής από τον πυθμένα (Schemmel 1980). Τα ψάρια των σπηλιών τρέφονται με μια γωνία 45° προς το υπόστρωμα, ενώ η επίγεια μορφή στέκεται κάθετα με το κεφάλι της. Αυτή η διαφορά στην συμπεριφορά εξαρτάται από γεννητικούς παράγοντες (εικόνα 3). Περιβαλλοντικοί παράγοντες δεν μπορούν να εξηγήσουν την διαφορά διότι η πιθανότητα να προσανατολίζονται οπτικά αποκλείεται στο σκοτάδι και μάλιστα όταν ο πυθμένας είναι επίπεδος. Η Γενετική ανάλυση δείχνει ότι μια ουσιώδης Μεντελική κληρονομίσιμη εξηγεί τα στοιχεία από διασταυρώσεις. (Willkens 1988) (εικόνα 3).

Αυτή η διαφορά στην συμπεριφορά έχει κληρονομηθεί ανεξάρτητα από το μέγεθος του ματιού και τον αριθμό των μελανοφόρων. Επιπρόσθετα οι γευστικές θηλές οι οποίες περιορίζονται στην περιοχή του στόματος στα επίγεια ψάρια, στα ψάρια των σπηλιών έχουν βρεθεί πάνω από τον χαμηλότερο σιαγόνα και καλύπτουν και την κοιλιακή περιοχή του κεφαλιού. Ο Schemmel (1980) διατύπωσε ότι μια τόσο μεγάλη εξέλιξη των οργάνων της γεύσεως απαιτεί και χαμηλότερη γωνία της θέσης του κεφαλιού κατά την διάρκεια της τροφοληψίας, και ότι τα δύο αυτά χαρακτηριστικά μπορούν να επιτευ-



ΕΙΚΟΝΑ · 3: Συμπεριφορά ταΐσματος στο *Astyanax fasciatus*. Συχνότητα κατανομής από την άποψη ταΐσματος στο σκοτάδι σε πληθυσμό σπηλιάς, σε επίγειο, και σε υβρίδια. Σημειώνονται διαφορετικές κάθετες κλίμακες στα υβρίδια. Σχεδιασμός από τον Schemmel (1980)

χθούν με μικρά γενετικά βήματα κατά την διαδικασία της αλληλεπίδρασης.

Πειράματα που έγιναν με μικρά κομμάτια κρέατος σαν τροφή που ρίχτηκαν στον πυθμένα σε απόλυτοι σκοτάδι, έδειξαν ότι το 80% της τροφής καταναλώθηκε από υπόγεια είδη του πληθυσμού του Pachon και μόνο 20% από επίγεια ψάρια (Hürrop, 1987). Σε μια περίοδο 10 μηνών, πληθυσμοί των σπηλιών που τρεφόταν με ξηρή τροφή και ζωντανά θηράματα, δεν έδειξαν προτίμηση για κάποιο τύπου τροφής απ' τους δύο, αν και κατανάλωναν πρώτα την ζωντανή τροφή. Έτσι τα ψάρια που τρεφόταν περισσότερο με ζωντανά θηράματα μεγάλωναν εξαιρετικά γρηγορότερα από τα ψάρια που τρεφόταν με ξηρή τροφή. Από το παραπάνω συμπεραίνεται ότι τα ψάρια και των 2 πληθυσμών που πειραματίστηκαν πρέπει να έχουν την ικανότητα να εκτιμούν την καλύτερη τροφή. Τα ψάρια των σπηλιών μπορούν να αποκτήσουν σταδιακά μεγάλα αποθέματα λίπους. Αυτό φαίνεται από ψάρια ενός έτους που τρεφόταν..... είχαν ένα μέσο περιεχόμενο λί-

πους 37% της φρέσκιας σωματικής τους μάζας, ενώ τα επίγεια ψάρια είχαν γύρω στο 9% κάτω από τις ίδιες συνθήκες.

Τα *Amblyopsidae* περιέχουν έξι είδη σε τέσσερα γένη. Το *Chlorogaster corhuta* είναι νυκτόβιο και ζει σε βάλτους σε Ατλαντικές παράκτιες πεδιάδες της Αμερικής. Το *Chlorogaster agassizi* βρίσκεται συχνότερα στα ύδατα των συζυγικών παλιρροιών αλλά και σε σπηλιές, ενώ αεναπομείναντα τέσσερα είδη (εικόνα 2) είναι περιορισμένα σε σπηλιές. Η πυκνότητα του πληθυσμού των ψαριών αυτών στις σπηλιές είναι πολύ μικρή. Η τροφή τους αποτελείται από υδρόβια ασπόνδυλα όπως ισάποδα, αμφίποδα και σπανιότερ από κωπήποδα. Συνεπώς τα ψάρια αυτά πρέπει να κολυμπούν πάρα πολύ για να βρουν αρκετή τροφή. Συγκρίνοντας αυτήν την συμπεριφορά με το ατελές τρώγλοδύτες *C. Agassizi* και το υπόγειο *Tyrhich+ hus subteraneus*, φάνηκε ότι η κολυμβητική συμπεριφορά είναι πιο αποδοτική στο *Tyrhichthys*. Η απόσταση που πρέπει να κολυμβήσουν τα είδη των σπηλιών για εύρεση τροφής είναι μεγαλύτερη απ' τα υπόλοιπα. Το *S. Agassizi* μπορεί να βρει μια *Daphnia* σε απόσταση 10 mm. ενώ το *T. Subteraneus* σε 30-40mm.

Η ικανότητα ανεύρεσης της τροφής του *Amblyopsis spelaea* όταν η πυκνότητα των θηραμάτων είναι χαμηλή και σε σκοτάδι, είναι πολύ καλύτερη απ' αυτή του *C. agassizi*. Σε πείραμα που έγινε, όταν μια *Daphnia* εισήχθηκε μέσα σ' ένα ενυδρείο 100lt στο σκοτάδι, το *A. spelaea* βρήκε το θήραμα ώρες πριν από το *C. agassizi*. Αντίθετα, το *C. agassizi* έφαγε 10 *Daphnirs* που εισήχθηκαν μέσα σ' ένα ενυδρείο 5lt πριν το *A. spelaea* φάει τις μισές. (Poulson και White 1969). Αυτά τα πειράματα καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι η λήψη τροφής εξαρτάται από την μέγιστη-ελάχιστη πυκνότητα θηραμάτων που υπάρχει. Οι αλλαγές στην συμπεριφορά σχετίζονται με τις προσαρμοστικές αλλαγές στο σύστημα των ελεύθερων νευρομαστών καθώς και της ανατομίας του εγκεφάλου. Σαν αποτέλεσμα αυτών των αλλαγών η αποφυγή εμποδίου και η χώρου του μνήμη αυξάνονται στα είδη που περιορίζονται σε σπηλιές. Το *A. spelaea* που μελετήθηκε στη σπηλιά Upper Twin στην Indiana, κατανεμόταν ακανόνιστα στην περιοχή της σπηλιάς. Τα μεγαλύτερα ψάρια βρίσκονται σε βαθύτερα νερά και κυρίως κατά μήκος των υφάλων. Το καθένα κολυμπά και τρέφεται σε μια περιορισμένη περιοχή, κινούμενο αντίθετα στο ρεύμα κατά μήκος ενός υφάλου για περίπου 20m, και στην συνέχεια κολυμπώντας σύμφωνα με την διεύθυνση του ρεύματος κατευθύνεται ξανά στο αρχικό σημείο. Ψάρια που κινούνται αντίθετα στο ρεύμα ψάνουν συνήθως για θηράματα κάτω από τις πέτρες. Έτσι ο χρόνος που ξοδεύουν σε μια πέτρα συσχετίζεται άμεσα με τον αριθμό των ισόποδων που βρίσκονται εκεί. Άμυνα της τροφικής επικράτειας δεν έχει παρατηρηθεί παρόλο που η τροφή μπορεί να είναι τόσο σπάνια ώστε τα ενήλικα άτομα να παίρνουν τόση ώστε μόλις να μένουν ζωντανά.

Η συμπεριφορά του *Spreoplatyrhinus poulsoni*, που είναι ένα ενδημικό είδος μιας σπηλιάς στην Βορειο-δυτική Alabama δεν έχει μελετηθεί.

2.2. Αναπαραγωγική συμπεριφορά

Έχοντας βρει αρκετή τροφή για να φτάσουν στην ωριμότητα, το επόμενο πρόβλημα που πρέπει να λυθεί από τα ψάρια των σπηλιών είναι να βρουν ένα αναπαραγωγικό σύντροφο στο σκοτάδι. Επομένως χρειάζονται κάποια πρότυπα συμπεριφοράς τα οποία να δίνουν αποτελεσματική γονιμοποίηση σε συνθήκες απουσίας οπτικού προσανατολισμού (που δεν έχει φως).

Το αρσενικό *Poecilia mexicana* το οποίο ενεργά αναζητά συντρόφους μπορεί εύκολα να βρει θηλυκά εξαιτίας της πολύ υψηλής πυκνότητας πληθυσμού μέσα στην σπηλιά. Το αρσενικό ελέγχει conspecifics δαγκώνοντας την γεννητική περιοχή. Τα θηλυκά αναγνωρίζονται από μια χημική ουσία συγκεκριμένη για το κάθε είδος, και η οποία παράγεται συνεχώς από τα ώριμα θηλυκά. Εκτός απ' αυτή την ουσία, το θηλυκό παράγει και μια άλλη χημική ουσία στην γεννητική περιοχή και γίνεται έτσι ελκυστικό από τα αρσενικά, αλλά μόνο για μερικές μέρες την γέννηση των αυγών. Αν ένα αρσενικό έρθει σε επαφή με ένα τέτοιο θηλυκό η συμπεριφορά του δαγκώματος γίνεται πιο γρήγορα και προσπαθεί να ζευγαρώσει. Το ελκυστικό θηλυκό μπορεί μόνο να αναγνωριστεί μέσω άμεσης επαφής δαγκώματος, γιατί τα χημικά σημάδια δεν μπορούν να μεταφερθούν μέσω του νερού.

Σε αντίθεση με τα επίγεια ψάρια, τα θηλυκά των σπηλιών δεν προστατεύονται από τα αρσενικά και τα μικρά αρσενικά δεν κάνουν ενέδρα. Οι συνέπειες αυτών των διαφορών στην συμπεριφορά για τη δομή του πληθυσμού στα αρσενικά των σπηλιών θα αναφερθεί παρακάτω.

Συγκριτικές μελέτες με τα άμεσα σχετιζόμενα είδη *P. velifera* και *P. latipinna* δείχνουν ότι κατέχουν και μια οπτική εκδήλωση επιπρόσθετα των χημικών σημαδιών. Όλα τα Poeciliidae, με εξαίρεση το *P. mexicana*, *P. sphenops* και *P. vivipara*, έχουν παρόμοιες κολυμβητικές συνήθειες συγκεκριμένες για το κάθε είδος, με όρθια τα πτερύγιά τους μπροστά ή γύρω από το θηλυκό. Η απουσία μια τέτοιας οπτικής εκδήλωσης στο *P. mexicana* είναι καθαρά συνδυασμένη με επιτυχή αναπαραγωγή σε άφωτο περιβάλλον. Η προηγούμενη ύπαρξη του χημικού επικοινωνιακού συστήματος δεν απαιτεί περαιτέρω ειδικές προσαρμογές της αναπαραγωγικής συμπεριφοράς στο σκοτάδι.

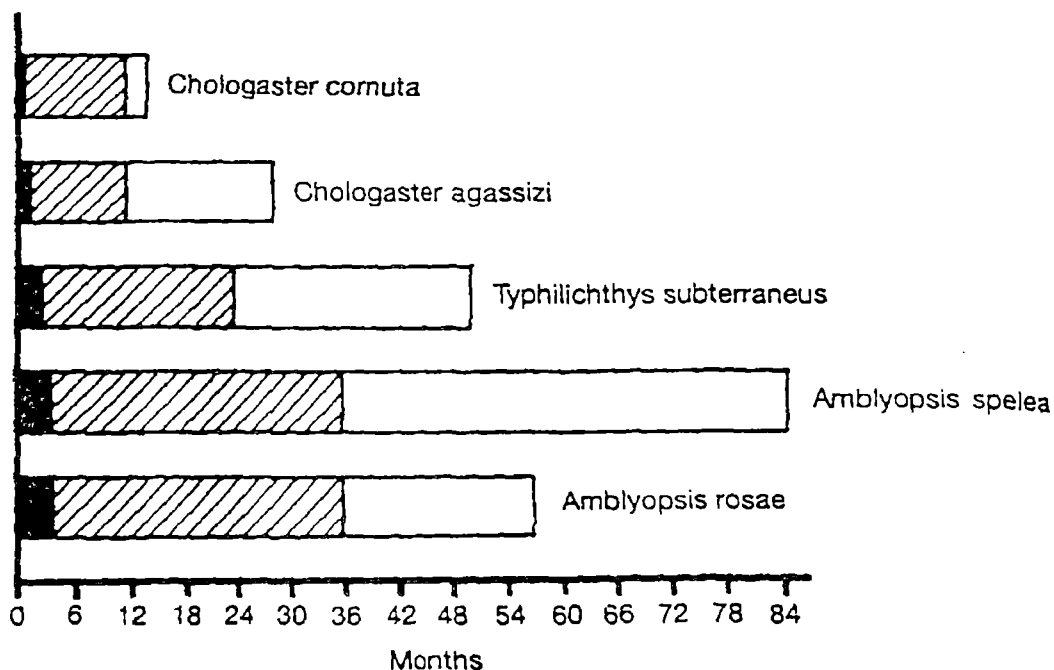
Τα ψάρια *Astyanax Fasciatus* της οικογένειας Characidae, που ζουν στις σπηλιές και έχουν αρκετούς τυφλούς πληθυσμούς, παρατηρούμε να συμβαίνει κάτι παρόμοιο κατόπιν μελέτης στο εργαστήριο (Wilkins 1972). Ένα θηλυκό άτομο, έτοιμο για αναπαραγωγή, παράγει μια χημική ουσία στην γεννητική του περιοχή και παραμένει σε μια μικρή περιοχή. Μετά τα πρώτα σημάδια έλξης ανάμεσα σ' ένα αρσενικό και στο θηλυκό, η συνουσία επιτυγχάνεται αφού το αρσενικό αγγίζει τη γεννητική περιοχή του θηλυκού. Όταν το αρσενικό χάσει την επαφή του με το θηλυκό ψάχνει γι' αυτό απεγνωσμένα. Το αρσενικό φαίνεται ότι μπορεί να αναγνωρίζει το θηλυκό μόνο με δάγκωμα στη γεννητική περιοχή πριν την συνουσία. Μετά από μερικές συνουσίες, το αρσενικό προσπαθεί να κολυμπήσει παράλληλα στο θηλυκό. Τότε τα ψάρια γυρνάνε την κοιλι-

κή τους πλευρά γρήγορα προς την επιφάνεια του νερού και απελευθερώνουν τα γενετικά τους προϊόντα. Το θηλυκό μάλλον παράγει τη χημική ουσία χωρίς να διεγείρεται απ' τα αρσενικά. Η ουσία αυτή διεγείρει μόνο τα αρσενικά άτομα και διακρίνεται απ' αυτά με την όσφρηση. Έχει, επίσης, μερικώς αποδειχθεί ότι τα θηλυκά οριοθετούν μερικές φορές τη χημική ουσία μετά από σύντομες επαφές που έχουν στη γεννητική τους περιοχή. Αναπαραγωγικές δραστηριότητες έχουν γίνει πειραματικά τοποθετώντας τα ψάρια σε ενυδρεία με γλυκό νερό. Μερικές φορές, μετά την πρώτη ωοτοκία ενός ζευγαριού, διάφορα άλλα ψάρια αρχίζουν αναπαραγωγικές δραστηριότητες. Συγκρίνοντας έναν επίγειο πληθυσμό με υπόγειους, ο Wilkens (1972) δεν μπορούσε ούτε να δείξει τις διαφορές στην αναπαραγωγική τους συμπεριφορά ούτε να βρει κάποια οπτική εκδήλωση στον επίγειο πληθυσμό.

Σε φυσικές κατοικίες, δεν έχει ακόμη παρατηρηθεί και μελετηθεί η αναπαραγωγική συμπεριφορά (Pazzefull 1973), ίσως διότι, οι περισσότερες μελέτες των πεδίων έχουν διεξαχθεί κατά την διάρκεια της ξηρής εποχής. Σ' όλους τους πληθυσμούς που εξετάστηκαν δεν υπήρχαν νεαρά ψάρια. Έτσι, είναι πιθανό ότι η αναπαραγωγική δραστηριότητα στο *A. fasciatus* λαμβάνει χώρα κατά τη διάρκεια της εποχής των βροχοπτώσεων ίως, διότι τότε συνδέεται με μια αύξηση στην προμήθεια τροφής και σε ανύψωση των επιπέδων του νερού.

Ένας τέτοιος ετήσιος αναπαραγωγικός κύκλος είναι γνωστός στην οικογένεια Amplypsidae (Poulson 1963). Το βαλτόψαρο *Choloyaster cornuta* αφήνει τους βάλτους με τα κυπαρίσσια νωρίς τον Απρίλη κατά την περίοδο ωοτοκίας. Πηγαίνει σ' ανοιχτά ρεύματα όπου υπάρχει πλούσια τροφή κατά μήκος των όχθων σε βυθισμένα αγριόχορτα. Το *C. agassizi* που κατοικεί σε σπηλιές την Άνοιξη φαίνεται να ωοτοκεί σ' αυτές τον Φεβρουάριο όταν το επίπεδο του νερού είναι στο ετήσιο μέγιστο. Και στα τρία είδη που κατοικούν σε σπηλιές φαίνεται να υπάρχει ένας ετήσιος κύκλος. Τα αυγά φτάνουν το ώριμο μέγεθος και η αναπαραγωγή γίνεται κατά την διάρκεια της υψηλής στάθμης των νερών από τον Φεβρουάριο ως τον Απρίλιο. Το *Amplyopsis spelaea* εμφανίζει έναν ειδικά καλοπροσδιορισμένο κύκλο. Σ' αυτά τα είδη, τα θηλυκά μεταφέρουν τα αυγά στις κοιλότητες των βραγχίων τους μέχρι την εκκόλαψη και μετά μεταφέρουν τα νεαρά ψαράκια ώσπου να χάσουν το λεκιθικό τους σάκκο, δηλ. μια περίοδο 4-5 μηνών. Έτσι τα μικρά ψαράκια εμφανίζονται αργά το βράδυ τέλος του καλοκαιριού και αρχή Φθινοπώρου. Στην σπηλιά Upper Twin στην Indiana, τα μεγάλα *A. spelaea* στις αρχές του Χειμώνα βρίσκονται διασκορπισμένα κατά μήκος της ροής των ρευμάτων κατά ζευγάρια. Το αρσενικό και το θηλυκό φαίνεται να ιδρύουν μια επικράτεια. Αλλά ούτε ο Poulson ούτε ο Bechler παρατήρησαν κάποια αγωνιστική συμπεριφορά στο πεδίο αυτό. Κατά την διάρκεια μια επταετούς μελέτης, το αναπαραγωγικό επίπεδο σ' αυτή τη σπηλιά ήταν χαμηλό. Στον πληθυσμό ο οποίος ποτέ δεν είχε λιγότερα από 81 ούτε και περισσότερα από 130 ψάρια, κατά μέσο όρο 5 θηλυκά το χρόνο παρήγαγαν 40-50 μεγάλα αυγά με μεγάλο ποσοστό λεκίθου το καθένα. Πολλά θηλυκά

δεν αναπαράγαγαν καθόλου. Μετά από 1 χρόνο καλύτερης προμήθειας τροφής και υψηλότερου αναπαραγωγικού επιπέδου από τα περισσότερα θηλυκά που παρήγαγαν αυγά, ο πληθυσμός των νεαρών επειδή ήταν μεγάλος, ελαττωνόταν λόγω καννιβαλισμού από τα ενήλικα (εικόνα 4).



ΕΙΚΟΝΑ 4: Διάρκεια ζωής των ειδών των amblyopsid ψαριών. Η μαύρη πλάκα είναι ο χρόνος εκκόλαψης, η ραβδωτή πλάκα είναι ο χρόνος από την εκκόλαψη μέχρι την πρώτη αναπαραγωγή, η ανοιχτή πλάκα είναι αναπαραγωγίσιμη διάρκεια ζωής (ημερομηνία από τον Roulson, 1963; Culver, 1982).

Συγκρίνοντας το διάστημα ζωής των διαφορετικών ειδών της οικογένειας Amblyopsidae, μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι με αυξανόμενο σταδιακά χρόνο στις σπηλιές, οι προσπάθειες για εκκόλαψη και πραγματοποίηση της αναπαραγωγικής ωριμότητας αυξήθηκαν (εικόνα 4) ο μέσος αριθμός των αυγών ελαττώθηκε, και ο όγκος των αυγών έγινε μεγαλύτερος. Αυτό ανταποκρίνεται στον κλασικό τύπο K- επιλεγμένων ειδών (Culver 1982)

2.3. ΑΓΩΝΙΣΤΙΚΗ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ

Η αγωνιστική συμπεριφορά συμπεριλαμβάνει επιθετικούς και πειθαρχικούς τύπους. Σε μικρά ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές η αγωνιστική συμπεριφορά παραμένει αμετάβλητη αλλά σε κάποια άλλα έχει παρατηρηθεί μια εμφανή ελάττωση αυτής της πολύπλοκης συμπεριφοράς.

Από μελέτες που έγιναν φαίνεται πως τα περισσότερα ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές έχουν αγωνιστική συμπεριφορά. Τα Clariidae, ένα από τα πέντε είδη που κατοικούν σε σπηλιές το *Vegitgjanis zammaranoi*, ένα ψάρι από την Σομαλία το *anorhalmic grealis*, εμφανίζουν μια επιθετική συμπεριφορά η οποία βασίζεται σε μια σχέση επι-

κράτησης. όταν τοποθετηθούν δύο δείγματα μαζί στο ενυδρείο τότε αρχίζουν να μαλώνουν με gasping κινήσεις του στόματος, δαγκώνοντας, κυνηγώντας, χτυπώντας με το κεφάλι ή το στόμα ή δαγκώνοντας και mouth-locking. Το επικρατέστερο ψάρι καταλαμβάνει το χαμηλότερο μέρος του ενυδρείου ενώ το χαμένο ψάρι παρουσιάζει rubbing του πυθμένα ή γρήγορες ιπτάμενες αντιδράσεις. Η ένταση των συγκρούσεων αυξάνεται όταν βάλουμε ένα επικρατέστερο ψάρι μέσα σε ένα ενυδρείο όπου υπάρχει ένα υποδεέστερο ψάρι (Ercolini et al, 1981). Μερικοί από τους επιθετικούς τύπους παρατηρήθηκαν στο φυσικό περιβάλλον και στην συνέχεια συλλέχθηκαν τα δείγματα που μελετήθηκαν. (Berti και Ercolini, 1979). Μια περιγραφή συγκρινόμενης επιθετικής συμπεριφοράς μεταξύ δυο γατόψαρων της οικογένειας Pimelodidae: το Pimelodella Kronei (Trajano 1991) σε ένα απεριγραπτό τύπο σπηλιάς του Rhamdia guatemalensis. (Bormann, 1989).. Εντούτοις τα τυφλά αυτά είδη δεν έχουν καμία πιθανότητα οπτικής επικοινωνίας ενώ υπάρχει σύνθετη intraspecific επιθετική συμπεριφορά.

Για μερικά άλλα ψάρια που ζουν σε σπηλιές δεν υπάρχουν πολλά στοιχεία καθώς δεν υπάρχουν λεπτομερείς μελέτες. Το τυφλό κυπρινοειδές *Cacobarbus geestri* που ζει στις σπηλιές του Κονγκό, μελετήθηκε σε ενυδρεία και έδειξε ότι επιτίθεται conspecifics με χτυπήματα στο μέσο του σώματος. Όταν δύο ψάρια εναλλάσσουν τέτοιες επιθέσεις, κάνουν κυκλικές κινήσεις (Thines, 1969). Κάποιο άλλο τυφλό κυπρινοειδές το *Garra bareimbiae* από το Ομάν που μελετήθηκε έδειξε ότι τα ενήλικα ψάρια υπερασπίζονται τις επικράτειες τους. (Fausel, 1990). Το τυφλό *Typhlogobius californiensis* της παλιρροιακής ζώνης, το οποίο ζει κατά ζεύγη σε φωλιές - τρύπες, που είναι χτισμένες από την γαρίδα *Callinassa affinis*, επιτίθεται intruding conspecifics. Η επιθετική συμπεριφορά δεσμεύεται από χημικά σημάδια (MacCinitie, 1939). Το χέλι *Furcasmus infernalis* της οικογένειας *Sybrauchidae* που μελετήθηκε στην σπηλιά Hoctun (Yucatan, Mexico) και σε ενυδρεία, φαίνεται να έχει ατομικές επικράτειες. Το χέλι αυτό δαγκώνει και χτυπά με την ουρά τους εισβολείς, (I.Parzefall, αδημοσίευτος κατά την διάρκεια σύντομης περιόδου παρακολούθησης τυφλών ειδών *Typhliasina pearsei* (Brotulidae) κάτι που παρατηρήθηκε σε ενυδρεία στο Cueva del Rochote ενώ επίσης κουνάει το κεφάλι του ανάμεσα σε ψάρια και σε απόσταση 10-20 cm τα οποία αντιδρούν flight ενώ κανένας άλλος επιθετικός τύπος δεν έχει βρεθεί (I.Parzefall, αδημοσίευτος, Schemmel, 1977).

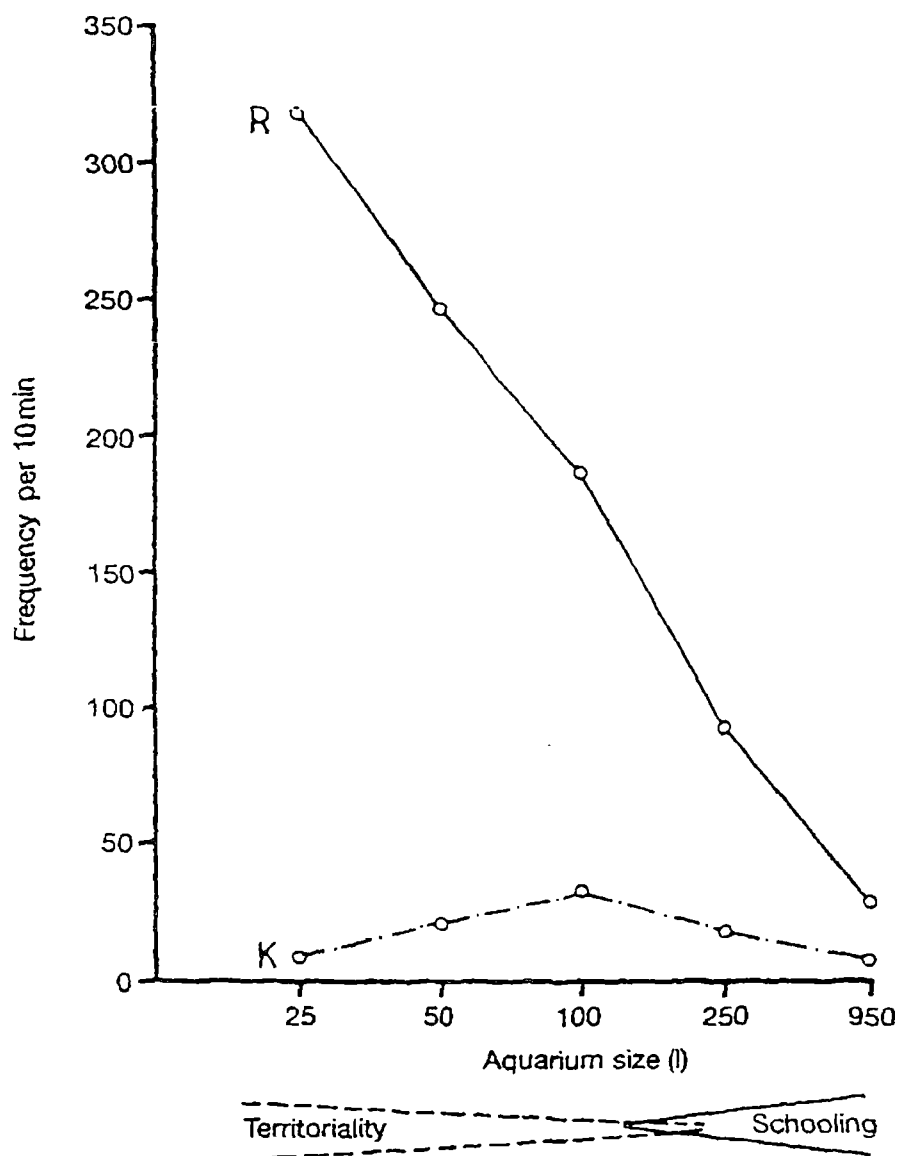
Σε πιο λεπτομερείς συγκριτικές μελέτες η ελάττωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς σε σπηλιές έχει αποδειχθεί με τρία παραδείγματα. Ο Bechler (1983) έχει συγκρίνει αυτή την συμπεριφορά σε πέντε είδη της οικογένειας *Amblyopsidae*. Παρουσιάστηκαν έξι επιθετικές ενέργειες και δύο υποταγής (πίνακας 3). Τα αρσενικά και τα θηλυκά των τεσσάρων ειδών που συμπεριφέρθηκαν αγωνιστικά, δεν εμφάνισαν διαφορές. Το πέμπτο είδος, το βαλτόψαρο *Chologaster cornuta*, δεν έδειξε καλόλου αγωνιστική συμπεριφορά. Στα υψηλά προσαρμοσμένα είδη των σπηλιών, τα *Amblyopsis rosae*, μόνο τα χτυπήματα της ουράς και οι υποταγείς ενέργειες παραμένουν ακόμα. Λεπτομερής

Πιν. 3: Η επιθετικότητα για κάθε είδος amblyopsid. Παρατηρούμενη δράση των ειδών (+), μη παρατηρούμενη δράση (-). (από τον Bechler, 1983).

Behaviour	<i>Chologaster cornuta</i>	<i>Chologaster agassizi</i>	<i>Typhlichthys subterraneus</i>	<i>Amblyopsis spelaea</i>	<i>Amblyopsis rosae</i>
Aggressive acts					
Tail beat	-	+	+	+	+
Head butt	-	+	+	+	-
Attack	-	+	+	+	-
Bite	-	+	+	+	-
Chase	-	+	+	+	-
Jaw lock	-	+	-	+	-
Submissive acts					
Freeze	-	+	+	+	+
Escape	-	+	+	+	+

ανάλυση της ποικιλίας στην συμπεριφορά αποδεικνύει ότι το *Chologaster agassizi* και το *Amblyopsis spelaea* (υπόγεια είδη που είναι λιγότερο προσαρμοσμένα σε σπηλιές) επιτίθενται με σχετικά έντονη και σύνθετη αγωνιστική φόρα. Αντίθετα τα είδη που προσαρμόζονται ευκολότερα σε σπηλιές, το *Typhlichthys subterraneus* και το *A. rosae*, επιτίθενται σε λιγότερο έντονες περιόδους οι οποίες είναι σχετικά μικρότερες σε μήκος. Η συχνότερη ενέργεια καθενός από τα είδη που έχουν μελετηθεί είναι το χτύπημα της ουράς. Η πιθανότερη εξήγηση για την ελάττωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς είναι η μειωμένη επιλεκτική πίεση και η αυξανόμενη προσαρμογή στην ζωή της σπηλιάς. Συμπεριλαμβάνοντας τα στοιχεία του πεδίου δράσης, ο Bechler (1983) λέει ότι η τροφή είναι μια βασική εκλεκτική δύναμη στα *Amblyopsidae*. Σε προσαρμογή μ' αυτό τον παράγοντα, ο ρυθμός μεταβολής και η γονιμότητα ελαττώνονται στην σπηλιά ενώ αυξάνεται η μακροζωία και βελτιώνεται η κολυμβητική ικανότητα. Οι προσαρμογές αυτές δίνουν το πλεονέκτημα της διατήρησης της ενέργειας στα περισσότερα εξελιγμένα υπόγεια είδη. Προτείνεται ότι αυτή η διατήρηση της ενέργειας χρησιμεύει στην ελάττωση των πιέσεων επιλογής που παράγονται από μια σπάνια παροχή τροφής και επιτρέπει την ελάττωση εκδήλωσης της αγωνιστικής συμπεριφοράς.

Μία απλή περίπτωση ελάττωσης της επιθετικής συμπεριφοράς βρέθηκε σε πληθυσμούς που ζουν σε σπηλιές όπως το *Astyanax fasciatus* της οικογένειας *Characidae*. Τα επίγεια ψάρια ζουν συνήθως σε κοπάδια και επικράτηση υπάρχει μόνο σαν ειδική περίπτωση όταν υπάρχουν μικρές ποσότητες νερού. Εκτός από ασθενής ramming επιθέσεις στα επίγεια ψάρια καμία άλλη επίθεση δεν παρατηρήθηκε στα πεδία μελετών που έγιναν κατά την διάρκεια της ξηρής περιόδου σε διάφορες φυσικές κατοικίες στο Μεξικό. (Parzefall, 1983). Εργαστηριακές μελέτες απέδειξαν ότι με αύξηση του μεγέθους των ενυδρείων, η συχνότητα των ramming επιθέσεων ελαττώνεται και τα εδαφικά ψάρια τείνουν να κοπαδιαστούν (εικόνα 5). Ramming και δάγκωμα σε μερικούς επίγειους πληθυσμούς μπορεί να οδηγήσει στον θάνατο μικρά ψάρια, μετά από επιθέσεις, κυρίως σε μικρά ενυδρεία όπου δεν μπορούν να ξεφύγουν. Δεν υπάρχει δια-

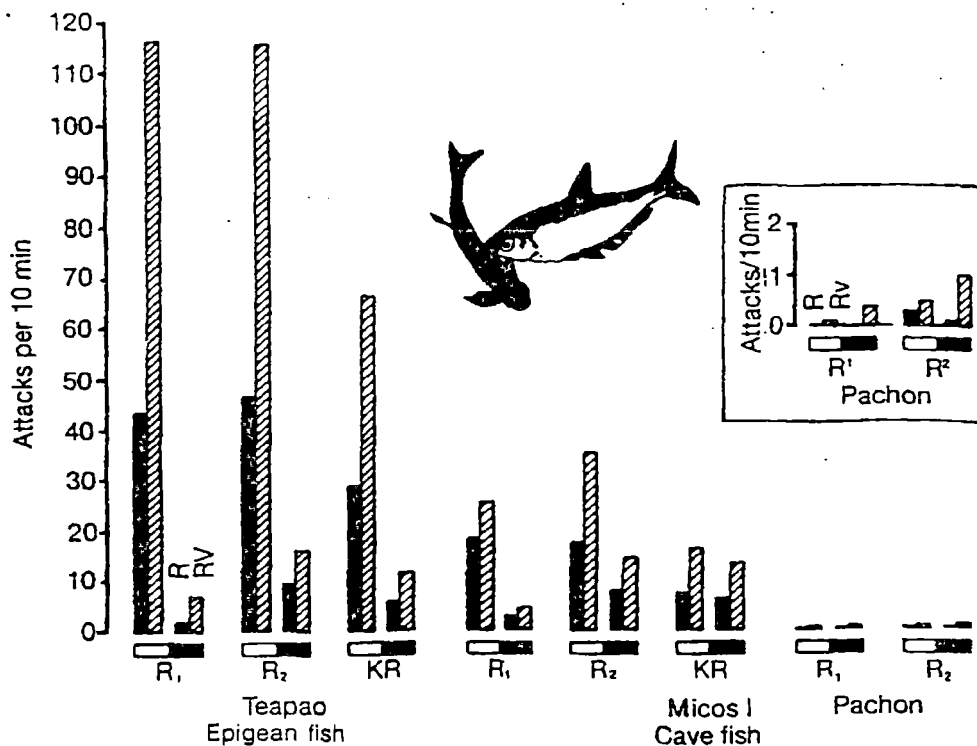


ΕΙΚΟΝΑ 5: Συχνότητα δύο επιθετικών προτύπων (R ramming movements; K κυκλική) και η τάση για εδαφικότητα και schooling του επίγειου *Astyanax fasciatus* σε ενυδρείο διαφόρων μεγεθών. Αναπαράσταση με άδεια από τον Burchards (1985).

φορά στην επίθεση μεταξύ αρσενικού και θηλυκού, ενώ τα πεινασμένα ψάρια γίνονται πιο επιθετικά (Burchards et al, 1985). Στους τυφλούς πληθυσμούς των σπηλιών οι συγκρούσεις είναι πολύ σπάνιες και δεν έχει παρατηρηθεί κανένα ζώο να πεθαίνει εξαιτίας επίθεσης.

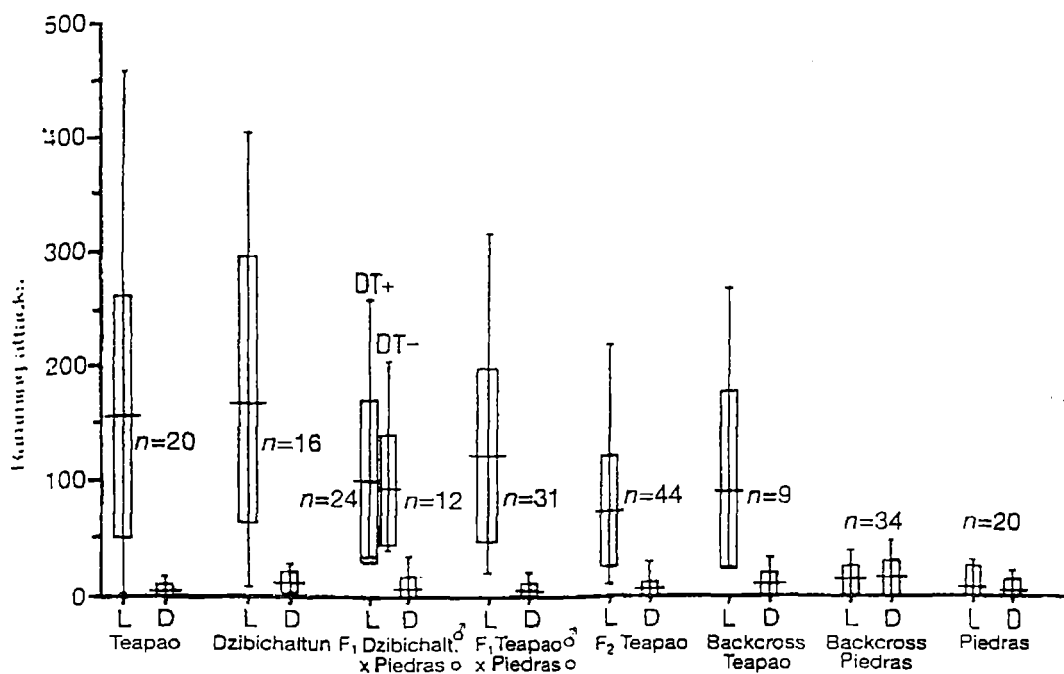
Για να πάρουμε ποσοτικά στοιχεία, πειραματίστηκαν τρεις διαφορετικοί πληθυσμοί σε ορατό φως και σε υπέρυθρο (εικόνα 6). Τα επίγεια ψάρια προέρχονται από τον ποταμό Teapao. Ο πληθυσμός της σπηλιάς Pachon είναι εντελώς τυφλός και ο πληθυσμός της σπηλιάς Micos τρέφεται στο φως και ποικίλει στο μέγεθος του ματιού δείχνοντας ότι αυτός ο πληθυσμός είναι φυλογεννητικά νέος (Wilkens, 1976). Ο πληθυσμός της σπηλιάς Pachon, ο οποίος πιστεύεται ότι είναι παλιός φυλογεννητικά τύπος σπηλιάς, χάνει σε επιθετική συμπεριφορά. Ο τύπος σπηλιάς από την σπηλιά Micos πα-

ρουσιάζει επιθετικά μοντέλα στο φως και στο σκοτάδι. Εντούτοις υπάρχει μειωμένη επίθεση στο σκοτάδι.



ΕΙΚΟΝΑ 6: Συχνότητα of ramming attacks κατά τη διάρκεια ενός φωτός- σκοτάδι (LD) κύκλου σε δυο πληθυσμιακές σπηλιές και μια επίγεια με *Astyanax fasciatus*. R ramming. RV ramming attempt R₁, R₂ δοκιμαζόμενες ομάδες με LD 3:3:KR, δοκιμαζόμενα γκρουπ με LD 12:12. Στο διάγραμμα εντός πλαισίου: Του Pachon τα κατοικώμενα σε σπηλιά ψάρια, με επεκτόμενες κάθετες σκάλες.

Επίσης ο τύπος της σπηλιάς Micos που διαλέχτηκε για λειτουργικά μάτια έχει σημαντικά χαμηλό επιθετικά επίπεδο όταν δοκιμάστηκε στο φως (Hofmann, 1990). Τα αποτελέσματα αυτά αποδεικνύουν, πρώτον ότι η απουσία οπτικής επικοινωνίας ελαττώνει την επίθεση σ' ένα συγκεκριμένο βαθμό και δεύτερον ότι αυτή η συμπεριφορά φαίνεται να δέχεται μια διαδικασία ελάττωσης στο biotope της σπηλιάς. Σε μια επόμενη μελέτη το ramming και το attempted ramming συγκρίθηκαν σε δύο επίγειους πληθυσμούς, έναν τυφλό πληθυσμό σπηλιάς και τις γενιές των υβριδίων. (Εικόνα 7). Στο σκοτάδι όλα τα ψάρια που δοκιμάστηκαν παρουσιάζουν το ίδιο επίπεδο επίθεσης. Στο ορατό φως δεν υπάρχει, επίσης καμία διαφορά μεταξύ των δύο επίγειων πληθυσμών. Υπάρχει όμως σημαντική διαφορά στους πληθυσμούς των υβριδίων. Κατά μέσο όρο στην F₁ γενιά, μια ομάδα πειραματισμού με μία καλή οπτομοτορ αντίδραση (ελάχιστος χρόνος διαχωρισμού 15' του are) δεν μπορεί να ξεχωρίσει από μια ομάδα με χαμηλότερη ανταπόκριση. Το σημαντικά χαμηλότερο επίπεδο επίθεσης στις γενιές F₁ και F₂, παρόλο που ένα καλοαναπτυγμένο μάτι, προτείνει ότι η χαμηλή επίθεση στα ψάρια των σπηλιών, βασίζεται σε μια γενετικά ελεγχόμενη ελάττωση αυτής της συμπεριφοράς.

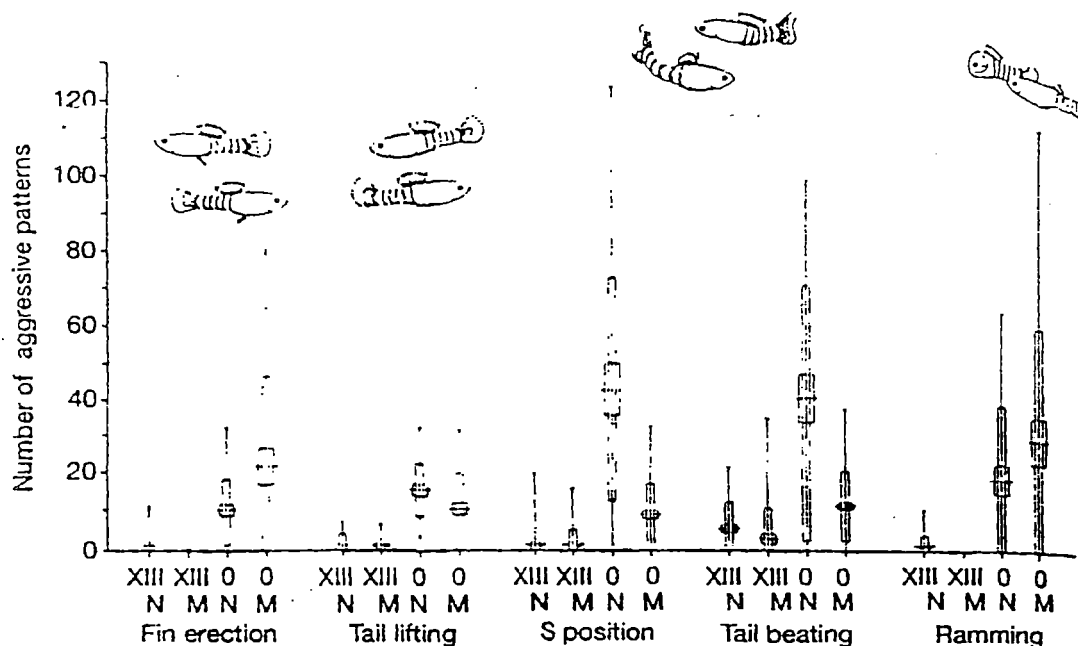


ΕΙΚΟΝΑ 7. : Ramming και Ramming attempts στο φως (L) και στο σκοτάδι (D) δύο επίγειων πληθυσμών (Rio Teapao, Cenote Dzibichaltun), η πληθυσμιακή σπηλιά Piedras και τα υβρίδιά τους. Κάθε ψάρι δοκιμάστηκε κατά ενός αντιπάλου από το Teapao River στο φως (L) και σκοτάδι (D). DT, Optomotor ανταποκρινόμενη θέση (+) ή αρνητική (-). Διάγραμμα με άδεια από τον Burchards (1985).

Δεν γνωρίζουμε αρκετά για τη λειτουργία της επιθετικής συμπεριφοράς στα επίγεια *Astyanax*. Επίσης δεν γνωρίζουμε αρκετά σχετικά με την πυκνότητα και την πηγή τροφής στους πληθυσμούς που ζουν σε σπηλιές ώστε να μπορούμε να εξηγήσουμε το φαινόμενο της ελάττωσης.

Στο είδος *Poecilia mexicana* (το τρίτο παράδειγμα της ελάττωσης στην επιθετική συμπεριφορά) ο πληθυσμός των σπηλιών έχει ακόμα μάτια. Σταδιακά ελαττώνεται η επιθετική συμπεριφορά καθώς και η διάμετρος του ματιού από την είσοδο της σπηλιάς μέχρι το τέλος της (Parzefall, 1974). Δεν υπάρχει κανένας τοπογραφικός, φυσικός, χημικός ή βιοτικός παράγοντας (περιλαμβάνοντας και το φως) που να έχει βρεθεί ότι μπορεί να εξηγήσει αυτή την κλίση (Peters et al, 1973). Συγκριτικές μελέτες στην επιθετική συμπεριφορά έχουν επικεντρωθεί στο σημείο όπου είναι το τέλος της σπηλιάς (Gordon και Rosen 1962). Στα επίγεια ψάρια η επιθετική συμπεριφορά έχει την λειτουργία της δημιουργίας μιας ανεξάρτησης, από το μέγεθος κατηγορίας των αρσενικών στα κοπάδια των ενήλικων. Όπως ήδη περιγράφηκε (σελ. 580) τα αρσενικά ξεχωρίζουν τα ελκυστικά θηλυκά από το κοπάδι και τα προστατεύουν σφοδρά από τους ανταγωνιστές τους.

Μέσα στην σπηλιά όπου τα ψάρια ζουν σε μεγαλύτερη πυκνότητα (πίνακας 17.2) δεν έχει παρατηρηθεί καμία επιθετική συμπεριφορά. Δείγματα που ζουν σε σπηλιές και εμφάνισαν καλό οπτικό προσανατολισμό με αρσενικά του δικού τους ή του επίγειου πληθυσμού, δοκιμάστηκαν στο ορατό φως και η ελάττωση της επίθεσης έμεινε αμετάβλη-



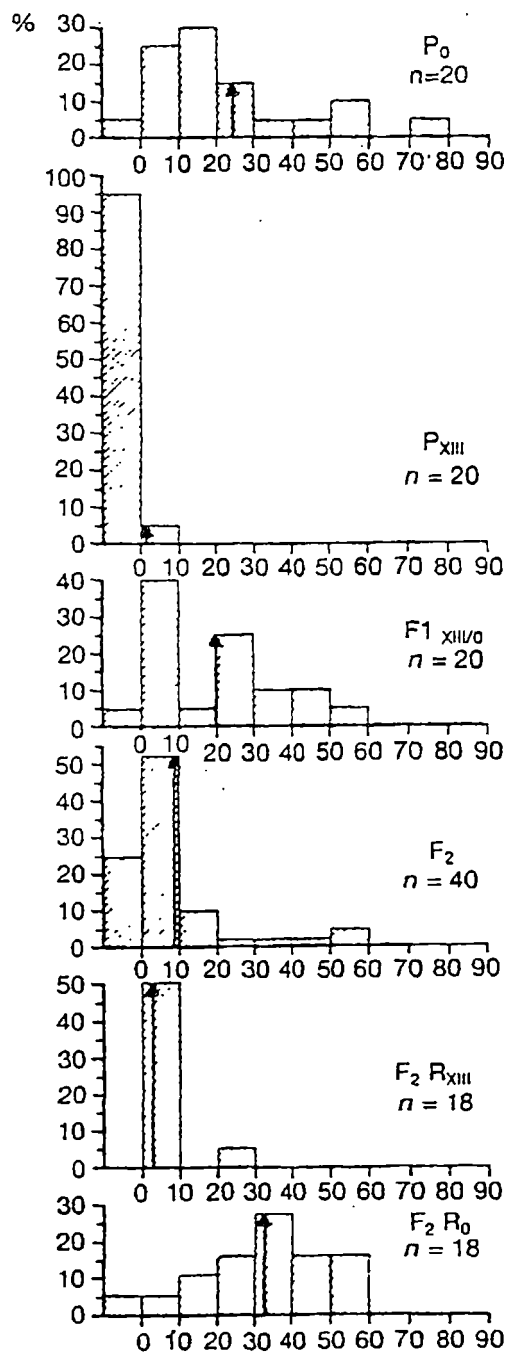
ΕΙΚΟΝΑ 8: Επιθετικά πρότυπα των αρσενικών του είδους *Roecilia mexicana*. XIII πληθυσμός σπηλιάς; O επίγειος πληθυσμός; N στάνταρ δοκιμές του αρσενικού κατά αντιπάλων από μερικούς πληθυσμούς; M' αρσενικά τεστ κατά άλλων πληθυσμών. Το σύνολο μεταβάλλει το στάνταρ λάθος και η σταθερή απόκλιση φαίνεται. Διάγραμμα από τον Parzefall (1979).

τη (εικόνα 8).

Σε όλες τις φάσεις του πειράματος, ο μέσος αριθμός των επιθετικών προσπαθειών ήταν μηδέν. Σε ανάμεικτα πειράματα η πλειοψηφία των αρσενικών της σπηλιάς αρχικά επιτέθηκαν κατά των επίγειων οργανισμών που είχαν αναπαραγωγική συμπεριφορά. Μόνο λίγα αντέδρασαν προστατευτικά για μικρό χρονικό διάστημα. Κανένα αρσενικό των σπηλιών δεν εμφάνισε μια επιθετική αντίδραση. Επίγεια ψάρια που πειραματίστηκαν στο σκοτάδι με την βοήθεια υπέρυθρου φωτός, εμφάνισαν ένα επιθετικό μοντέλο, το ονομαζόμενο χτύπημα της ουράς. Η επιθετική συμπεριφορά στο *P. mexicana* φαίνεται ότι βασίζεται κυρίως στην οπτική επικοινωνία. Γι' αυτό τον λόγο, η ελάττωση της επιθετικότητας μέσα στην σπηλιά μπορεί να είναι αποτέλεσμα του μειωμένου οπτικού προσανατολισμού. Στην περίπτωση αυτή, το χτύπημα της ουράς δεν θα έπρεπε να μειωθεί, μιας και μπορεί να γίνει αντιληπτό χωρίς οπτική επικοινωνία. Δεν υπάρχει καμιά σημαντική διαφορά ανάμεσα στον αριθμό των χτυπημάτων της ουράς και άλλων επιθετικών κινήσεων στα ψάρια της σπηλιάς. Εντούτοις αυτή η ελάττωση πρέπει να ληφθεί υπόψιν γενετικά για όλα τα επιθετικά μοντέλα.

Για να επιβεβαιωθεί αυτή η υπόθεση, διασταυρώθηκαν πληθυσμοί των σπηλιών και επιγείων ψαριών και όλες οι γενιές πειραματίστηκαν για την επιθετικότητά τους. Οι εικόνες 9 και 10 παρουσιάζουν την κατανομή συχνότητας της ανύψωσης των πτερυγίων και η θέση S. Οι πατρικές γενιές διακρίνονται καθαρά. Η F1 και F2 διασταυρώσεις δείχνουν μία περισσότερο ή λιγότερο ενδιάμεση αξία για τον μέσο όρο (δείχνεται με το βέλος). Η αναμενόμενη διάκριση στα backcrosses είναι εμφανής μό-

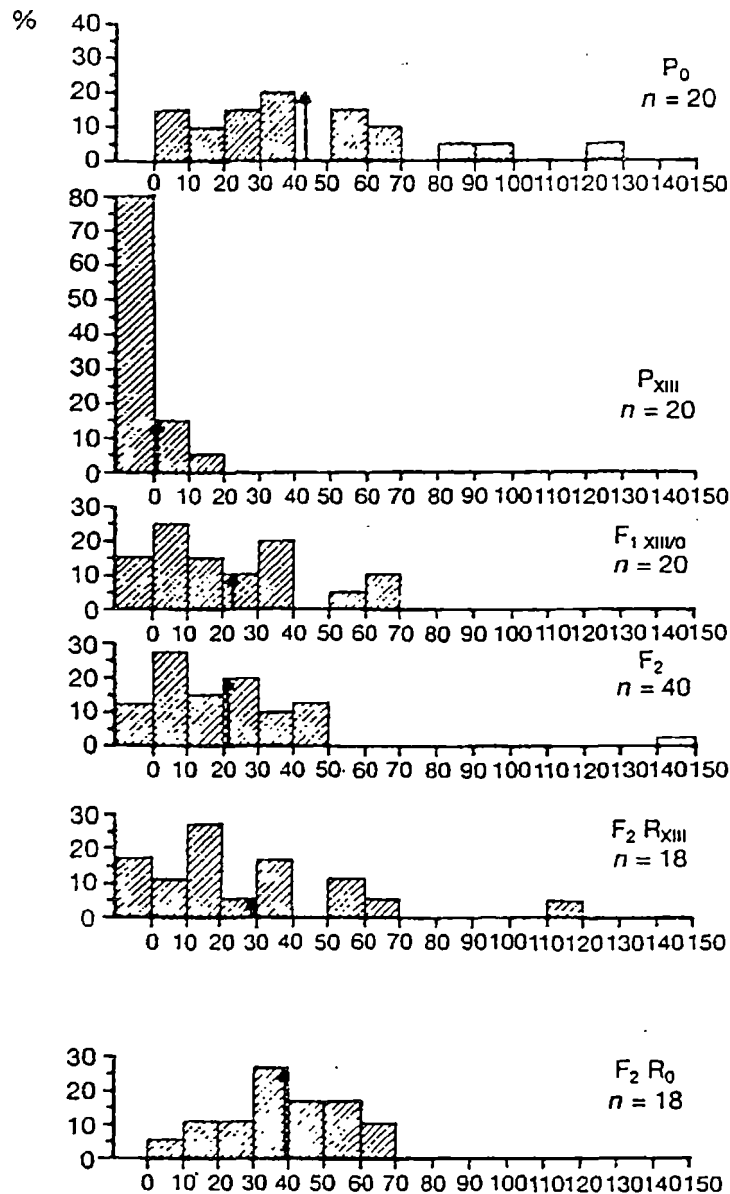
νο στην ανύψωση των πτερυγίων. Χωρίς λεπτομερή εξέταση μπορούμε να πούμε ότι τα στοιχεία αυτά επιβεβαιώνουν την υπόθεση.



ΕΙΚΟΝΑ 9: Επιθετικότητα του πτερυγίου του *Roecilia meicana*. Συχνότητα διανομής στους επιγείους πληθυσμούς (P_0), πληθυσμός σπηλιάς (P_{XIII}) και η γενεά υβριδίων. Τα βέλη δείχνουν σημαντικές αξίες. Διάγραμμα από τον Parzefall (1979).

Σε τεστ που έγιναν στην γενιά F_2 απέτυχαν να βρουν συσχέτιση μεταξύ της διάμετρου του ματιού και της επιθετικότητας των αρσενικών. Όμως παρόλο τον ελεύθερο ανασυνδυασμό, υπάρχει μια θετική συσχέτιση στην γενιά F_2 για αρκετά επιθετικά μοντέλα που βρίσκονται στον επίγειο τύπο. Η ελάττωση όλων των επιθετικών μοντέλων

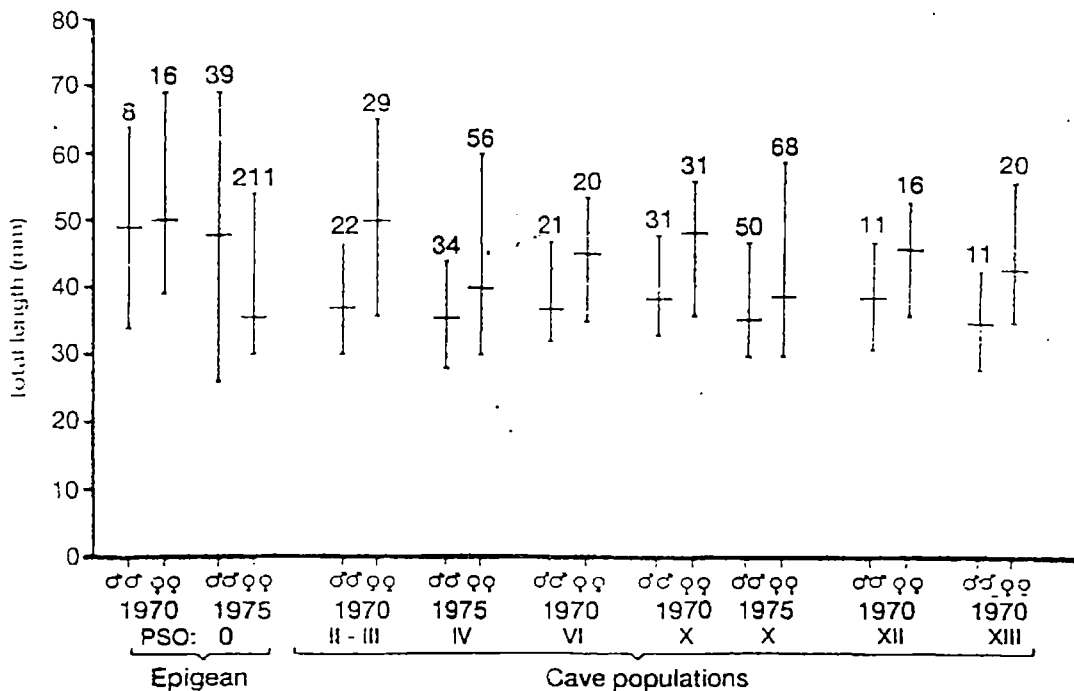
συγκρινόμενη με τους κατοίκους της επιφάνειας του πληθυσμού των σπηλιών είναι περίπου ίση (Parzefall 1979).



ΕΙΚΟΝΑ 10: S- θέση του *Poecilia mexicana*. Για εξηγήσεις δες εικόνα 17.9. Διάγραμμα από τον Parzefall (1979).

Ανάμεσα στα άλλα βρέθηκε ότι ένα κολοσυνδεδεμένο polygenic σύστημα εκθέττας συμπληρωματική γονιδιακή αλληλεπίδραση αφού ελέγχει την κληρονομικότητα της επιθετικής συμπεριφοράς στο *P. mexicana*.

Σαν αποτέλεσμα της ελάττωσης της επίθεσης θα περιμέναμε μια αλλαγή στο μέσο μέγεθος των αρσενικών, αφού δεν αποτελεί πλέον αναπαραγωγικό πλεονέκτημα το μεγάλο μέγεθος. Διαγράφοντας το συνομικό μήκος διαφορετικών δειγμάτων από το εξωτερικό έως το πίσω μέρος της σπηλιάς, βλέπουμε μια μείωση του μεγέθους των αρσενικών στην σπηλιά (εικόνα 11).



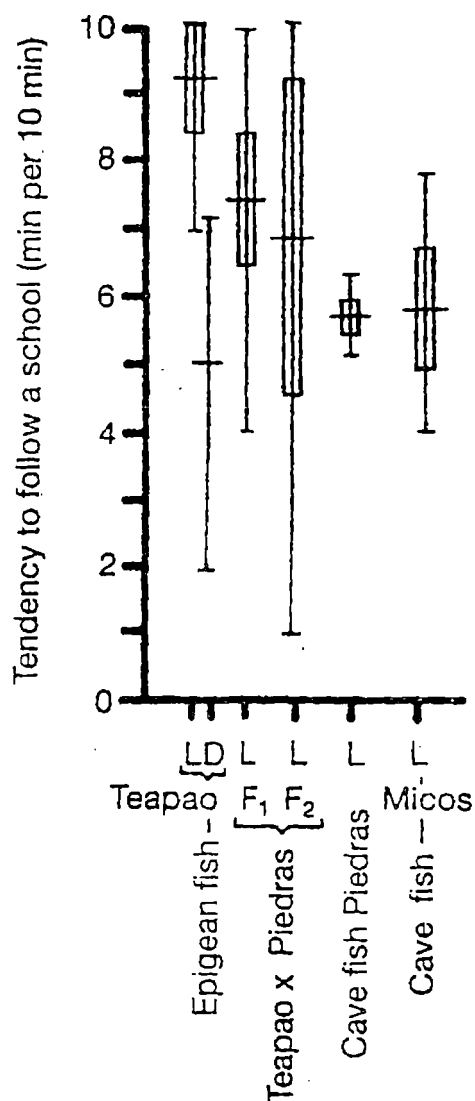
ΕΙΚΟΝΑ 11: Συνολικό μήκος (η δίνει κορυφαία σειρά πλακών) των αρσενικών και θηλυκών σε διαφορετικά δείγματα του *Roecilia mexicana* συλλεγόμενα σε φυσικές κατοικίες. Διαγραμμα από τον Parzefall (1979).

Δύο υποθέσεις εξηγούν την μειωμένη επίθεση του *P. mexicana* σ' αυτή την σπηλιά. Τα μοντέλα επιθετικής συμπεριφοράς δεν μπορούν να γίνουν ορατά στο σκοτάδι. Γι' αυτό δεν είναι πια αποτελεσματική η ζυγοσταθμική επιλογή που γίνεται με βάση την επιθετική συμπεριφορά. Για μια μεγάλη περίοδο, αυτό οδηγεί σε εκφυλισμό της επίθεσης. Κάποιος ίσως διαφωνήσει ότι το χτύπημα της ουράς γίνεται ακόμα και πως θα μπορούσε να προσδιοριστεί από την πλευρική γραμμή μέσα στο σκοτάδι, έτσι θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί σαν μια βάση για απαραίτητη επίθεση μέσα στην σπηλιά. Το γεγονός ότι το χτύπημα της ουράς εμφανίζει ίδιο βαθμό ελάττωσης με τα άλλα επιθετικά μοντέλα και ο κατά πολύ μεγαλύτερος βαθμός ελάττωσης στην επιθετική συμπεριφορά σε σχέση με το μειωμένο μάτι, δείχνει ότι αυτές οι αλλαγές θα εξηγηθούν καλύτερα από μια πίεση επιλογής η οποία θα ενεργήσει άμεσα ενάντια στην επίθεση. (ΕΙΚΟΝΑ 11) Η επιλογή μπορεί να προκαλέσει αλλαγές γρηγορότερη απ' ότι η απουσία σταθεροποιητικής επιλογής. Το τελευταίο γενικά προκαλεί την ελάττωση του ματιού στην σπηλιά.

24. ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΩΝ ΚΟΠΑΔΙΩΝ

Δύο είδη που έχουν ήδη αναφερθεί, το *Astyanax fasciatus* και το *Roecilia mexicana*, έχουν την τάση να βρίσκονται σε κοπάδια ώστε να έχουν κοινή οργάνωση στις επίγειες κατοικίες. Υπάρχουν λίγες αποδείξεις, από παρατηρήσεις στο πεδίο και το εργαστήριο, ότι το είδος *A. fasciatus* δεν παρουσιάζει αναστάτωση που να προκαλείται για παράδειγμα από θηρευτές ή παρατηρητές και τείνει να υπερασπίζεται μικρές ατομικές

επικράτειες. Αυτό επιβεβαιώνεται από περαιτέρω μελέτες. Εντούτοις η συμπεριφορά αυτή δεν έχει παρουσιαστεί σε πληθυσμούς των σπηλιών. (Parzefall, 1979, 1983). Στα παρακάτω είδη ψαριών των σπηλιών που μελετήθηκαν από τους Berti και Thines (1980) και Jankowska και Thines (1982) δεν υπήρχε κοπαδιαστή συμπεριφορά: (*Caecobarbus geertsi* (Cyprinidae), *Barbopsis devechii* (Cyprinidae) και *Vegitglanis zammaranoi* (Clariidae). Όλα αυτά τα ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές εμφανίζουν ένα σπάνιο χωρικό καταμερισμό στις φυσικές κατοικίες και στα ενυδρεία. Στα είδη *P. mexicana* και *A. fasciatus* τα ψάρια κολυμπούν χωρίς επαφή, διασκορπισμένα στην περιοχή της σπηλιάς. Αυτό φαίνεται ευκολότερα στο *Astyanax* που έχει χαμηλό πυκνότητα πληθυσμού. Απουσία κοπαδιών βρέθηκε επίσης σ' ένα επίγειο πληθυσμό τον *A. fasciatus* ο



ΕΙΚΟΝΑ 12: Τάση να ακολουθούν οι school του *Astyanax fasciatus* σε λεπτό κατά 10 λεπτά. Δοκιμές με μονά δείγματα του πληθυσμού επίγειου Teapao, το υπόγειο Micos και Piedras, τα F1 και F2 υβρίδια. Στα υβρίδια, μόνο τα δείγματα με καλή οπτική απόκριση χρησιμοποιούνται. L, φως; D, σκοτάδι; μέσος όρος ($n=10$ για το καθένα), σταθερή απόκλιση (κουτιά) και συνολική μεταβλητικότητα (κάθετες γραμμές) δείχνονται. Διάγραμμα από τον Parzefall.

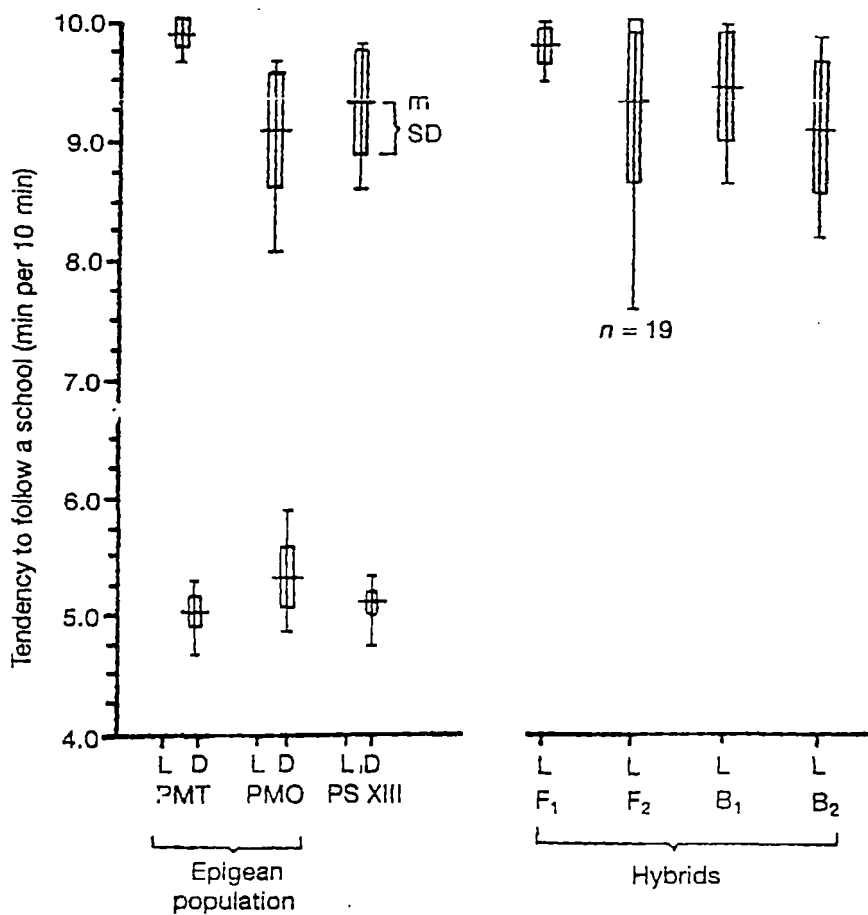
οποίος ζει σε μια είσοδο σπηλιάς και εμφανίζει μία σχέση με την σπηλιά (Ramero, 1983).

Από διαφορετικές μελέτες σχετικά με την συμπεριφορά των κοπαδιών (Partiridge και Pitcher, 1980) έγινε καλά γνωστή η σημασία του οπτικού προσανατολισμού. Ατομικά *saithe*, τα *Pollachius vireus* που τυφλώθηκαν με αδιαφανή καλύμματα στο μάτι ήταν ικανά να σχηματίσουν κοπάδια των 25 φυσιολογικών *saithe*, πιθανών χρησιμοποιώντας τα όργανα της πλευρικής γραμμής. Το αποτέλεσμα αυτό δεν σημαίνει ότι τα τυφλά *saithe* θα σχημάτιζαν κοπάδια in the wild (Pitcher et al, 1976) ενώ τα ψάρια των σπηλιών δεν φαίνεται να λειτουργούν μ' αυτό τον τρόπο.

Το επίγειο είδος *A. fasciatus* που παρατηρήθηκε στο σκοτάδι με υπέρυθρο, διέκοψε το κοπάδιασμα. Η απώλεια του οπτικού προσανατολισμού θα μπορούσε να είναι η άμεση αιτία για την απουσία κοπαδιών στις σπηλιές. Άλλη πιθανότητα είναι ότι η γενετική βάση γι' αυτή την συμπεριφορά έχει αλλάξει μετά από μεγάλη περίοδο ζωής μέσα στην σπηλιά χωρίς καμία σταθεροποιητική επιλογή για κοπάδιασμα.

Για να δοθεί απάντηση στις ερωτήσεις αυτές, πειραματίστηκε η τάση του *A. fasciatus* για κοπάδιασμα σε υβρίδια ενός τυφλού πληθυσμού της σπηλιάς Piedras και στον επίγειο πληθυσμό του ποταμού Teapaο. Για τα πειράματα αυτά χρησιμοποιήθηκαν μόνο τα υβρίδια που είχαν επιδείξει καλή οπτική απόκριση (ελάχιστον διαχωρισμός 15' λεπτά του τόξου). Παρόλο τον καλό οπτικό προσανατολισμό τα υβρίδια E2 και τα ψάρια με μάτια της σπηλιάς Micos, παρουσίασαν ασθενή τάση για κοπάδιασμα, και μια αυξημένη μεταβλητικότητα, από ότι τα επίγεια ψάρια (εικόνα 12). Παρόμοια πειράματα (Senkell, 1983,) έγιναν με ψάρια φυλογενετικά νέα σε σπηλιά Micos και μετά από επιλεκτική αναπαραγωγή για λειτουργικά μέτια. Σ' αυτά τα πειράματα η τάση για κοπάδιασμα ήταν ασθενέστερη απ' αυτή της διασταύρωσης E2. Από τα στοιχεία που παρουσιάστηκαν, καταλήγει κάποιος ότι στο είδος *A. fasciatus* που κατοικεί σε σπηλιές, φαίνεται να έχει μια ελάττωση γενετικά βασισμένη στην συμπεριφορά κοπαδιάσματος.

Στα υποανήλικα ψάρια του είδους *Peecelia mexicana* έγιναν πειράματα για να αποφευχθεί η αναπαραγωγική έλξη σαν παράγοντας. Κατά τη διάρκεια των πειραμάτων, τα επίγεια ψάρια του Rio Teapaο (εικόνα 13, PMT) πήγαν κοπαδιαστά προς το ορατό φως. Σε σύγκριση με αυτό τον πληθυσμό, η τάση των conspecifics να ακολουθούν το κοπάδι, ήδη μειώθηκε σ' ένα επίγειο πληθυσμό (PMO), που πιάστηκε σε θολό ποτάμι και που περιείχε θείο, ενώ έβγαινε έξω από την σπηλιά. Δεν υπάρχει καμία διαφορά σε σχέση με τον πληθυσμό της σπηλιάς (εικόνα 13, PSXIII). Και στους δυο αυτούς πληθυσμούς υπήρχε εντυπωσιακά μεγαλύτερη μεταβλητικότητα σε σχέση με τα επίγεια ψάρια. Εντούτοις, στο σκοτάδι τα κοπάδια δεν έδειξαν καμία προτίμηση. Επιπρόσθετα πειραματίστηκαν υβρίδια ανάμεσα στα επίγεια ψάρια και στα ψάρια των σπηλιών. Τα υβρίδια F1 ήταν στο ίδιο επίπεδο με τα επίγεια ψάρια. Αντίθετα η F2 γενιά διέφερε από τα επίγεια ψάρια στον μέσο όριο και στην υψηλότερη μεταβλητικότητα. Στα Backeross υπάρχει μια σημαντική διαφορά στην B2 σε σχέση με τα επίγεια ψά-



ΕΙΚΟΝΑ 13: Τάση να ακολουθούν οι school of subadult *Poecilia mexicana* in min per 10 min. Αποτελέσματα και εξήγηση στην εικόνα 12. ($n = 10$ εκτός αν σηματοδεύτηκαν). Δοκιμές με μονά δείγματα στο φως (L) στο σκοτάδι (D) δύο επίγειων, ενός πληθυσμού σπηλιάς και υβριδίων. Διάγραμμα από τον Parzefall.

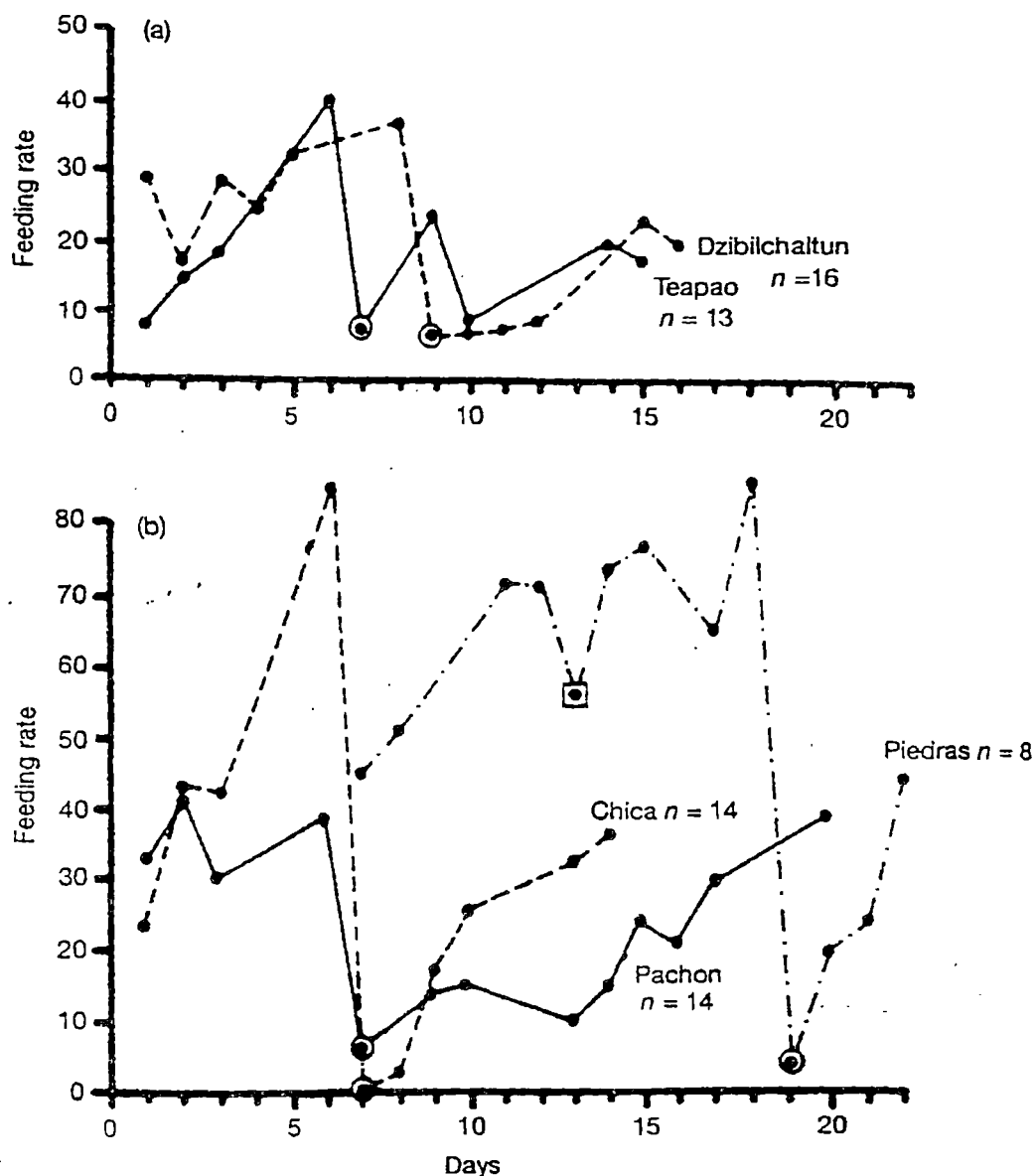
ρια. Έτσι μπορούμε να πούμε ότι μια ελάττωση, βασισμένη γενετικά, της τάσης για κοπάδια στο *P. mexicana* ήδη έλαβε χώρα στον επίγειο πληθυσμό κοντά στην είσοδο της σπηλιάς. Η αιτία μπορεί να είναι το θολό νερό που ίσως δημιουργεί δυσκολίες στον οπτικό προσανατολισμό (Parzefall).

2.5 ΑΝΤΙΔΡΑΣΗ ΠΑΝΙΚΟΥ

Η αντίδραση πανικού ή τρόμου εμφανίζεται περιορισμένα στα Ostariophysii (Preiffer, 1977). Το "Schreckstoff" είναι ένα φαινόμενο πανικού που απελευθερώνεται από το σύνολο των κυττάρων της επιδερμίδας, όταν καταστρέφεται. Τα πανικόβλητα conspecifics αντιδρούν αναζητώντας κάλυψη, πυκνότερη συνάθροιση, γρήγορη κολύμβηση ή ακινησία. Μέχρι τώρα από τα ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές, μόνο το *Astyanax fasciatus* της σπηλιάς Chica που δοκιμάστηκε από τον Pfeiffer (1963) και τους Thines και Legrain δεν έδειξε καμιά αντίδραση πανικού ενάντια own-skin extract or alarm substance του επίγειου *A. fasciatus*. Εντούτοις αποδείχθηκε ότι ο πληθυσμός των σπηλιών έχει την ουσία του πανικού, γιατί τα επίγεια ψάρια αντέδρασαν καλά σε κομμάτια δέρματος των ψαριών Chica. Είναι πιθανό ο πληθυσμός των σπηλιών να μπορεί

να αντιληφθεί την ουσία του πανικού με το καλό αναπτυγμένο οσφρητικό σύστημα, μια και αμέσως ψάχνει για τροφή όταν ρίχνονται κομμάτια κρέατος μέσα στο ενυδρείο. Οι Thines και Legrain (1973) περιέγραψαν μια παρόμοια αντίδραση στο *S geertsii*: η ουσία πανικού προκαλεί ψάξιμο μπρος τον πυθμένα.

Η κληρονομικότητα της αντίδρασης πανικού μελετήθηκε σε υβρίδια ανάμεσα σ' ένα επίγειο και ένα πληθυσμό της σπηλιάς Pachon του *A. fasciatus* (Pfeiffer 1966). Όλα τα υβρίδια F1 που δοκιμάστηκαν ανταποκρίθηκαν στην ουσία πανικού. Ο ρυθμός διαχωρισμού στις γενιές F2 και F2R οδηγεί στην εξήγηση ότι δύο επικρατείς παράγοντες ευθύνονται για την αντίδραση τρόμου. Αλλά τα αποτελέσματα από την διασταύρωση με τα ψάρια της σπηλιάς δεν ταιράζουν απόλυτα μ' αυτή την υπόθεση.



ΕΙΚΟΝΑ 14: Υπολογισμός ταΐσματος σε επιφάνεια νερού σε (α) δύο επίγειων και (β) τριών πληθυσμών σπηλιά του *Astyanax fasciatus*. •Πρόσθεση τροφής • περικύκλωση, προσθήκη τρομακτικών ουσιών, • κουτιά πρόσθεση του *Petrophyllum* δέρματος.

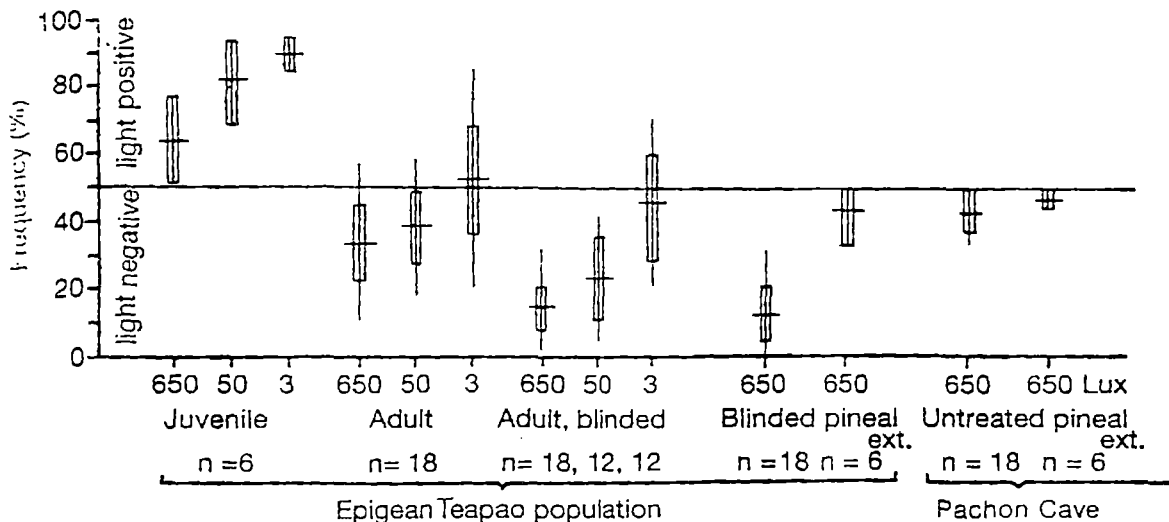
Ο Pfeiffer (1963) προσπάθησε να εξηγήσει την απώλεια της αντίδρασης τρόμου σε σχέση με την απουσία θηρευτών μέσα στην κατοικία της σπηλιάς. Οι Thines & Legrain (1973) ακολουθούν την εξήγηση αυτή για το *Carrobarbus geerzi*.

Σε μία λεπτομερή μελέτη (Fricke 1988, Parzefall και Fricke 1989) αποδείχθηκε ότι μερικά μόνο μοντέλα της συμπεριφοράς πανικού ελαττώνονται στους κατοίκους της σπηλιάς *A. fasciatus*: αναζήτηση κάλυψης στον πυθμένα, γρήγορη κολύμβηση (ζικζακ) και ακινησία. Εντούτοις, όλοι οι πληθυσμοί των σπηλιών που δοκιμάστηκαν, απέφυγαν την περιοχή όπου επικρατούσε μεγάλη ταραχή. (Έικονα 14). Στα ψάρια των σπηλιών παρατηρήθηκε μια υψηλή κολυμβητική δραστηριότητα. Η πανικοβλημένη συμπεριφορά φαίνεται να αλλάζει κατά την διάρκεια προσαρμογής στο σκοτάδι: τα οπτικά σημάδια πανικού μειώθηκαν. Η αντίδραση αποφυγής που είναι αποτελεσματική στο σκοτάδι, υπάρχει ακόμα. Η μεγάλη κολυμβητική δραστηριότητα, είναι πιθανόν να οδηγεί τα ψάρια μακριά από την περιοχή των θηρευτών. Δυστυχώς, σ' όλες τις σπηλιές που μελετήθηκαν των *Astyanax*, κανένας θηρευτής δεν έχει εντοπισθεί. (Mitchell et. al 1977, Parzefall 1983). Είναι πολύ πιθανό ότι σπηλιές με πολλά ψάρια, τα *bats* (*Noctilio leporinus*) ζουν σε βάρος των ψαριών των σπηλιών (Wilkens 1988). Εντούτοις είναι υπαρκτός ο καννιβαλισμός. Στη σπηλιά *Micos* έχει παρατηρηθεί ότι τα μεγαλύτερα ψάρια εμφανίζουν συμπεριφορά θήρευσης έναντι των μικροτέρων (Parzefall 1973). Αυτή η παρατήρηση είναι όμοια με μελέτες των Wilkens και Burns (1972) οι οποίοι σημείωσαν την παρουσία μικρών *Astyanax* στο στομάχι των ψαριών της *Micos*. Η συμπεριφορά πανικού είναι ανεξάρτητη από την ηλικία: μπορεί αρχικά να παρατηρηθεί σε ψάρια ηλικία 46 ημερών (Pfeiffer 1966), όσο και σε νεαρά *A. Fasciatus* που δεν προστατεύονται από την αντίδραση πανικού.

2.6. Συμπεριφορά Φωτοτακτισμού

Η αντίδραση στο φως των επίγειων τύπων και αυτών των σπηλιών στα *A. Fasciatus* είναι αντικείμενο διαφόρων μελετών (Langecker 1989, 1990). Πρόσφατα ο Langecker, απέδειξε με πειράματα επιλογής προτίμησης, ότι η απόκριση σε φωτοτακτισμό στα άθικτα, επίγεια ψάρια, μεταβάλλεται πάρα πολύ. Αυτά τα ψάρια προτιμούν ένα μέσο επίπεδο φωτισμού παρά μια χαμηλή ή υψηλότερη ένταση φωτισμού. Τα ενήλικα εμφανίζουν μια θετική απόκριση στο φως, κάτω απ' όλες τις συνθήκες φωτισμού που δοκιμάστηκαν, ενώ τα ενήλικα είναι ελαφρώς αρνητικά στο φως. (Έικονα 15). Η αρνητική συμπεριφορά στο φως αυξάνεται σημαντικά στα τυφλά ψάρια.

Τα τυφλά επίγεια ψάρια που έχουν *pine - alectomiaed*, φανερώνουν την σημασία του κωνοειδούς οργάνου για την αντίληψη του φωτός και την φωτοτακτική συμπεριφορά. Ο φωτοτακτικός δείκτης είναι στο ίδιο επίπεδο και για τους πληθυσμούς των σπηλιών. (Έικονα 15). Σε αντίθεση με τα επίγεια ψάρια, η μετακίνηση του κωνοειδούς οργάνου δεν έχει σημαντική επίδραση στα ψάρια των σπηλιών. Έτσι, διαφορές στην συμπεριφορά φωτοτακτισμού στα ψάρια των σπηλιών, θα μπορούσε να προκληθεί από

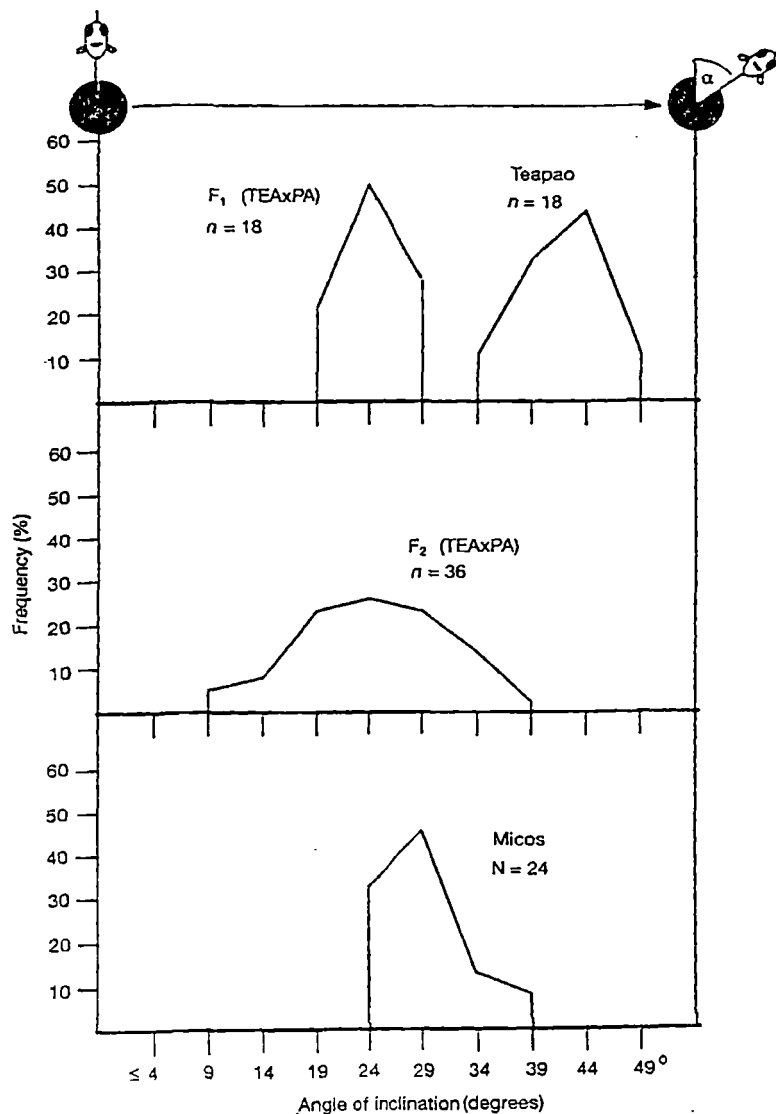


ΕΙΚΟΝΑ 15: Προτίμηση της φωτεινής περιοχής των *Astyanac fasciatus* σε ένα πείραμα διαλογής φωτός- σκοταδιού. Μέσος όρος και μεταβλητές τυφλών, με μάτια και κωνοειδών επίγειων ψαριών και του τυφλού ψαριού της σπηλιάς Pachon κάτω από διαφορετικές συνθήκες φωτός.

μια ελάττωση στα μέρη του κωνοειδούς οργάνου. Αλλά *ultrastuetualliy* υπάρχει μικρή αλλαγή σ' αυτό το όργανο. Επιπλέον, ο βαθμός διαφοροποίησης των φωτοληπτικών κυττάρων φανερώνει ότι είναι ακόμα ευαίσθητα (Langecker 1990). Έτσι η διαφορετική φωτοτακτική απόκριση των ψαριών της σπηλιάς πρέπει να είναι μια αληθινή παλινδρόμηση συμπεριφοράς. Η εμμονή των φωτοληπτικών κυττάρων στο κωνοειδές όργανο ακόμη και των φυλογεννητικά ώριμων ψαριών της Pachon, προτείνει ότι υπάρχει μια βιολογική σημασία, η οποία μέχρι τώρα είναι άγνωστη.

2.7. Αντίδραση του ραχιαίου τμήματος στο φως

Με κάποιες εξαιρέσεις, σχεδόν όλα τα ψάρια κολυμπούν με το πίσω μέρος τους, κατά μήκος του φωτός. Αυτός ο κατακόρυφος προσανατολισμός του ραχιοκοιλιακού άξονα κατευθύνεται από την διεύθυνση του φωτός και της βαρύτητας. Αν η διεύθυνση του φωτός αλλάζει, τα ψάρια εμφανίζουν μια αντισταθμική αντίδραση. Η αντίδραση αυτή καταλήγει σε μια εκτροπή απ' την κανονική κατακόρυφη θέση και μπορεί να μετρηθεί πειραματικά σαν γωνία κλίσης. Η γωνία κλίσης είναι συγκεκριμένη για τα είδη και γενετικά ελεγχόμενη. (Bogenschutz, 1961). Η ραχιαία αντίδραση στο φως εξαρτάται απ' την λειτουργικότητα των ματιών. Σε μια μελέτη συμπεριφοράς του *A. Fasciatus*, κατά την διάρκεια αναπαραγωγής με διασταύρωση ψαριών με λειτουργικά μάτια, ο Langenker (1990) βρήκε ότι η γωνία της κλίσης πρέπει να έχει αλλάξει στα ψάρια των σπηλιών. (Εικόνα 16) Χρησιμοποιώντας το νεαρό πληθυσμό της σπηλιάς Micos μετά από επιλογή για λειτουργικά μάτια, βρήκε ανάλογα αποτελέσματα (εικόνα 16). Αυ-



ΕΙΚΟΝΑ 16: Αντίδραση του *Astyanax fasciatus* στο ραχιαίο φως. Συχνότητα διανομής στους επίγειους πληθυσμούς, F1 και F2 είναι υβρίδια του τυφλού ψαριού της σπηλιάς Pachon και του ψαριού της σπηλιάς Micos. Όλα τα δείγματα των δοκιμών είχαν λειτουργικά μάτια.

τό το σύστημα ανεξάρτητα από τα μάτια, έχει σχεδόν οπισθοχωρήσει στα ψάρια των σπηλιών. Η οπισθοχώρηση είναι γενετικά βασισμένη σ' ένα πολυγενετικό σύστημα, τουλάχιστον τριών γενετικών παραγόντων.

2.8. Circadian Clock

Το circadian clock στα ψάρια, πρέπει να έχει συγχρονιστεί από εξωτερικά ερεθίσματα που ονομάζονται zeitgeber (Forcing σημάδια), κυρίως φως και θερμοκρασία (Bunnigig 1973). Συνήθως, αυτά τα ερεθίσματα δεν υπάρχουν στις σπηλιές. Τα επίγεια ψάρια που δοκιμάστηκαν στο σκοτάδι, εμφανίζουν έναν ελεύθερα κατανεμημένο ενδογενή ρυθμό που είναι καθημερινός σε σχέση με την κινητική τους δραστηριότητα. Έτσι τίθεται η ερώτηση για το αν οι κάιοικοι των σπηλιών που ήδη ζουν στο σκοτάδι ή με περισσότερο ή λιγότερο σταθερή θερμοκρασία για μεγάλο διάστημα, υπάρχει ακόμα ένας τέτοιος ενδογενής circadian ρυθμός. Σε μια ομάδα από bind A. Fasciatus

άγνωστης προέλευσης, οι Erckens και Weber (1976) έβρισκαν συχνά ένα στα τέσσερα *postoscillation* αφού τα ψάρια είχαν μεταφερθεί από φωτεινούς- σκοτεινούς κύκλους (LD) σε σκοτάδι. Αφού τα *postoscillations* είχαν αποσβεστεί, τα ψάρια φαίνεται να γίνονταν μη περιοδικά ενεργά. Σε ανάλογες μελέτες με ψάρια της σπηλιάς Pachon, ασθενείς *circadian* περιοδικότητες έχουν καθοριστεί σε συνεχές σκοτάδι μετά από ένα φωτεινό- σκοτεινό κύκλο 12 ωρών μόνο. Χρησιμοποιώντας κύκλους διαφορετικής διάρκειας, το φαινόμενο αυτό έκλειπε. Αυτές οι περιοδικότητες καθορίζονταν από την μαθηματική εξίσωση της σύνθετης αποδιαμόρφωσης. Στα επίγεια *A. Fasciatus* με μάτια, οι κύκλοι των *circadian* δραστηριοτήτων ήταν αρκετά εμφανής στο σκοτάδι. (Erckens 1981, Erckens και Martin 1982 a, b). Οι Thines και Weyers (1978) έχουν περιγράψει μια μη περιοδική κινητική συμπεριφορά στο σκοτάδι, στα τυφλά ψάρια της Pachon. Στην οικογένεια *Amblyopsidae*, τρία είδη έχουν πειραματιστεί (Poulson και Jegla 1969). Το *springfish Chologaster agassizi* το οποίο είναι λειτουργικά τυφλό ή δεν μπορεί να εστιάσει ένα αντικείμενο, έχει στην κατοχή του ένα *circadian clock*. Αυτά τα είδη είναι νυκτόβια σε επίγειες κατοικίες και τον χειμώνα πηγαίνουν υπόγεια, όπου αναπαράγονται. Σε αντίθεση οι *obligate* κάτοικοι των σπηλιών *Typhlichthys subterraneus* και *Amblyopsis rosae* δεν εμφανίζουν *circadian* συστατικά στην συμπεριφορά τους στο σκοτάδι. Αυτά τα δύο παραδείγματα των ψαριών που ζουν σε σπηλιές αντικατοπτρίζουν την γενική κατάσταση σ' όλα τα *obligate* ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές. Τα περισσότερο εξιδικευμένα ψάρια που κατοικούν σε σπηλιές δεν παρουσιάζουν κινητικές περιοδικότητες ή περιοδικότητα πολύ μικρής ακρίβειας. Καθώς η αλλαγή ανάμεσα στην δραστηριότητα και την ανάπαυση απεικονίζει τις πιο δραστικές αλλαγές στον μεταβολισμό, οι Lamprecht και Weber (1982) καταλήγουν ότι μια περιοδική οργάνωση του μεταβολισμού της ανάπαυσης και της δραστηριότητας δεν είναι απαραίτητη και ίσως ούτε ευνοϊκή μέσα στις σπηλιές.

3. Επιθετική εξέλιξη και συμπεριφορά

Η συζήτηση σχετικά με την επιθετική εξέλιξη επικεντρώνεται στην ελάττωση των ματιών και στην εναπόθεση χρωστικής. Αλλά η επιθετική εξέλιξη δεν είναι σε καμιά περίπτωση ενιαία στις σπηλιές. Υπάρχουν παραδείγματα σε ψάρια ή παράσιτα που γίνονται *sessile* (Dzwillo 1984). Αυτό που κάνει την επιθετική εξέλιξη στα ψάρια των σπηλιών πολύ ενδιαφέρον, είναι η πιθανότητα ότι η επιλογή μπορεί να έχει μικρό ρόλο σε σύγκριση με τη συγκέντρωση ουδέτερων μετατροπών και γενετικής ώθησης. Η ερώτηση ότι η επιλογή ή η ουδέτερη μετατροπή έχει τον επικρατέστερο ρόλο, δεν μπορεί να απαντηθεί με βάση τις πρόσφατες γνώσεις μας (Culver 1982). Ο Kosswig (1948, 1963) έχει αποδείξει ότι στα ψάρια που εισέρχονται στις σπηλιές, διάφορα μοντέλα (π.χ. μάτια και εναπόθεση χρωστικής ή στο φυσικό χρωματισμό ιστών) εμφανίζουν αρχικά μεγάλη ποικιλότητα. Η υπόθεσή του είναι ότι η απουσία της σταθερής επιλογής επιτρέπει μια συγκέντρωση επιλεκτική ουδέτερων μετατροπών και αυτή η ποικιλότη-

τα μειώνεται κατά την διάρκεια της ζωής στη σπηλιά μέσα σ' ένα πληθυσμό λόγω της πίεσης της μετατροπής. Σε φυλογενετικά ώριμα ψάρια των σπηλιών, αυτό οδηγεί στη δημιουργία γενετικά ομοζυγωτών και περιορισμένης ποικιλότητας για τα ελαττωμένα πρότυπα. Άλλοι συγγραφείς υποστηρίζουν επιλεκτικές εξηγήσεις συμπεριλαμβάνοντας επιλογή για αυξημένη μεταβολική οικονομία (Roulson 1963) ή άμεσες επιδράσεις της pleiotropy (Barr 1968). Υπάρχει μόνο μια γενική ομολογία ότι η διαφοροποίηση των πληθυσμών των σπηλιών σε σχέση με την επιθετική εξέλιξη, δεν μπορεί να συμβεί όταν υπάρχει γονιδιακή ανταλλαγή με επιφανειακούς πληθυσμούς.

Η επιθετική εξέλιξη που έχει παρουσιαστεί στα διαφορετικά χαρακτηριστικά συμπεριφοράς, δεν μπορεί να εξηγηθεί μόνο με μία από τις παραπάνω υποθέσεις. Η υπόθεση της ουδέτερης μετατροπής φαίνεται να είναι η πιο πιθανή εξήγηση για την μείωση του κυκλικού ρολογιού, της ραχιαίας επίδρασης του φωτός, της φωτοτακτικής συμπεριφοράς και της έλλειψης κοπαδιαστής συμπεριφοράς. Για να δοκιμάσουμε αυτή την υπόθεση, είναι απαραίτητα τα περισσότερα συγκριτικά στοιχεία σχετικά με τους κατοίκους των σπηλιών διαφορετικής ηλικίας. Αν αυτή η υπόθεση ισχύει, υπάρχει πιθανότητα να αποδείξει μεγαλύτερη ποικιλότητα γι' αυτά τα πρότυπα συμπεριφοράς σε φυλογενετικά νεώτερους πληθυσμούς των σπηλιών, σε σύγκριση με τον βαθμό ελάττωσης του ματιού. Η κυκλική δραστηριότητα, το κοπάδιασμα και η ραχιαία αντίδραση στο φως, είναι ανεξάρτητες από τις δικαιολογημένες αλλαγές και επομένως είναι καλά παραδείγματα για πειραματισμό. Εντούτοις, δεν μπορεί κανείς να αγνοήσει τα αντίθετα επιχειρήματα, ότι αυτοί οι χαρακτήρες μικρή ή χωρίς επιλεκτική αξία, στις σπηλιές αλλάζουν σαν pleiotropic, επιλογής για προσαρμοστικά πλεονεκτικούς χαρακτήρες (Barr 1968) ή από την άλλη πλευρά, ότι η μείωση αυτών των χαρακτήρων είναι ένα κοινομικό πλεονέκτημα: η αυξημένη μεταβολική οικονομία, κρατάει ενέργεια για τους οργανισμούς που ζουν σε σπηλιές (Roulson 1963). Έτσι η αντιστάθμιση για χαρακτηριστικά συμπεριφοράς του δεν είναι απαραίτητα σε σπηλιές, μπορεί να είναι ευπροσάρμοστη. Από την άλλη πλευρά η μείωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς, φαίνεται να προκαλείται πιθανών από επιλογή. Η μεγάλη μείωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς σε σχέση με το μάτι, το οποίο έχει ελαττωθεί ελαφρώς, υποστηρίζει την εξήγηση της επιλογής έναντι στην επίθεση στο *Poecilia mexicana*. Τα επιθετικά αρσενικά φαίνεται να μην έχουν μεγαλύτερο αναπαραγωγικό πλεονέκτημα εξαιτίας του κινδύνου της απώλειας επαφής με τα θηλυκά στο σκοτάδι, κατά την διάρκεια μιας επιθετικής σύγκρουσης εναντίον ενός αντιπάλου. Αυτός ο κίνδυνος αυξάνεται από το γεγονός ότι μόνο το δάγκωμα της ουράς είναι αποτελεσματικό στο σκοτάδι το οποίο απαιτεί μικρή απόσταση από τον αντίπαλο. Η πιο επιτυχής στρατηγική στο σκοτάδι, θα μπορούσε να είναι μια γρήγορη γονιμοποίηση μετά από μια σύντομη nipping επαφή. Τέτοια συμπεριφορά υπάρχει ανάμεσα σε μικρά αρσενικά των επίγειων κατοικιών. Η απουσία μεγαλύτερων αρσενικών στον πληθυσμό της σπηλιάς, υποστηρίζει αυτή την υπόθεση (Parzefall 1979).

Η αφθονία της τροφής στη σπηλιά των *Poecilia*, μας επιτρέπει να αγνοήσουμε τη διαφύλαξη της ενέργειας σαν ένα άλλο λόγο για την μείωση της επίθεσης. Εντούτοις η μελέτη του *Bechler* (1983) πάνω στα *Amblyopsidae* έχει επιδείξει το φαγητό σαν πρωτογενή επιδεκτική επιρροή. Όμως πολλά γεγονότα δεν συμφωνούν με την υπόθεση ότι η μείωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς εξυπηρετεί για την διαφύλαξη ενέργειας. Έτσι αυτή η μείωση, μπορεί να εξηγηθεί σαν συνέπεια των μειωμένου μεταβολικού ρυθμού και της γονιμότητας η οποία επιτρέπει μια ελάττωση στην εμφανή αγωνιστική συμπεριφορά με συνεχή προσαρμογή στη ζωή της σπηλιάς. Για το *Astyanax fasciatus* είναι απαραίτητα περισσότερα στοιχεία από διαφορετικούς πληθυσμούς σπηλιών, για να καταλάβουμε την μείωση της αγωνιστικής συμπεριφοράς. Στα επίγεια ψάρια, το να *ramming* ένα αντίπαλο, συμβαίνει και στο σκοτάδι και αυξάνει σε ψάρια πεινασμένα που μελετήθηκαν στο φως (*Brust- Burchards* 1980: *Dolle* 1981). Έτσι τα *A. mexicanus* θα μπορούσαν να είναι ικανά να υπερασπιστούν τις πηγές τροφής στη σπηλιά. Αλλά στη σπηλιά *Pachon*, τα ψάρια τρέφονταν μαζί χωρίς καμιά επίθεση και στην σπηλιά *Chica*, δεν υπήρχε αντίδραση στο προσφερόμενο φαγητό (*Parzefall* 1983). Μέχρι τώρα, μπορούμε να πούμε ότι η χαμηλή πυκνότητα των *A. mexicanus* στις σπηλιές σε σχέση με αρκετή τροφή στον τύπο του *bat guano*, δεν προβάλλει αγωνιστική συμπεριφορά σ' αυτή την κατοικία.

Οι αλλαγές της συμπεριφοράς στη θέση του κεφαλιού και της αντίδρασης πανικού στο *A. fasciatus* είναι ευπροσάρμοστες. Η εξελικτική πρόοδος των *tastatory* προϋποθέτει αλλαγές στην κίνηση της θέσης του κεφαλιού (*Schemmel*, 1980). Αν η τροφή είναι κατανοημένη στον πυθμένα της κατοικίας, φαίνεται να είναι χρήσιμη η τακτική να ψάχνει σε μια γωνιά περίπου 45° με αργές κινήσεις (ζικ-ζακ). (*Parzefall* 1983). Στην συμπεριφορά πανικού, μόνο αυτά τα πρότυπα επιμένουν, τα οποία είναι αποτελεσματικά στο σκοτάδι.

4. Επίλογος

Στα παραδείγματα των διαφορετικών χαρακτηριστικών της συμπεριφοράς που παρουσιάστηκαν, η χημική επικοινωνία είναι η πιο σπουδαία μέθοδος επικοινωνίας στις σπηλιές. Ακουστικά ή χειροπιαστά ερεθίσματα υπάρχουν επίσης, αλλά εδώ δεν υπάρχουν πολλά ακριβή στοιχεία.

Είναι φανερό, ότι παρόλη την επιθετική εξέλιξη για αγωνιστική συμπεριφορά, κοπάδια, αντίδραση πανικού και *circadian* δραστηριότητα, δεν υπάρχει παράδειγμα που να δείχνει την σταδιακή ελάττωση της όρασης ανάμεσα στα ψάρια που ζουν σε σπηλιές. Για το λόγο αυτό, η απουσία της όρασης είναι μια απαραίτητη υπόθεση για έναν επιτυχή αποικισμό μιας άφωτης κατοικίας. Σε κάθε περίπτωση που μελετήθηκε ο τύπος της επικοινωνίας που έχει εντοπιστεί στον τύπο της σπηλιάς, υπάρχει ήδη στους επίγειους συγγενείς του.

Σε μερικές σπηλιές η τροφή είναι πολύ σπάνια. Τα ψάρια που ζουν σε σπηλιές αντα-

ποκρίνονται στον αυστηρό τροφικό περιορισμό από ένα μειωμένο ρυθμό μεταβολής ή γονιμότητας. Πολλά άτομα, που είναι περιορισμένα σε σπηλιές στα Amblyopsidae δεν αναπαράγονται.

5. Περίληψη

Στα τελεόστεα ψάρια, μέλη από 14 οικογένειες έχουν αποικίσει σε σπηλιές με επιτυχία. Κυρίως τρεις απ' αυτές τις οικογένειες έχουν μελετηθεί για πιθανές προσαρμογές συμπεριφοράς στην κατοικία της σπηλιάς. Οι πιθανοί κάτοικοι των σπηλιών φαίνεται να χρειάζονται μια προσαρμογή για ζωή στην σπηλιά στην αναπαραγωγική τους συμπεριφορά, η οποία βασίζεται κυρίως στην χημική επικοινωνία. Εντυπωσιακό φαινόμενο αποτελεί η μείωση των διαφορετικών χαρακτηριστικών συμπεριφοράς που εκκείνονται από την circadian κινητική δραστηριότητα, την αντίδραση πανικού, το κοπάδιασμα και την επιθετική συμπεριφορά ως περιεχόμενο της διατροφικής συμπεριφοράς. Αυτές οι διαφορές στην συμπεριφορά ανάμεσα στους κατοίκους των σπηλιών και στους επίγειους συγγενείς, τους επιτρέπουν τη χρήση αυτών των ψαριών για μελέτες σχετικά με την εξελικτική γενετική συμπεριφορά εξαιτίας γόνιμων διασταυρώσεων. Σύμφωνα με τα παρόντα στοιχεία, είναι πιθανό στα ψάρια των σπηλιών ότι με μερικές εξαιρέσεις όπως της επιθετικής συμπεριφοράς, η επιλογή μπορεί να έχει μικρό ρόλο σε σχέση με την συγκέντρωση ουδέτερων μετατροπών. Για τους λόγους αυτούς, εργαστηριακές μελέτες και μελέτες στο πεδίο σχετικά με ψάρια που ζουν σε σπηλιές, φαίνεται ότι υπόσχονταν πολλά.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Tony J. Pitcher

Behaviour of teleost fishes / Second edition 1993