

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ  
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ**

**ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ  
ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

**ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ**

**Αικατερίνη Ε. Καμπόση**

**ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ ΑΙΣΘΗΣΕΩΝ ΣΤΑ ΘΑΛΑΣΣΙΑ ΘΗΛΑΣΤΙΚΑ**



**Επιβλέπουσα: Έλενα Μεντέ, Επίκουρη Καθηγήτρια**

**ΒΟΛΟΣ, 2007**



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ  
ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ & ΚΕΝΤΡΟ ΠΛΗΡΟΦΟΡΗΣΗΣ  
ΕΙΔΙΚΗ ΣΥΛΛΟΓΗ «ΓΚΡΙΖΑ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ»**

Αριθ. Εισ.: 6849/1  
Ημερ. Εισ.: 22-01-2009  
Δωρεά: Συγγραφέας  
Ταξιθετικός Κωδικός: ΠΤ - ΙΥΠ  
2007  
ΚΑΜ

**Μέλη της Τριμελούς Εξεταστικής Επιτροπής:**

- **Μεντέ Έλενα:** Επίκουρη Καθηγήτρια του Τμήματος Γεωπονίας  
Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
- **Εξαδάκτυλος Αθανάσιος:** Επίκουρος Καθηγητής του Τμήματος Γεωπονίας  
Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
- **Νεοφύτου Χρήστος:** Καθηγητής του Τμήματος Γεωπονίας  
Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας

**ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ**

<b>ΠΡΟΛΟΓΟΣ</b>	<b>4</b>
1. Εισαγωγή	5
2. Αντίληψη μέσω Μηχανικών Προσεγγίσεων	6
3. Η αίσθηση της Αφής	6
2.1 Υδροδυναμική Αντίληψη	14
2.2 Ακοή	17
4. Όραση	27
5. Αντίληψη μέσω Χημειούποδοχέων	36
4.1 Όσφρηση	36
4.2 Γεύση	37
6. Συμπεράσματα	41
<b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ</b>	<b>42</b>

## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η πτυχιακή αυτή διατριβή πραγματοποιήθηκε στο σύνολό της στο τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, της Σχολής Γεωπονικών Επιστημών, του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Θέμα της διατριβής είναι τα **‘Συστήματα Αισθήσεων στα Θαλάσσια Θηλαστικά’**. Επιβλέπουσα ήταν η Επίκουρη Καθηγήτρια κ. Έλενα Μεντέ, την οποία θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά για την προθυμία, τη βοήθεια και για το διδακτικό της έργο που μου προσέφερε καθ’ όλη τη διάρκεια των σπουδών μου. Σημαντική βοήθεια αποτέλεσαν και οι συμβουλές του μέλους της εξεταστικής επιτροπής κ. Αθανάσιο Εξαδάκτυλο. Επίσης, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον κ. Χρήστο Νεοφύτου που μέσω των διδακτικών του συγγραμμάτων συνέβαλε θετικά για την επίτευξη αυτού του πονήματος. Τέλος, νιώθω την ανάγκη να ευχαριστήσω τους δύο συμφοιτητές μου και συνάμα φίλους, Στάθη Μπαντίδο και Αλέξανδρο Στρατάκο για τις πολύτιμες συμβουλές και βοήθεια που μου προσέφεραν καθώς και για τη συμβολή τους στην υλοποίηση της παρούσας πτυχιακής διατριβής.

## 1. Εισαγωγή

Η οικολογία συμπεριφοράς, μια εξελικτική προσέγγιση της συμπεριφοράς των ζώων, θεωρεί ότι οι αποφάσεις που λαμβάνουν τα ζώα στο φυσικό τους περιβάλλον βασίζονται σε διεξοδική γνώση και επιφέρουν άριστες (από άποψη καταλληλότητας) αντιδράσεις συμπεριφοράς στην περιβαλλοντική ποικιλομορφία (Roitblat 1987, Kamil 1988, Krebs & Kacelnic 1991). Εφόσον η απόκτηση γνώσης πρέπει να βασίζεται σε λεπτές πληροφορίες που λαμβάνονται μέσω των αισθήσεων, η *αισθητηριακή βιολογία (sensory biology)* κατέχει θέση κλειδί για την κατανόηση του περίπλοκου κόσμου των θαλάσσιων θηλαστικών.

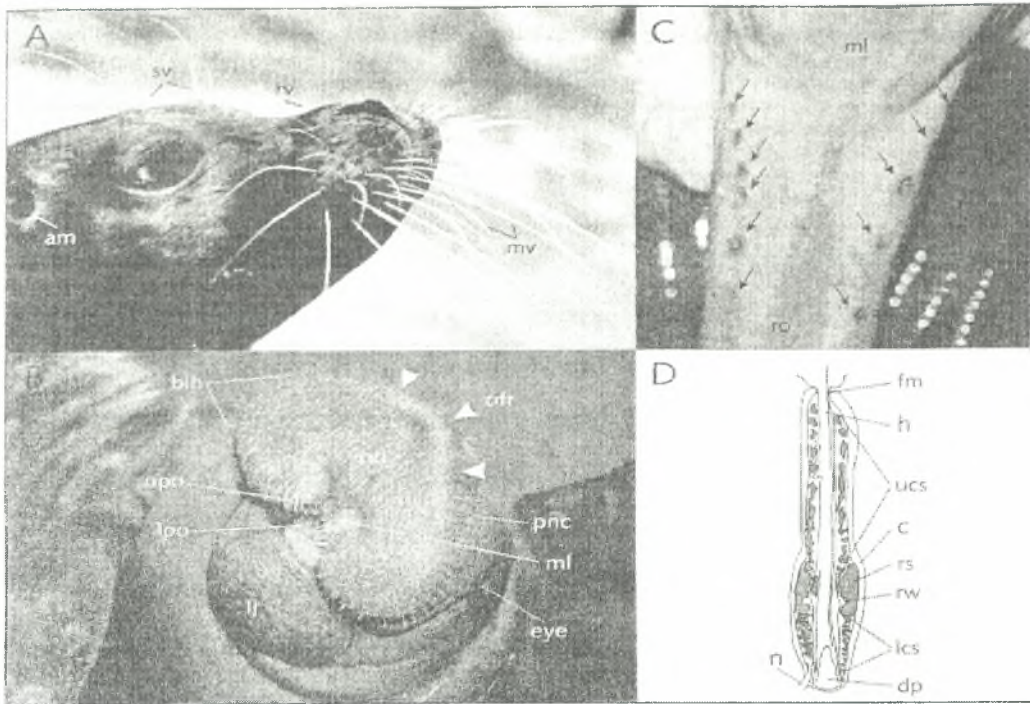
Παρακάτω εξετάζονται διάφοροι τύποι αισθήσεων. Παρ' όλα αυτά, τα πολύπλοκα προβλήματα με τα οποία έρχονται αντιμέτωπα τα θαλάσσια θηλαστικά, όπως είναι για παράδειγμα ο εντοπισμός της σωστής κατεύθυνσης, δεν μπορούν να γίνουν κατανοητά χωρίς μια οργανισμική ή πολυτροπική προσέγγιση. Παρ' όλο που, στα πλαίσια πειραμάτων, τα ζώα μπορούν να εκπληρώνουν κάποια καθήκοντα όταν περιορίζονται σε ένα μόνο σύστημα αισθήσεων, κάτω από φυσιολογικές συνθήκες οι περισσότερες δεξιότητες συμπεριφοράς βασίζονται σε πολυτροπική σύγκλιση. Αυτό σημαίνει ότι πληροφορίες που λαμβάνονται μέσω των διαφορετικών τύπων αισθήσεων, είτε αλληλοσυμπληρώνονται, είτε πρέπει να τίθενται ταυτόχρονα σε σύγκριση με αποτέλεσμα η απορρέουσα συμπεριφορά να αποτελεί μία λειτουργία όλων των συνεισφερόντων τρόπων σε συνδυασμό με την βασική αποθηκευμένη πληροφορία του ζώου. Στην παρούσα διατριβή θα εξεταστούν διαφορετικοί τύποι αισθήσεων των θαλάσσιων θηλαστικών. Επίσης θα γίνει ανάλυση των κλασικών τύπων αισθήσεων (αντίληψη μέσω μηχανικών προσεγγίσεων, όραση και αντίληψη μέσω χημειοϋποδοχέων) λαμβάνοντας υπ' όψιν και άλλες παραμέτρους που συγκλίνουν στην πολύπλευρη συμπεριφορά των ζώων.

## 2. Αντίληψη μέσω Μηχανικών Προσεγγίσεων

### 2.1 Η αίσθηση της Αφής

Με την εξαίρεση των θυλακίων των απτικών τριχών (**Εικόνα 1**), οι μονάδες αισθητηριακών υποδοχέων της αίσθησης της αφής των θαλάσσιων θηλαστικών δεν βρίσκονται μέσα στα αισθητήρια όργανα αλλά διανέμονται σε ολόκληρη την επιφάνεια του σώματος. Όσον αφορά τις άλλες αισθήσεις, διάφοροι τύποι αφής μεταβιβάζονται μέσω διαφορετικών ειδών αισθητηριακών υποδοχέων. Οι αισθητηριακοί υποδοχείς του ανθρώπινου δέρματος αντιδρούν σε ερεθίσματα κραδασμών σε κλίμακα από 0.3-3.0 Hz (κύτταρα Merkel), 3.0-40 Hz (σωμάτια Meissner) και 10-500 Hz (σωμάτια Pacinian), μεταβιβάζοντας αισθήματα όπως ‘πίεση’, ‘τρεμούλιασμα’ και ‘ταλάντευση’, αντίστοιχα (Bolanowski *et al.* 1988). Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες έχουν δείξει ότι στο ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin) (Ridgway & Carder 1990) και στη βόρεια γουνοφόρο ωταρία (northern fur seal) (Ladygina *et al.* 1985) η επιφάνεια ολόκληρου του σώματος είναι ευαίσθητη σε διαφορετικά είδη μηχανικής διέγερσης. Οι μελέτες αυτές βασιζόμενες στην απόλυτη ευαισθησία (δελφίνι) και την απεικόνιση του φλοιού του εγκεφάλου (γουνοφόρος ωταρία), αποκάλυψαν ότι και στα δύο είδη, περιοχές του κρανίου είναι πιο σημαντικές για την υποδοχή της πληροφορίας μέσω αφής. Ενώ στα δελφίνια, η ευαισθησία του δέρματος είναι αυτή που δείχνει να σχετίζεται με την μείωση τριβής (Ridgway & Carder 1990), το ενδιαφέρον για τα πτερυγιόποδα και τις θαλάσσιες αγελάδες εστιάστηκε στη σημασία των απτικών τριχών του προσώπου (κοινώς ‘μουστάκια’) (**Εικόνα 1**).

Υπάρχει ποικιλία όσον αφορά την ύπαρξη και την κατανομή των αισθητήριων τριχών στα θαλάσσια θηλαστικά (**Εικόνα 1**) (Ling 1977). Οι μπαλαιοφόρες φάλαινες, για παράδειγμα, κατέχουν γύρω στις 100 πολύ λεπτές (*c.* 0.3 mm σε διάμετρο) και ακίνητες απτικές τρίχες που διανέμονται πάνω από την κάτω και άνω σιαγόνα, ενώ τα περισσότερα οδοντοκτητώδη χάνουν αυτές τις τρίχες κατά τη μεταγεννητική περίοδο και μόνο μια σειρά από δυο (*Phocoena phocoena*) έως 10 (*Delphinus delphis*) θυλάκια υπάρχουν σε κάθε πλευρά της άνω σιαγόνας (**Εικόνα 1**). Τα ποταμίσια δελφίνια αποτελούν εξαίρεση στο ότι και οι δύο σιαγόνες τους είναι καλυμμένες λίγο ή πολύ με ακίνητες, λεπτές, πολύ σκληρές τρίχες.



**Εικόνα 1.** Εξωτερική εμφάνιση των απτικών τριχών του προσώπου (A – C) και μορφολογία του αντίστοιχου θυλακίου (D). (A) Φώκια (*Phoca vitulina*): am - auditory meatus (ακουστικός πόρος), mv - mystacial vibrissae (απτικές τρίχες, κοινώς 'μουστάκια') [προεξέχουν πλήρως, γύρω στις 44 σε κάθε μεριά της 'μουσούδας'], rv - rhinal vibrissae (απτικές τρίχες κοντά στη ρινική περιοχή) [μία σε κάθε μεριά του πίσω μέρους της 'μουσούδας'], sv - supraorbital vibrissae (υπερκόγχιες απτικές τρίχες) [πέντε πάνω από κάθε μάτι]. (B) 'Μουσούδα' ενός Antillean manatee προεξέχουσα της επιφάνειας του νερού: blh - bristle-like hairs of the oral disk (od) (σκληρές τρίχες-σαν αγκάθια του στοματικού δίσκου), lj - lower jaw (κάτω σιαγόνα), lpo - perioral bristles of the lower jaw (σκληρές τρίχες περιστοματικά της κάτω σιαγόνας), ml - muscular lips (μυώδη χείλη), ofr και άσπρα βέλη / orofacial ridge (κορυφογραμμή του προσώπου) [το σύνορο ανάμεσα στο στοματικό δίσκο και την υπερδίσκια περιοχή], pnc - postnasal crease (μεταρινική πτυχή), upo - perioral bristles of the upper jaw (σκληρές τρίχες περιστοματικά της άνω σιαγόνας). (C) Ραχιαία όψη του κεφαλιού ενός δελφινιού (*Sotalia fluviatilis guianensis*) όπου το κάθε βέλος συμβολίζει το 'στόμα' ενός θυλακίου στην άνω σιαγόνα του δελφινιού. ml - melon ('πεπόνι'), ro - rostrum (ρύγχος). (D) Σχηματική απεικόνιση της επιμήκης τομής ενός θυλακίου του ringed seal: c - capsule (κάψα), dp - dermal papilla (δερματική θηλή), fm - mouth of follicle at the skin surface ('στόμα' του θυλακίου στην επιφάνεια του δέρματος), h - vibrissal hair shaft (άξονας απτικής τρίχας), lcs - lower cavernous sinus (κάτω σηραγγώδης κόλπος), n - βαθύ νεύρο (nerve) της απτικής τρίχας που εισχωρεί στην κάψα, rs - ring sinus (δακτυλιωτή κοιλότητα), rw - ring wulst (...), ucs - upper cavernous sinus (άνω σηραγγώδης κόλπος). Μέσα στην κάψα (ινώδης θύλακας περιβάλλον ένα όργανο) η τρίχα 'πιάνεται' στη δερματική θηλή και έχει ως δεύτερο υπομόχλιο το 'στόμα' του θυλακίου. Μία εκτροπή του εξωτερικού άξονα της τρίχας υπόκειται στο να μετατραπεί σε μια τοξοειδή κίνηση, αντίστροφης περιστροφής, του άξονα της τρίχας που βρίσκεται μέσα στο θυλάκιο, καταλήγοντας έτσι σε μια συμπίεση των



μηχανοϋποδοχέων στο σημείο καμπής του άξονα, ενώ σε όλες τις άλλες μεριές γύρω από αυτόν το τέντωμα θα έπρεπε να είναι το αποτελεσματικό ερέθισμα (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

Εξαιτίας της εξωτερικής τους εμφάνισης, οι απτικές τρίχες των ειδών που ανήκουν στην τάξη Sirenia παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον. Αυτά τα υποχρεωτικώς χορτοφάγα θαλάσσια θηλαστικά διαθέτουν αισθητήριες τρίχες σε όλο τους το σώμα (Ling 1977, R. L. Reep,) ενώ παρουσιάζουν μια ευδιάκριτη μορφολογική διαφοροποίηση στις απτικές τρίχες του προσώπου τους (Reep *et al.* 1998). Ολόκληρη η εξωτερική ‘μουσούδα’ – χωρισμένη στον υπερδίσκο και στο στοματικό δίσκο (**Εικόνα 1**) – είναι πυκνά καλυμμένη με αρκετά εύκαμπτες τρίχες, τις επονομαζόμενες ‘πολύ σκληρές τρίχες-σαν αγκάθια’, ‘(bristle-like hairs)’. Επιπλέον, τα συγκεκριμένα είδη (sirenians) διαθέτουν και ένα δεύτερο είδος αισθητήριων τριχών στο πρόσωπο, που ονομάζονται περιστοματικές σκληρές τρίχες και οι οποίες βρίσκονται σε έξι μαλακά σημεία στο άνω χείλος, την στοματική κοιλότητα και την κάτω σιαγόνα. Αυτές είναι εξαιρετικά άκαμπτες σκληρές τρίχες και φοβερά κινούμενες.

Οι απτικές τρίχες του προσώπου των πτερυγιόποδων (**Εικόνα 1**) μπορούν να χωριστούν σε τρεις κατηγορίες: α) τις ευκίνητες απτικές τρίχες, κοινώς ‘μουστάκια’, που βρίσκονται στη ‘μουσούδα’, β) τις περισσότερο ή λιγότερο ακίνητες υπερκόγχιες απτικές τρίχες (πάνω από κάθε μάτι) και γ) τις ρινικές απτικές τρίχες (μόνο στα φωκωειδή, ευρισκόμενες κάθετα στο πίσω μέρος της ‘μουσούδας’). Με βάση το πάχος του άξονα της τρίχας, οι απτικές τρίχες των πτερυγιόποδων θεωρούνται οι πιο σημαντικές σε αυτή την ομάδα (Ling 1977). Εντούτοις, το πάχος και η δομή της τρίχας δεν χρήζουν ιδιαίτερης σημασίας. Αποτελούν όμως μια μηχανική προσαρμογή στα σήματα που μπορούν να δεχθούν και να μεταδώσουν οι τρίχες στους αισθητηριακούς υποδοχείς που βρίσκονται μέσα στο θύλακα της τρίχας. Από αυτή την άποψη οι απτικές τρίχες των περισσότερων φωκωειδών παρουσιάζουν ενδιαφέρον. Ενώ οι άξονες των απτικών τριχών των ειδών που ανήκουν στις οικογένειες Otariidae και Odobenidae, καθώς και εκείνων των φωκωειδών όπως η γενιοφόρος φώκια (*Erignathus barbatus*) και οι μεσογειακές φώκιες (*Monachus spp.*), έχουν οβάλ σχήμα και είναι λείοι στην εξωτερική τους υφή, εκείνοι των υπόλοιπων φωκωειδών είναι εξαιρετικά πεπλατυσμένοι και έχουν κυματοειδείς επιφάνειες (Watkins & Wartzok 1985, Hyvärinen 1989, Dehnhardt & Kaminski 1995).

Γενικά, οι θύλακες των απτικών τριχών (**Εικόνα 1**) των θηλαστικών αποτελούν περίπλοκα δομημένα και πυκνά εννευρωμένα αισθητηριακά όργανα. Εντούτοις, η λειτουργική σημασία των περισσότερων δομών των θυλάκων δεν είναι ακόμη γνωστή. Παρ' όλο που η βασική τους μορφολογία μοιάζει να είναι παρόμοια σε όλα τα είδη, ενδοειδικές διαφορές στη δομή του σωληνοειδούς συστήματος καθώς και ο βαθμός και το υπόδειγμα της εννεύρωσης των απτικών τριχών, ίσως να αντανακλούν κάποιες διαφορές όσο αναφορά την ευαισθησία και τη λειτουργία (Rice *et al.* 1986). Υπάρχουν κάποιες πληροφορίες για τη δομή των θυλακίων των απτικών τριχών στις διάφορες τάξεις των θαλάσσιων θηλαστικών (Ling 1977), αλλά επαρκείς περιγραφές της μορφολογίας τους υπάρχουν μόνο για τα πτερυγιόποδα (*Zalophus californianus*: Stephens *et al.* 1973, και *Phoca hispida*: Hyvärinen & Katajisto 1984, Hyvärinen 1989). Σε αντίθεση με τον διμερές αιμοφόρο κόλπο των περισσότερων χερσαίων θηλαστικών που αποτελείται από μια δακτυλιωτή κοιλότητα κοντά στο ακραίο τέλος του θύλακα και έναν σηραγγώδη κόλπο να βρίσκεται κάτω από αυτό, οι θύλακες των πτερυγιόποδων που έχουν μελετηθεί έως τώρα διαθέτουν έναν επιπλέον σηραγγώδη κόλπο ο οποίος βρίσκεται πάνω από την δακτυλιωτή κοιλότητα. Αυτός ο άνω σηραγγώδης κόλπος καταλαμβάνει περίπου το 60% του συνολικού μήκους του θυλακίου (το οποίο μπορεί να ξεπεράσει τα 2 cm) και δεν διαθέτει αισθητηριακά στοιχεία. Επιπλέον, η περιοχή της δακτυλιωτής κοιλότητας, όπου βρίσκονται οι περισσότεροι μηχανοευαίσθητοι αισθητηριακοί υποδοχείς, εισέρχεται πολύ βαθύτερα στην κάψα (ινώδης θύλακας που περιβάλλει ένα όργανο) από ότι ισχύει φυσιολογικά για τα χερσαία θηλαστικά. Στο επίπεδο όπου το βαθύ νεύρο των απτικών τριχών (που αποτελεί έναν κλάδο, προερχόμενο από τον υποκόγχιο κλάδο του τρίδυμου νεύρου) περνάει διαμέσου της κάψας, ο αριθμός των νευρικών ινών (1000-1600) της φώκιας (*Phoca hispida*) υπερέχει αυτόν που έχει υπολογιστεί για τα καλά προικισμένα χερσαία είδη όπως είναι το ποντίκι και η γάτα (Rice *et al.* 1986) με έναν παράγοντα του 10. Αυτή η διαφορά στην πυκνότητα της εννεύρωσης παραμένει σταθερή στο επίπεδο του αισθητηριακού υποδοχέα: πάνω από 20000 κύτταρα Merkel - ο κυρίαρχος αισθητηριακός υποδοχέας των θυλακίων των απτικών τριχών - σε σύγκριση με τα 500-2000 που βρίσκονται στο θυλάκιο ενός χερσαίου θηλαστικού (Dehnhardt *et al.* 1999). Η ίδια σχέση έχει βρεθεί και σε άλλα αισθητηριακά στοιχεία όπως είναι οι ελεύθερες, οι λογχοειδείς και οι πεταλοειδείς νευρικές απολήξεις. Αυτή η διαφορά στην εννεύρωση ήδη υποδεικνύει ότι το σύστημα των απτικών τριχών χρήζει ιδιαίτερης σημασίας για τα υδρόβια θηλαστικά.

Η λειτουργική σημασία των απτικών τριχών ήταν άγνωστη για αρκετό καιρό. Ενώ η ονομασία ‘απτικές τρίχες’ τονίζει την λήψη των πληροφοριών που προέρχονται από αυτές, αποτελέσματα από μοναδικές καταγραφές στον υποκόγχιο κλάδο του τρίδυμου νεύρου των κοινών και των γκρι φωκών έδειξαν ότι το σύστημα των απτικών τριχών είναι σχεδιασμένο πρωταρχικά για την λήψη των πληροφοριών που λαμβάνονται μέσω της αφής, τις οποίες τα ζώα δέχονται μέσω φυσικής επαφής των απτικών τριχών με αντικείμενα στο περιβάλλον (Dykes 1975). Ο Dykes υπέδειξε κάποια επιτεύγματα ενεργής επαφής, όπως είναι η αναγνώριση των δομών της επιφάνειας καθώς και η διάκριση των ερεθισμάτων που έχουν να κάνουν με τον ευρύτερο χώρο, όπως το σχήμα και το μέγεθος των αντικειμένων.

Τα επιτεύγματα ενεργής επαφής είναι μια λειτουργία της επονομαζόμενης απτικής αίσθησης, ενοποιώντας τη δερματική μηχανοαίσθηση, με τις κινητικοαισθητηριακές πληροφορίες (Gibson 1962, Loomis & Lederman 1986), παρέχοντας έτσι ένα καλό παράδειγμα δεξιοτήτων συμπεριφοράς βασισμένο σε ένα συνεργισμό διαφορετικών τύπων αισθήσεων. Αισθητηριακά στοιχεία κινητικοαισθητηριακού τύπου αποτελούν οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς, όπως είναι οι αισθητηριακοί υποδοχείς άρθρωσης και οι μυϊκές άτρακτοι που παρέχουν πληροφορίες σχετικά με τη θέση και την κίνηση των διαφόρων μερών του σώματος.

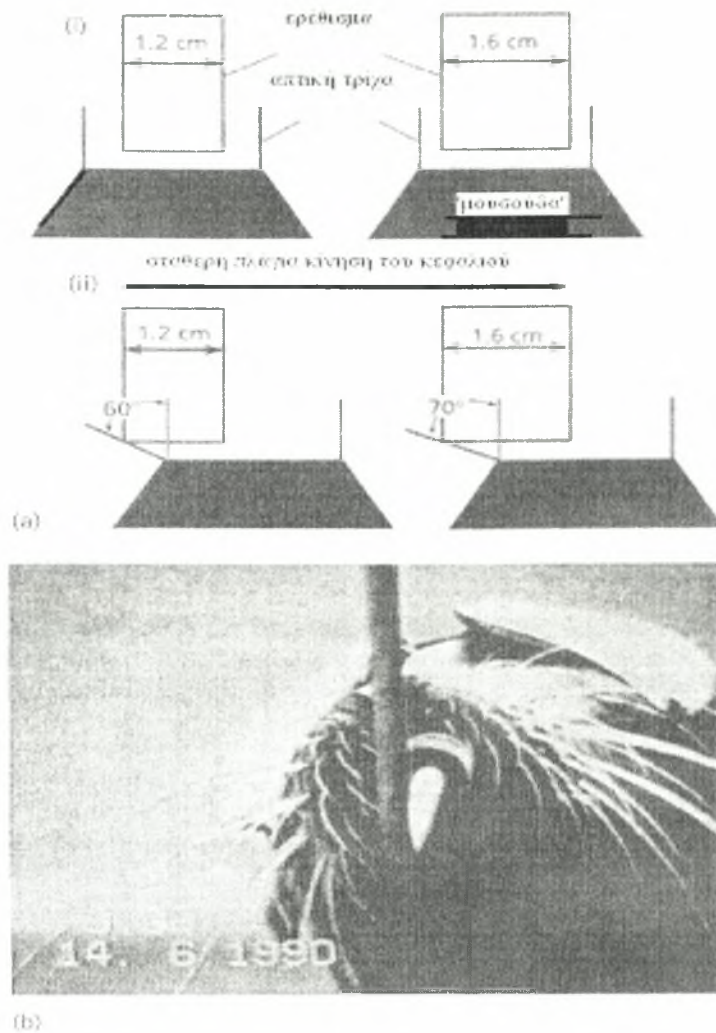
Μαζί με τα εξαιρετικώς ευκίνητα μυώδη χείλη, οι διαφορετικοί τύποι των απτικών τριχών του προσώπου των θαλάσσιων αγελάδων και των dugongs σχηματίζουν ένα απτικό σύστημα μοναδικό μεταξύ των θαλάσσιων θηλαστικών. Οι θαλάσσιες αγελάδες χρησιμοποιούν το σύμπλοκο απτικών τριχών – μυών, αποτελούμενο από τις άκαμπτες περιστοματικές σκληρές τρίχες και τα μυώδη χείλη, κατά έναν τρόπο που να μπορεί να συλλαμβάνει (Marshall *et al.* 1998). Αυτό το γεγονός υποδεικνύει μια πολύπλοκη αλληλεπίδραση μεταξύ μηχανοαισθητήριων και κινητικοαισθητήριων πληροφοριών κατά τη διάρκεια της εξερεύνησης και του χειρισμού ενός αντικειμένου. Αυτές οι ιδιότητες του συμπλόκου απτικών τριχών – μυών χρησιμοποιούνται κυρίως, από τα ζώα, για να πιάνουν και να φέρνουν την τροφή μέσα στη στοματική κοιλότητα, σε περίπτωση που τρέφονται με καταδύομενη ή επιπλέουσα βλάστηση. Οι Bachteler και Dehnhardt (1999) απέδειξαν ότι, όμοια με τη χρήση των αισθητήριων τριχών-‘μουστάκια’ στα πτερυγίοποδα, οι θαλάσσιες αγελάδες χρησιμοποιούν αυτές τις πολύ σκληρές τρίχες - σαν αγκάθια του στοματικού τους δίσκου για τη διάκριση της υφής των επιφανειών. Αυτό συμβαδίζει με τα αποτελέσματα των Marshall *et al.* (1998) υποδεικνύοντας ότι αυτές οι τρίχες

του στοματικού δίσκου εμπλέκονται στην απτή εξερεύνηση των αντικειμένων. Είναι ευνόητο ότι οι δύο διαφορετικοί τύποι των τριχών του προσώπου των sirenians προσφέρουν διαφορετικές λειτουργίες στις διαδικασίες ενεργής επαφής. Εντούτοις, είναι πιθανό σε αρκετές περιπτώσεις αυτοί οι δύο τύποι τριχών να χρησιμοποιούνται συνεργιστικά σε μία απτική διαδικασία δύο σταδίων, με τις πολύ σκληρές τρίχες να παρέχουν πρώτες αισθητηριακές πληροφορίες πριν να συλληφθεί και να χρησιμοποιηθεί ένα αντικείμενο για περαιτέρω εκτίμηση μέσω των περιστοματικών τριχών (Bachteler & Dehnhardt 1999).

Τα νευροφυσιολογικά αποτελέσματα που επιτεύχθηκαν από τον Dykes (1975) για τις φώκιες, έρχονται σε συμφωνία με τα ψυχοσωματικά πειράματα τα οποία έδειξαν ότι οι θαλάσσιοι ίπποι (Kastelein & van Gaalen 1988), οι California θαλάσσιοι λέοντες (Dehnhardt 1990,1994, Dehnhardt & Dücker 1996) και οι κοινές φώκιες (Dehnhardt & Kaminski 1995, Dehnhardt *et al.* 1997,1998a) έχουν την ικανότητα να προσδιορίζουν το μέγεθος, το σχήμα και τη δομή της επιφάνειας ενός αντικειμένου μέσω ενεργής επαφής με τις απτικές τρίχες-‘μουστάκια’. Στον California θαλάσσιο λέοντα, η αναγνώριση του σχήματος μέσω της αφής είναι τόσο γρήγορη και αξιόπιστη όσο και μέσω της όρασης. Οι ικανότητες διάκρισης του μεγέθους με τη βοήθεια των απτικών τριχών στις κοινές φώκιες είναι συγκρινόμενες με εκείνες των χεριών που συλλαμβάνουν, μερικών ειδών πρωτευόντων θηλαστικών (Carlson *et al.* 1989) ενώ παράλληλα έρχεται κοντά με την οπτική διακριτική ικανότητα των πτερυγιόποδων. Από το μοντέλο που περιγράφεται στην **Εικόνα 2** είναι φανερό ότι η διάκριση του μεγέθους μέσω της αφής σε αυτά τα πτερυγιόποδα βασίζεται σε μηχανοαισθητηριακές πληροφορίες των απτικών τριχών, ενώ η ακρίβειά του είναι προκαθορισμένη από τον κινητικοαισθητηριακό έλεγχο εξερευνητικών κινήσεων.

Οι απτικές τρίχες προμηθεύουν τα πτερυγιόποδα με πληροφορίες, κυρίως στο υδάτινο περιβάλλον όπου τα ζώα βρίσκονται σε κίνδυνο υποθερμίας όταν εκτίθενται σε χαμηλές θερμοκρασίες νερού. Τα ζώα αποφεύγουν την απώλεια της θερμότητας μέσω της ελάττωσης της δερματικής τους ροής του αίματος και μιας αποτελεσματικής μόνωσης (blubber - λίπος φάλαινας). Επιπλέον - όπως συμβαίνει και στα περισσότερα χερσαία θηλαστικά - επιτρέπουν στα εξωτερικά στρώματα των ιστών τους να κατεβάζουν τη θερμοκρασία τους κοντά στη θερμοκρασία του περιβάλλοντος (Kvadsheim *et al.* 1997). Επειδή έρευνες στην περίπτωση του ανθρώπου έδειξαν ότι μείωση της δερματικής θερμοκρασίας οδηγεί σε σοβαρή

επιδείνωση της απτικής ευαισθησίας (Green *et al.* 1979, Gescheider *et al.* 1997), τίθεται το ερώτημα του εάν και πως διατηρούν τα περυγιόποδα την απτική ευαισθησία των τριχών τους, μέσω της ρύθμισης της θερμοκρασίας, στο αφιλόξενο, γι' αυτούς, θερμικά περιβάλλον. Οι Dehnhardt *et al.* (1998a) απέδειξαν ότι η ικανότητα των κοινών φωκιών να διακρίνουν την υφή των επιφανειών παρέμεινε ουσιαστικά αναλλοίωτη κάτω από διαφορετικές θερμικές συνθήκες. Ακόμη και σε θερμοκρασίες νερού περίπου 1°C οι φώκιες πέτυχαν 'κλάσματα Weber' της τάξεως των 0.09 (υποδεικνύοντας 9% διαφορά ερεθίσματος). Η υπέρυθη θερμογραφία αποκάλυψε ότι, σε αντίθεση με την υπαγόρευση της θερμικής οικονομίας, οι μαλακές περιοχές όπου βρίσκονται οι απτικές τρίχες- 'μουστάκια' και οι υπερκόγχιες απτικές τρίχες των κοινών φωκιών είναι περιοχές εξαιρετικής απώλειας θερμότητας. Ξεκάθαρα καθορισμένα από άποψη θερμότητας έναντι του υπολοίπου του κεφαλιού, οι υψηλές θερμοκρασίες που επικρατούν στις επιφάνειες των μαλακών περιοχών όπου βρίσκονται οι απτικές τρίχες αποδεικνύουν φανερώς ότι σε αυτές τις αισθητήριες περιοχές δεν συμβαίνει αγγειοσυστολή κατά τη διάρκεια ψυχρού εγκλιματισμού, υποδεικνύοντας μία ξέχωρη κυκλοφορία αίματος γύρω από την περιοχή όπου βρίσκονται οι απτικές τρίχες (Mauck *et al.* 2000). Η επιλεκτική θέρμανση των μαλακών περιοχών όπου βρίσκονται οι απτικές τρίχες δείχνει να είναι μια λειτουργία του ανώτερου σηραγγώδους αιματοφόρου κόλπου (**Εικόνα 1**), ο οποίος είναι ελεύθερος από αισθητηριακούς υποδοχείς και έτσι μπορεί να αποτελεί έναν θερμικό μονωτή για την περιοχή αισθητηριακών υποδοχέων που βρίσκονται κάτω από αυτόν. Το γεγονός ότι οι φώκιες δεν επιτρέπουν την ψύξη των θυλακίων των απτικών τους τριχών υποδεικνύει ότι χωρίς αυτή την προσαρμογή αυτό το μηχανοαισθητήριο σύστημα θα υπόκειντο σε παρόμοιες ανεπάρκειες με εκείνες του ανθρώπινου χεριού ως απόκριση στην ψύχρα. Η απώλεια της θερμότητας από αυτές τις μικρές, συγκριτικά, περιοχές του δέρματος είναι η ενεργειακή τιμή που οφείλουν οι φώκιες έτσι ώστε να διατηρούν το σύστημα των απτικών τους τριχών να δουλεύει. Αυτό υποδεικνύει ότι μία μόνιμη προσέγγιση σε πληροφορίες προερχόμενες από την αφή είναι βιολογικής σημασίας για αυτά τα θαλάσσια θηλαστικά.



**Εικόνα 2.** (a) Μοντέλο για την αντίληψη διαφορετικών μεγεθών με βάση τη συμπεριφορά αφής των φώκαιων και των λιονταριών της θάλασσας κατά τη διάρκεια σύγκρισης των κυκλικών δίσκων με διαμέτρους 1.2 cm και 1.6 cm. Οι απτικές τρίχες θεωρούνται ως άκαμπτοι μοχλοί. (i) Κεντρική τοποθέτηση του κρανίου σε σχέση με το δίσκο. (ii) Όμοιες πλάγιες κινήσεις του κεφαλιού προκαλούν μεγαλύτερες εκτροπές των εξωτερικών αξόνων των απτικών τριχών στο δίσκο με τη μεγαλύτερη διάμετρο σε σχέση με την περίπτωση του μικρότερου δίσκου. Αυτές οι διαφορετικές εκτροπές καταλήγουν σε ερεθίσματα μηχανικής φύσης διαφορετικής έντασης μέσα στα θυλάκια οι οποίες οδηγούν σε διαφορετικές αποκρίσεις των μηχανοϋποδοχέων που βρίσκονται στην περιοχή της δακτυλιωτής κοιλότητας. Αντίθετα, στους ανθρώπους παίζουν ρόλο οι γωνίες των αρθρώσεων των δακτύλων για τη διάκριση μεγέθους με τον αντίχειρα και τον δείκτη (κινητικοαισθητική διάκριση) (Jonh *et al.* 1989), ενώ οι μηχανοαισθητήριες πληροφορίες του δέρματος (το ποσό της συμπίεσης των δακτύλων των πελμάτων) διατηρείται σταθερό στα διάφορα αντικείμενα που συγκρίνονται. (b) Απεικονίζεται ένα λιοντάρι της θάλασσας της Καλιφόρνιας που αγγίζει ένα δίσκο. Πληροφορίες σχετικά με την τοποθέτηση του δίσκου αποδέχτηκε από μια μακριά ακολουθούμενη απτική τρίχα, ενώ έπειτα από την τοποθέτηση του δίσκου, το λιοντάρι της θάλασσας το αναγνώρισε χρησιμοποιώντας μόνο τις μικρότερες απτικές τρίχες που βρίσκονται πιο πριν. (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

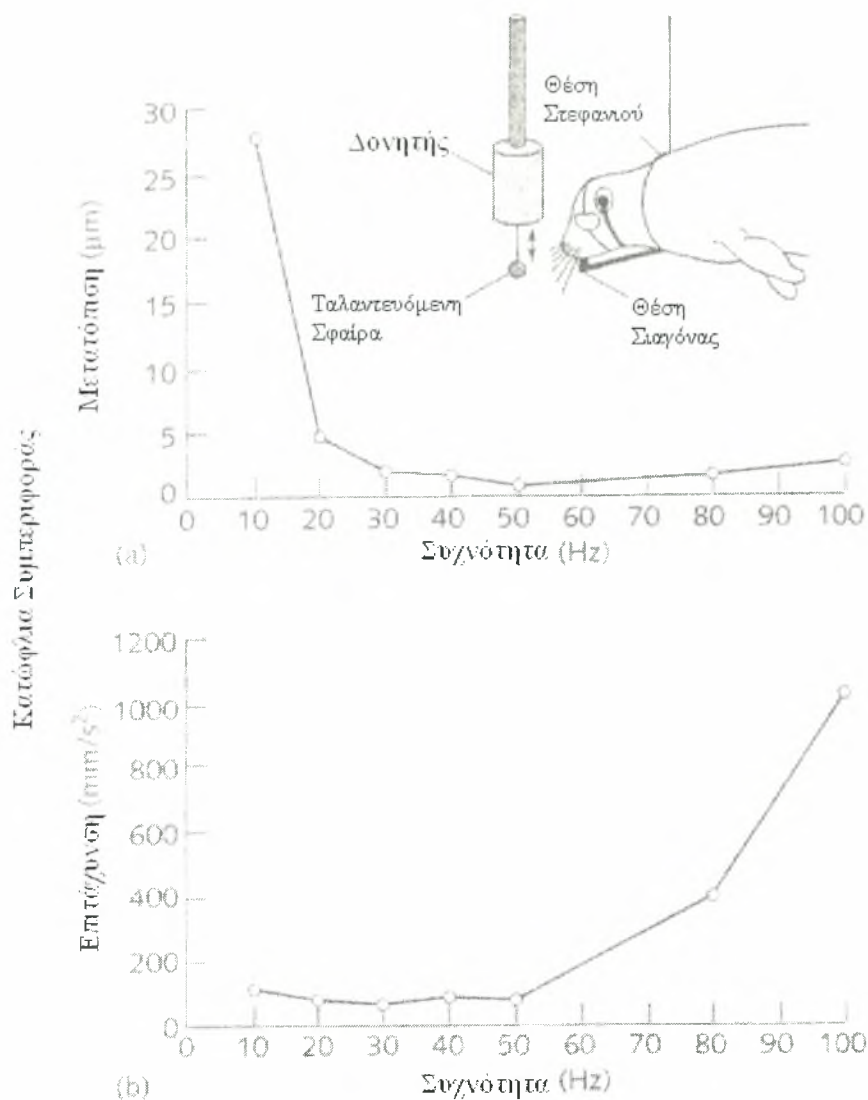
Σε ποιο παρασκήνιο είναι οι ικανότητες ενεργής αφής ιδιαίτερης σημασίας για τις φώκιες στην άγρια φύση; Εκτός από την κοινωνική τους λειτουργία που έχει περιγραφεί από τον Miller (1975), οι απτικές τρίχες αποτελούν ένα απαραίτητο αισθητηριακό σύστημα για την ανίχνευση της λείας. Παρατηρήσεις στην άγρια φύση δείχνουν ότι οι θαλάσσιοι λέοντες του νότου (*Otaria flavescens*) και οι θαλάσσιοι ίπποι χρησιμοποιούν τις απτικές τους τρίχες όταν ψάχνουν για τροφή στο βυθό της θάλασσας (Lindt 1956, Fay 1982). Στη βάση των ωτόλιθων που βρέθηκαν σε περιττωματικά δείγματα των κοινών φωκιών, ο Härkönen (1987) απέδειξε ότι η βενθική λεία, ιδιαίτερα τα πλατύψαρα, είναι ύψιστης σημασίας για τα ζώα που μελετώνται. Το εύρημα ότι οι τυφλές φώκιες τρέφονται καλά καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου (Newby *et al.* 1970) επίσης υποδεικνύει την ενδεχόμενη σημασία των πληροφοριών που προέρχονται από τις απτικές τρίχες για την ανίχνευση και την ταυτοποίηση της βενθικής λείας.

## **2.2 Υδροδυναμική Αντίληψη**

Αρκετά πειράματα έχουν αποτύχει στο να βρεθούν στοιχεία ενός συστήματος ηχοεντοπισμού (sonar system) στα πτερυγιόποδα (Wartzok *et al.* 1984), έτσι το ερώτημα παραμένει στο εάν οι απτικές τρίχες θα μπορούσαν να παρέχουν αισθητηριακές πληροφορίες για την ανίχνευση πελαγικών ψαριών. Στο υδάτινο περιβάλλον, μία πηγή αισθητηριακών πληροφοριών που μπορεί να χρησιμοποιηθεί αποτελείται από αναταραχές νερού, οι οποίες προκαλούνται αναπόφευκτα από οποιοδήποτε οργανισμό που κινείται. Συνεπώς, υδροδυναμικά αισθητηριακά συστήματα, όπως είναι η πλευρική γραμμή των ψαριών, έχουν εξελιχθεί αρκετές φορές στα υδρόβια ζώα (Bleckmann 1994). Παρ' όλο που έχει αποδειχθεί ότι οι απτικές τρίχες των φωκών αποκρίνονται σε ταλαντεύσεις μέσω μιας ράβδου που έρχεται σε άμεση επαφή με τις τρίχες (Dykes 1975, Renouf 1979, Mills & Renouf 1986), η λειτουργία τους ως ένα υδροδυναμικό σύστημα αισθητηριακών υποδοχέων έχει μόλις πρόσφατα αποδειχθεί για πρώτη φορά με μία τεχνική η οποία χρησιμοποιείται συχνά για τη μελέτη της πλευρικής γραμμής των ψαριών (Dehnhardt *et al.* 1998b). Οι κινήσεις του νερού (10-100 Hz) προκλήθηκαν με τη βοήθεια μιας ταλαντευόμενης σφαίρας συνεχούς έντασης τοποθετημένη 5-50 cm μπροστά από τις απτικές τρίχες της φώκιας. Έτσι, σε περίπτωση μετατόπισης μορίων νερού η φώκια

αποκρίθηκε στις κινήσεις του νερού <1μm. Το σχήμα της ρυθμιζόμενης καμπυλότητας που έχει αποκτηθεί για την φώκια (**Εικόνα 3**) είναι παρόμοιο με εκείνα που έχουν προκαθοριστεί για άλλα υδρόβια ζώα που διαθέτουν μία υδροδυναμική αίσθηση (Bleckmann 1994), και χαρακτηρίζει τις απτικές τρίχες σαν ένα υδροδυναμικό σύστημα αισθητηριακών υποδοχέων με μια φασματική ευαισθησία καλά ρυθμισμένη στην κλίμακα συχνότητας των κινήσεων του νερού που προέρχονται από τα ψάρια. Παρ' όλο που υποτίθεται ότι οι υδροδυναμικές πληροφορίες είναι σημαντικές μόνο για την κοντινή περιοχή του ζώου-αποδέκτη, τα ίχνη των ψαριών παραμένουν για αρκετά λεπτά (Hanke *et al.* 2000), αντιπροσωπεύοντας έτσι σημαντικά υδροδυναμικές 'ουρές'-ίχνη αξιοσημείωτου μήκους. Οι Dehnhardt *et al.* (2001) χρησιμοποίησαν ένα μικρό υποβρύχιο για την παραγωγή υδροδυναμικών 'ουρών' και απέδειξαν ότι μια κοινή φώκια με δεμένα μάτια μπορεί να χρησιμοποιήσει τα 'μουστάκια' της για να ανιχνεύσει σημαντικές ουρές έως και 40 m. Αυτά τα αποτελέσματα αποδεικνύουν για πρώτη φορά ότι οι υδροδυναμικές πληροφορίες μπορούν να χρησιμοποιηθούν για τον εντοπισμό ενός αντικειμένου που βρίσκεται σε μακρινή απόσταση, δημιουργώντας έτσι ένα νέο σύστημα για τον προσανατολισμό στο χώρο στο υδάτινο περιβάλλον το οποίο ίσως να βοηθήσει στο να δοθεί εξήγηση για το πως επιτυγχάνεται η τροφή των πτερυγιόποδων στο σκοτάδι και στα ζοφερά νερά.





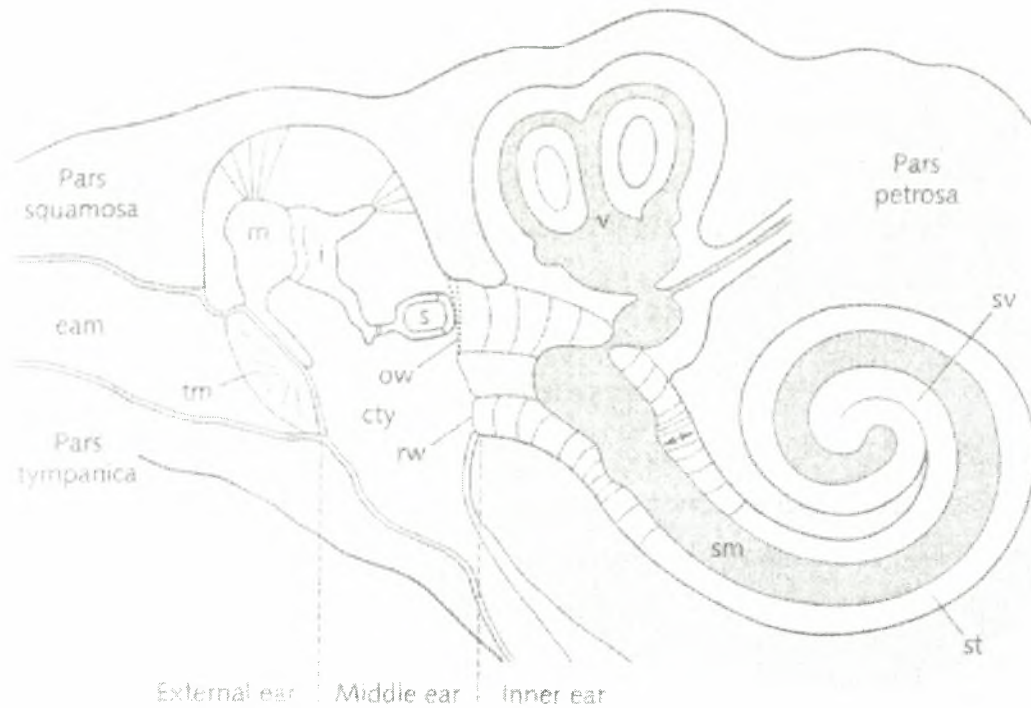
**Εικόνα 3.** Υδροδυναμική Αντίληψη. Ένθετο: Στην αρχή μιας δοκιμής η φώκια τοποθέτησε το κεφάλι της στο στεφάνι απέναντι από μια σφαίρα. Επιπλέον η φώκια ήταν εκπαιδευμένη να πιέζει το άκρο της κάτω σιαγόνας της σε μία μικρή λαβή του στεφανιού και να διορθώνει τη θέση όποτε χάνει επαφή με τη θέση της σιαγόνας. Κατ' αυτόν τον τρόπο επιτυγχάνονταν μια καθορισμένη θέση ανάμεσα στην άκρη της απτικής τρίχας και της ταλαντευόμενης σφαίρας. Γνωρίζοντας την ακριβή απόσταση μεταξύ της απτικής τρίχας και της σφαίρας, υπολογιζόταν το εύρος της ταλάντωσης του δραστικού ερεθίσματος. Ο αποκλεισμός των οπτικών και ακουστικών συνθημάτων επιτυγχανόταν με την τοποθέτηση στη φώκια καλυμμάτων για τα μάτια και ακουστικών (θόρυβος μηχανής ως επικάλυψη). Η φώκια υποδείκνυε την αντίληψη κίνησης του νερού με το να αφήνει τη θέση του στεφανιού κατά τη διάρκεια της εμφάνισης ενός ερεθίσματος (παράδειγμα πλησιάζματος/αποφυγής). Κυμαινόμενες καμπύλες: κατώφλια συμπεριφοράς (a) μετατόπισης και (b) επιτάχυνσης της φώκιας σε ημιτονοειδείς κινήσεις του νερού. Στην κλίμακα συχνότητας 10-50 Hz η φώκια απεκκρίθηκε αναπόφευκτα αναλογικά με τις κινήσεις του νερού, ενώ σε υψηλότερες συχνότητες αυτή απεκκρίθηκε αναλογικά με τις μετατοπίσεις του νερού. Μία παρόμοια αλλαγή στο μοντέλο μεταχείρισης είναι γνωστό από την πλευρική γραμμή του ψαριού (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

### 2.3 Ακοή

Για την επιστροφή των χερσαίων θηλαστικών στο υδάτινο περιβάλλον προαπαιτούνται κάποιες προσαρμογές στα συστήματα ακοής τους, όχι μόνο για τον νέο τρόπο ζωής τους στο νερό, όπως για παράδειγμα με το να μειώνουν την υδροδυναμική τους αντίσταση, αλλά και για τις νέες φυσικές συνθήκες που θα πρέπει να υπάρχουν σε αυτό για την υποβρύχια μετάδοση σημάτων. Επιπλέον, ίσως να υπάρχουν κάποιες εξελίξεις, όσο αναφορά τις ικανότητες ακοής των θαλάσσιων θηλαστικών, οι οποίες να οφείλονται στην επιλεκτική πίεση των ειδών με συγκεκριμένες οικολογικές και κοινωνικές απαιτήσεις.

Τα περισσότερα θαλάσσια θηλαστικά καταδύουν σε σημαντικό βάθος, όπου εκτίθενται σε υψηλή υδροστατική πίεση. Έτσι, μηχανισμοί που βρίσκονται κοντά στην περιοχή του πόρου του αυτιού (ακουστικός πόρος, **Εικόνα 4**, σύγκριση με το ανθρώπινο αυτί), όπως, για παράδειγμα, οι ωτιαίοι μύες στα πτερυγιόποδα, είναι κατά τέτοιο τρόπο ανεπτυγμένοι ώστε το αυτί να προστατεύεται από την εισχώρηση νερού. Η γρήγορη κολύμβηση, από την άλλη μεριά, απαιτεί ένα σώμα αεροδυναμικού σχήματος έτσι ώστε να υπάρξει μία επιλεκτική πίεση στη μείωση των ‘αναταράξεων των εξαρτημάτων του σώματος’. Συνεπώς το έξω αυτί ή αλλιώς το πτερύγιο του αυτιού είναι μειωμένο στα θαλάσσια θηλαστικά (**Εικόνα 1**) και εμφανίζεται μόνο στις φώκιες (eared seals) και στις βρίδες. Επειδή ο εξωτερικός ιστός του αυτιού είναι ακουστικά διαπερατός κάτω από το νερό, και δεν είναι απαραίτητη η ύπαρξη του για την υποβρύχια λήψη ήχου, δε θα έπρεπε να υπάρχουν ανταλλαγές ανάμεσα στην υδροδυναμική προσαρμογή και την λειτουργία των αισθήσεων.

Τα συστήματα λήψης ήχου των θαλάσσιων θηλαστικών, εξαρτώμενα από το βαθμό προσαρμογής του κάθε είδους στο νερό, από τα αμφίβια φωκωειδή (otariids) έως τις πελαγικές φάλαινες (Ketten 1991), έχουν προσαρμοστεί στις φυσικές απαιτήσεις του νερού. Πρόσφατες ιδέες για το πως το πρόβλημα της μετάδοσης του ήχου στο έσω αυτί λύνεται στις διάφορες τάξεις (orders) των θαλάσσιων θηλαστικών θα περιγραφούν κυρίως στη βάση του ‘ηχοεντοπισμού’.



**Εικόνα 4.** Βασικές δομές του ανθρώπινου έξω, μέσο και έσω ους. Στους ανθρώπους, τα οστά που περιβάλλουν τις ακουστικές δομές είναι συγχωνευμένα στο κροταφικό οστό. cty - cavum tympani (τυμπανικό άντρο), eam - external auditory meatus (εξωτερικός ακουστικός πόρος), i - incus (άκμονας), m - malleus (σφύρα), ow - oval window (ωοειδής θυρίδα), rw - round window (στρογγυλή θυρίδα του μέσου ωτός), s - stapes (αναβολέας), sm - scala media (κοχλιακός πόρος), st - scala tympani (τυμπανική κλίμακα), sv - scala vestibuli (αιθουσαία κλίμακα), tm - tympanic membrane (τυμπανικός υμένας), v - vestibule (πρόδομος του οστέινου λαβύρινθου) (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

Στο οριζόντιο επίπεδο, πληροφορίες που έχουν να κάνουν με την κατεύθυνση μπορούν να υποβληθούν σε επεξεργασία από το σύστημα ακοής με βάση τον ενδοωτιαίο χρόνο και τις διαφορές στην ένταση (στερεοακουστικά φαινόμενα). Εξαιτίας των διαστάσεων του κεφαλιού ενός ζώου, ένας ήχος θα φτάσει στο πιο απομακρυσμένο αυτί του αργότερα, ή θα επισκιαστεί από το κεφάλι με αποτέλεσμα να είναι χαμηλότερης έντασης στο πιο απομακρυσμένο αυτό αυτί. Επειδή ο ήχος ταξιδεύει γύρω στις 4.5 φορές πιο γρήγορα στο νερό από ότι στον αέρα, είναι προφανές ότι πληροφορίες που υποβάλλονται σε επεξεργασία βασιζόμενες σε διαφορές σε επίπεδο χρόνου ή ήχου θα πρέπει να επεξεργάζονται με μεγαλύτερη ακρίβεια κάτω από το νερό από ότι στον αέρα. Για το ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin) έχει αποδειχθεί ότι και τα δύο είδη επεξεργασίας πληροφοριών μέσω της

ακοής είναι ανώτερες σε αυτά τα είδη οδοντοκτητωδών συγκρινόμενα με οποιοδήποτε άλλο θηλαστικό στο οποίο έχει γίνει πείραμα (Moore *et al.* 1995).

Οι λίγες σχετικές μελέτες που έχουν γίνει για την ευαισθησία κατεύθυνσης των οδοντοκτητωδών δείχνουν ότι το ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin) μπορεί να διακρίνει δύο καθαρούς τόνους (ήχου) (10-100 kHz) οι οποίοι εμφανίζονται από μεγάφωνα που βρίσκονται κάτω από το νερό και τα οποία χωρίζονται μεταξύ τους με μία γωνία  $2^\circ$  με  $3^\circ$ . Για τα κλικ ηχοεντοπισμού στα 64 kHz έχουν καθοριστεί ακόμη χαμηλότερα ελάχιστα (minimum) γωνιών ακοής ( $0.7^\circ$  με  $0.9^\circ$ ) (Renaud & Popper 1975). Προκαλεί έκπληξη το γεγονός ότι αυτή η εξαιρετική ικανότητα εντοπισμού ήχου βρέθηκε να είναι τόσο καλή στο κατακόρυφο επίπεδο όσο και στο οριζόντιο, μιας και στο κατακόρυφο επίπεδο δεν εμφανίζονται στερεοακουστικά φαινόμενα. Ο μηχανισμός που βρίσκεται πίσω από την ικανότητα εντοπισμού του ήχου δεν είναι ακόμη γνωστός (Au 1993).

Όταν καταδύεται ένα χερσαίο θηλαστικό υπόκειται σε μια έλλειψη ευαισθησίας κατεύθυνσης, επειδή υπάρχει μόνο ένα ανάρμοστο ταίριασμα αντίστασης που μπορεί να παραληφθεί, ανάμεσα στο νερό και τους κρανιακούς ιστούς. Συνεπώς, τα υποβρύχια ηχητικά κύματα εισέρχονται σχεδόν σε όλα τα μέρη του κεφαλιού και προχωρούν διαμέσου της μεταβίβασης των οστών στο όργανο του Corti από όλες τις κατευθύνσεις σχεδόν ταυτόχρονα. Σε προσαρμογή αυτών των συνθηκών, τα όργανα ακοής στα οδοντοκτητώδη είναι αρκετά απομονωμένα από το κρανίο, έτσι ώστε να αποφεύγεται η αγωγή δια των οστών διαμέσου του κρανίου. Έτσι τίθεται το ερώτημα του πως ένα ηχητικό κύμα μεταδίδεται στο εσωτερικό αυτί. Με τη βοήθεια ηλεκτροφυσιολογικών μελετών επιτεύχθηκαν ελάχιστα απόλυτα κατώφλια ακουστότητας (minimum absolute hearing thresholds) όταν ήχοι κάτω από τα 20-30 kHz παρουσιάστηκαν κοντά στον εξωτερικό πόρο ενός δελφινιού (Bullock *et al.* 1968, Popov & Supin 1990). Αυτό υποδεικνύει ότι ο εξαιρετικά στενός πόρος του αυτιού, ο οποίος τουλάχιστον στα ενήλικα ζώα είναι επιπλέον γεμισμένος με κυτταρικά συντρίμματα, εξακολουθεί να λειτουργεί σαν ένα ακουστικό μονοπάτι. Εντούτοις, για τα σήματα ηχοεντοπισμού ( $> 20-30$  kHz), ο Norris (1964,1968) υπέβαλε την ιδέα της αγωγής δια των οστών ή των ιστών διαμέσου των γναθικών καναλιών λίπους της κάτω γνάθου και του *pan bone* σαν ένα καινούριο, τροποποιημένο μονοπάτι στις οδοντοφόρες φάλαινες. Η αντίσταση του γναθικού λίπους είναι κοντά με αυτή του νερού και έτσι μπορεί να οδηγήσει το κύμα ήχου πάνω από το *pan bone* στο *retrotympanic bullae*. Αυτή η υπόθεση υποστηρίζεται από

στοιχεία ηλεκτροφυσιολογίας και στοιχεία συμπεριφοράς. Για παράδειγμα, η ευαισθησία κατεύθυνσης στο ρινοδέλφιο είναι βέλτιστη όταν οι τόνοι φθάνουν από 15° πέρα από τη μεσαία γραμμή (Renaud & Popper 1975). Αυτό συμβαδίζει με το γεγονός ότι το υπερηχητικό ερέθισμα (>20 kHz) που παρουσιάζεται στην κατώτερη γνάθο καταλήγει σε σημαντικά μεγαλύτερα προκαλούμενα δυναμικά στο κεντρικό σύστημα ακοής (Bullock *et al.* 1968) καθώς και μεγαλύτερα δυναμικά του κοχλίου (McCormick *et al.* 1970). Επιπλέον, εάν κατά τη διάρκεια πειραμάτων συμπεριφοράς η κατώτερη γνάθος είναι καλυμμένη από ένα κάλυμμα νεοπρενίου αδιαπέραστο σε ακουστικά σήματα, το κατόρθωμα εντοπισμού ήχου του ρινοδέλφινου είναι σημαντικά αποδυναμωμένη (Brill 1988). Από όλα αυτά τα αποτελέσματα, ο Ketten (1991) κατέληξε στο συμπέρασμα ότι στις οδοντοφόρες φάλαινες υπάρχουν δύο παράλληλα συστήματα λήψης ήχου, ένα για υπερηχητικά σήματα και ένα για ήχους χαμηλότερης συχνότητας (πόρος αυτιού).

Σε σύγκριση με το αυτί των οδοντοκτητοειδών, η ακουστική απομόνωση του αυτιού των μπαλαιοφόρων φαλαινών (Ketten 1991), θαλάσσιων αγελάδων (Ketten *et al.* 1992) και πτερυγιόποδων (Ramprashad *et al.* 1972; Repenning 1972) είναι περιορισμένη. Παρ' όλο που η διαδρομή λήψης του ήχου στα μυστικοειδών είναι ακόμη άγνωστη, ο υψηλά τυμπανικός υμένας που συνδέεται στον εξωτερικό ακουστικό πόρο υποδεικνύει ότι το συμβατικό-τυπικό μονοπάτι των χερσαίων θηλαστικών είναι λειτουργικό στις μπαλαιοφόρες (Ketten 1992).

Στοιχεία ηλεκτροφυσιολογίας και ανατομίας αποδεικνύουν ότι στις θαλάσσιες αγελάδες αναπτύχθηκε ένα καινούριο ακουστικό μονοπάτι. Αυτά τα αποκλειστικώς υδάτινα θηλαστικά κατέχουν μια διαδικασία ζυγωματική διαδικασία γεμάτη με λιπίδια, η οποία είναι συνδεδεμένη με το squamosal-periotic complex (Domning & Hayek 1986; Ketten *et al.* 1992). Αυτή η δομή δείχνει να είναι λειτουργικά ισοδύναμη με το γναθικό κανάλι λίπους των οδοντοκτητοειδών, παρουσιαζόμενο έτσι σαν ένα τροποποιημένο μονοπάτι στο εσωτερικό αυτί (Ketten *et al.* 1992). Αυτό είναι σύμφωνο και με το εύρημα ότι προκαλούμενα δυναμικά στο κεντρικό ακουστικό σύστημα είναι μεγαλύτερα όταν οι ήχοι παρουσιάζονται κάτω από την περιοχή της ζυγωματικής διαδικασίας (Bullock *et al.* 1980; Klishin *et al.* 1990).

Στα πτερυγιόποδα δεν εμφανίζεται κάποιο καινούριο μονοπάτι για την μετάδοση του ήχου. Επειδή στα πτερυγιόποδα τα περιφερικά κόκαλα και η τυμπανική bulla δεν είναι απομονωμένα από το κρανίο όπως βρίσκονται στα οδοντοκτητοειδή και το cochlear round window είναι πάνω από τρεις φορές το μέγεθος του oval

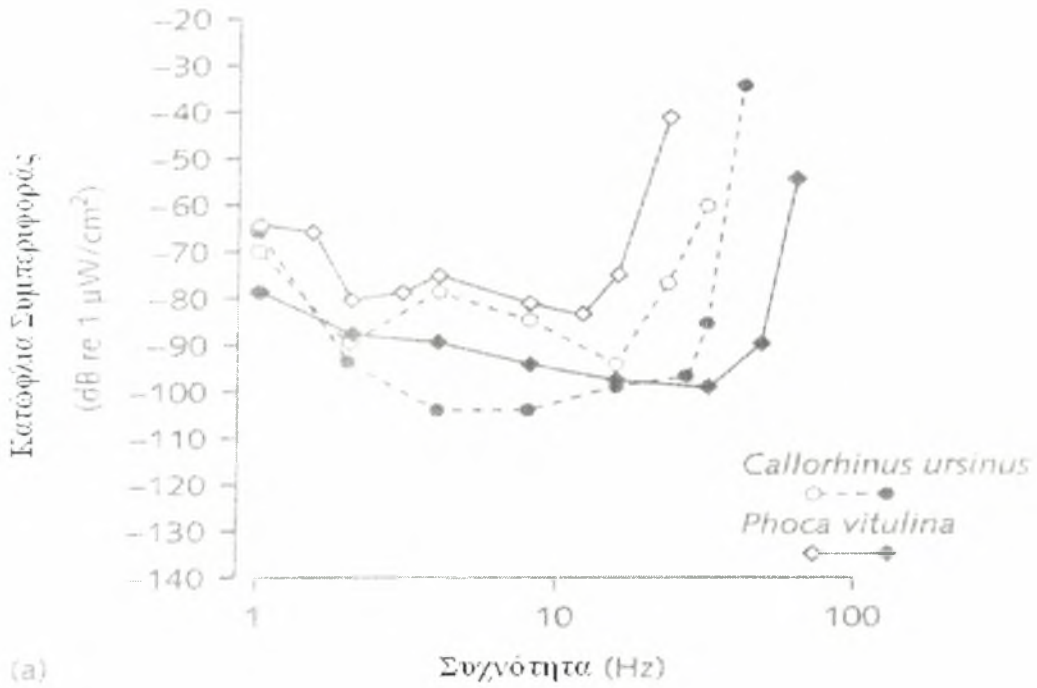
window (αυτή η αναλογία είναι περίπου 1:1 στα περισσότερα χερσαία σαρκοφάγα, δεξ. Εικ. 5.4), ο Repenning (1972) αποδέχεται ότι η κάτω από το νερό αγωγή δια των οστών μοιάζει να είναι ο πιο σημαντικός μηχανισμός ήχου που μεταδίδεται. Εντούτοις, παρ' όλο που η αγωγή δια των οστών μέσω του κρανίου θα έπρεπε να περιορίσει την κατευθυντήρια ευαισθησία, καλές ικανότητες εντοπισμού ήχου έχουν καθοριστεί στη φώκια (harbour seal) (Mohl 1964, 1968; Terhune 1974; Richardson *et al.* 1995), ενώ στο California sea lion η κατευθυντήρια ευαισθησία είναι πιο φτωχή και με περισσότερη ποικιλία (Πίνακας 5.1) (Gentry 1967; Bullock *et al.* 1971; Moore 1975; Moore & Au 1975).

Μελέτες επί της συμπεριφοράς των πτερυγοπόδων έδειξαν ότι το αυτί τους είναι επίσης λειτουργικό και στον αέρα, αλλά η ευαισθησία κάτω από το νερό είναι πάντα καλύτερη συγκρινόμενη με την εις τον αέρα ευαισθησία (Watkins & Wartzok 1985). Τα ακουογράμματα για τον αέρα που αποκτήθηκαν σε μερικές μελέτες (*Phoca vitulina*: Mohl 1968; *Zalophus californianus*: Schusterman *et al.* 1972; *Callorhinus ursinus*: Moore & Schusterman 1987) έδειξαν μία μείωση στην ακουστική ευαισθησία στα 4 kHz. Επιπλέον με τη γενική διαπίστωση μεταξύ των εις τον αέρα ακουογραμμάτων και αυτών κάτω από το νερό, αυτή η ιδιαίτερη μείωση στην ευαισθησία έχει μεταφραστεί σαν ενδεικτικό δύο διαφορετικών ακουστικών μονοπατιών στο εσωτερικό αυτί στα δύο μέσα (Watkins & Wartzok 1985; Moore & Schusterman 1987). Όπως έχει αναφερθεί παραπάνω, η αγωγή δια των οστών προτείνεται για υποβρύχια λήψη ήχου, ενώ το άκουσμα στον αέρα θεωρείται ότι βασίζεται στο τυπικό μονοπάτι των θηλαστικών (Nachtigall 1986).

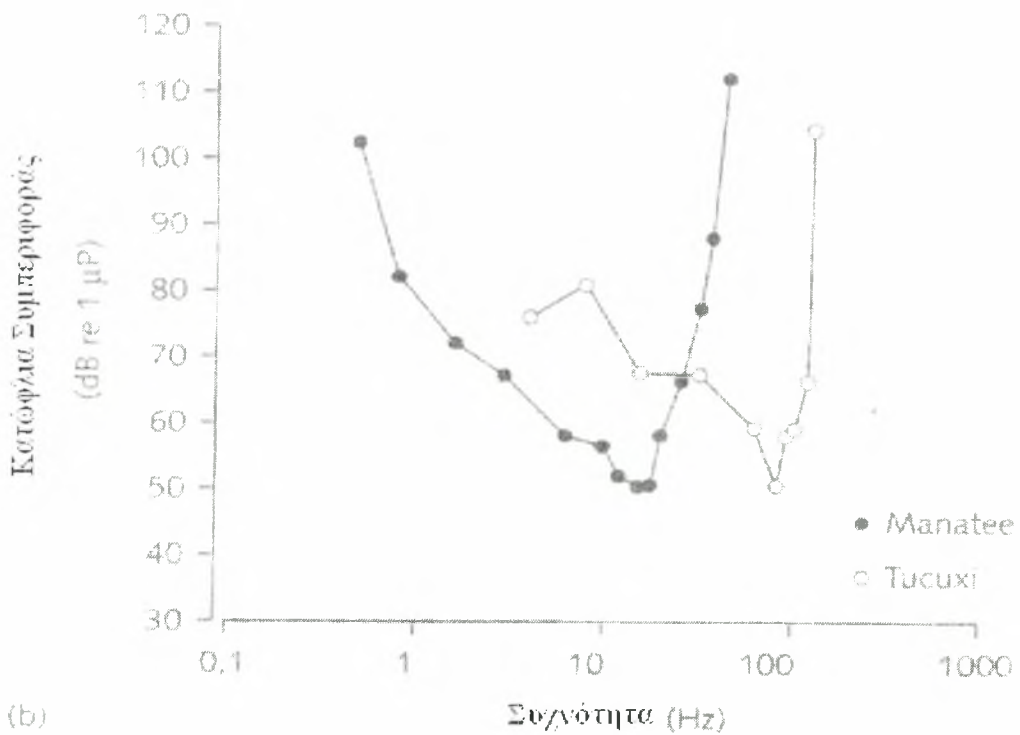
Εάν το τυπικό ακουστικό μονοπάτι είναι λειτουργικό στις μπαλενοφόρες φάλαινες, η μεγάλη απόσταση μεταξύ των δύο αυτιών κάνει τον εντοπισμό του ήχου λιγότερο προβληματικό (Gourevitch 1980). Μελέτες πεδίου δίνουν στοιχεία ότι οι μπαλενοφόρες φάλαινες μπορούν να εντοπίσουν τις πηγές ενός ήχου. Έχει δειχθεί ότι κολυμπούν με ακρίβεια προς τα υποβρύχια μεγάφωνα από όπου εξέρχεται ο ήχος και ότι κολυμπούν μακριά από ήχους που προέρχονται από τις όρκες (Frankel *et al.* 1995; Richardson *et al.* 1995).

Τα ενδιαίτηματα των θαλάσσιων θηλαστικών ποικίλλουν από τα ποτάμια και τα εστούαρια μέχρι τα αβαθή παράκτια και βαθιά νερά των ανοιχτών ωκεανών. Έχει δειχθεί ότι στις νυχτερίδες (Neuweiler 1984) και τα τρωκτικά ζώα (Heffner *et al.* 1994), οι ιδιότητες και οι ικανότητες του ακουστικού συστήματος αντανακλούν το ενδιαίτημα κάθε είδους. Ξεκινώντας από αυτή την υπόθεση, οι Ketten και Wartzok

(1990) συμέραναν ότι η ακοή στα θαλάσσια θηλαστικά δεν έχει εξελιχθεί μόνο σαν προσαρμογή στις φυσικές απαιτήσεις του νερού, αλλά ότι θα έπρεπε να σχετίζεται και με τις ιδιαιτερότητες του θαλάσσιου περιβάλλοντός τους και του τρόπου ζωής τους, και συνεπώς με τα αντίστοιχα χαρακτηριστικά του κοχλία του αυτιού.



(a)



(b)

Εικόνα 5. (α) Οι μαυρισμένες κουκίδες αντιστοιχούν στα ακουογράμματα που αφορούν μετρήσεις κάτω από το νερό ενώ οι λευκές σε αυτά εις τον αέρα, για δύο

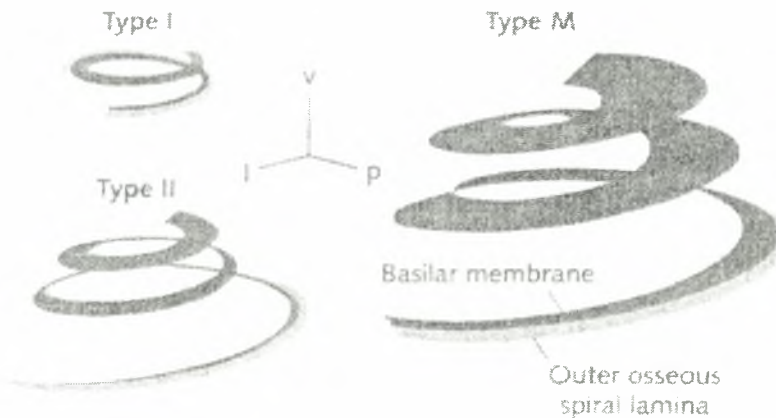


είδη φωκοειδών (phocid, otariid), πτερυγιόποδων, θεωρούμενα σαν αμφίβια θηλαστικά.

(b) Ακουογράμματα για μετρήσεις κάτω από το νερό για μία θαλάσσια αγελάδα (manatee) και ένα tucuxi, θεωρούμενοι και οι δύο ως αποκλειστικά υδρόβιοι οργανισμοί.

Η σύγκριση μεταξύ των κάτω από το νερό και αυτών εις τον αέρα κατωφλίων ακουστότητας γίνεται με βάση τις εντάσεις ( $\text{dB re: } 1 \mu\text{W} / \text{cm}^2$ ), ενώ τα κάτω από το νερό κατώφλια ακουστότητας στο (b) υπολογίζονται ως στάθμη ηχητικής πίεσης (SPL – sound pressure level)

Αυτή η υπόθεση εξετάστηκε για τα κητώδη. Βασιζόμενοι οι ερευνητές σε διάφορα χαρακτηριστικά του κοχλίου (π.χ. ο αριθμός των στροφών, το εύρος και το πάχος του βασικού υμένα, το μήκος του εξωτερικού οστέινου ελικοειδούς λεπτότατου φύλλου, το βασικό εύρος, αξονικό ύψος) περιέγραψαν δύο διαφορετικούς τύπους κοχλίου για τα οδοντοκητώδη (τύπος I και II) και ένας τύπος κοχλίου για τα ενδεχόμενα μυστακοειδή (τύπος M) (Εικ. 5.6) (Ketten & Wartzok 1990; Ketten 1991, 1992). Ο κοχλίας τύπου I εμφανίζεται στα είδη σαν το Amazon river dolphin και την φώκια μαρσουίνος της ακτής, τα οποία παράγουν εξαιρετικά υψηλής συχνότητας σημάτων εντοπισμού. Ο κοχλίας τύπου II εμφανίζεται σε είδη που ζουν σε μικρή απόσταση από την ακτή ή στα νερά ανοιχτού ωκεανού, όπως το ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin), όπου τα χαμηλής συχνότητας σήματα ηχοεντοπισμού είναι καταλληλότερα για μια ευρεία κλίμακα ανίχνευση αντικειμένων.



**Εικόνα 6.** Απεικονίζονται ο βασικός υμένας και το εξωτερικό οστέινο σπειροειδές πέταλο (λεπτός υμένας) στα οδοντοκητώδη (τύπος I και II) και στα μυστακοειδή τύπος M). Οι σπείρες των κοχλίων τύπου I χαρακτηρίζονται από έναν μικρό λόγο

αξονικού ύψους με τη διάμετρο της βασικής ελίκωσης του κοχλίου ( $< 0.4$ ), ένα αξονικό ύψος  $< 0.1$  % του σωματικού μήκους, λιγότερο από δύο σπειροειδείς στροφές, και ένα εξωτερικό οστέινο πέταλο που μετράει  $> 60$  % του μήκους του βασικού υμένα. Οι κοχλίες τύπου II χαρακτηρίζονται από έναν λόγο αξονικού ύψους με τη διάμετρο της βασικής ελίκωσης του κοχλίου  $> 0.5$ , ένα αξονικό ύψος  $> 2$  % του σωματικού μήκους, τυπικά 2.5 σπειροειδείς στροφές, και ένα εξωτερικό οστέινο σπειροειδές πέταλο που μετράει περίπου 25 % του μήκους του βασικού υμένα (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

Μέχρι στιγμής, δεν έχουν υπάρξει επαρκή στοιχεία συμπεριφοράς που να υποστηρίζουν την ιδέα διαχωρισμού των οδοντοκτητοειδών σε δύο διαφορετικές, συγκεκριμένης ακουστικής συχνότητας ομάδες. Για παράδειγμα το ανώτερο όριο ακοής του Amazon river dolphin (c. 100 kHz) είναι αρκετά χαμηλότερο από ότι αναμενόταν από την έρευνα που έγινε από τους Ketten και Wartzok (1990). Εντούτοις, εκτεταμένα συγκρίσιμα ψυχοφυσικά δεδομένα είναι διαθέσιμα μόνο για την απόλυτη ακουστική ευαισθησία των οδοντοφόρων φαλαινών (Πίνακας 1). Τα απόλυτα κατώφλια πιθανώς να μην είναι η κατάλληλη λειτουργία ακοής για την εκδήλωση περιβαλλοντικών φαινομένων. Μία περισσότερο υποσχόμενη προσέγγιση θα ήταν να συγκρίνουμε διακεκριμένες ικανότητες ειδών, π.χ. για συχνότητα, αλλά με όσο το δυνατόν περισσότερο συγκρίσιμα δεδομένα όσο αναφορά αυτή τη λειτουργία της ακοής.

Σαν ένα άμεσο μέτρο της κλίμακας συχνότητας των ειδών, οι διαστάσεις του βασικού υμένα είναι πιο σημαντικές (Keidel & Neff 1974). Το καλύτερο στήριγμα του βασικού υμένα από το εξωτερικό spiral lamina στα οδοντοκτητοειδή του τύπου I, και η πιο στενή του apical τέλος συγκρινόμενο με τα είδη του τύπου II, υποδεικνύει μια εξειδίκευση για ακοή υψηλής συχνότητας. Στα μυστακοκητώδη, ο βασικός υμένας είναι πιο ευρύς και πιο λεπτός από ότι είναι στα οδοντοκητώδη, υποδεικνύοντας εξειδίκευση χαμηλής συχνότητας (Ketten 1992). Αυτό είναι σύμφωνο με το εύρος of the apical τέλος του βασικού υμένα, το οποίο είναι περίπου πέντε φορές φαρδύ στις μπαλαιοφόρες όσο και στις οδοντοφόρες φάλαινες.

Παρ' όλο που όλα τα στοιχεία που αφορούν το σχήμα των ακουστογραμμάτων της μπαλαιοφόρας φάλαινας είναι έμμεσα, αντιδράσεις συμπεριφοράς των ελεύθερων φαλαινών σε υποβρύχια playbacks από συνειδικούς ή άλλους φυσικούς ήχους οδηγούν στο να υποστηριχθεί η υπόθεση εξειδίκευσης χαμηλής συχνότητας σε αυτά τα μεγάλα κητώδη (Watkins 1981; Richardson & Greene 1993; Frankel *et al.*

**Πίνακας 1. Σύγκριση διάφορων χαρακτηριστικών της ακοής στα οδοντοκίτηδη, περηνόποδα και μερικά γερσαία σπονδυλωτά.**

Species	Test range (kHz)	Absolute sensitivity		Differential sensitivity (frequency discrimination)	Directional sensitivity (MAA)	Source
		Range of best hearing (kHz)	High-frequency cut-off (kHz)			
<b>Odontocetes</b>						
Beluga	1-123	11-105	120			White <i>et al.</i> 1978
	16-110	50-80	100			Popov & Supin 1990
Bottlenosed dolphin	0.075-150	15-110	150	0.28% at 5 kHz		Johnson 1967
	20-100				2.1° at 20 kHz 0.9° at 64 kHz	Jacobs 1972 Renaud & Popper 1975
Harbour porpoise	1-70					Herman & Arbeit 1972
	1-105	32-100	120	0.09% at 27 kHz 0.21% at 4 kHz		Thompson & Herman 1975 Popov & Supin 1990
False killer whale	5-140	50-102	105			Bullock <i>et al.</i> 1968
	1-105	3-70	150		3° at 2 kHz 7.9° at 6 kHz	Andersen 1970
Killer whale	1-150					Dudok van Heel 1962
	10-140	125-130	140	0.1% at 125-130 kHz		Popov <i>et al.</i> 1986
Striped dolphin	2-115	17-74	115			Thomas <i>et al.</i> 1988
	0.5-32	15-30	120			Hall & Johnson 1972
Chinese river dolphin	10-105	50-80	< 105			(Hi cut-off after Bain <i>et al.</i> 1993)
	1-200	16-32	< 100			Bullock <i>et al.</i> 1968
Risso's dolphin	1.6-110	4-64	100			Ding Wang <i>et al.</i> 1992
Amazon river dolphin	1-105	12-64	100			Nachtigall <i>et al.</i> 1995
	8-120	15-35, 60-100	105			Jacobs & Hall 1972
Tucuxi (coastal)	4-135	64-105	125			Popov & Supin 1990
Tucuxi (riverine)	5-160	30-100				Sauerland & Dehnbandt 1998

Pinnipeds (underwater spp.)						
Harbour seal	1-180 (1-57)	4-45	64	1% at 32 kHz	3.1° at 2 kHz 4.1° for clicks	Mohl 1964, 1968 Terhune 1974 Terhune & Ronald 1975 Terhune & Ronald 1972 Thomas <i>et al.</i> 1990 Ridgway & Joyce 1975 Schusterman <i>et al.</i> 1972 Gentry 1967 Moore 1975 Moore & Au 1975 Schusterman & Moore 1978 Moore & Schusterman 1987 Babushina <i>et al.</i> 1991
Ringed seal	1-90	2.8-45	64	3% at 8 kHz	10° at 6 kHz 6-9° for clicks 3.5° at 1 kHz	
Harp seal	1-100	1-40	64			
Monk seal	2-46	16-24	40			
Grey seal	2-120	8-40				
California sea lion	0.25-64	1-28	32	1.65% at 24 kHz 1-2% at 1-30 kHz		
Northern fur seal	1-42 0.5-40	2-32 5-17	32			
Pinnipeds (above water spp.)						
Harbour seal	1-22.5	2-2.8, 4-16	22.5		4.8° at 0.5 kHz 11/2° for clicks	Mohl 1964, 1968 Terhune 1974 Terhune & Ronald 1971 Moore & Schusterman 1987 Moore & Au 1975 Moore 1975 Moore & Schusterman 1987 Babushina <i>et al.</i> 1991
Harp seal	1-32	1.4-11.3	-			
California sea lion	1-32	2-8	32		4° at 1 kHz 9° for clicks (1 kHz)	
Northern fur seal	0.5-32 0.1-25	2.8-16 2-16	16	1.6-1.8% at 3-5 kHz		
Other mammals (in air)						
Cat	0.065-60	2-16	60	0.75% at 20 kHz		Neff & Hind 1955 Elliott <i>et al.</i> 1960 Casseday & Neff 1973 Heffner 1983 Sivian & White 1933 Mills 1958 Sinnott & Aslin 1985
Dog	0.04-46	1-16	46			
Human	0.064-16 0.25-10 0.1-4	1-4		0.6% at 0.5 kHz		

Hf: high frequency (υψηλή συχνότητα), MAA: minimum audible angle (ελάχιστο γωνιακό ακούσι).  
(Σημ/η: Marine mammals by Guido DeLuca, 2001).

1995). Οι Γκριζες φάλαινες, για παράδειγμα, αντιδρούν σε τόνους από 0.8 kHz έως 1.8 kHz (95-142 dB re 1  $\mu$ Pa) με τις καλύτερες ευαισθησίες στα 1-1.5 kHz (Dahlheim & Ljungblad 1990). Μερικές από τις μεγάλες φάλαινες δείχνουν επίσης αποκρίσεις στη συμπεριφορά σε υψηλότερες συχνότητες κυμαινόμενες από τα 3 kHz (Lien *et al.* 1990; Maybaum 1993) έως πάνω από τα 28 kHz (Watkins 1986).

Τα ακουογράμματα των οδοντοκτητοδών γενικά δείχνουν ότι αυτά τα κητώδη μπορούν να ακούν σε μια πιο ευρεία κλίμακα συχνοτήτων από κάθε άλλο θηλαστικό που έχει ερευνηθεί με πειράματα μέχρι στιγμής. Στο ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin) η καλύτερη ακοή (αυθαίρετα καθορισμένη ως 10-20 dB από μέγιστη ευαισθησία) κυμαίνεται από τα 12 kHz έως τα 75 kHz με ελάχιστα κατώφλια ακουστότητας των 39-55 dB re 1  $\mu$ Pa (Πίνακας 1). Αυτό το φάσμα συχνότητας καλύπτει σχετικά επικοινωνιακά σήματα χαμηλής συχνότητας (π.χ. σφυρίγματα) και υψηλής συχνότητας σήματα ηχοεντοπισμού. Εντούτοις, οι ικανότητες ακοής υψηλής συχνότητας που σχετίζονται με τα σήματα ηχοεντοπισμού είναι εξαιρετικά καλά πάνω από τα 80-150 kHz (Πίνακας 1). Όπως ήταν αναμενόμενο για τα echolocating ζώα, οι ικανότητες διάκρισης συχνότητας του ρινοδέλφινου (bottlenose dolphin), μετρημένες σαν απλά αξιοσημείωτες διαφορές (JNDs, η οποία ισοδυναμεί με απόλυτη διαφορά κατωφλίων), και η harbour porpoise (ακουστικά προκαλούμενα δυναμικά), είναι ιδιαίτερα καλές. Υπολογιζόμενα σαν κλάσματα Weber (η αναλογία της διαφοράς της χαμηλότερης συχνότητας που ανιχνεύθηκε από το δελφίνι στην αρχική συχνότητα του ήχου), το ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin) μπορεί να διακρίνει δύο ήχους που διαφέρουν σε συχνότητα από 0.2-0.8% σε μια ευρεία κλίμακα συχνοτήτων (2 kHz έως πάνω από 130 kHz). Η ευαισθησία συχνότητας σχετίζεται με τον αριθμό των τριχωτών κυττάρων (αισθητήρια κύτταρα του οργάνου του Corti). Στο ρινοδέλφιο (*Tursiops truncatus*) ο μέσος αριθμός των εσωτερικών τριχωτών κυττάρων είναι 3451 και ο αριθμός των εξωτερικών 13 933 (Wever *et al.* 1971). Στη φώκια της Γροιλανδίας (harp seal) οι αντίστοιχοι αριθμοί είναι 3654 και 14 318, και στην ringed seal 3232 και 13947 (Ramprashad *et al.* 1972). Εντούτοις, παρ' όλο που η αναλογία των εσωτερικών τριχωτών κυττάρων με τα εξωτερικά είναι παρόμοια στο ρινοδέλφιο και τις φώκιες, η διάκριση συχνότητας στα πτερυγιόποδα είναι μικρότερης ακρίβειας και περιορίζεται σε μια χαμηλότερη κλίμακα συχνοτήτων (Πίνακας 1).

Βασιζόμενοι στην ανατομία του κοχλίου και του ενδιάμεσου αυτιού, οι Ketten *et al.* (1992) διαπίστωσαν πτωχή ευαισθησία και πτωχές ικανότητες εντοπισμού σε

μία σχετικά στενή κλίμακα συχνότητας για τις θαλάσσιες αγελάδες (*Trichechus manatus*). Εντούτοις, οι Gerstein *et al.* (1999) διέκριναν ότι, τουλάχιστον, τα απόλυτα κατώφλια ακουστότητας των West Indian θαλάσσιων αγελάδων είναι χαμηλότερα από ό,τι προτεινόταν (Εικ. 5.5). Τα ψυχοφυσικά πειράματα στα οποία έχουν υποστεί απέδειξαν ότι η κλίμακα ακοής των West Indian θαλάσσιων αγελάδων εκτείνεται από 0.15 kHz έως τα 46 kHz με καλύτερη ευαισθησία στα 6-20 kHz. Οι Bullock *et al.* (1982) πέτυχαν ακουστικά evoked potentials από τα ίδια είδη και βρήκαν καλύτερη ευαισθησία στα 1 kHz, ένα cutoff στα 4-8 kHz, και βελτίωσαν την ευαισθησία στα 36 kHz. Στις Amazonian θαλάσσιες αγελάδες έχουν καθοριστεί αποκρίσεις σε μάλλον χαμηλές (<200 Hz, Bullock *et al.* 1980) καθώς και σε υψηλές συχνότητες (50 kHz, Klishin *et al.* 1990; Popov & Supin 1990), αλλά η κλίμακα των καλύτερων συχνοτήτων ήταν πιο στενή (Popov & Supin 1990).

Είναι σημαντικό για τα θαλάσσια θηλαστικά να ανιχνεύουν και να εντοπίζουν ήχους και πηγές ήχου υπόβαθρο του θορυβώδους περιβάλλοντός τους (Fay 1992; Richardson *et al.* 1995). Τα οδοντοκητώδη και τα πτερυγιόποδα έχουν γενικά μεγαλύτερη ικανότητα από τα χερσαία θηλαστικά στο να ανιχνεύουν σήματα σε θόρυβο υψηλότερων συχνοτήτων (καλύτερη στα 0.1-10 kHz vs τον άνθρωπο και τη γάτα στα 0.1-2 kHz) (Richardson *et al.* 1995). Εντούτοις, είναι προφανές ότι προσαρμογές στο σύστημα ακοής από μόνες τους δεν επαρκούν. Οι οδοντοφόρες φάλαινες ανέπτυξαν στρατηγικές συμπεριφοράς, τέτοιες σαν το να αλλάζουν το τυπικό ευθυγραμμισμένο ηχοεντοπισμό (Penner *et al.* 1986) ή με το να ανεβάζουν τη συχνότητα των σημάτων ηχοεντοπισμού μέσα σε μια κλίμακα συχνότητας που δεν καλύπτεται από τον περικλείοντα θόρυβο (Richardson *et al.* 1995). Υπάρχουν επίσης στοιχεία ότι οι μπελούγκες (belugas) (Johnson 1991) και οι φώκιες (harbour seals) (Turnbull & Terhune 1993) μειώνουν αυτό το φαινόμενο εκπέμποντας μία σειρά ήχων (vocalizations).

### 3. Όραση

Παρόμοια με τις περισσότερες μορφές ενέργειας, η ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία, ως ορατό φως, καθώς εισέρχεται στο θαλάσσιο περιβάλλον υπόκειται σε σημαντικές αλλαγές, κυρίως όσο αναφορά την ποιότητα και την ένταση. Σε εξάρτηση από το μήκος κύματος, το φως αποδυναμώνεται μέσω της απορρόφησης

και της σκέδασης έτσι ώστε σε αναλογία με το βάθος να γίνεται όλο και πιο μονοχρωματικό και το φάσμα του να μετατοπίζεται σε μικρότερα μήκη κύματος (Jerlov 1968). Εντούτοις, θα έπρεπε να υπάρχουν αρκετές εντάσεις φωτός (εξαρτώμενες από παράγοντες όπως είναι τα αιωρούμενα σωματίδια), ακόμη και σε μεγάλα βάθη, για να αποτελεί η όραση μία σημαντική πηγή πληροφοριών για τους υδρόβιους οργανισμούς (Duntley 1963). Για τον λόγο ότι αρκετά είδη πτερυγιόποδων και κητώδων μπορούν να ανιχνεύουν και να διακρίνουν αντικείμενα υποβρυχίως το ίδιο καλά όσο και στον ατμοσφαιρικό αέρα, τα μάτια των θαλάσσιων θηλαστικών πρέπει να αντιμετωπίσουν διπλάσιες ανάγκες ώστε να λειτουργούν αποτελεσματικά και στα δύο αυτά μέσα. Έτσι, έχουν βρεθεί προσαρμογές σε αυτές τις ανάγκες, σε διάφορα είδη θαλάσσιων θηλαστικών, όσο αναφορά τη φασματική ευαισθησία των χρωστικών ουσιών της όρασης, την οργάνωση του αμφιβληστροειδούς χιτώνα, τα χαρακτηριστικά της διάθλασης του φωτός μέσω της συσκευή της διόπτρας και την οπτική οξύτητα, κάτω από διάφορες συνθήκες.

Έχει ειπωθεί επανειλημμένα ότι η φασματική ευαισθησία των χρωστικών ουσιών της όρασης των ψαριών προσαρμόζεται στο ιδιαίτερο ευφωτικό τους περιβάλλον (π.χ. Wald *et al.* 1957). Η μέγιστη απορρόφηση των χρωστικών ουσιών θα πρέπει να βρίσκεται σε συνάρτηση με τη φασματική κατανομή του φωτός στο βάθος όπου βρίσκονται τα αντίστοιχα είδη. Κατ' αυτόν τον τρόπο, οι χρωστικές ουσίες που είναι ευαίσθητες στο μπλε φως μπορούν να αποσπασθούν από τα ψάρια που βρίσκονται στο βυθό της θάλασσας (μήκος κύματος μέγιστης απορρόφησης  $\lambda_{\max}$ : 477 - 487 nm), ενώ θαλάσσια ψάρια που ζουν κοντά στην επιφάνεια διαθέτουν χρωστικές ουσίες πιο ευαίσθητες στο πράσινο φως (Denton & Warren 1956, Munz 1964, Beatty 1969, Lythgoe 1972). Αυτή η υπόθεση ευαισθησίας, όπως ονομάζεται, έχει ειπωθεί επίσης και για τα κητώδη (McFarland 1971) καθώς και για τα πτερυγιόποδα (Lavigne & Ronald 1975a).

Στον **πίνακα 2** φαίνονται οι τιμές μέγιστης απορρόφησης  $\lambda_{\max}$  για τις αποσπόμενες οπτικές ουσίες της όρασης θαλάσσιων θηλαστικών καθώς και οι οπτικές ευαισθησίες όπως αυτές έχουν καθοριστεί από πειράματα συμπεριφοράς. Φαίνεται ξεκάθαρα ότι οι χρωστικές ουσίες των ειδών που ζουν σε παράκτια νερά και καταδύουν μόνο σε ρηχά ή σε μεσαία βάθη έχουν μέγιστα (maxima) απορρόφησης στο μπλε - πράσινο μέρος του φάσματος του φωτός, όπως έχει αναφερθεί και για τα περισσότερα παράκτια ψάρια (Munz 1964). Το  $\lambda_{\max}$  των 495 - 496 nm για το είδος της φώκιας Weddell μοιάζει να έρχεται σε αντίθεση με την υπόθεση ευαισθησίας,

μιας και αυτό το είδος καταδύει σε βάθη των 300 - 600 m (Kooyman 1989). Εντούτοις, αυτή η προφανής αντίθεση ίσως να μπορεί να εξηγηθεί από το γεγονός ότι η φασματική περιοχή της μεγαλύτερης έντασης στα νερά των πόλων μετατοπίζεται από το μπλε (475 nm) των νερών των τροπικών ωκεανών σε μάλλον πράσινο (500 - 560 nm). Ομοίως, τα μέγιστα (maxima) απορρόφησης των χρωστικών ουσιών της όρασης των δελφινοειδών, τα οποία βρίσκονται κοντά στην περιοχή των 486 nm, έχουν μεταφραστεί σαν μια προσαρμογή για τον ανοιχτό ωκεανό και των συνηθειών κατάδυσης των ειδών που βρίσκονται υπό εξέταση (McFarland 1971), ενώ τα μέγιστα (maxima) απορρόφησης των 481 nm στο είδος ζιφιός (beaked whale) και των 486 nm του είδους της ελεφαντόδου φώκιας του νότου (southern elephant seal) είναι ενδεικτικά των χρωστικών ουσιών της όρασης του βυθού της θάλασσας σε αυτά τα είδη που καταδύουν στα βαθιά νερά (Lythgoe & Dartnall 1970, McFarland 1971).

Παρόλα αυτά, φαίνεται να υπάρχουν κάποιες διαφορές μεταξύ των αποτελεσμάτων των αναλύσεων των μεγίστων απορρόφησης των αποσπώμενων χρωστικών ουσιών της όρασης και των κατωφλίων της φασματικής ευαισθησίας που έχουν καθοριστεί κυρίως από ψυχοσωματικές μεθόδους. Ο Wartzok (1979) βρήκε καμπύλες με επικρατούσες ράβδους φασματικής ευαισθησίας για το είδος harbour seal και το είδος spotted seal (ή αλλιώς largha seal, *Phoca largha*) (King 1983) με καλύτερες ευαισθησίες, και για τα δυο είδη, κοντά στα 530 nm (πράσινο). Ομοίως, οι Lavigne και Ronald (1972) ανέφεραν μέγιστα φωτοπικής ευαισθησίας στο είδος harp seal κοντά στα 550 nm, ενώ η σκοτοπική ευαισθησία βρίσκεται κοντά στην κορυφή της περιοχή των 500 - 525 nm. Εντούτοις, αυτοί οι συγγραφείς μετέφρασαν τα αποτελέσματά τους, το ίδιο καλά, ως ενδεικτικά μιας προσαρμογής στα παράκτια πράσινα νερά.

Έχει καταβληθεί μεγάλη προσπάθεια για να διευκρινιστεί ποιοι φωτοϋποδοχείς εμφανίζονται στους αμφιβληστροειδείς χιτώνες των θαλάσσιων θηλαστικών. Ο οφθαλμός των περισσότερων ειδών των θαλάσσιων θηλαστικών προσομοιάζεται με τον οφθαλμό ενός νυκτόβιου θηλαστικού : α) στο μεγάλο του μέγεθος (Walls 1942, Jamieson & Fisher 1972), β) στην κόρη του οφθαλμού τους που έχει την ικανότητα να διαστέλλεται και να είναι αυτή η οποία μεγιστοποιεί τη συλλογή φωτός και γ) έναν χοριοειδή χιτώνα του οφθαλμού (τοποθετημένος μεταξύ του αμφιβληστροειδούς χιτώνα και του εξωτερικού καλύμματος του οφθαλμού), ο οποίος είναι εφοδιασμένος με ένα στρώμα που αντανακλά το φως από καθαρά προσανατολιζόμενες ίνες κολλαγόνου, το λεγόμενο tapetum lucidum (Walls 1942).



Κατά αυτόν τον τρόπο, ένας αμφιβληστροειδής χιτώνας στον οποίο κυριαρχούν υποδοχείς σε σχήμα ράβδου που συνήθως βρίσκονται στα νυκτόβια ζώα και αυτό του λυκόφωτος θα αναμενόταν να είναι το ίδιο προσφυή και για τα θαλάσσια θηλαστικά (Jamieson & Fisher 1971, 1972). Οι φωτοϋποδοχείς βρίσκονται ανάμεσα σε εκείνα τα μέρη του αμφιβληστροειδούς χιτώνα, τα οποία δείχνουν νωρίς την μεταθανάτιο αυτόλυση. Πιθανώς εξαιτίας αυτού του γεγονότος μερικές ιστολογικές έρευνες, εξετάζοντας κυρίως τους αμφιβληστροειδείς χιτώνες των πτερυγιόποδων χρησιμοποιώντας μικροσκοπικές τεχνικές φωτός, απέτυχαν να αποδείξουν την παρουσία κώνων (Walls 1942, Landau & Dawson 1970, Nagy & Ronald 1970). Παρόλα αυτά, κάποιοι σύγχρονοι συγγραφείς περιέγραψαν στοιχεία κωνοειδούς τύπου στους αμφιβληστροειδείς χιτώνες των κητιδών (Dral 1977), τα οποία επιβεβαιώθηκαν από τους Perez *et al.* (1972). Ενώ υπάρχουν περιορισμένες πληροφορίες ανατομίας υπέρ της ύπαρξης δυο διαφορετικών τύπων υποδοχέων (ράβδοι και κώνοι – rods and cones) στους αμφιβληστροειδείς χιτώνες της φώκιας (Jamieson & Fisher 1971), αυτή η υπόθεση υποστηρίζεται από στοιχεία φυσιολογίας βασιζόμενα σε επικριτική κυμαινόμενη συχνότητα στο είδος harp seal (Bernholz & Matthews 1975), και όπως έχει βγει το συμπέρασμα από τις λειτουργίες της οπτικής οξύτητας στο είδος California sea lion (Lavigne & Ronald 1975b). Οι Van Esch και De Wolf (1979) παρείχαν στοιχεία φυσιολογίας για την λειτουργία του κώνου στα ρινοδέλφια (*Tursiops*).

Τα περισσότερα μη πρωτεύοντα θηλαστικά κατέχουν κώνους ευαίσθητους σε μικρό μήκος κύματος (S) (short wavelength - sensitive) και ευαίσθητους σε μεσαίο και μεγάλο μήκος κύματος (M / L) (middle to long wavelength - sensitive cones). Παρόλα αυτά, μια παντελής απουσία των S – κώνων (S – cones) έχει αναφερθεί για μερικά νυκτόβια πρωτεύοντα θηλαστικά (Wilker & Rakic 1990, Jacobs *et al.* 1993,1996), τρωκτικά ζώα (Szél *et al.* 1994,1996, Calderone & Jacobs 1995) και σαρκοφάγα (Jacobs & Deegan 1992). Συνεπώς η απουσία των S – κώνων μπορεί να συσχετίζεται με την νυκτοβιότητα. Πρόσφατα, η απουσία των λειτουργικών S – κώνων (S – cones) έχει αναφερθεί για έναν αριθμό φαλαινών, δελφινιών και πτερυγιόποδων (Fasick *et al.* 1998, Levenson *et al.* 1998, Peichl & Moutairo 1998, Peichl *et al.* 2001). Η έλλειψη των S – κώνων (S – cones) φαίνεται να είναι προσαρμόσιμη σε σχέση με τα πιο “κόκκινα” παράκτια νερά (“redder” coastal waters) (Loew & McFarland 1990), θεωρώντας αυτή την περιοχή να είναι το κύριο ενδιαίτημα μερικών από αυτά τα είδη (Peichl & Moutairo 1998). Η απουσία S –

κώνων (S – cones) στα θαλάσσια είδη που προέρχονται από δυο απομακρυσμένες τάξεις (orders) θηλαστικών, μάχονται για συγκλιόμενη εξέλιξη και ένα προσαρμόσιμο πλεονέκτημα αυτού του χαρακτηριστικού στο θαλάσσιο οπτικό περιβάλλον. Εντούτοις, καθώς η φασματική σύνθεση του φωτός στα καθαρά νερά του ωκεανού μετατοπίζεται προς το μπλε (blue - shifted) αυξανόμενη με το βάθος, μια έλλειψη S – κώνου θα έμοιαζε ιδιαίτερα μειονεκτική για τα είδη που κατοικούν στον ανοικτό ωκεανό. Αυτό το παράδοξο ίσως να μπορούσε να εξηγηθεί με μια εξελικτική θεώρηση : εάν η εξάλειψη της S – οψίνης (S – opsin) είναι ένα φυλογενετικά παλιό γεγονός, το προσαρμοζόμενο πλεονέκτημά του θα μπορούσε να συσχετιστεί με μια πρόωμη παραλιακή φάση στην εξέλιξη των θαλάσσιων θηλαστικών παρά με εκείνο με τους παρόντες τρόπους ζωής (Reichl *et al.* 2001).

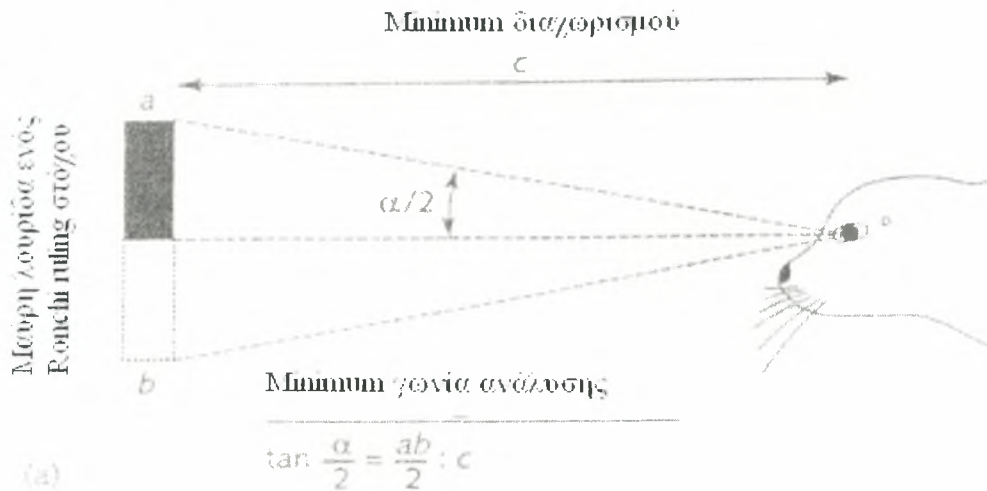
Στοιχεία ανατομίας για τουλάχιστον δυο τύπους υποδοχέων ίσως να υποδεικνύουν την ικανότητα της λειτουργικής έγχρωμης όρασης ,αλλά αυτό δεν είναι σίγουρο, ιδιαίτερα για την τριχρωματική όραση του τύπου των πρωτευόντων θηλαστικών. Έχει υποβληθεί σαν ιδέα ότι η έγχρωμη όραση προήλθε από την ανάπτυξη περισσότερου της μιας χρωστικής ουσίας της όρασης, όχι για την διάκριση των χρωμάτων αλλά για να διευκολύνει την ικανότητα αντίληψης ενός αντικειμένου από ένα ζώο με τις μεθόδους ευαισθησίας και αντίθεσης (Easter 1975). Χρησιμοποιώντας ψυχοφυσικές μεθόδους, αποδείχθηκε η διάκριση των χρωμάτων στο είδος spotted seal (Wartzok & McCormick 1978), ενώ οι Madsen και Herman (1980) απέτυχαν να αποδείξουν τη διάκριση των χρωμάτων στο είδος bottlenose dolphin. Οι Bush και Dücker (1987) έλαβαν υπόψη τους την ικανότητα των γουνοφόρων ωταριών (*Arctocephalus pusillus* και *A. Australis*) να διακρίνουν το μπλε και το πράσινο – αλλά όχι το κόκκινο και το κίτρινο – από ποικίλες αποχρώσεις του γκρι ως προσαρμογή στο υδατικό τους ενδιαίτημα κοντά στην ακτή. Πρόσφατα, η διάκριση των χρωμάτων φανερώθηκε επίσης και στο είδος California sea lion (Griebel & Schmid 1992) και στη θαλάσσια αγελάδα (*Trichechus manatus*) (Griebel & Schmid 1996). Παρόλα αυτά, ο εφοδιασμός των θαλάσσιων θηλαστικών με διαφορετικούς φωτοϋποδοχείς, η ικανότητά τους να διακρίνουν χρώματα και η προσαρμοστική αξία για το υδάτινο ή αμφίβιο τρόπο ζωής είναι ακόμη θέμα υπό συζήτηση.

Έρευνες στην ανατομία των οφθαλμών των θαλάσσιων θηλαστικών απέδειξαν τροποποιήσεις, οι οποίες μπορούν να αποδοθούν στην πρωταρχική τους απαίτηση της υποβρύχιας όρασης. Εξαιτίας του ότι ο κερατοειδής χιτώνας και τα εγκλειόμενα υγρά

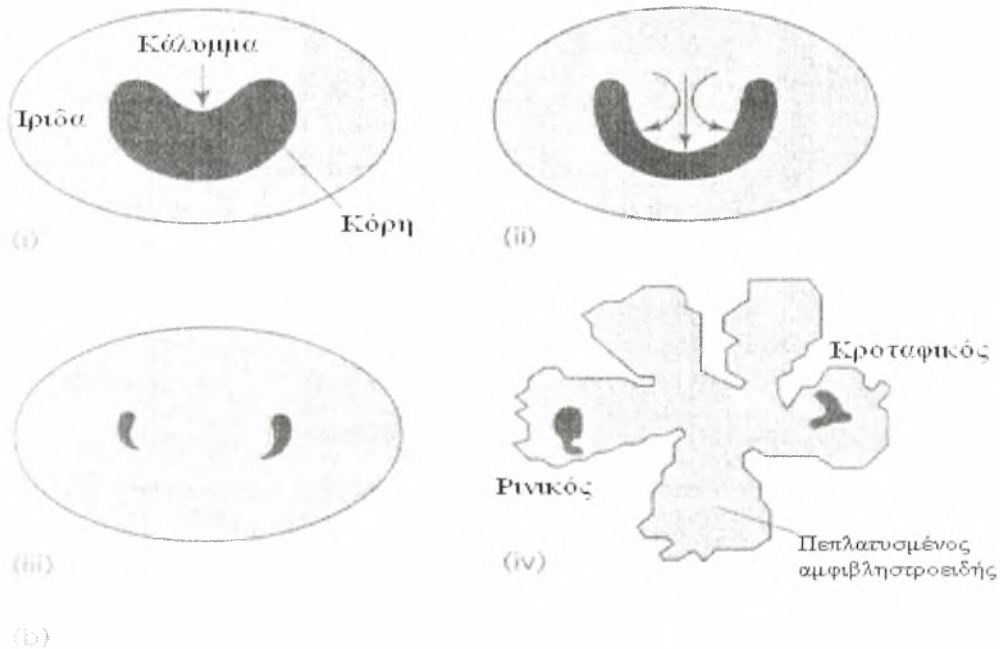
του οφθαλμού έχουν περίπου τον ίδιο διαθλαστικό δείκτη, με αυτόν του θαλασσινού νερού. υποδεικνύεται ότι αυτοί γίνονται οπτικά ανεπαρκείς σε αυτό το μέσο και η διαθλαστική ικανότητα από τον οφθαλμό ενός θαλάσσιου θηλαστικού που καταδύεται περιορίζεται στους φακούς. Όπως και στα ψάρια, στα περισσότερα πτερυγιοπόδα και κητώδη έχει εξελιχθεί ένας μεγάλος, σχεδόν σφαιρικός, φακός με μια αντίστοιχη υψηλή διαθλαστική ικανότητα (Walls 1942, Jamieson & Fisher 1972). Επειδή ένας σφαιρικός φακός μπορεί να αντισταθμίσει την έλλειψη μιας ισχυρής διαθλαστικής ικανότητας του κερατοειδούς χιτώνα, αυτά τα ζώα ίσως να επιτύχουν την εμετροπία (φυσιολογική ορατότητα) κάτω από το νερό. Ξανακερδίζοντας την διαθλαστική ικανότητα στον ατμοσφαιρικό αέρα, ο κερατοειδής χιτώνας θα έπρεπε να εμφανίζει σοβαρή μυωπία (κοντινή ορατότητα) καθώς και αστιγματισμό. Ο αστιγματισμός του κερατοειδούς χιτώνα είναι μια διαστρέβλωση της εικόνας του αμφιβληστροειδούς χιτώνα εξαιτίας της άνισης διάθλασης του ισχυρά καμπυλοειδούς κερατοειδή χιτώνα σαν μέρος του διοπτρικού (διαθλαστικού) συστήματος του οφθαλμού. Εντούτοις, από το να είναι ανενεργός ο κερατοειδής χιτώνας κάτω από το νερό ή δυσκολεύοντας την όραση στον ατμοσφαιρικό αέρα, οι Kröger και Kirschfeld (1992) έδωσαν στοιχεία για τον οφθαλμό του μαρσουίνου (*Phocoena phocoena*) το οποίο εξαιτίας μιας διαφορετικής καμπυλότητας της προηγούμενης και της μεταγενέστερης επιφάνειας του κερατοειδούς χιτώνα, αυτός κερδίζει μια αρνητική διαθλαστική ικανότητα, η οποία αντιπράττει τη μυωπία στον ατμοσφαιρικό αέρα. Καθώς η μεσορηνική περιοχή του κερατοειδούς χιτώνα στο είδος California sea lion (Dawson *et al.* 1987) και στο southern sea lion (G. Dehnhardt *et al.*, ανέκδοτα δεδομένα), αντιστοιχεί σε μια επίπεδη, κυκλική περιοχή (6 – 8 mm σε διάμετρο), αυτά τα πτερυγιοπόδα ίσως να επιτύχουν ένα παρόμοιο φαινόμενο. Αυτά τα αποτελέσματα υποδεικνύουν πως για μια καλύτερη κατανόηση της όρασης στα θαλάσσια θηλαστικά απαιτούνται λεπτομερείς μελέτες στο διοπτρικό σύστημα σε μια ποικιλία ειδών (Sivak *et al.* 1989). Σε προσαρμογή των ενδιαιτημάτων τους στα ζοφερά ποτάμια, όπου η όραση είναι περιορισμένη στην ανίχνευση του φωτός και του σκότους για τον προσανατολισμό στην υδάτινη επιφάνεια, οι οφθαλμοί των ποτάμιων δελφινιών *Platanista gangetica* και *P. Indi* δεν έχουν φακούς.

Υπάρχει μια ένδειξη ότι τα πτερυγιοπόδα και κάποια είδη οδοντοκτητώδων έχουν καλή οπτική οξύτητα και κάτω από το νερό και στον ατμοσφαιρικό αέρα. Οι Herman *et al.* (1975) ισχυρίστηκαν ότι η διπλής – διάσπασης κόρη οφθαλμού του ρινοδέλφινου (bottlenose dolphin) (Rivamonte 1976) που παρατηρήθηκε σε υψηλό φωτισμό, είναι

υπεύθυνη για την ισοδύναμη όραση στον ατμοσφαιρικό αέρα και κάτω από το νερό υπό συνθήκες φωτός ημέρας. Η κόρη του οφθαλμού όταν διαστέλλεται προσαρμόζεται οριζόντια σε σχήμα μισοφέγγαρου, αλλά κάτω από έντονο φωτισμό κλείνει εντελώς στον κεντρικό της τμήμα αφήνοντας ένα μικρό, ακανόνιστου σχήματος διάφραγμα φακού στον ρινικό και κροταφικό του άκρο. Σε συμφωνία με αυτή την αντίδραση της κόρης του οφθαλμού στον έντονο φωτισμό, μελέτες για την πυκνότητα των γαγγλιακών κυττάρων (μικρά εξογκώματα των λεμφοφόρων αγγείων) σε ολοκληρωτικές προετοιμασίες του αμφιβληστροειδούς χιτώνα των οφθαλμών των θαλάσσιων θηλαστικών έδειξαν δυο κεντρικές περιοχές (περιοχές με υψηλή πυκνότητα κυττάρων και έτσι υψηλής οπτικής ανάλυσης) σε αρκετά μικρά οδοντοκητώδη καθώς και στο είδος gray whale (Dral 1977,1983, Mass & Supin 1990,1999), ενώ τα είδη northern fur seal και Amazon river dolphin (Mass & Supin 1990) κατέχουν μόνο μια κεντρική περιοχή. Μια διπλής – διάσπασης κόρη οφθαλμού και δυο κεντρικές περιοχές στο ρινικό και κροταφικό μέρος του αμφιβληστροειδούς χιτώνα ανταποκρίνονται στα στοιχεία συμπεριφοράς ότι τα δελφίνια χρησιμοποιούν κυρίως περιφερικά μέρη του αμφιβληστροειδούς χιτώνα όταν εστιάζουν έναν οφθαλμό σε κάτι (Dral 1975).



**Εικόνα 7. (α)** Προσπάθεια καθορισμού της οπτικής οξύτητας. Για τον καθορισμό του minimum διαχωρισμού, απαιτείται από το υποκείμενο να διακρίνει ένα ερέθισμα αποτελούμενο από μαύρες και άσπρες λουρίδες (Ronchi rulings), ισοδύναμα και εναλλασσόμενα τοποθετημένες. Επιτυγχάνοντας μία μέση γωνία ανάλυσης (MAR) των  $8'3''$  σημαίνει ότι το ζώο είναι ικανό να διακρίνει λουρίδες με εύρος 0.25 cm σε



μία απόσταση θέας των 100 cm. Ο ίδιος υπολογισμός είναι εφαρμόσιμος για τον καθορισμό του ελάχιστου ορατού, καθορισμένο ως η γωνία ανάλυσης κάτω από την οποία μπορεί να διακριθεί ένα αντικείμενο σαν κουκίδα. **(β)** Η κόρη οφθαλμού ενός ρινοδέλφινου σε διάφορα στάδια αυξανόμενου φωτισμού (από το **i** έως το **iii**). Σε υψηλά περιβάλλοντα επίπεδα φωτισμού η κόρη του οφθαλμού των περισσότερων πτερυγιόποδων περιορίζεται σε μια στενή κατακόρυφη οπή (μορφή ανεστραμμένης σταγόνας). Οι περιορισμένες κόρες οφθαλμών των θαλάσσιων θηλαστικών καταλήγουν στην λεγόμενη στενοοπτική όραση (stenopaic vision), η οποία λειτουργεί μορφή με τους σκοτεινούς θαλάμους με μικρή οπή, όπου ένα μικρό άνοιγμα

προμηθεύει καλό βάθος πεδίου. (iv) Πεπλατυσμένος αμφιβληστροειδής του είδους tuxuci (*Sotalia fluviatilis fluviatilis*) δείχνοντας, σε συμφωνία με την κόρη του οφθαλμού τη ξδιπλής σχισμής (iii), δύο περιοχές (με μαύρο) με υψηλή πυκνότητα κυττάρων (πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

Η οπτική οξύτητα μπορεί να καθοριστεί ως διακριτική ικανότητα του οφθαλμού σε σχέση με τον χώρο ή αντίληψη μικρών λεπτομερειών σε ποικίλες αποστάσεις. Ωστόσο, πρόσφατες μελέτες συμπεριφοράς (Feinstein & Rice 1966, Jamieson & Fisher 1970, White *et al.* 1971) ίσως να έχουν μελετήσει τις ικανότητες του ζώου στο να διακρίνει την λαμπρότητα αντί να εφαρμόσουν τις μετρήσεις της οξύτητας. Για παράδειγμα, μια γραμμή φωτεινότητας παρέχεται σε ένα καθήκον που απαιτεί το προς εξέταση ζώο να διακρίνει δυο μαύρους δίσκους ποικίλου μεγέθους παρουσιαζόμενα σε λευκό φόντο. Οι Schusterman και Balliet (1970) παρεμπόδισαν μια harbour seal και ένα Steller sea lion από το να χρησιμοποιήσουν τις γραμμές φωτεινότητας παρουσιάζοντας για πρώτη φορά φράγματα περίθλασης στα οποία εναλλάσσονται μαύρες και άσπρες λωρίδες έναντι γκρι ερεθισμάτων ισοδύναμης φωτεινότητας (**Πίνακας 2**). Ο Schusterman (1972) ανέφερε τα είδη των California sea lions, harbour seals και Steller sea lions να είναι ικανά να διακρίνουν φράγματα περίθλασης εκτείνοντας τις οπτικές τους γωνίες από 5' μέχρι 9' (ακολουθώντας τοξοειδή πορεία). Ωστόσο, ενώ και η υποβρύχια και η στον ατμοσφαιρικό αέρα οπτική οξύτητα βρέθηκαν να εξαρτώνται από την λαμπρότητα της φωτεινής πηγής, η επιδείνωση της οπτικής ανάλυσης ήταν ισχυρότερη στον ατμοσφαιρικό αέρα από ότι κάτω από το νερό. Όλα τα θαλάσσια κητώδη που έχουν εξεταστεί μέχρι τώρα με ψυχοφυσικές μεθόδους δείχνουν πτώση της κλίμακας από 5' μέχρι 9' της υποβρύχιας οξύτητας του φωτός της ημέρας που έχουν αναφερθεί για ποικίλα είδη πτερυγιόποδων. Παρόλο που αυτές οι γωνίες οπτικής ανάλυσης είναι αξιοσημείωτα κατώτερες από εκείνες των ημερόβιων πρωτευόντων θηλαστικών (άνθρωπος, 20'', χιμπατζής, 28'', μαϊμού *Macaca mulata*, 34''), τα θαλάσσια θηλαστικά μοιάζουν να συγκρίνονται αρκετά ευνοϊκά με αρκετά είδη θηλαστικών της ξηράς, τα οποία φημιολογείται να έχουν αρκετά οξεία όραση εις τον ατμοσφαιρικό αέρα, τέτοια σαν τον ελέφαντα (10'20''), αντιλόπη (13'54''), ελάφι *Cervus elaphus* (11'8'') και γάτα (5'3'') (Rahmann 1967).

Πίνακας 2. Σύγκριση διάφορων χαρακτηριστικών της όρασης των θαλάσσιων θηλαστικών.

Είδος	Μήκος κύματος μέγιστης απορρόφησης	Οπτική οξύτητα και έγγρομη όραση
<b>PINNIPEDIA</b>		
<b>Phocidae</b>		
Harp seal ( <i>Pagophilus groenlandicus</i> )	496.6 (blue-green) (Lavigne & Ronald 1975a)	
Harbour seal ( <i>Phoca vitulina</i> )	495.7 (blue-green) (Lavigne & Ronald 1975a)	8'3" in air (Schusterman 1972) 8'3" under water (Schusterman & Balliet 1970)
Grey seal ( <i>Halichoerus grypus</i> )	496.6 (blue-green) (Lavigne & Ronald 1975a)	
Weddell seal ( <i>Leptonychotes weddellii</i> )	495-496 (blue-green) (Lythgoe & Dartnall 1970)	
Southern elephant seal ( <i>Mirounga leonina</i> )	485-486 (blue) (Lythgoe & Dartnall 1970)	
Spotted seal ( <i>Phoca largha</i> )	530 (green) (Wartzok 1979)	
<b>Otariidae</b>		
California sea lion ( <i>Zalophus californianus</i> )	497, 501 (blue-green) (Crescitelli 1958)	Dichromatic colour vision (blue-green) (Griebel & Schmidt 1992) 4'8"-7'8" / 4'6"-7'0" (Schusterman 1972)
Steller's sea lion ( <i>Eumetopias jubatus</i> )		7'1" in air (Schusterman 1972)

## Πινάκας 2. (συνέχεια)

Είδη	Μήκος κύματος μελέτης απορρόφησης	Οπτική οξύτητα και χρωματική όραση
South American fur seal ( <i>Arctophila australis</i> )		Dichromatic colour vision (blue-green), 5'44" in air (minimum visible), 7'2" in air (minimum separable) (Busch & Ducker 1987)
Common Atlantic fur seal ( <i>Arctophila pusillus</i> )		Dichromatic colour vision (blue-green), 5'45" in air (minimum visible), 6'59" in air (minimum separable) (Busch & Ducker 1987)
Northern fur seal ( <i>Callorhinus ursinus</i> )	499.9 (blue-green), (Lavigne & Ronald 1975a)	
<b>STREPTA</b>		
Mangrove ( <i>Trochilichthys manatis</i> )	505 nm (greenish) (Piggins <i>et al.</i> 1983)	Most probably dichromatic colour vision (Griebel & Schmidt 1996)
<b>CETACEA</b>		
<b>Mysticeti</b>		
Harbour porpoise ( <i>Mesoplodon portoricensis</i> )	492 (blue to blue-green) (Dartnall 1962)	
Gray whale ( <i>Eschschschmus robustus</i> )	497 (blue-green) (McFarland 1971)	11' in water (Mas & Supin 1997)
<b>Odontoceti</b>		
Hauled whale ( <i>berardius berardii</i> )	481 (blue) (McFarland 1971)	
Spinner dolphin ( <i>Grampus griseus</i> )		18'7" in air (Nachrigall 1989)
Spindle white-sided dolphin ( <i>Lagenorhynchus obliquidens</i> )	485.5 (blue) (McFarland 1971)	6' under water, bright light (Spong & White 1971) 11'2" under water (Murayama & Semiya 1998)
River whale ( <i>Orinus orca</i> )		5'5" under water (White <i>et al.</i> 1971)
Woolly nose dolphin ( <i>Tursiops truncatus</i> )	486 (blue) (McFarland 1971)	12'6" in air, 9'0" under water (Herman <i>et al.</i> 1975)
False killer whale ( <i>Pseudorca crassidens</i> )	486.5 (blue) (McFarland 1971)	18' in air (Pepper & Simons 1973) 9' under water, 12' in air (Mas & Supin 1995) 9'3" under water (Murayama & Semiya 1998)
Pilot whale (commerson's) dolphin ( <i>Miphiodon commersoni</i> )	485.4 (blue) (McFarland 1971)	
Southwest dolphin ( <i>Delphinus delphis</i> )	488.9 (blue) (McFarland 1971)	8' under water (Dral 1983)
Dusky dolphin ( <i>Lagenorhynchus australis</i> )	488.9 (blue) (McFarland 1971)	
Narrow-spined dolphin ( <i>Stenella attenuata</i> )	485.7 (blue) (McFarland 1971)	
Tucusi ( <i>Sotalia fluviatilis</i> )		25' under water, 33' in air (Mas & Supin 1990)
Amazon river dolphin ( <i>Inia geoffrensis</i> )		40' under water, 55' in air (Mas & Supin 1989)
Dall's porpoise ( <i>Phocoenoides dalli</i> )		11'5" under water (Murayama <i>et al.</i> 1995)
Harbour porpoise ( <i>Phocoena phocoena</i> )		11' under water, 14' in air (Mas & Supin 1986)
Hawaiian spinner dolphin ( <i>Stenella spp.</i> )	485.4 (blue) (McFarland 1971)	

Ονομασίες ειδών σύμφωνα με τους King (1983) και Watson (1981).

πηγή: Marine mammals by Guido Debnhardt, 2001.



#### 4. Αντίληψη μέσω Χημειοϋποδοχέων

Σε αντίθεση με ό,τι γνωρίζουμε μέχρι σήμερα για την αντίληψη μέσω χημειοϋποδοχέων των ψαριών (Hara 1992), στα θαλάσσια θηλαστικά η όσφρηση (χημικών που βρίσκονται διασκορπισμένα στον αέρα) και η γεύση (διαλυμένων χημικών) δεν έχουν κινήσει ακόμη το ενδιαφέρον.

##### 4.1 Όσφρηση

Πρόσφατες περιγραφές της ανατομίας των κεντρικών και / ή περιφερικών χημειοαισθητήριων δομών υποδεικνύουν ότι, σε σύγκριση με τα περισσότερα χερσαία θηλαστικά, το σύστημα όσφρησης είναι κατά κάποιον τρόπο μειωμένο στα πτερυγιόποδα, ακόμη πιο μειωμένο στις μπαλαιοφόρες φάλαινες (baleen whales), ενώ απουσιάζει από τα οδοντοκητώδη (άρθρα από τους Lowell & Flanigan 1980, Watkins & Wartzok 1985, Nachtigall 1986).

Στις μπαλαιοφόρες φάλαινες (baleen whales) η οσφρητική οδός εμφανίζεται στα ενήλικα άτομα, ενώ ο οσφρητικός βολβός βρέθηκε μόνο στα έμβρυα (μετά το δεύτερο μήνα κύησης). Στις οδοντοφόρες φάλαινες (toothed whales) οι οσφρητικοί οδοί αλλά και οι οσφρητικοί βολβοί υπάρχουν μόνο κατά το εμβρυϊκό στάδιο της ανάπτυξης τους. Εντούτοις, μικρά ινώδη υπολείμματα των οσφρητικών οδών βρέθηκαν μερικές φορές στα οδοντοκητώδη. Θα πρέπει να δοθεί έμφαση στο ότι ο εξελικτικός εκφυλισμός των περιφερικών οσφρητικών δομών δεν προκάλεσε την μείωση των κεντρικών οσφρητικών δομών. Όλες αυτές οι τριτοταγείς δομές του ρινεγκεφάλου, όπως ονομάζονται, εμφανίζονται και είναι καλά ανεπτυγμένες και στα Μυστακοκητώδη (Mysticeti) και στα Οδοντοκητώδη (Odontoceti).

Όλα τα είδη των πτερυγιόποδων κατέχουν ένα καλά ανεπτυγμένο κύριο και βοηθητικό οσφρητικό σύστημα (Mackay-Sim *et al.* 1985), καθώς και ένα υνιορρινικό όργανο (επίσης γνωστό και ως 'το όργανο του Jacobson', το οποίο συχνά χρησιμεύει στην ανίχνευση οσφρητικών αισθήσεων από το φαγητό στην στοματική κοιλότητα). Παρ' όλο που η μορφολογική βάση για την αίσθηση της όσφρησης είναι ακόμη υπό αμφισβήτηση, είναι αρκετά ρεαλιστικό το ότι στα πτερυγιόποδα η όσφρηση είναι λειτουργική και παίζει, για παράδειγμα, έναν ρόλο mother-pup αναγνώρισης. Ενώ η μορφολογία των περιφερικών χημειοαισθητήριων δομών χρειάζεται ακόμη



αποσαφήνιση, πειράματα συμπεριφοράς θα ήταν κατάλληλα για το διαφωτισμό σχετικά με την παρουσία και τη λειτουργία της όσφρησης στα θαλάσσια θηλαστικά.

Στα manatees και στα dugongs τα κύρια και τα βοηθητικά συστήματα όσφρησης είναι στοιχειώδη ενώ δεν υπάρχει υνιορρινικό όργανο (Mackay-Sim *et al.* 1985).

## 4.2 Γεύση

Στα θηλαστικά, η αίσθηση της γεύσης 'δέχεται' πληροφορίες σχετικά με διαλυμένα στοιχεία διαμέσου των γευστικών καλύκων της στοματικής κοιλότητας (Pfaffmann *et al.* 1971). Σε σύγκριση με τα χερσαία θηλαστικά, οι γευστικοί κάλυκες στις γλώσσες των μικρών οδοντοκτητώδων και των πτερυγιόποδων είναι τροποποιημένες σε δομή και ο αριθμός τους είναι μειωμένος, υποδεικνύοντας έτσι περιορισμένη αίσθηση γεύσης. Παρ' όλα αυτά, το ρινοδέλφιο (bottlenose dolphin), το κοινό δελφίνι (common dolphin) και ο μαρσουίνος (harbour porpoise) έχουν αποδειχθεί μέσω ηλεκτροφυσιολογικών (γαλβανική απόκριση του δέρματος) μεθόδων και μεθόδων συμπεριφοράς ότι έχουν την δυνατότητα να διακρίνουν αρκετά χημικά του θαλασσινού νερού (Kuznetzov 1990). Όσον αφορά τις τέσσερις κύριες γεύσεις, οι άνθρωποι αντιλαμβάνονται το ξινό, το πικρό, το αλμυρό και το γλυκό. Το είδος Steller sea lion θα έπρεπε να έχει την ικανότητα να αισθάνεται όλα αυτά εκτός από το γλυκό.

Χρησιμοποιώντας ψυχοφυσικές τεχνικές, οι Nachtigall και Hall (1984) και οι Friedl *et al.* (1990) καθόρισαν κατώφλια ανιχνευσιμότητας για τις τέσσερις κύριες γεύσεις στο bottlenose dolphin και στο California sea lion. Σε σύγκριση με τους ανθρώπους, το κατώφλιο του δελφινιού για το 'ξινό' (κιτρικό οξύ) ήταν περίπου επτά φορές υψηλότερο (0.3 ppt, μέρη ανά χιλιάδες), ενώ το κατώφλιο της φώκιας (0.05 ppt) ήταν παρόμοιο με εκείνο των ανθρώπων. Όσο αναφορά τα κατώφλια για το 'πικρό' (quinine sulphat ή quinine monohydrochloride dehydrate) ήταν περίπου δύο φορές υψηλό στο δελφίνι (άνθρωπος:  $1.4 \times 10^{-4}$  ppt, δελφίνι:  $2.4 \times 10^{-4}$  ppt) ενώ ήταν εξαιρετικά υψηλό στη φώκια (0.4 ppt). Συγκρινόμενα με αυτά των ανθρώπων, τα κατώφλια που έχουν καθοριστεί για το 'αλμυρό' (χλωριούχο νάτριο - sodium chloride) ήταν υψηλότερο κατά έναν παράγοντα *c.* 10 στο δελφίνι (1.6 ppt) και 20 φορές υψηλότερο στη φώκια (3.6 ppt). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα που αποκτήθηκαν για το Steller sea lion (Kuznetzov 1990), το California sea lion δεν

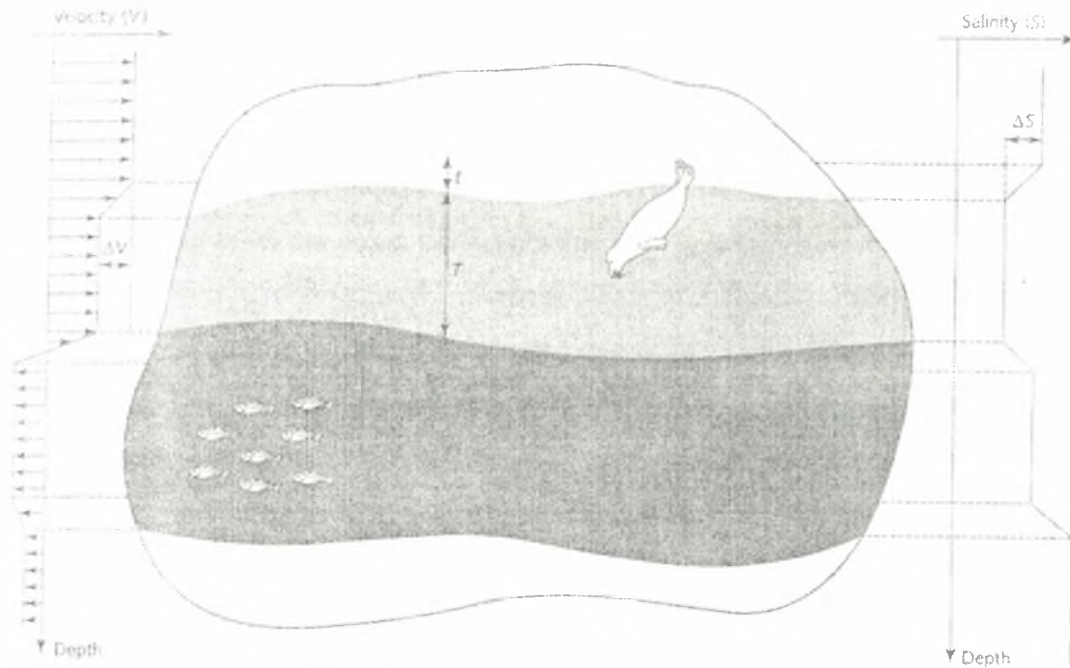
αποκρίθηκε στο 'γλυκό' (σακχαρόζη - sucrose), ενώ το κατώφλιο του δελφινιού (1.6 ppt) ήταν περίπου 10 φορές υψηλό όσο και στους ανθρώπους.

Παρ' όλο που οι μελέτες που έχουν εξαχθεί μέχρι τώρα δείχνουν ότι τα θαλάσσια θηλαστικά γεύονται χημικά διαλυμένα στο νερό, η λειτουργική σημασία αυτής της αισθητηριακής ικανότητας κάτω από φυσικές συνθήκες παραμένει άγνωστη. Πέρα από τον ενδεχόμενο ρόλο στην επικοινωνία, μελέτες στα θαλάσσια ψάρια και ασπόνδυλα υποδεικνύουν ότι η αντίληψη μέσω χημειούποδοχέων μπορεί επίσης να είναι σημαντική και για τον προσανατολισμό (Atema 1988).

Η ποικιλομορφία που παρουσιάζει η αλατότητα σε σχέση με το χώρο στις ωκεάνιες λεκάνες είναι ένα ενδεχόμενο στοιχείο για τον χωρικό προσανατολισμό στο θαλάσσιο ενδιαίτημα. Τα κατακόρυφα στρωματοποιημένα επίπεδα πυκνότητας, (μοντέλο – **Εικόνα 8**) καθώς και river plume fronts, τυπικά καθορισμένα από εξαιρετικά πυκνά συστατικά αλατότητας, είναι καλά τοποθετημένα για να παρέχουν πληροφορίες τοποθεσίας, ειδικά για προσανατολισμό μέσα στην κλίμακα εύρεσης τροφής των θαλάσσιων θηλαστικών. Τα κατακόρυφα στρωματοποιημένα επίπεδα πυκνότητας προτείνονται να εμπλέκονται σε απόμακρο προσανατολισμό από τα ψάρια (Westerberg 1984). Επιπλέον στην πιθανή τους λειτουργία στον προσανατολισμό, τα μέτωπα μπορεί να υποδεικνύουν περιοχές υψηλής βιολογικής παραγωγικότητας και έτσι καλές περιοχές εύρεσης τροφής. Οι Sims και Quayle (1998) έχουν δείξει ότι οι καρχαρίες (*Cetorhinus maximus*) προσανατολίζονται και ψάχνουν για τροφή κατά μήκος των μετώπων, μία πιθανότητα η οποία επίσης προτείνεται και για τους φυσητήρες (sperm whales) (Griffin 1999). Για να κάνουμε χρήση των ποικιλιών χωρικής αλατότητας, τα θαλάσσια θηλαστικά θα πρέπει να κατέχουν μία υψηλή ευαισθησία διαφορετικότητας για αυτό το είδος των περιβαλλοντικών πληροφοριών. Αυτό έχει αποδειχθεί πρόσφατα για δύο φώκιες (Sticken & Dehnhardt 2000). Απαιτώντας από τις φώκιες να διακρίνουν τα διαλύματα του θαλασσινού νερού που είναι διαφορετικής αλατότητας, διαφορετικά κατώφλια αποκτήθηκαν για πέντε διαφορετικά επίπεδα αλατότητας (15 - 35%) και συγκρίθηκαν με τα ανθρώπινα κατώφλια.

Ενώ η ευαισθησία διαφορετικότητας στους ανθρώπους ήταν καλύτερη σε χαμηλά επίπεδα αλατότητας και μειώθηκαν ήδη σημαντικά στο 25%, η ευαισθησία στις φώκιες αυξήθηκε με την αύξηση της αλατότητας πάνω από ένα επίπεδο των 30%. Επιπλέον, τα χαμηλότερα κατώφλια που επιτεύχθηκαν από τους ανθρώπους ήταν

τόσο υψηλά όσο 18% διαφορά αλατότητα, το οποίο συμπίπτει με τα αποτελέσματα που αποκτήθηκαν για την διάκριση του χλωριούχου νατρίου (NaCl) στους ανθρώπους (Pfaffmann *et al.* 1971) σε αντίθεση, οι φώκιες είχαν την ικανότητα να ανιχνεύουν τα ελάχιστα των διαφορών αλατότητας των 4% (c. 1.0% διαφορά αλατότητας στα 30%), τα χαμηλότερα κατώφλια που έχουν καθοριστεί ποτέ σε ένα θηλαστικό. Αυτά τα δεδομένα δείχνουν ότι από το να είναι λειτουργικά μειωμένη, η αίσθηση της γεύσης στα πτερυγιόποδα πρέπει να είναι ψηλά ειδικευμένη, και καλορυθμιζόμενη στη φυσική ύπαρξη των χημικών πληροφοριών στα θαλάσσια ενδιαιτήματα.



**Εικόνα 8.** Προσαρμογή του Westerberg (1984) 'μοντέλου παγοτηγανίτας για την παλιννόστηση των σολομών' στους δυναμικούς μηχανισμούς προσανατολισμού στα πτερυγιόποδα. Οι ωκεανογραφικές λεκάνες θεωρούνται ως ομογενείς μάζες νερού, αλλά είναι κατακόρυφα στρωματοποιημένες σε στρώματα που κοινώς ονομάζονται 'παγοτηγανίτες' (η ονομασία προέρχεται από το γεγονός ότι το σχήμα του πάγου θυμίζει τηγανίτα) ( $T$ , 1-10 m πάχος και πάνω από 100 km ή ακόμη περισσότερο σε οριζόντια κλίμακα). Επιπλέον με μία σταθερή κατεύθυνση του ρεύματος και ταχύτητα, κάθε παγοτηγανίτα χαρακτηρίζεται από μία σχετική ομοιογένεια θερμοκρασίας και αλατότητας. Εντούτοις, αυτές οι παράμετροι διαφέρουν από παγοτηγανίτα σε παγοτηγανίτα, οι οποίες διαχωρίζονται από λεπτά διατμηματικά στρώματα ( $t$ , πάχος λίγων εκατοστωμέτρων) σημειώνοντας την αλλαγή, για παράδειγμα, στην  $V$  – velocity (ταχύτητα) και  $S$  – salinity (αλατότητα). Βασιζόμενοι σε αυτά τα ωκεανογραφικά δεδομένα είναι ευνόητο ότι κατά τη διάρκεια μιας κατακόρυφης κατάδυσης η υψηλή ευαισθησία για τις διαφορές της αλατότητας επιτρέπει στη φώκια να δοκιμάζει αρκετά στρώματα παγοτηγανίτας, να διαλέγει εκείνο το οποίο γεύεται σωστά και να ταξιδεύει οριζόντια στην επιλεγμένη παγοτηγανίτα μέχρι να τερματίσει και να απαιτηθεί καινούριο δείγμα. Η διάτμηση του ρεύματος στα λεπτά στρώματα ( $t$ ) θα μπορούσε να μετρηθεί από το σύστημα των απτικών τριχών της φώκιας, παρέχοντας κατ' αυτόν τον τρόπο συμπληρωματικές πληροφορίες σε σχέση με την άκρη της παγοτηγανίτας καθώς και τη σχετική δράση μεταξύ των δύο παγοτηγανιτών. Για τα ψάρια προτείνεται ότι, σε συνδυασμό με τη λειτουργία μιας αδρής πυξίδας (π.χ. ηλιακή ή μαγνητική πυξίδα), αυτές οι περιβαλλοντικές πληροφορίες θα μπορούσαν να είναι αρκετές για τον προσανατολισμό στη μεσοσκάλα, για παράδειγμα σε μία κλίμακα του ζώου για ανεύρεση τροφής. Όπως έχει υποδειχθεί από τις αισθητηρικές ικανότητες που έχουν δείχθει, τουλάχιστον για τα πτερυγιόποδα, αυτό το μοντέλο επίσης παρέχει ενδιαφέρον και υποθέσεις που έχουν να κάνουν με την τροφή για τον προσανατολισμό στα θαλάσσια θηλαστικά.

(πηγή: Marine mammals by Guido Dehnhardt, 2001).

## 5. Συμπεράσματα

Σ' αυτό το κεφάλαιο αρχικά έγινε περιγραφή των κλασικών τύπων αισθήσεων με άμεσα στοιχεία μορφολογίας και φυσιολογίας για την λειτουργία τους. Εντούτοις, θα έπρεπε να σημειωθεί ότι όπως αποδεικνύεται από τη χρήση υπέρ- και υποηχητικού ήχου καθώς και υδροδυναμικών πληροφοριών, τα θαλάσσια θηλαστικά ίσως να χρησιμοποιούν αισθητηριακές πληροφορίες οι οποίες να μην είναι προσιτές για τους ανθρώπους. Για το πόσο σημαντικοί είναι άλλοι διάυλοι πληροφοριών υπάρχουν μόνο έμμεσα στοιχεία. Για παράδειγμα, συσχετισμοί ανάμεσα στις παράκτιες τοποθεσίες των κητωδών, live strandings και ανωμαλίες αρνητικού μαγνητισμού υποδεικνύουν ότι αυτά τα ζώα κατέχουν ένα μαγνητικό σύστημα αισθήσεων (Klinowska 1985, Kirschvink *et al.* 1986), αν και ακόμη λείπουν πειραματικά στοιχεία.

Όπως τα περισσότερα γενικά άρθρα (π.χ. Fobes & Smock 1981, Schusterman 1981, Watkins & Wartzok 1985, Nachtigall 1986, Wartzok & Ketten 1999) αποκαλύπτουν, η έρευνα στα συστήματα αισθήσεων των θαλάσσιων θηλαστικών έχει επικεντρωθεί στην ακοή και στην όραση. Μόλις έχουμε αρχίσει να διακρίνουμε άλλους διάυλους πληροφοριών που ίσως να χρησιμοποιούν τα ζώα για να λύνουν προβλήματα με τα οποία έρχονται αντιμέτωπα στα φυσικά τους περιβάλλοντα. Από αυτή την άποψη, ένας μεγάλος βαθμός έμπνευσης μπορεί να αντληθεί από μία συγκριτική προσέγγιση. Τα θαλάσσια θηλαστικά μοιράζονται το υδάτινο περιβάλλον τους με πολυάριθμες τάξεις άλλων σπονδυλωτών ειδών όλα από τα οποία αναμένεται να είναι καλά προσαρμοσμένα στο περιβάλλον τους. Μοιραζόμενα το ίδιο περιβάλλον ίσως να καταλήξει σε μια συγκλίνουσα εξέλιξη χρησιμοποιώντας τους ίδιους διαύλους πληροφοριών, όπως έχει προταθεί από την υδροδυναμική αντίληψη στα ψάρια και στις φώκιες. Συνεπώς, θα έπρεπε να ενθαρρυνθεί μία ευρεία προσέγγιση στην αλληλεπίδραση αισθήσεων των θαλάσσιων θηλαστικών με τα φυσικά τους περιβάλλοντα.

**BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ**

- Andersen, S. (1970) Directional hearing in the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. In: *Investigations on Cetacea* (G. Pilleri, ed.), Vol. 2, pp. 260-263. The Brain Anatomy Institut, Bern.
- Atema, J. (1988) Distribution of chemical stimuli. In: *Sensory Biology of Aquatic Animals* (J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper & W.N. Tavolga, eds), pp. 29-56. Springer-Verlag, New York.
- Au, W.W.L. (1993) *The Sonar of Dolphins*. Springer-Verlag, New York.
- Babushina, Y.e.S., Zaslavskii, G.L. & Yurkevich, L.I. (1991) Air and underwater hearing characteristics of the northern fur seal: audiograms, frequency and differential thresholds. *Biophysics* **36** (5), 909-913.
- Bachteler, D. & Dehnhardt, G. (1999) Active touch performance in the Antillean manatee: evidence for a functional differentiation of facial tactile hairs. *Zoology* **102**, 61-69.
- Bain, D.E., Kriete, B. & Dahlheim, M.E. (1993) Hearing abilities of killer whales (*Orcinus orca*). *Journal of the Acoustical Society of America* **94** (3), 1829.
- Beatty, D.D. (1969) Visual pigments of three species of cartilaginous fishes. *Nature* **222**, 285.
- Bernholz, CD. & Matthews, M.L. (1975) Critical flicker frequency in a harp seal: evidence for duplex retinal organisation. *Vision Research* **15**, 733-736.
- Bleckmann, H. (1994) Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. *Progress in Zoology* **41**, 115 pp.
- Bolanowski Jr, S.J., Gescheider, G.A., Verillo, R.T. & Checkosky, C.M. (1988) Four channels mediate the mechanical aspect of touch. *Journal of the Acoustical Society of America* **84**, 1680-1694.
- Brill, R.L. (1988) The jaw-hearing dolphin: preliminary behavioural and acoustical evidence. In: *Animal Sonar* (P.E. Nachtigall & P.W.D. Moore, eds), pp. 281-287. Plenum Press, New York.
- Bullock, T.H., Grinnell, A.D., Ikezono, E. *et al.* (1968) Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **59**, 117-156.

- Bullock, T.H., Ridgway, S.H. & Suga, N. (1971) Acoustically evoked potentials in midbrain auditory structures in sea lions (Pinnipedia). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **74**, 372-387.
- Bullock, T.H., Domning, D.P. & Best, R.C (1980) Evoked brain potentials demonstrate hearing in a manatee (*Trichechus manatus*). *Journal of Mammalogy* **61** (1), 130-133.
- Bullock, T.H., O'Shea, T.J. & McClune, M.C. (1982) Auditory evoked potentials in the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Journal of Comparative Physiology A* **148** (4), 547-554.
- Busch, H. & Dücker, G. (1987) Das visuelle Leistungsvermögen der Seebären (*Arctocephalus pusillus* und *Arctocephalus Australis*). *Zoologischer Anzeiger* **219**, 197-224.
- Calderone, J.B. & Jacobs, G.H. (1995) Photopigments of two types of hamster. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* **36**, S276.
- Carlson, S., Tanila, H., Linnankoski, I., Pertovaara, A. & Kehr, A. (1989) Comparison of tactile discrimination ability of visually deprived and normal monkeys. *Acta Physiologica Scandinavica* **135**, 405-410.
- Casseday, J.H. & Neff, W.D. (1973) Localization of pure tones. *Journal of the Acoustical Society of America* **54**, 365-372.
- Crescitelli, F. (1958) Natural history of visual pigments. *Annals of the New York Academy of Sciences* **74**, 230-255.
- Dahlheim, M.E. & Ljungblad, D.K. (1990) Preliminary hearing study on gray whales (*Eschrichtius robustus*) in the field. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J. Thomas & R. Kastelein, eds), pp. 335-346. Plenum Press, New York.
- Dartnall, H.J.A. (1962) The photobiology of visual processes. In: *The Eye* (H. Davson, ed.), pp. 321-533. Academic Press, New York.
- Dawson, W.W., Schroeder, J.P. & Sharpe, S.N. (1987) Corneal surface properties of two marine mammal species. *Marine Mammal Science* **3**, 186-197.
- Dehnhardt, G. (1990) Preliminary results from psychophysical studies on the tactile sensitivity in marine mammals. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J.A. Thomas & R.A. Kastelein, eds), pp. 435-446, Plenum Press, New York.
- Dehnhardt, G. (1994) Tactile size discrimination by a California sea lion (*Zalophus californianus*) using its mystacial vibrissae. *Journal of Comparative Physiology* **175**, 791-800.



- Dehnhardt, G. & Dücker, G. (1996) Tactual discrimination of size and shape by a California sea lion (*Zalophus californianus*). *Animal Learning and Behaviour* **24**, 366-374.
- Dehnhardt, G. & Kaminski, A. (1995) Sensitivity of the mystacial vibrissae of harbour seals (*Phoca vitulina*) for size differences of actively touched objects. *Journal of Experimental Biology* **198**, 2317-2323.
- Dehnhardt, G., Sinder, M. & Sachser, N. (1997) Tactual discrimination of size by means of mystacial vibrissae in harbour seals: in air versus underwater. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **62** (Suppl. 2), 40-43.
- Dehnhardt, G., Mauck, B. & Hyvärinen, H. (1998a) Ambient temperature does not affect the tactile sensitivity of mystacial vibrissae in harbour seals. *Journal of Experimental Biology* **201**, 3023-3029.
- Dehnhardt, G., Mauck, B. & Bleckmann, H. (1998b) Seal whiskers detect water movements. *Nature* **394**, 235-236.
- Dehnhardt, G., Hyvärinen, H. & Palviainen, A. (1999) Structure and innervation of the vibrissal follicle-sinus complex in the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*). *Journal of Comparative Neurology* **411**, 550-562.
- Dehnhardt, G., Mauck, B., Hanke, W. & Bleckmann, H. (2001) Hydrodynamic trail-following in harbor seals (*Phoca vitulina*). *Science* **293**, 102-104.
- Denton, E.J. & Warren, F.J. (1956) Visual pigments of deep sea fish. *Nature* **178**, 1059.
- Ding Wang, Wang, K., Xiao, Y. & Sheng, G. (1992) Auditory sensitivity of a Chinese river dolphin, *Lipotes vexillifer*. In: *Marine Mammal Sensory Systems* (J. Thomas, R.A. Kastelein & A.Ya. Supin, eds), pp. 213-212. Plenum Press, New York.
- Domning, D.P. & Hayek, L.C. (1986) Interspecific and intraspecific morphological variation in manatees (*Sirenia: Trichechus*). *Marine Mammal Science* **2** (2), 87-144.
- Dral, A.D.G. (1975) Some quantitative aspects of the retina of *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* **2**, 28-31.
- Dral, A.D.G. (1977) On the retinal anatomy of Cetacea (mainly *Tursiops truncatus*). In: *Functional Anatomy of Marine Mammals* (R.J. Harrison, ed.), Vol. 3, pp. 80-134. Academic Press, London.

- Dral, A.D.G. (1983) The retinal ganglion cells of *Delphinus delphis* and their distribution. *Aquatic Mammals* **10**, 57-68.
- Dudock van Heel, W.H. (1962) Sound and cetacea. *Netherlands Journal of Sea Research* **1** (4), 407-507.
- Duntley, S.Q. (1963) Light in the sea. *Journal of the Optical Society of America A: Optics and Image Science* **53**, 214-233.
- Dykes, R.W. (1975) Afferent fibres from mystacial vibrissae of cats and seals. *Journal of Neurophysiology* **38**, 650-662.
- Easter, S.S. (1975) Retinal specialization for aquatic vision: theory and facts. In: *Vision In Fishes. New Approaches in Research* (M.A. Ali, ed.), pp. 609-618. Plenum Press, New York.
- Elliot, D., Stein, L. & Harrison, M. (1960) Determination of absolute-intensity thresholds and frequency difference thresholds in cats. *Journal of the Acoustical Society of America* **32**, 380-384.
- Fasick, J.I., Cronin, T.W., Hunt, D.M. & Robinson, P.R. (1998) The visual pigments of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Visual Neuroscience* **15**, 643-652.
- Fay, F.H. (1982) *Ecology and Biology of the Pacific Walrus, Odobenus rosmarus divergens Illiger*. Fish and Wildlife Service Publication No. 74. Fish and Wildlife Service, Washington, DC.
- Fay, R.R. (1992) Structure and function in sound discrimination among vertebrates. In: *The Evolutionary Biology of Hearing* (D.B. Webster, R.R. Fay & A.N. Popper, eds), pp. 229-263. Springer-Verlag, Berlin.
- Feinstein, S.H. & Rice, C.E. (1966) Discrimination of area differences by harbour seal. *Psychonomic Science* **4**, 379-380.
- Fobes, J.L. & Smock, C.C. (1981) Sensory capacity of marine mammals. *Psychological Bulletin* **89**, 288-307.
- Frankel, A.S., Mobley, J.R. & Herman, L.M. (1995) Estimation of auditory response threshold in humpback whales using biologically meaningful sounds. In: *Sensory Systems of Aquatic Mammals* (R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall, eds), pp. 55-70. De Spil Publishers, Woerden.
- Friedl, W.A., Nachtigall, P.E., Moore, P.W.B. & Chun, N.K.W. (1990) Taste reception in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus gilli*) and the California

- sea lion (*Zalophus californianus*). In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J.A. Thomas & R.A. Kastelein, eds), pp. 447-451, Plenum Press, New York.
- Gentry, R.L. (1967) Underwater auditory localization in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Auditory Research* **7**, 187-193.
- Gerstein, E.R., Gerstein, L., Forsythe, S.E. & Blue, J.E. (1999) The underwater audiogram of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Journal of the Acoustical Society of America* **105**, 3575-3583.
- Gescheider, G.A., Thorpe, J.M., Goodarz, J. & Bolanowski Jr, S.J. (1997) The effects of skin temperature on the detection and discrimination of tactile stimulation. *Somatosensory and Motor Research* **14**, 181-188.
- Gibson, J.J. (1962) Observations on active touch. *Psychological Review* **69**, 477-491.
- Gourevitch, G. (1980) Directional hearing in terrestrial mammals. In: *Comparative Studies of Hearing in Vertebrates* (A.N. Popper & R.R. Fay, eds), pp. 375-373. Springer-Verlag, New York.
- Green, B.G., Lederman, S.J. & Stevens, J.C. (1979) The effect of skin temperature on the perception of roughness. *Sensory Processes* **3**, 327-333.
- Griebel, U. & Schmid, A. (1992) Color vision in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Vision Research* **32**, 477-482.
- Griebel, U. & Schmid, A. (1996) Color vision in the manatee (*Trichechus manatus*). *Vision Research* **36**, 2747-2757.
- Griffin, R.B. (1999) Sperm whale distribution and community ecology associated with a warm-core ring off Georges bank. *Marine Mammal Science* **15**, 33-51.
- Hall, J.D. & Johnson, C.S. (1972) Auditory thresholds of a killer whale *Orcinus orca* Linnaeus. *Journal of the Acoustical Society of America* **51** (2), 515-517.
- Hanke, W., Brücker, C. & Bleckmann, H. (2000) The ageing of the low-frequency water disturbances caused by swimming goldfish and its possible relevance to prey detection. *Journal of Experimental Biology* **203**, 1193-1200.
- Hara, T.J. (1992) *Fish Chemoreception*. Chapman & Hall, London.
- Härkönen, T.J. (1987) Seasonal and regional variations in the feeding habits of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the Skagerrak and Kattegat. *Journal of Zoology, London* **213**, 535-543.
- Heffner, H.E. (1983) Hearing in large and small dogs: absolute thresholds and size of the tympanic membrane. *Behavioural Neuroscience* **97**, 310-318.

- Heffner, R.S., Heffner, H.E., Contos, C. & Kearns, D. (1994) Hearing in prairie dogs: transitions between surface and subterranean rodents. *Hearing Research* **73**, 185-189.
- Herman, L.M. & Arbeit, W.R. (1972) Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1-70 kHz. *Journal of Auditory Research* **12** (2), 109-120.
- Herman, L.M., Peacock, M.F., Yunker, M.P. & Madsen, C.J. (1975) Bottlenose dolphin: double-split pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. *Science* **189**, 650-652.
- Hyvärinen, H. (1989) Diving in darkness: whiskers as sense organs of the ringed seal (*Phoca hispida*). *Journal of Zoology, London* **218**, 663-678.
- Hyvärinen, H. & Katajisto, H. (1984) Functional structure of the vibrissae of the ringed seal (*Phoca hispida*, Schr.). *Acta Zoologica Fennica* **171**, 27-30.
- Jacobs, D.W. (1972) Auditory frequency discrimination in the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montague: a preliminary report. *Journal of the Acoustical Society of America* **52** (2), 696-698.
- Jacobs, G.H. & Deegan, J.F. (1992) Cone photopigments in nocturnal and diurnal procyonids. *Journal of Comparative Physiology A* **171**, 351-358.
- Jacobs, G.H., Deegan, J.F., Neitz, J., Crognale, M.A. & Neitz, M. (1993) Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Research* **33**, 1773-1783.
- Jacobs, D.W. & Hall, J.D. (1972) Auditory thresholds of a fresh water dolphin, *Inia geoffrensis* Lainville. *Journal of the Acoustical Society of America* **51** (2), 530-533.
- Jacobs, G.H., Neitz, M. & Neitz, J. (1996) Mutations in Scone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate. *Proceedings of the Royal Society London Series B: Biological Sciences* **263**, 705-710.
- Jamieson, G. & Fisher, H.D. (1970) Visual discrimination in the harbour seal, *Phoca vitulina*. above and below water. *Vision Research* **10**, 1175-1180.
- Jamieson, G.S. & Fisher, H.D. (1971) The retina of the harbour seal, *Phoca vitulina*. *Canadian Journal of Zoology* **49**, 19-23.
- Jamieson, G. & Fisher, H.D. (1972) The pinniped eye: a review. In: *The Functional Anatomy of Marine Mammals* (R. Harrison, ed.), Vol.1, pp. 245-262. Academic Press, London.

- Jerlov, N.G. (1968) *Optical Oceanography*. Elsevier, Amsterdam.
- John, K.T., Goodwin, A.W. & Darian-Smith, I. (1989) Tactile discrimination of thickness. *Experimental Brain Research* **78**, 62-68.
- Johnson, C.S. (1967) Sound detection thresholds in marine mammals. In: *Marine Bio-Acoustics* (W.N. Tavolga, ed.), Vol., pp. 247-260. Pergamon Press, Oxford.
- Johnson, C.S. (1991) Hearing thresholds for periodic 60-kHz tone pulses in the beluga whale. *Journal of the Acoustical Society of America* **89** (6), 2996-3001.
- Kamil, A.C. (1988) Behavioural ecology and sensory biology. In: *Sensory Biology of Aquatic Animals* (J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper & W.N. Tavolga, eds), pp. 189-201. Springer-Verlag, New York.
- Kastelein, R.A. & van Gaalen, M.A. (1988) The sensitivity of the vibrissae of a Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*). *Aquatic Mammals* **14**, 123-133.
- Keidel, W.D. & Neff, W.D., eds (1974) *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. V/1. Springer-Verlag, Berlin.
- Ketten, D.R. (1991) The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In: *The Evolutionary Biology of Hearing* (D.B. Webster, R.R. Fay & A.N. Popper, eds), pp. 717-747. Springer-Verlag, Berlin.
- Ketten, D.R. (1992) The cetacean ear: form, frequency, and evolution. In: *Marine Mammal Sensory Systems* (J. Thomas, R.A. Kastelein & A.Ya. Supin, eds), pp. 53-75. Plenum Press, New York.
- Ketten, D.R. & Wartzok, D. (1990) Three-dimensional reconstructions of the dolphins ear. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J. Thomas & R. Kastelein, eds), pp. 81-105. Plenum Press, New York.
- Ketten, D.R., Odell, D.K. & Domning, D.P. (1992) Structure, function, and adaption of manatee ear. In: *Marine Mammal Sensory Systems* (eds Thomas, J.R.A. Kastelein, A.Ya. Supin), pp. 77-95. Plenum Press, New York.
- King, J.E. (1983) *Seals of the World*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Kirschvink, J.L., Dizon, A.E. & Westphal, J.A. (1986) Evidence from strandings for geomagnetic sensitivity in cetaceans. *Journal of Experimental Biology* **120**, 1-24.
- Klinowska, M. (1985) Cetacean live stranding dates relate to geomagnetic disturbances. *Aquatic Mammals* **11** (3), 109-119.

- Klishin, V.O., Pezo Diaz, R., Popov, V.V., Supin, A.Ya. (1990) Some characteristics of hearing of the Brazilian manatee, *Trichechus inunguis*. *Aquatic Mammals* **16** (3), 139-144.
- Kooyman, G. (1989) *Diverse Divers; Physiology and Behaviour*. Springer-Verlag, Berlin.
- Krebs, J.R. & Kacelnik, A. (1991) Decision-making. In: *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davis, eds), pp. 105-136. Blackwell Science, Oxford.
- Kröger, R.H.H. & Kirschfeld, K. (1992) The cornea as an optical element in the cetacean eye. In: *Marine Mammal Sensory Systems* (J. Thomas, ed.), pp. 97-105. Plenum Press, New York.
- Kuznetsov, V.B. (1990) Chemical sense of dolphins: quasiolfaction. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J.A. Thomas & R.A. Kastelein, eds), pp. 481-503, Plenum Press, New York.
- Kvadsheim, P.H., Gotaas, A.R.L., Folkow, L.P. & Blix, A.S. (1997) An experimental validation of heat loss models for marine mammals. *Journal of Theoretical Biology* **184**, 15-23.
- Ladygina, T.F., Popov, V.V. & Supin, A.Y. (1985) Somatotopic projections in the cerebral cortex of the fur seal (*Callorhinus ursinus*), *Neurophysiology* **17**, 344-351 (in Russian).
- Landau, D. & Dawson, W.W. (1970) The histology of retinas from the order Pinnipedia. *Vision Research* **10**, 691-702.
- Lavigne, D.M. & Ronald, K. (1972) The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben 1777). XXIII. Spectral sensitivity. *Canadian Journal of Zoology* **50**, 1197-1206.
- Lavigne, D.M. & Ronald, K. (1975a) Pinniped visual pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology* **52**, 325-329.
- Lavigne, D.M. & Ronald, K. (1975b) Evidence of duplicity in the retina of the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* **50**, 65-70.
- Levenson, D.H., Crognale, M.A., Ponganis, P.J., Deegan, J.F. & Jacobs, G.H. (1998) Cone photopigment of harbour seals: implications for color vision. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* **39**, S978.

- Lien, J., Todd, S. & Guigne, J. (1990) Inferences about perception in large cetaceans, especially humpback whales, from incidental catches in fixed fishing gear, enhancement of nets by 'alarm' devices, and the acoustics of fishing gear. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J. Thomas & R. Kastelein, eds), pp. 347-362. Plenum Press, New York.
- Lindt, C.C. (1956) Underwater behaviour of the southern sea lion, *Otaria jubata*. *Journal of Mammalogy* **37**, 287-288.
- Ling, J.K. (1977) Vibrissae of marine mammals. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals* (R.J. Harrison, ed.), Vol. 3, pp. 387-415. Academic Press, London.
- Loew, E.R. & McFarland, W.N. (1990) The underwater visual environment. In: *The Visual System of Fish* (R.H. Douglas & M.B.A. Djamgoz, eds), pp. 1-43. Chapman & Hall, London.
- Loomis, J.M. & Lederman, S.J. (1986) Tactual perception. In: *Handbook of Perception and Human Performance* (K.R. Boff, L. Kaufman & J.R. Thomas, eds), Vol. 2, pp. 1-41. Wiley, New York.
- Lowell, W.R. & Flanigan Jr, W.F. (1980) Marine mammal chemoreception. *Mammal Review* **10**, 53-59.
- Lythgoe, J.N. (1972) The adaptation of visual pigments to the photic environment. In: *The Handbook of Sensory Physiology, VII. I. The Photochemistry of Vision* (H.J.A. Dartnall, ed.), pp. 566-603. Springer, Hamburg.
- Lythgoe, J.N. & Dartnall, H.J.A. (1970) A 'deep sea rhodopsin' in a marine mammal. *Nature* **227**, 995-996.
- McCormick, J.G., Weaver, E.G., Palin, G. & Ridgway, S.H. (1970) Sound conduction in the dolphin ear. *Journal of the Acoustical Society of America* **48**, 1418-1428.
- McFarland, W.N. (1971) Cetacean visual pigments. *Vision Research* **11**, 1065-1076.
- Mackay-Sim, A., Duvall, D. & Graves, B.M. (1985) The West Indian manatee, *Trichechus manatus*, lacks a vomeronasal organ. *Brain, Behavior and Evolution* **27**, 186-194.

- Madsen, C.J. & Herman, L.M. (1980) Social and ecological correlates of cetacean vision and visual appearance. In: *Cetacean Behaviour: Mechanisms and Functions* (L.M. Herman, ed.), pp. 101-147. John Wiley & Sons, New York.
- Marshall, C.D., Huth, G.D., Edmonds, V.M., Halin, D.L. & Reep, R.L. (1998) Prehensile use of perioral bristles during feeding and associated behaviours of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*). *Marine Mammal Science* **14**, 274-289.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1986) Topographic distribution of size and density of ganglion cells in the retina of a porpoise, *Phocoena phocoena*. *Aquatic Mammals* **12**, 95-102.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1989) Distribution of ganglion cells in the retina of an Amazon river dolphin *Inia geoffrensis*. *Aquatic Mammals* **15**, 49-56.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1990) Best vision zones in the retinae of some cetaceans. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J. Thomas & R. Kastelein, eds), pp. 505-517. Plenum Press, New York.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1995) Retinal cell topography of the retina in the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Brain, Behaviour and Evolution* **45**, 257-265.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1997) Ocular anatomy, retinal ganglion cell distribution, and visual resolution in the grey whale *Eschrichtius gibbosus*. *Aquatic Mammals* **23**, 17-28.
- Mass, A.M. & Supin, A.Ya. (1999) Retinal topography and visual acuity in the riverine tucuxi (*Sotalia fluviatilis*). *Marine Mammal Science* **15**, 351-365.
- Mauck, B., Eysel, U. & Dehnhardt, G. (2000) Selective heating of vibrissal follicles in seals (*Phoca vitulina*) and dolphins (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *Journal of Experimental Biology* **203**, 2125-2131.
- Maybaum, H.L. (1993) Responses of humpback whales to sonar sounds. *Journal of the Acoustical Society of America* **94** (3), 1848-1849.
- Miller, E.H. (1975) A comparative study of facial expressions of two species of pinnipeds. *Behaviour* **53**, 268-284.
- Mills, A.M. (1958) On the minimum audible angle. *Journal of the Acoustical Society of America* **30**, 237-246.



- Mills, F. & Renouf, D. (1986) Determination of the vibration sensitivity of harbour seal (*Phoca vitulina*) vibrissae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **100**, 3-9.
- Møhl, B. (1964) Preliminary studies on hearing in seals. *Videnskabelige Meddelelser Fra Dansk Naturhistorisk Forening I Kjobenhaven* **127**, 283-294.
- Møhl, B. (1968) Auditory sensitivity of the common seal in air and water. *Journal of Auditory Research* **8**(1), 27-38.
- Moore, P.W.D. (1975) Underwater localization of click and pulsed pure-tone signals by the California sea lion (*Zalophus calif omianus*). *Journal of the Acoustical Society of America*. **57** (2), 406-410.
- Moore, P.W.D. & Au, W.W.L. (1975) Underwater localization of pulsed pure tones by the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of the Acoustical Society of America* **58** (3), 721-727.
- Moore, P.W.B., Pawloski, D.A. & Dankiewicz, L. (1995) Interaural time and intensity difference thresholds in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *Sensory Systems of Aquatic Mammals* (R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall, eds), pp. 11-23. De Spil Publishers, Woerden.
- Moore, P.W.B. & Schusterman, R.J. (1987) Audiometric assessment of northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Marine Mammal Science* **3**, 31-53.
- Munz, F.W. (1964) The visual pigments of epipelagic and rocky-shore fishes. *Vision Research* **8**, 983-996.
- Murayama, T. & Somiya, H. (1998) Distribution of ganglion cells and object localizing ability in the retina of three cetaceans. *Fisheries Science* **64**, 27-30.
- Murayama, T., Somiya, H., Aoki, I. & Ishii, T. (1995) Retinal cell size and distribution predict visual capabilities of Dall's porpoise. *Marine Mammal Science* **11**, 136-149.
- Nachtigall, P.E. (1986) Vision, audition, and chemoreception in dolphins and other marine mammals. In: *Dolphin Cognition and Behaviour: a Comparative Approach* (R.J. Schusterman, J.A. Thomas & F.G. Woods, eds), pp. 79-113. Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Nachtigall, P.E. (1989) Risso's dolphins (*Grampus griseus*) vision. In: *Eighth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Monterey, CA*. Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KA.

- Nachtigall, P.E. & Hall, R.W. (1984) Taste reception in the bottlenose dolphin. *Acta Zoologica Fennica* **172**, 147-148.
- Nachtigall, P.E., Au, W.W.L., Pawloski, J.L. & Moore, P.W.B. (1995) Risso's dolphin (*Grampus griseus*) hearing thresholds in Kaneohe Bay, Hawaii. In: *Sensory Systems of Aquatic Mammals* (R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall, eds), pp. 49-53. De Spil Publishers, Woerden.
- Nagy, A.R. & Ronald, K. (1970) The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben 1777). VI. Structure of the retina. *Canadian Journal of Zoology* **48**, 367-370.
- Neuweiler, G. (1984) Foraging, echolocation and audition in bats. *Naturwissenschaften* **71**, 446-455.
- Newby, T.C., Hart, F.M. & Arnold, R.A. (1970) Weight and blindness of harbour seals. *Journal of Mammalogy* **51**, 152.
- Norris, K.S. (1964) Some problems of echolocation in cetaceans. In: *Marine Bio-Acoustics* (W.N. Tavolga, ed.), pp. 317-336. Pergamon Press, Oxford.
- Norris, K.S. (1968) The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: *Evolution and Environment. Peabody Museum Centenary Celebration Volume* (E.T. Drake, ed.), pp. 225-241. Yale University Press, New Haven, CT.
- Peichl, L. & Moutairo, K. (1998) Absence of short-wavelength sensitive cones in the retinae of seals (Carnivora) and African giant rats (Rodentia). *European Journal of Neuroscience* **10**, 2586-2594.
- Peichl, L., Behrmann, G. & Kröger, R.H.H. (2001) For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals. *European Journal of Neuroscience* **13**, 1520-1528.
- Penner, R.H., Turl, C.W. & Au, W.W.L. (1986) Target detection by the beluga using a surface-reflected path. *Journal of the Acoustical Society of America* **80** (6), 1842-1843.
- Pepper, R.L. & Simmons Jr, J.V. (1973) In-air visual acuity of the bottlenose dolphin. *Experimental Neurology* **41**, 271-276.
- Perez, J.M., Dawson, W.W. & Landau, D. (1972) Retinal anatomy of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Cetology* **11**, 1-11.
- Pfaffmann, C., Bartoshuk, L.M. & McBurney, D. (1971) Taste psychophysics. In: *Handbook of Sensory Physiology*. (L.M. Beidler, ed.), Vol. 4, pp. 73-99. Springer-Verlag, Berlin.

- Piggins, D., Muntz, W.R.A. & Best, R.C. (1983) Physical and morphological aspects of the eye of the manatee *Trichechus inunguis* Natterer 1883: (Sirenia: Mammalia). *Marine Behaviour and Physiology* **9**, 111-130.
- Popov, V.V., Ladygina, T.F. & Supin, A.Ya. (1986) Evoked potentials of the auditory cortex of the porpoise, *Phocoena phocoena*. *Journal of Comparative Physiology A* **158**, 705-711.
- Popov, V. & Supin, A. (1990) Electrophysiological studies of hearing in some cetaceans and a manatee. In: *Sensory Systems of Aquatic Mammals* (R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall, eds), pp. 405-415. De Spil Publishers, Woerden.
- Rahmann, H. (1967) Die Sehschärfe bei Wirbeltieren. *Naturwissenschaftliche Rundschau* **20**, 8-14.
- Ramprashad, F., Corey, S. & Ronald, K. (1972) Anatomy of the seal's ear (*Pagophilus groenlandicus*). In: *Functional Anatomy of Marine Mammals* (R.J. Harrison, ed.), pp. 264-306. Academic Press, London.
- Reep, R.L., Marshall, C.D., Stoll, M.L. & Whitaker, D.M. (1998) Distribution and innervation of facial bristles and hairs in the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*). *Marine Mammal Science* **14**, 257-273.
- Renaud, D.J. & Popper, A.N. (1975) Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus*. *Journal of Experimental Biology* **63** (3), 569-585.
- Renouf, D. (1979) Preliminary measurements of the sensitivity of the vibrissae of harbour seals (*Phoca vitulina*) to low frequency vibrations. *Journal of Zoology, London* **188**, 443-450.
- Repenning, C.A. (1972) Underwater hearing in seals: functional morphology. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals* (R.J. Harrison, ed.), pp. 307-331. Academic Press, London.
- Rice, F.L., Mance, A. & Munger, B.L. (1986) A comparative light microscopic analysis of the innervation of the mystacial pad. I. Vibrissal follicles. *Journal of Comparative Neurology* **252**, 154-174.
- Richardson, W.J., Greene, C.R., (1993) Variability in behavioural reaction thresholds of bowhead whales to man-made underwater sounds. *Journal of the Acoustical Society of America* **94** (3), 1848.
- Richardson, W.J., Greene, C.R., Malme, C.I. & Thomson, D.H. (1995) *Marine Mammals and Noise*. Academic Press, London.

- Ridgway, S.H. & Carder, D.A. (1990) Tactile sensitivity, somatosensory response, skin vibrations, and the skin surface ridges of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (J. Thomas & R. Kastelein, eds), pp. 163-179. Plenum Press, New York.
- Ridgway, S.H. & Joyce, P.L. (1975) Studies on seal brain by radiotelemetry. *Rapports et Proces-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **169**, 81-91.
- Rivamonte, L.A. (1976) Eye model to account for comparable aerial and underwater acuities of the bottlenose dolphin. *Netherlands Journal of Sea Research* **10** (Suppl. 4), 491-498.
- Roitblat, H.L. (1987) *Introduction to Comparative Cognition*. Freeman, New York.
- Sauerland, M. & Dehnhardt, G. (1998) Underwater audiogram of a tucuxi (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *Journal of the Acoustical Society of America* **103**, 1199-1204.
- Schusterman, R.J. (1972) Visual acuity in pinnipeds. In: *Behaviour of Marine Animals* (H.E. Winn & B.L. Olla, eds), Vol. 2, pp. 469-491. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Schusterman, R.J. (1981) Behavioural capabilities of seals and sea lions: review of their hearing, visual, learning and diving skills. *Psychological Record* **31**, 125-143.
- Schusterman, R.J. & Balliet, R.F. (1970) Visual acuity of the harbour seal and the Steller sea lion under water. *Nature* **226**, 563-564.
- Schusterman, R.J., Balliet, R.F. & Nixon, J. (1972) Underwater audiogram of the California sea lion by the conditioned vocalization technique. *Journal of Experimental Analysis of Behaviour* **17**, 339-350.
- Silbernagel, S. & Despopulus, A. (1983) *Taschenatlas der Physiologie*. Thieme-Verlag, Stuttgart.
- Sims, D.W. & Quayle, V.A. (1998) Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* **393**, 460-464.
- Sinnott, J.M. & Aslin, R.N. (1985) Frequency and intensity discrimination in human infants and adults. *Journal of the Acoustical Society of America* **78**, 1986-1992.

- Sivak, J.G., Howland, H.C., West, J. & Weerheim, J. (1989) The eye of the hooded seal. *Cystophora cristata*, in air and water. *Journal of Comparative Physiology A* **165**, 771-777.
- Sivian, L.J. & White, S.D. (1933) On minimum audible fields. *Journal of the Acoustical Society of America* **4**, 288-231.
- Spong, P. & White, D. (1971) Visual acuity and discrimination learning in the dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*). *Experimental Neurology* **31**, 431-436.
- Stephens, R.J., Beebe, I.J. & Poulter, T.C. (1973) Innervation of the vibrissae of the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Anatomical Record* **176**, 421-442.
- Sticken, J. & Dehnhardt, G. (2000) Salinity discrimination in harbour seals: a sensory basis for spatial orientation in the maine environment? *Naturwissenschaften* **87**, 499-502.
- Szél, Á., Csorba, G., Caffé, A.R., Szél, G., Röhlich, P. & Van Veen, T. (1994) Different patterns of retinal cone topography in two genera of rodents, *Mus* and *Apodemus*. *Cell and Tissue Research* **276**, 143-150.
- Szél, Á., Röhlich, P., Caffé, A.R. & Van Veen, T. (1996) Distribution of cone photoreceptors in the mammalian retina. *Microscopy Research and Technique* **35**, 445-462.
- Terhune, J.M. (1974) Directional hearing of a harbour seal in air and water. *Journal of the Acoustical Society of America* **56**(6), 1862-1865.
- Terhune, J.M. & Ronald, K. (1971) The harp seal, *Phagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). X. The air audiogram. *Canadian Journal of Zoology* **49** (3), 385-390.
- Terhune, J.M. & Ronald, K. (1972) The harp seal, *Phagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). III. The underwater audiogram. *Canadian Journal of Zoology* **50** (5), 565-569.
- Terhune, J.M. & Ronald, K. (1975) Underwater hearing sensitivity of two ringed seals (*Pusa hispida*). *Canadian Journal of Zoology* **53** (3), 227-231.
- Thomas, J.A., Chun, N., Au, W. & Pugh, K. (1988) Underwater audiogram of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). *Journal of the Acoustical Society of America* **84** (3), 936-940.
- Thomas, J.A., Moore, P.D.W., Withrow, R. & Stoermer, M. (1990) Underwater audiogram of a Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*). *Journal of the Acoustical Society of America* **87** (1), 417-420.

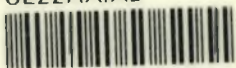
- Thompson, R.K.R. & Herman, L.M. (1975) Underwater frequency discrimination in the bottlenose dolphin (1-140 kHz) and the human (1-8 kHz). *Journal of the Acoustical Society of America* **57** (4), 943-948.
- Turnbull, S.D. & Terhune, J.M. (1993) Repetition enhances hearing detection thresholds in a harbour seal (*Phoca vitulina*). *Canadian Journal of Zoology* **71** (5), 926-932.
- Van Esch, A. & De Wolf, J. (1979) Evidence for cone function in the dolphin retina—a preliminary report. *Aquatic Mammals* **7**, 35-37.
- Wald, G., Brown, P.K. & Brown, P.S. (1957) Visual pigments and depth of habitat of marine fishes. *Nature* **180**, 969-971.
- Walls, G.L. (1942) *The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation*. Cranbrook Institute of Science Bulletin No. 19. Reprinted 1963 by Hafner Press, New York.
- Wartzok, D. (1979) Phocid spectral sensitivity curves. In: *Third Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Seattle*, p. 62. Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KA.
- Wartzok, D. & Ketton, D.R. (1999) Marine mammal sensory systems. In: *Biology of Marine Mammals* (J.E. Reynolds III & S.A. Rommel, eds), pp. 117-175. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Wartzok, D. & McCormick, M.G. (1978) Color discrimination by a Bering Sea spotted seal, *Phoca largha*. *Vision Research* **18**, 781-784.
- Wartzok, D., Schusterman, R.J. & Gailey-Phipps, J. (1984) Seal echolocation? *Nature* **308**, 753.
- Watkins, W.A. (1981) Reactions of three species of whales *Balaenoptera physalus*, *Megaptera novaeangliae* and *Balaenoptera edeni* to implanted radio tags. *Deep-Sea Research* **28A** (6), 589-599.
- Watkins, W.A. (1986) Whale reactions to human activities in Cape Cod waters. *Marine Mammal Science* **2** (4), 251-262.
- Watkins, W.A. & Wartzok, D. (1985) Sensory biophysics of marine mammals. *Marine Mammal Science*. **1**, 219-260.
- Watson, L. (1981) *Whales of the World—a Complete Guide to the World's Living Whales, Dolphins and Porpoises*. Hutchinson & Co, London.
- Westerberg, H. (1984) The orientation of fish and the vertical stratification at fine- and micro-structure scales. In: *Mechanisms of Migration in Fishes* (J.D.



- McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, & W.H. Neill, eds), pp. 179-203. Plenum Press, New York.
- Wever, E.G., McCormick, J.G., Palin, J. & Ridgway, S.H. (1971) The cochlea of the dolphin *Tursiops truncatus*: hair cells and ganglion cells. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **68**, 2908-2912.
- White, D.O.N., Cameron, N., Spong, P. & Bradford, J. (1971) Visual acuity of the killer whale (*Orcinus orca*). *Experimental Neurology* **32**, 230-236.
- White, M.J., Norris, J., Ljungblad, D., Baron, K. & di Sciara, G. (1978) Auditory thresholds of two beluga whales (*Delphinapterus leucas*). In: *HSWRI Technical Report*, pp. 78-109. Report from Hubbs/Sea World Research Institute, San Diego, CA for the US Naval Ocean Systems Center, San Diego.
- Wikler, K.C. & Rakic, P. (1990) Distribution of photoreceptor subtypes in the retina of diurnal and nocturnal primates. *Journal of Neuroscience* **10**, 3390-3401.



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000097484