

EDITORIALE GRASSO



etologia

alla

introduzione

BALDACCINI • MAINARDI • PAPI

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

9347

introduzione alla etologia

NATALE EMILIO BALDACCINI
*Professore ordinario di Zoologia
Facoltà di Scienze M.F.N., Università di Parma*

DANILO MAINARDI
*Professore ordinario di Etologia
Facoltà di Scienze M.F.N., Università di Parma*

FLORIANO PAPI
*Professore ordinario di Etologia
Facoltà di Scienze M.F.N., Università di Pisa*

Copyright © 1990 by Editoriale Grasso, Bologna

Tutti i diritti sono riservati. Nessuna parte del libro può essere riprodotta o trasmessa sotto qualsiasi forma e con qualsiasi mezzo elettronico o meccanico, comprese fotocopie, registrazioni su nastro o mediante memorizzazione, senza il permesso scritto dell'Editore.

Redazione di Daniela Fuleo e Maria Luisa Vezzali
Impostazione grafica di Sergio Granci
Disegni di Nadia Nuvoli

Prima edizione: aprile 1990

Ristampe

4 3 2 1
1992 1993 1994 1995

ISBN 88-7055-113-X

Fotocomposizione della Datacomp
Stampato a Villanova di Castenaso (Bo)
dalle Arti Grafiche Leonelli, Via G. Verdi 43
per conto dell'Editoriale Grasso
via E. Collamarini 21, Bologna

Prefazione

L'Etiologia è una scienza in rapido sviluppo, che nel giro di pochi decenni ha registrato una serie di brillanti acquisizioni scientifiche, un forte aumento numerico di studiosi e di laboratori ed un crescente interesse del pubblico. Mentre i ricercatori sono soprattutto attenti agli aspetti fisiologici, sociali ed ecologici del comportamento animale, un più vasto pubblico, in un momento di rinnovato interesse per la natura, cerca nell'Etiologia la risposta ai tanti interrogativi che il comportamento degli animali da sempre ci pone.

Questo fenomeno culturale non è stato accompagnato dalla pubblicazione di un adeguato numero di opere in lingua italiana. La presente Introduzione all'Etiologia vuole ovviare alla mancanza di un compendio che fornisca un quadro sintetico di questa scienza e delle sue più recenti acquisizioni. Gli autori, nonostante la brevità dell'opera, hanno lasciato molto spazio alla descrizione dei fenomeni e alla loro analisi sperimentale, sicché il lettore potesse avere un'impressione diretta degli oggetti di studio e dei metodi di lavoro dell'etologo.

Questo libro è accessibile a chiunque abbia seguito le lezioni di biologia nella scuola media superiore ed è destinato a chi si avvia allo studio del comportamento animale. Esso costituisce l'ordito di un corso universitario di Etiologia ed un complemento per quelli di Zoologia e Psicologia. Più in generale potrà interessare tutti coloro che vogliono conoscere i contenuti ed i problemi della scienza del comportamento animale.

Gli Autori

Copyright © 1990 by Editoriale Grasso, Bologna

Tutti i diritti sono riservati. Nessuna parte del libro può essere riprodotta o trasmessa sotto qualsiasi forma e con qualsiasi mezzo elettronico o meccanico, comprese fotocopie, registrazioni su nastro o mediante memorizzazione, senza il permesso scritto dell'Editore.

Redazione di Daniela Puleio e Maria Luisa Vezzali
Impostazione grafica di Sergio Granci
Disegni di Nadia Nuvoli

Prima edizione: aprile 1990

Ristampe

4 3 2 1
1992 1993 1994 1995

ISBN 88-7055-113-X

Fotocomposizione della Datacomp
Stampato a Villanova di Castenaso (Bo)
dalle Arti Grafiche Leonelli, Via G. Verdi 43
per conto dell'Editoriale Grasso
via E. Collamarini 21, Bologna

1. Lo studio del comportamento animale

1

Definizione, metodi, scopi 1

I livelli di complicazione 4

La percezione degli stimoli 8

2. I fattori del comportamento

13

L'innato e l'appreso 13

Le azioni istintive 19

L'integrazione centrale degli stimoli 23

Azione istintiva e risposta riflessa 25

Quale comportamento? 26

Conflitti motivazionali 27

Gli istinti sono organizzati in maniera gerarchica 28

Genetica del comportamento 32

Per apprendere occorre ricordare 37

Tipi di memoria 37

Modi d'apprendere 38

3. Il comportamento sociale

45

Le interazioni sociali 45

La ritualizzazione dell'aggressività 46

Rapporti tra ritualizzazione dell'aggressività, comportamento riproduttivo e distribuzione spaziale degli animali 48

Complessità sociale e polimorfismi comportamentali 52

Il territorio 56

Territorialismo e controllo numerico delle popolazioni 58

L'aggressività sociale 59

4. Interazioni sociali ed evoluzione del comportamento

63

- La comunicazione 63
- L'apprendimento sociale 66
- Analogie, differenze e interazioni tra evoluzione biologica ed evoluzione culturale 72
- L'evoluzione biologica del comportamento 73
- L'altruismo secondo l'approccio sociobiologico 76
- Il controllo genetico e l'evoluzione del comportamento umano 81

5. L'orientamento nello spazio

83

- Definizioni e tipi di orientamento 83
- L'orientamento astronomico 89
- L'orientamento su stimoli autogeni 94
- L'orientamento a distanza 95
- Le migrazioni 102

Testi in italiano consigliati

111

- FUNZIONE REAZIONE CONE D'ASIA, LOMAS, DANN, MISOR, HILM.
- COMPRESSA REPORT
- HILLESSI, CONVIDE.
- AREA, IST
- AREA, OR.
- PERCEZIONE
- COMPARAZIONE
- COMP. MANTO
- COMP. STIMULO

*Introduzione
all'etologia*

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100

Lo studio del comportamento animale

1

Definizione, metodi, scopi

Lo studio del comportamento degli animali comprende la descrizione delle loro attività e l'analisi causale di esse. L'analisi investe il funzionamento dell'organismo animale in termini di comportamento integrato, il valore adattativo del comportamento, ed i fattori storici — ontogenetici e filogenetici — che hanno determinato lo sviluppo e l'evoluzione del comportamento.

Il termine **etologia**, etimologicamente «studio dei costumi», è spesso usato come equivalente di studio del comportamento animale in ogni suo aspetto, e in questo senso lo useremo noi stessi. Tuttavia molti studiosi intendono per etologia soprattutto l'indagine delle componenti istintive del comportamento in condizioni naturali, e non vi comprendono ad esempio le ricerche di laboratorio sull'apprendimento.

Il **comportamento** è principalmente prodotto da quelle attività (muscolari e non) che si traducono in movimenti e atteggiamenti dell'intero animale o delle sue parti, e comprende inoltre la produzione di suoni, di elettricità e di luce, i mutamenti di colore, le emissioni di secrezioni o di prodotti di escrezione. In questo senso, il comportamento è parte integrante del fenotipo di una specie.

Una ricerca etologica non può prescindere da una preliminare analisi «morfologica» dei comportamenti, che non è solo descrizione di essi, ma anche studio quantitativo, temporale e statistico. Il progresso tecnologico ha realizzato apparecchi per la registrazione continua e automatica delle attività più diverse. Essi, oltre ad alleviare la fatica dello sperimentatore e a consentire una documentazione più obiettiva ed estesa, permettono-

Conceptual: ↑
fenotipo di una
Species

COMPORTRAMENTO ← PRODOTTO DA
ATTIVITÀ MUSCOLARI E NON CHE
SI TRADUCONO IN:
- MOVIMENTI
- ATTEGGIAMENTI
- PRODUZIONE SUONI
- ESCREZIONI E SECREZIONI
- MUTAMENTI DI COLORE

no di registrare attività che si sottraggono all'osservazione diretta. Riprese accelerate o rallentate con cineprese e telecamere consentono l'analisi di movimenti rapidissimi o di spostamenti lenti, mentre l'uso dell'infrarosso e degli intensificatori di brillantezza permette di osservare nell'oscurità le attività indisturbate di animali notturni. Le emissioni sonore e ultrasuoni di molti animali sono oggi disponibili sotto forma di sonogrammi, che riproducono le frequenze, la durata e l'intensità relativa degli elementi componenti l'emissione. È divenuta pratica comune applicare ai più diversi animali terrestri emittenti radio (per quelli acquatici si usano invece emittenti di ultrasuoni) al fine di seguirli nei loro spostamenti in natura, anche per mezzo di impianti di radiogoniometria automatica o addirittura di satelliti. Le radiotrasmissioni, collegate con appositi apparecchi, possono anche fornire dati fisiologici importanti, quali ad esempio la pressione o la frequenza cardiaca, senza limitare gli animali nelle loro attività naturali (biotelemetria).

CONTROLLI IN NATURA

Lo studio etologico generico di una specie animale inizia con un inventario dei modi comportamentali che l'osservazione ripetuta riesce ben presto a identificare nell'apparentemente grande variabilità dei comportamenti. Un simile inventario, detto etogramma, caratterizza e distingue ciascuna specie, anche rispetto a quelle più affini. Negli studi diretti a fini particolari l'osservazione viene condotta a livelli diversi a seconda degli scopi da raggiungere. Se l'oggetto dell'indagine è un gasteropode che vive nella zona intercotidale delle coste rocciose, potrebbero ad esempio interessare i suoi spostamenti verticali, oppure la maniera con cui esso utilizza le risorze di cibo, rappresentato da alghe microscopiche aderenti alle rocce, od anche il processo con cui le alghe vengono strappate e ingerite. Nel primo caso sarà sufficiente contrassegnare un buon numero di esemplari e registrarne la posizione a intervalli regolari; nel secondo si tratterà di studiare il movimento degli animali e il pendolare della testa mentre pascolano, rilevando anche le tracce lasciate dalla radula; nel terzo caso infine bisognerà descrivere l'azione della radula per effetto delle numerose paia di muscoli che la muovono.

INTEGRAZIONE DEI COMPORTAMENTI ETOGRAFICI

L'osservazione ripetuta in condizioni naturali o seminaturali può sostituire, in alcuni casi, la sperimentazione rivolta all'analisi causale del comportamento, in quanto può rivelare la dipendenza o meno di esso da quei fattori ambientali o situazioni che, anche accidentalmente, siano cambiati in osservazioni successive. Per determinati problemi, l'osservazione ripetuta in condizioni diverse è addirittura insostituibile. Gli uccelli che migrano di notte, ad esempio, rivelano all'osservazione col radar di saper tenere una rotta appropriata al raggiungimento della loro destinazione. Regisztrazioni effettuate per più notti in situazioni astronomiche e meteorologiche diverse hanno dimostrato che né la luna né le stelle sono un fattore orientante indispensabile al mantenimento della rotta. Lo

ESERCIZIO SULLO STUDIO DEL GASTEROPODO

L'osservazione ripetuta in condizioni naturali o seminaturali può sostituire, in alcuni casi, la sperimentazione rivolta all'analisi causale del comportamento, in quanto può rivelare la dipendenza o meno di esso da quei fattori ambientali o situazioni che, anche accidentalmente, siano cambiati in osservazioni successive. Per determinati problemi, l'osservazione ripetuta in condizioni diverse è addirittura insostituibile. Gli uccelli che migrano di notte, ad esempio, rivelano all'osservazione col radar di saper tenere una rotta appropriata al raggiungimento della loro destinazione. Regisztrazioni effettuate per più notti in situazioni astronomiche e meteorologiche diverse hanno dimostrato che né la luna né le stelle sono un fattore orientante indispensabile al mantenimento della rotta. Lo

ESERCIZIO SULLA OSSERVAZIONE IN NATURA PER METODO NOTTURNO

stesso risultato sarebbe stato ben difficile da raggiungere per via sperimentale.

Nella maggioranza dei casi una appropriata sperimentazione è però necessaria per una analisi causale, che in etologia è diretta alla soluzione di quattro problemi fondamentali. Il primo di essi riguarda le cause immediate del comportamento, che è spesso determinato, mantenuto e diretto da situazioni esterne all'animale, pur essendo sempre sotto il controllo di fattori interni, dai quali originano i comportamenti definiti spontanei. Fondamentalmente si tratta di cercare di analizzare il comportamento con i metodi propri della fisiologia, pur con gli ostacoli dovuti alla enorme complessità dell'apparecchio nervoso e avendo presente che spesso i sistemi complessi non possono essere compresi in base alle sole proprietà delle loro componenti elementari.

Il secondo problema riguarda il significato biologico del comportamento. Lo studio delle abitudini di ogni specie animale porta alla conclusione che il comportamento è diretto al successo riproduttivo dell'individuo e quindi, anche al mantenimento suo e della sua prole. Dato che ogni comportamento è adattato alle particolari condizioni in cui l'animale vive, tale adattamento può essersi realizzato soltanto se l'individuo ha avuto in qualche modo informazioni sull'ambiente stesso, e ciò è possibile sia nel corso della vita individuale, mediante l'apprendimento, sia durante l'evoluzione della specie, con l'inserimento graduale delle informazioni nel patrimonio ereditario.

Questo ci porta a considerare gli ultimi due problemi che è chiamato ad affrontare l'etologo. Essi riguardano i determinanti passati del comportamento, quelli che hanno operato nel corso dell'ontogenesi e quelli che si sono modellati nel corso dell'evoluzione della specie. Il comportamento è parte del fenotipo e come tale si realizza individualmente nella interazione con l'ambiente fisico e biologico di quei fattori ereditari che sono responsabili sia delle azioni istintive che dei limiti della capacità ad apprendere. I fattori ereditari di una specie sono a loro volta determinati dall'origine della specie stessa e dalle successive pressioni selettive cui è stata sottoposta.

È merito degli etologi europei aver considerato l'azione istintiva alla stregua di un carattere morfologico da trattare con i metodi che l'anatomia comparata impiega nello studio delle affinità sistematiche e nelle ricostruzioni filitiche.

* omocentricità e sviluppo biologico dell'individuo

I livelli di complicazione

La complessità del comportamento è proporzionale a quella della macchina animale che lo esprime. Il comportamento, e con esso il sistema nervoso, viene via via più complicato parallelamente al crescere ed al differenziarsi:

- dei fattori da controllare al fine del mantenimento dell'omeostasi,
- della informazione sensoriale trasmessa ai centri nervosi,
- dell'apparecchio motorio da dirigere,
- dei centri che consentono di sfruttare l'esperienza a livello decisionale:

Elementi comportamentali semplici non si trovano solo negli animali di organizzazione primitiva, ma fanno anche parte del repertorio degli animali più evoluti, spesso integrati nei comportamenti complessi.

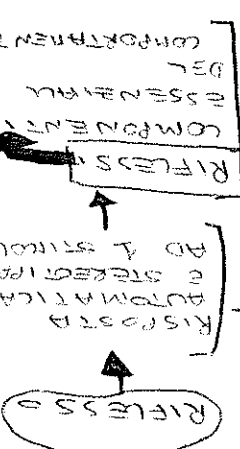
Reazioni semplici, scarsamente organizzate si osservano negli embrioni e nei Porteri, dove, in assenza di sistema nervoso, esse esprimono una eccitabilità protoplasmatica di base.

I riflessi sono elementi ubiquitari del comportamento. In senso lato si può parlare di riflesso ogni volta che, in maniera regolare e costante, si può ottenere una risposta automatica e stereotipa ad uno stimolo determinato. Più comunemente si intende per riflesso quello basato su un arco riflesso, o diastatico, che è composto:

1. da una branca afferente, che collega il recettore col centro nervoso, quello efferente,
2. da un centro nervoso cui giunge l'impulso afferente e da cui parte quello efferente,
3. da una branca efferente che collega il centro nervoso con i muscoli efferenti (fig. 1.1).

È tipico del riflesso uno stretto rapporto tra stimolo e risposta, per cui, a parità di condizioni, stimoli eguali inducono risposte eguali. Tuttavia il riflesso può non essere del tutto automatico a causa di interferenze del sistema nervoso centrale. Per questo motivo nello studio dei riflessi spinali dei vertebrati, il midollo spinale viene isolato dal cervello.

A priva vista si può avere qualche difficoltà a considerare i riflessi come elementi del comportamento. Al profano quelli familiari sembrano più un prodotto della semeiotica medica che una risposta prevedibile a stimoli naturali. Il riflesso rotuleo si induce con la percussione del tendine del muscolo quadricipite femorale subito al di sotto della rotula e si manifesta con l'estensione della gamba sulla coscia prodotta dalla contrazione del quadricipite, mentre il riflesso achilleo, che si provoca percotendo il tendine di Achille, provoca la contrazione del muscolo gastrocnemio e con ciò l'estensione del piede sulla gamba (fig. 1.2). Anche il restringimento della pupilla di un occhio illuminato da un raggio di luce è un



La complessità del comportamento è proporzionale a quella della macchina animale che lo esprime.

RIFLESSO ELEMENTO SEMPRE DEL COMPLESSO

È una risposta costante e stereotipata verso uno stimolo

INTERO COMPLESSO

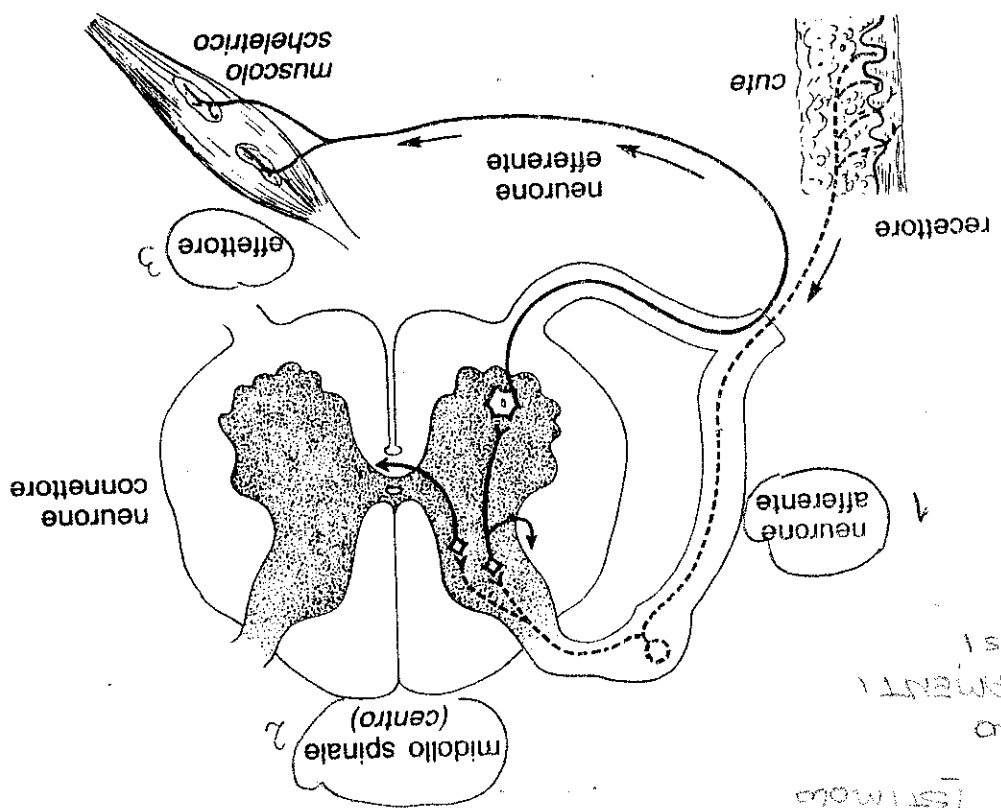


Figura 1.1 Schema di arco riflesso spinale.

X LO STUDIO DEI RIFLESSI MIDOLLA SPINALE ISOLATO DAL CERVELLO

riflesso (r. fottico diretto) cui si accompagna il riflesso fottico consensuale dell'occhio lasciato al buio.

Ad un esame più esteso i riflessi appaiono essere in realtà componenti essenziali del comportamento. La vivace reazione di un cane ad una pulce

che gli irrita la cute sul fianco è basata su quel riflesso di grattamento, che si può indurre anche quando il midollo spinale è isolato dal cervello. Molti

riflessi sono parte integrante di comportamenti complessi, quali per esempio la locomozione terrestre, il nuoto e il volo, oppure sono l'atto

finale di catene di azioni anche assai lunghe, come la deglutizione al termine della ricerca, cattura ed assunzione del cibo. Inoltre molte

risposte comportamentali sono rappresentate da riflessi condizionati (V. pag. 39), che si originano per associazione tra uno stimolo originariamente

neutro ed uno che induce una risposta riflessa, (CHAVE)

Per tutti questi motivi non è possibile tracciare un limite tra i riflessi ed i comportamenti più complessi che vengono qui brevemente caratterizzati, per essere poi trattati più estesamente nelle pagine successive.

Le reazioni di orientamento possono essere dirette o al mantenimento di una posizione definita del corpo, cioè al controllo della postura

(orientamento primario), oppure al raggiungimento di una posizione determinata in un campo stimolante (orientamento secondario). Molte

CONTRIBUZIONE DELL'ANALISI PSICOLOGICA ALLO STUDIO DEI RIFLESSI MIDOLLA SPINALE ISOLATO DAL CERVELLO

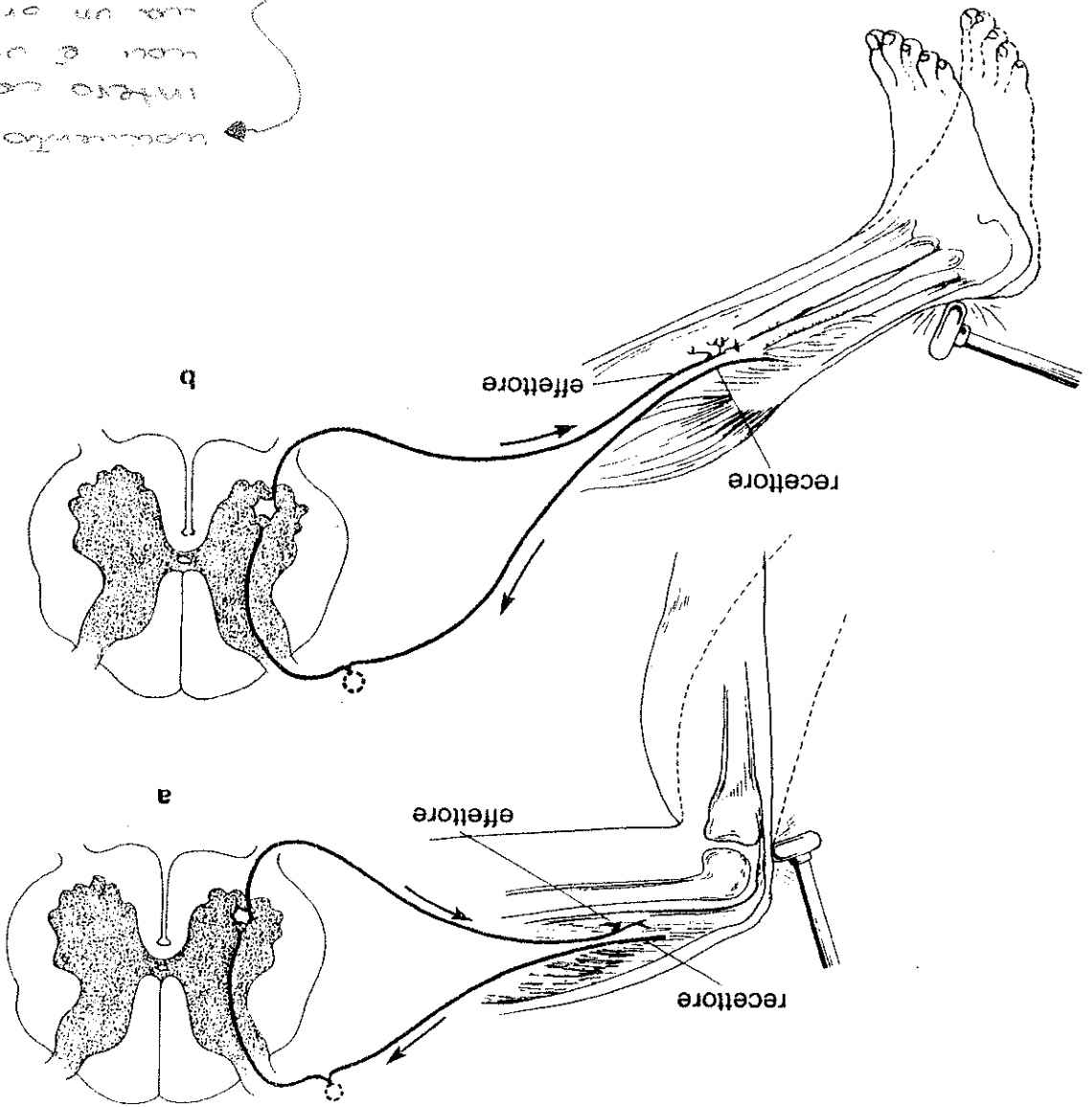


Figura 1.2 Riflessi di stiramento: a = riflesso rotuleo; b = riflesso achilleo.

reazioni di orientamento, come ad esempio la fuga dalla luce nelle planarie, hanno caratteristiche di costanza e automatismo che le avvicinano ai riflessi, pur essendo molto più complesse, dato che comportano il movimento dell'intero corpo. L'orientamento primario è fondamentale mente oggetto di studio della fisiologia, l'orientamento secondario è argomento etologico e verrà trattato più avanti (v. pag. 83).
 Le **reazioni istintive** sono serie di movimenti ordinati, spesso di manife- sto valore adattativo, che hanno una considerevole costanza di forma nell'ambito della specie. Sono di regola istintive, e come tali non apprese, la presa del cibo e l'uccisione della preda, i movimenti di pulizia del

Reazioni istintive e non apprese

Esempio = fuga dalla luce

movimento dell'intero corpo, quando non è un riflesso o un orientamento

corpo, le opere di scavo e di costruzione, le manovre di corteggiamento,

l'accoppiamento, le cure per i piccoli, e così via. Spesso le azioni istintive

che appartengono alla medesima sfera funzionale, si susseguono in un

ordine temporale determinato, costituendo una catena di azioni, l'ultima

delle quali rappresenta l'atto consumatorio.

Negli animali di più semplice organizzazione, i riflessi, le reazioni di

orientamento e quelle istintive costituiscono tutto o quasi tutto il reperto-

rio comportamentale, che dipende dunque da istruzioni fissate nel patri-

monio genetico ereditario. In altri gruppi animali si osserva invece un

progressivo incremento delle componenti acquisite del comportamento.

Da esse dipendono i fenomeni di assuefazione agli stimoli ripetuti, i

riflessi condizionati, la conoscenza anche individuale di soggetti della

stessa specie, il riconoscimento dei luoghi da ritrovare e dei percorsi da

seguire, l'affinamento delle tecniche di cattura e di utilizzazione del cibo,

ecc. Una elevata quota di comportamenti appresi conferisce plasticità al

comportamento e rappresenta il presupposto per manifestazioni di com-

portamento intelligente, che si attuano principalmente con la capacità di

utilizzare esperienze passate in situazioni del tutto nuove e diverse.

Il comportamento intelligente è rivelatore della esistenza di fenomeni

mentali nell'animale, cioè di esperienze soggettive paragonabili a quelle di

ogni persona normale che pensa ad eventi od oggetti, anche senza

riferimento alle percezioni immediate. Si dà spesso della mente una

definizione assai ampia ma è qui essenziale notare che essa comprende la

registrazione conscia dell'informazione, dell'azione volontaria e di quella

di controllo. La mente consente la previsione delle conseguenze delle

proprie azioni o di eventi in corso e la programmazione del proprio

comportamento. Essa è espressione di quella attività cerebrale che dirige

un sistema nervoso, divenuto troppo complicato per farlo da sé, nella sua

funzione fondamentale di controllare l'ambiente.

Nell'uomo i fenomeni mentali sono oggetti di studio della psicologia,

che può avvalersi della capacità degli esseri umani di comunicarsi vicende-

volmente pensieri, sensazioni e sentimenti. La validità di una simile

indagine è però recisamente negata dalla scuola behaviorista. Per essa le

esperienze mentali umane non sono comunque registrabili e quanto di

esse viene riferito è inattendibile e spesso contraddittorio. Lo studio dello

stesso comportamento umano dovrebbe perciò, secondo i behavioristi,

prescindere completamente dai fenomeni mentali e basarsi solo sulla

osservazione obiettiva delle azioni. Partendo da queste considerazioni la

grande maggioranza degli studiosi ritiene che i fenomeni mentali degli

animali non possano essere presi in considerazione, in quanto non cono-

scibili. Gli animali non hanno un linguaggio in comune con noi e non

possono comunicarci le loro esperienze soggettive. Per di più il loro

mondo sensoriale è spesso diverso dal nostro e, anche se una comunica-

Spiega evoluta
incremento componenti acquisite del comportamento

zione esistesse, difficilmente potrebbero venirci trasmesse sensazioni relative a stimoli che non percepiamo. Se è pressoché impossibile spiegare le sensazioni di «rosso» e di «celeste» a chi soffre di acromatopsia, a maggior ragione non potremo conoscere le sensazioni di un colibrì di fronte all'ultravioletto o di un pipistrello che ode l'eco dei propri ultrasuoni. Di conseguenza una etologia obiettiva deve prescindere da esperienze mentali, sentimenti e intenzioni degli animali, anche quando essi patentemente sussistono. La descrizione dei comportamenti deve adeguarsi a questa realtà, anche se sarebbe pedante evitare ad ogni costo antropomorfismi ed espressioni finalistiche.

Questo muro di incommunicabilità tra uomo e animale non è però senza spiragli. Un dialogo tra uomo e scimpanzé è stato recentemente iniziato. Abbandonati i vani sforzi di insegnargli a parlare, è stato possibile porre domande ed avere risposte dall'animale a noi più affine per mezzo di figure simboliche o con la mimica dei sordomuti. Anche la ricerca dei correlati fisiologici delle attività mentali può dare frutti significativi. Un buon esempio è fornito dall'attività onirica. Nei cani e nei gatti si possono frequentemente osservare, durante il sonno, movimenti occasionali delle palpebre, talora movimenti degli arti, tremori, vocalizzazioni. Ve n'è abbastanza per sospettare che questi animali sognino, come del resto aveva già sostenuto Lucrezio. I tracciati elettroencefalografici ottenuti durante il sonno rivelano nei mammiferi l'alternarsi di periodi di sincronizzazione corticale, durante i quali i neuroni corticali pulsano in fase, con periodi più o meno lunghi di desincronizzazione. Durante i periodi di desincronizzazione, detti anche di sonno paradossale, si hanno frequenti movimenti degli occhi e perdita del tono generale muscolare. Le persone svegliate durante il sonno paradossale comunicano di solito che stavano sognando, al contrario di quanto di solito avviene per chi è svegliato nel sonno sincronizzato. È logico concludere che anche le altre specie di mammiferi sognano come l'uomo, e forse anche gli uccelli, nei quali i periodi di sonno desincronizzato non durano però più di un minuto.

ANISOGRAFIA SENSORIALE DEL SONNO E
FISIOLOGIA
E
FISIOLOGIA PERCEZIONE FORME E
FISIOLOGIA

La percezione degli stimoli → UNIONE DI SENSAZIONI E MEMORIA

Dato che il comportamento è in larga misura indotto, mantenuto e diretto da stimoli esterni, l'analisi etologica di una specie animale non può prescindere dalla conoscenza delle sue capacità percettive, spesso assai diverse nei diversi gruppi sistematici. Non è un caso che solo in tempi recenti siano state scoperte negli animali sensibilità che l'uomo non possiede, come quelle relative agli ultrasuoni, al piano di vibrazione della luce polarizzata, all'infrarosso e all'ultravioletto, ai campi magnetici ed elettrici.

COMPORTAMENTO INDOTTO E LIBERO DA STIMOLI
E STERMI → STUDIO DELLE CAPACITÀ PERCETTIVE

Le capacità percettive degli animali dipendono dalla organizzazione dei centri nervosi e dei recettori che sono spesso specializzati per recepire particolari stimoli. Ciò è frequentemente causa di differenze nelle prestazioni sensoriali tra specie vicine o anche tra maschio e femmina della stessa specie.

L'informazione sensoriale si avvale di tre strutture fondamentali: il recettore, il neurone di senso primario, i neuroni centrali. Solo in alcuni casi, come per esempio nei corpuscoli del Pacini, la stessa cellula nervosa costituisce sia il recettore che il neurone di senso primario. Più frequentemente la funzione di percepire lo stimolo e di trasmettere l'informazione relativa ai centri è affidata a cellule diverse.

Il recettore è costituito da una o più cellule che funzionano da trasduttori attivi, in quanto la loro attività bioelettrica è modulata dall'energia dello stimolo esterno. In risposta agli stimoli essi producono scariche di impulsi nervosi che vengono trasmessi dai neuroni di senso primari sino ai neuroni centrali, i quali, in diverse istanze, analizzano l'informazione ricevuta e decidono l'eventuale risposta motoria. Ogni recettore è specificamente sensibile ad una determinata categoria di stimoli, sicché si distinguono fotorecettori, termorecettori, chemiorecettori, ecc.

Gli impulsi che trasmettono l'informazione ai centri si originano secondo il principio del tutto o del nulla. Benché ogni impulso abbia identiche caratteristiche, l'informazione sensoriale viene diversificata in varie maniere. Vi è innanzitutto il fatto che, a seconda di quali fibre trasmettono gli impulsi, vengono stimolati neuroni corticali diversi, producendo sensazioni differenti. Le linee di trasmissione sono dunque, come si suole dire, marcate, e consentono ad esempio di stabilire quali punti della cute vengano eccitati da un medesimo stimolo meccanico. Vi è poi una diversificazione dell'informazione a seconda dell'intensità dello stimolo. La frequenza di scarica è infatti proporzionale all'intensità dell'eccitamento del recettore, che a sua volta dipende dall'intensità dello stimolo e dal grado di adattamento del recettore stesso.

Vi è infine un tipo di diversificazione dell'informazione, che interviene allorché vengono contemporaneamente eccitate più fibre sensitive. Nel caso più semplice ciò informa i centri sull'intensità dell'eccitamento o anche dei contorni spaziali di uno stimolo complesso. Se però sono state eccitate più cellule recettive, diversamente eccitabili a seconda di un certo parametro dello stimolo, per esempio la lunghezza d'onda della luce, i centri possono venire informati della qualità dello stimolo. In questo modo si origina l'informazione sulla qualità della luce e la sensazione del colore. Come è noto, si distinguono infatti nell'occhio dei primati tre tipi di coni, che raggiungono il massimo dell'eccitazione per lunghezze d'onda diverse e che, di conseguenza, vengono diversamente eccitati dalla medesima luce monocromatica. A seconda della eccitazione relativa dei tre tipi

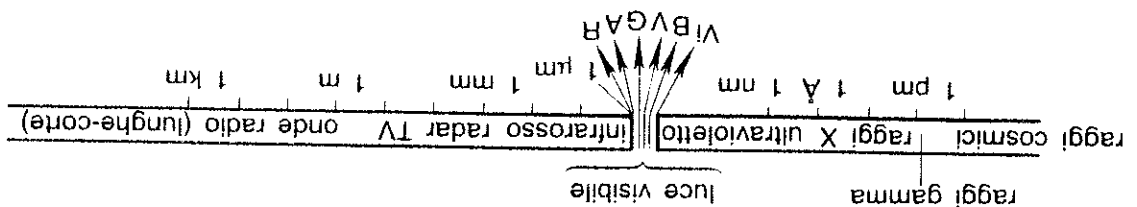


Figura 1.3

Lunghezza d'onda delle varie radiazioni elettromagnetiche. V, violetto; B, blu; V, verde; G, giallo; A, arancio; R, rosso (da K. Schmidt-Nielsen).

* Raducon

di recettore si generano sensazioni dei vari colori.

Gli organismi vivono immersi in una miriade di stimoli potenziali, ma gli organi di senso trasducono solo una minima parte dell'energia che li investe. Essi perciò, a seconda del punto di vista considerato, rappresentano « finestre » aperte sul mondo degli stimoli o filtri periferici dell'informazione sensoriale. Di tutte le onde elettromagnetiche, che vanno dai raggi cosmici alle onde radio, l'occhio umano percepisce solo una ristrettissima banda, compresa tra 380 e 760 nm (fig. 1.3), ma altri animali hanno limiti percettivi diversi, sia verso le alte sia verso le basse frequenze.

Le lunghezze d'onda superiori a quelle del rosso vengono percepite di solito come calore dai termorecettori diffusi su tutta la superficie del corpo, ma nei crotali e in certi boa esistono due fossette sensorie situate tra gli occhi e le narici che permettono di localizzare piccole prede a 1-2 metri di distanza, purché si tratti di animali omeotermi e, come tali, sorgenti di radiazioni termiche. La sensibilità spettrale delle api invece si arresta verso 650 nm, sicché esse sono insensibili al rosso, mentre percepiscono l'ultravioletto sino a circa 310 nm. Le api dunque, come molti altri insetti, vedono i fiori in una maniera diversa da noi. In rapporto a ciò le piante a impollinazione entomofila hanno sviluppato adattamenti particolari nella colorazione dei fiori. I fiori di colore rosso puro sono una rarità, e molte piante che li posseggono sono impollinate dai colibrì e dai nectarinidi che, come gli altri uccelli, sono sensibili al rosso. Altri fiori, che ci appaiono rossi, come i papaveri, riflettono molto ultravioletto e sono quindi ben visibili alle api. Anche molti fiori gialli riflettono una certa quantità di ultravioletto e questa miscela forma per l'ape il cosiddetto « porpora d'ape », un colore che l'ape distingue rispettivamente dal giallo e dall'ultravioletto, a meno che l'ultravioletto riflesso non sia superiore al 50%. In questo caso infatti la miscela diventa indistinguibile dall'ultravioletto. Ad esempio la diversa quantità di ultravioletto riflessa dai fiori gialli della rapa selvatica (*Erysimum helveticum*), della rapa

(*Brassica napus*) e del rapino (*Sinapis arvensis*) consentono alle api di distinguerti. Anche i fiori azzurri possono riflettere in quantità diverse l'ultravioletto e differenziarsi per questa caratteristica, come accade con il non-ti-scordar-di-me (*Myosotis silvaticus*) e il non-ti-scordar-di-me del Caucaso (*Brumera macrophylla*).

Altri esempi li fornisce la fisiologia dell'udito. L'orecchio umano è sensibile a suoni di frequenze comprese tra 0,02 e 20 KHz, con un limite verso le alte frequenze superiore a quello del gheppio americano (10 KHz), ma molto inferiore a quello del cane (40 KHz). Frequenze ancora più elevate sono percepite da quegli animali che emettono ultrasuoni per localizzare ostacoli o prede attraverso l'eco. Si tratta di un meccanismo di sonar in cui l'uso delle alte frequenze è vantaggioso perché esse si diffondono e riverberano meno delle basse frequenze, sicché risultano adatte alla precisa localizzazione degli oggetti. Nei pipistrelli, nei quali il meccanismo del sonar è stato più studiato, le frequenze impiegate oscillano tra 20 KHz — ed infatti in alcuni casi anche l'uomo può percepire i suoni emessi — e 150 KHz. Più elevata è la frequenza e più piccoli sono gli oggetti che forniscono un'eco distinta, sicché i pipistrelli possono impiegare il sonar anche per localizzare insetti in volo. Il sonar animale rappresenta un caso speciale di comunicazione animale. Normalmente si parla infatti di comunicazione animale quando lo stimolo di un individuo emittente può produrre una risposta comportamentale adattativa in un individuo ricevente. Nel caso del sonar animale uno stesso individuo è emittente e ricevente al tempo stesso, sicché si può parlare di comunicazione «solipsistica».

Un interessante caso di diversa sensibilità acustica tra i due sessi è stato scoperto in un rospo centro-americano, *Eleutherodactylus coqui*. All'epoca della riproduzione il maschio emette un richiamo di due note, che suona all'incirca «co-qui» (da cui deriva il nome specifico). La prima nota ha circa 1 KHz, la seconda 2 KHz di frequenza. Esperimenti eseguiti con l'ausilio di suoni riprodotti hanno dimostrato che i maschi reagiscono al «co», che interpretano come segnale territoriale di altri maschi, e non al «qui», mentre le femmine sono attratte dal «qui» e indifferenti al «co». Registrosi dal nervo acustico hanno provato che nei maschi vi è un alto numero di fibre sensibili alla frequenza del «co» e poche a quello del «qui», mentre nelle femmine accade il contrario. In entrambi i sessi la sensibilità va da 0,1 a 3,5 KHz (o un po' oltre nel maschio), sicché si può parlare di accentuata sensibilità per determinate frequenze. Anche in altri Anuri sono state trovate due o tre classi di fibre sensibili alle due o tre frequenze caratteristiche del canto del maschio. In una raganella americana, *Acris crepitans*, è stato accertato che ad una diversa frequenza di suoni emessi in due popolazioni geograficamente separate corrisponde una parallela differenza nella sensibilità delle fibre acustiche.

Negli Insetti il «filtro» periferico può essere così selettivo da ridurre la ricezione ad una banda di frequenze molto ristretta. I recettori acustici antennali dei maschi delle zanzare sembrano sensibili solo alle frequenze generate dal volo delle femmine, per lo più comprese nell'ambito di 0,45-0,60 KHz, mentre non rispondono alle più alte frequenze prodotte dal volo dei maschi.

Un caso estremo di selettività del «filtro», ovvero di specializzazione sensoriale, è rappresentato dalla percezione dei messaggi chimici trasmessi da un individuo all'altro con sostanze specifiche, (feromoni). Spesso il recettore raggiunge qui il massimo valore adattativo con una bassissima soglia per una sostanza determinata e con l'insensibilità per altre, anche se chimicamente affini. Ben conosciuti sono i feromoni con i quali le femmine dei Lepidotteri attirano i maschi anche da qualche chilometro di distanza. L'efficienza recettiva delle antenne dei maschi è tale che nel Baco da seta (*Bombyx mori*) il 20% delle molecole del feromone specifico convogliate sperimentalmente sull'antenna del maschio con un getto di aria giunge ad eccitare i peli sensori (16.000 per antenna). La specializzazione per la percezione del feromone specifico, la bombicolina, è così elevata che già per i suoi stereoisomeri la soglia del recettore è da 100 a 1000 volte più bassa. Non sempre la selettività è così alta: si conoscono casi di maschi attivati dal feromone di femmine di altra specie. Tuttavia ciò non si verifica mai tra specie simpatriche che si riproducono alla stessa epoca.

FEROMONI = SEGNALI CHIMICI SPECIFICI
 TRASMESSI DA UN INDIVIDUO
 CHE GIUNGO A SPECIFICI
 RECETTORI DI UN ALTRO INDIVIDUO

I fattori del comportamento

COMPORTAMENTO
DALL'ESPERIENZA
ARRICCHITO CON ELEMENTI DATA

Scritto mi per se con post senza stile

QUESTO È UNO DEI MIEI PRIMI SCRITTI
DURANTE IL PERIODO DI STUDIO
E È UNO DEI MIEI PRIMI SCRITTI
DURANTE IL PERIODO DI STUDIO

L'innato e l'appreso

Nelle pagine precedenti si è già accennato al fatto che in vari gruppi animali si assiste ad un progressivo arricchimento del repertorio comportamentale attraverso l'incorporazione di elementi acquisiti con l'esperienza.

In molti trattati la discussione di questo argomento è spesso verbosa e persino confusa, ricca di affermazioni indirette e povera di definizioni chiare, sicché il lettore ha l'impressione che l'argomento non sia mai stato affrontato con strumenti concettuali adeguati. In realtà l'apparente confusione è dovuta ad un tentativo di mediazione tra le idee dei behavioristi, e con interessi rivolti soprattutto allo studio dei comportamenti appresi, e quelle degli etologi europei, che, richiamandosi a Lorenz e Tinbergen, studiano di preferenza le componenti istintive. La contrapposizione non è solo accademica, ma può essere colorita da riflessi ideologici, poiché ogni affermazione di comportamenti innati in evoluzione consente un immediato riferimento alla variabilità delle capacità, anche intellettive, degli individui. Nella ricerca di un compromesso si giunge allora a non definire, come sarebbe invece giusto e appropriato, «innati» o «ereditari» i comportamenti controllati dal genotipo che si manifestano indipendentemente dall'esperienza, per indicarli come «non appresi», sostituendo insomma una definizione in positivo con una in negativo.

In realtà noi possiamo distinguere tre tipi di comportamento, quelli istintivi, quelli appresi e quelli appresi in varia misura componenti istintive ed apprese. A rigore, comportamenti meramente appresi non esistono, perché le unità motorie più semplici su cui si basa ogni azione dipendono da automatismi ereditari. Tuttavia, allorché la componente acquisita è predominante, è lecito parlare di comportamenti appresi.

I comportamenti istintivi sono indipendenti dall'esperienza e quindi non appresi, e vengono compiuti in virtù di una programmazione genetica. Essi possono essere definiti ereditari o innati, avendo presente che il termine «innato» non implica la loro manifestazione sin dalla nascita. L'evolversi dei comportamenti istintivi è affidato ai meccanismi di mutazione genetica e di selezione naturale (o artificiale, nel caso degli animali domestici).

I comportamenti istintivi, anche quando rappresentano la espressione di identici patrimoni ereditari possono manifestare una limitata variabilità sotto l'influenza di condizioni ambientali diverse. In ciò essi sono in tutto e per tutto paragonabili agli altri caratteri del fenotipo, quelli morfologici e fisiologici, ognuno dei quali ha una «norma di reazione», cioè un certo modo di realizzarsi a seconda delle condizioni ambientali.

Oltre che con l'analisi genetica, l'innatività dei comportamenti è deducibile anche con altri criteri. In generale l'azione istintiva è svolta nello stesso preciso modo da tutti gli individui della stessa specie e risulta perciò stereotipata. Si pensi ad esempio ad un cane che si dispone per dormire, girando in tondo per pestare l'erba anche se non c'è, ai movimenti di pulizia dei felini, alle sequenze motorie dell'accoppiamento dei cani e dei polli. Costanza di forma può aversi anche per i comportamenti appresi: i ratti, quando hanno imparato ad ottenere cibo premendo la leva di una gabbia di Skinner, ripetono poi l'azione con gli stessi identici gesti. Tuttavia in questi casi la costanza di forma è al livello individuale, poiché ogni animale può compiere l'azione in modo differente.

E rivelatore della istintività di certi comportamenti il fatto che essi, pur essendo complessi, vengono compiuti in maniera adeguata e completa fin dalla prima volta. La costruzione delle tele nei ragni e dei nidi negli insetti sono ottimi esempi in proposito. Inoltre l'azione istintiva può essere evocata anche da una situazione semplificata, che fornisce solo alcuni stimoli fondamentali (stimoli chiave), prima ancora che l'animale sia venuto in contatto con la situazione stimolante naturale.

Gli allevamenti in condizioni controllate rappresentano il metodo migliore per stabilire se un'azione può realizzarsi nella forma tipica per la specie anche senza che l'animale abbia potuto esercitarsi a compierla o l'abbia vista eseguire. Un esperimento di questo tipo è stato eseguito su scoiattoli allevati con cibo semiliquido sin dalla nascita e senza possibilità di far esperienza di accumulo di riserve. Quando sono state fornite loro delle noccioline, gli scoiattoli hanno tentato di sottrarle con movimenti stereotipati caratteristici, anche operando contro un pavimento di cemento. E bene rilevare però che la limitazione nei contatti con i conspecifici o comunque la povertà di stimoli dell'ambiente in cui l'animale è allevato, può portare a disturbi nel comportamento, che devono essere tenuti presenti nella valutazione dei risultati.

presenti nella valutazione dei risultati.

14 I fattori del comportamento
non appresi come per esempio l'accoppiamento, ma le parente.
ricerca di I. Sturlo
di. Sturlo dice punto su becco
SONO IGIENE E STABILITÀ
INFEZIONE
del
gabbia

Anche negli animali di più semplice organizzazione il comportamento risulta modificabile per effetto dell'esperienza, ove si considerino i fenomeni di assuefazione alla stimolazione ripetuta. Tuttavia le componenti apprese del comportamento non raggiungono un livello importante che nei Molluschi più evoluti, negli Artropodi e nei Vertebrati. Le differenze, anche tra gruppi di complicazione paragonabile possono essere notevoli; nelle Api sociali le componenti acquisite giocano un ruolo importante; mentre nei Ditteri è addirittura difficile evidenziarne qualcuna.

Lo sviluppo delle componenti apprese non va a detrimento delle componenti istintive che persistono anche negli animali superiori dal comportamento più diversificato e flessibile. Il fatto che determinate informazioni siano iscritte nel patrimonio ereditario o debbano essere acquisite individualmente, che facciano cioè parte della «memoria della specie» o della «memoria dell'individuo», dipende da vari fattori. Vi è naturalmente un limite sia alla quantità di informazione comportamentale che può essere iscritta nel DNA, sia a quella che può essere acquisita e memorizzata dall'individuo. Quest'ultima è logicamente dipendente dallo sviluppo raggiunto dal sistema nervoso, in termini di numero di neuroni e di complessità dei circuiti neuronali deputati ai fenomeni cognitivi.

Vi è inoltre da considerare che, a seconda della biologia delle singole specie, può essere vantaggioso che una determinata informazione venga iscritta nella quota ereditaria o in quella acquisita. Per animali solitari, che hanno vita breve e magari nascono dopo la morte dei genitori, è importante che siano innate le informazioni e i comportamenti relativi alla riproduzione e alla predazione che non potrebbero essere acquisiti altrimenti, mentre le informazioni relative per es. al territorio e all'ubicazione del nido devono necessariamente essere assunte direttamente.

Le vespe solitarie del genere *Ammophila* ci forniscono un buon esempio di questo. La larva, chiusa nel suo nido pedotrofico scavato dalla madre nel terreno, ha solo saltuari contatti con essa. Quando è prossima ad impuarsi, la madre le fornisce per l'ultima volta una serie di bruchi con cui si nutrirà e cessa con questo le sue cure. Risultano perciò comportamenti innati la costruzione del doppio bozzolo prima dell'impupamento, il corteggiamento e l'accoppiamento, e, nella femmina, lo scavo dei nidi, il catturare e il paralizzare i bruchi, il loro trasporto al nido. Se si fa l'esperimento di aggiungere o sottrarre alcuni bruchi dai nidi, si può osservare come un comportamento istintivo possa essere plastico e regolato dalla informazione sensoriale. La vespa infatti porterà più o meno cibo alle larve a seconda del contenuto nel nido rilevato nella visita mattutina di ispezione. Infine un comportamento basato su informazioni apprese: i singoli nidi vengono localizzati al ritorno dai voli di foraggiamento in base alla conoscenza acquisita del territorio. L'informazione visiva ottenuta con i voli di esplorazione o di foraggiamento sembra addirittura consenti-

X ANIMALI
SOLITARI
SEM ED
LOCALIZIONE
COMPONENTI
IN NIDO
E FONDAMENT

CONNA
PUBB
PUBB

re l'orientamento durante la marcia al suolo, quando la vespa è costretta a trascinare larve troppo pesanti per essere trasportate in volo.

Data la scarsa modificabilità dei comportamenti istintivi, essi possono risultare inadeguati alla sopravvivenza quando le condizioni ambientali risultino variabili in modo imprevedibile. Si capisce perciò il vantaggio di comportamenti basati anche o fondamentalmente sull'apprendimento, quando la lunghezza del ciclo vitale è prolungata e prolungate cure parentali lo consentono. Un giovane leone non uccide la sua prima preda fino a sei mesi di età e non diventa indipendente dai genitori, da un punto di vista alimentare, sino a due anni. In questo periodo egli ha modo di apprendere le tecniche di caccia più adatte al territorio su cui vive, sicché il suo comportamento predatorio risulta molto più efficiente di quanto non sarebbe se fosse puramente istintivo.

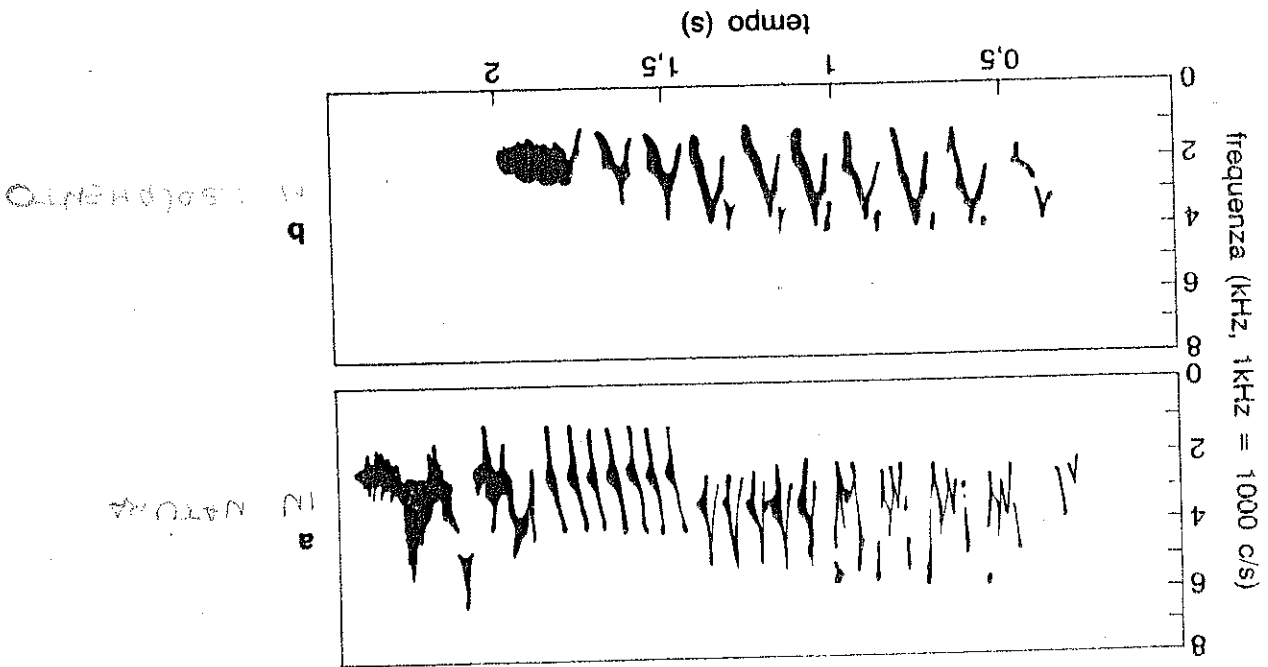
In specie diverse, la partecipazione delle componenti istintive e apprese ad un medesimo comportamento può essere molto diversa. Ne è buon esempio il canto degli uccelli, che, al pari di tutte le vocalizzazioni animali, è un mezzo di comunicazione, soprattutto intraspecifico. Gli uccelli emettono vari tipi di suoni di significato diverso, ma il più studiato è senza dubbio il canto pieno o primario. Esso serve a comunicare il possesso di un territorio e ad attirarvi e trattenervi una o più femmine. Ogni specie ha un suo canto peculiare, sicché esso è in funzione anche del riconoscimento specifico e dell'isolamento riproduttivo.

In alcune specie, come ad esempio nel gallo e nella tortora, le emissioni sonore dell'adulto si sviluppano indipendentemente da ogni esperienza acustica ed hanno le caratteristiche proprie della specie, anche se l'anima- le è stato privato dall'udito sin dalla nascita. In molti Passeriformi invece il canto pieno si forgia sotto la reciproca influenza dell'informazione genetica e dell'esperienza. Nel fringuello (*Fringilla coelebs*) esso si manifesta per la prima volta allorché un giovane maschio, di non ancora un anno, prende possesso di un territorio nell'area nuziale. Sotto l'influenza del testosterone, un iniziale cinguettio costituito da elementi variabili e poco coerenti, il cosiddetto «sottocanto», diviene un «canto plastico», che contiene quasi tutti gli elementi fondamentali del canto pieno, pur mancando di stabilità e di una chiara divisione in frasi. Il canto pieno, che dura circa 2 sec ed oscilla in frequenza tra 3 e 6 kHz, comprende due o tre frasi ed una serie di note finali che costituiscono un gorgheggio caratteristico (fig. 2.1 a). Il fringuello sviluppa il canto pieno a dieci mesi di età ma, prima che termini la stagione riproduttiva, può sviluppare cinque o sei modalità di canto diverse. Negli anni successivi il repertorio canoro rimane invece immutato.

L'analisi etologica sperimentale ha dimostrato che il canto pieno che il fringuello manifesta già all'inizio della stagione riproduttiva è il frutto di un modello di canto innato che viene arricchito e integrato dall'esperienza

fatta ascoltando gli adulti nei primi tre mesi di vita, quando il giovane non sa ancora cantare (fase di memorizzazione). Infatti, se un fringuello viene tolto dal nido nei primi giorni di vita ed allevato da solo ed in isolamento acustico, esso sviluppa alla primavera successiva, quando comincia a cantare (fase motoria), un canto semplificato, con divisioni in frasi poco evidenti e, di solito, senza gorgheggio finale (fig. 2.1 b). Si può dimostrare che non è l'isolamento di per sé che produce questo risultato, perché anche due fringuelli, tenuti insieme dalla nascita, ma isolati dagli adulti, sviluppano canti anormali, anche se, per effetto di una reciproca stimolazione, più complessi di quelli dell'animale isolato. Se al contrario si permette al fringuello di ascoltare gli adulti nei primi tre mesi di vita, esso svilupperà un canto normale. Lo stesso accade in individui isolati dalla nascita cui si faccia ascoltare la registrazione del canto di adulti. Varianti introdotte artificialmente nella registrazione, ad esempio il gorgheggio introdotto al centro del canto invece che alla fine, o canti diversi ma molto simili a quello specifico del fringuello, vengono egualmente appresi o suscitano almeno tentativi di imitazione, mentre canti troppo diversi restano senza alcuna influenza. Dopo la fine della fase di memorizzazione, e per tutta la fase motoria del primo anno, il canto è ancora influenzabile, ma i modelli suscettibili di farlo devono essere ancora più simili a un canto normale di quelli accettati da un uccello inesperto. Questi possiede

Figura 2.1
 Sonogramma del canto di un fringuello normale (a) e di un individuo mantenuto in isolamento (b) (da Thorpe).



un modello innato che può modificare e arricchire, con modelli che ad esso si armonizzano; ulteriori aggiunte devono essere ben congruenti ad uno spartito ormai già definito.

Il canto semplificato o quello arricchito per l'esperienza sono impressi nella memoria — della specie e individuale — prima ancora che inizi la fase motoria, ma per tradurli in canto, bisogna che il fringuello abbia un udito normale, come se per seguire lo spartito che ha in mente, il giovane dovesse ascoltare mentre si esercita. Fringuelli resi sordi prima che comincino a cantare sviluppano un canto rudimentale, estremamente anomalo, in cui si possono riconoscere elementi del pigolio con cui i nidiacei chiedono il cibo ai genitori. Se invece l'uccello è reso sordo quando è in fase di sottocanto o di canto plastico, esso sarà in grado di produrre un canto più simile a quello degli adulti. Un fringuello adulto infine continua a cantare normalmente anche se privato dell'udito.

L'estensione di questo tipo di indagine ad altri uccelli ha potuto confermare lo schema generale di sviluppo del canto che abbiamo sopra visto nel fringuello, rivelando però anche notevoli differenze tra specie e specie. Il periodo in cui lo sviluppo del proprio canto può essere influenzato dall'ascolto di canti altrui è molto vario: nel Passeriforme americano *Zonotrichia leucophrys* esso termina al centesimo giorno di vita; nel fringuello, come abbiamo visto, prosegue per tutta la prima stagione riproduttiva, nel canarino non termina mai. Anche la selettività nei riguardi dei canti altrui è molto diversa. Dallo studio di due emberizini americani del genere *Melospiza* risulta che *Melospiza georgiana* impara solo le sillabe del canto della propria specie, pur riuscendo a produrle anche nella sequenza tipica di *Melospiza melodia*, che, invece, può imparare le sillabe del canto di *Melospiza georgiana*, purché organizzate nella sequenza caratteristica della propria specie.

Molte altre specie non hanno invece difficoltà ad imparare i canti di altre specie. I diamanti mandarini, *Taeniopygia castanotis*, allevati da cravatine, *Lonchura striata*, ne imparano il canto e lo trasmettono ai propri discendenti. Vi sono poi uccelli che, anche in natura, incorporano nel proprio canto quello di altre specie. In questo comportamento, il cui significato è controverso, eccelle la Cannaiola verdognola, *Acrocephalus palustris*, che prima del raggiungimento della condizione adulta impara i canti di numerose altre specie, sia nell'area dell'Europa centrale e orientale in cui è nata, sia nelle regioni africane in cui sverna o che percorre nella sua migrazione. Nel canto delle Cannaiole verdognole del Belgio sono stati riconosciuti i motivi di 212 specie diverse, di cui 113 africane, con prestazioni individuali che vanno da 63 a 84 specie imitate. Praticamente non vi sono più limiti in questo caso alla capacità di imparare e riprodurre, salvo quelli dovuti al senso dell'udito e alle capacità della stringe.

Le azioni istintive

Le azioni sono manifestate spesso come reazione ad una o più sorgenti di stimoli (situazione stimolante). L'analisi etologica è riuscita in molti casi a identificare le caratteristiche essenziali della situazione stimolante che rappresentano la condizione necessaria e sufficiente per lo scatenamento di una azione istintiva. Queste caratteristiche essenziali sono chiamate **stimoli chiave o stimoli segnale**. Due esempi di analisi di azioni istintive ci sono fornite dal comportamento parentale dei gabbiani e dal comportamento sessuale dello spinarello.

I gabbiani nutrono i piccoli con cibo non completamente digerito. I piccoli chiedono il cibo beccando sulla punta il becco dei genitori, che ne figuritano al suolo un grosso grumo, ne prendono una piccola porzione e la offrono al questuante. Per analizzare la reazione del piccolo alla vista della testa del genitore, è stata fatta una serie di esperimenti usando modelli variamente modificati della testa di un adulto. Il becco del gabbiano reale, *Larus argentatus*, è giallo con una macchia rossa. Offrendo ai piccoli modelli con o senza la macchia rossa, si registra un maggior numero di risposte positive quando la macchia è presente (le risposte sono considerate positive quando il piccolo becca il modello). Anche modelli con macchia di altro colore evocano un maggior numero di risposte positive dei modelli senza macchia, ma questa è tanto più efficace quanto più contrasta con il colore del becco. Però una macchia rossa è più efficace di una bianca o nera e si deve quindi concludere che anche il colore è importante, tanto più che tra una serie di becchi unicolori, quello che provoca più risposte è quello rosso (fig. 2.2). Ulteriori esperimenti provano che altri stimoli importanti sono: la forma definita e affilata del becco, la sua presentazione obliqua con l'estremità in basso, la vicinanza al piccolo e una distanza determinata dal suolo. Variandone opportunamente le caratteristiche si può creare un modello più efficace di uno naturale: si dice allora che esso offre **stimoli sopranormali**.

Lo spinarello, *Gasterosteus aculeatus*, è un piccolo pesce che d'inverno vive in acque dolci profonde o in acque costiere. A primavera si porta in acque dolci poco profonde dove acquista gradualmente una livrea nuziale, iniziando con l'arrossamento del ventre. Sceglie un suo territorio che difende dai rivali, vi costruisce un nido e induce le femmine a deporvi le uova con manovre di corteggiamento. Fecondate le uova, vi manterrà un flusso di acqua per ossigenarle e avrà cura dei piccoli. L'analisi etologica ha permesso di accertare un certo numero di azioni istintive tipiche, come ad es. inseguire, minacciare e mordere altri maschi, scavare al suolo una depressione per il nido, trasportarvi materiali vegetali, corteggiare la femmina con una danza a zig-zag, condurla al nido, indicargliene l'apertura, indurla a deporre con colpi di muso sull'addome, ecc. Anche la

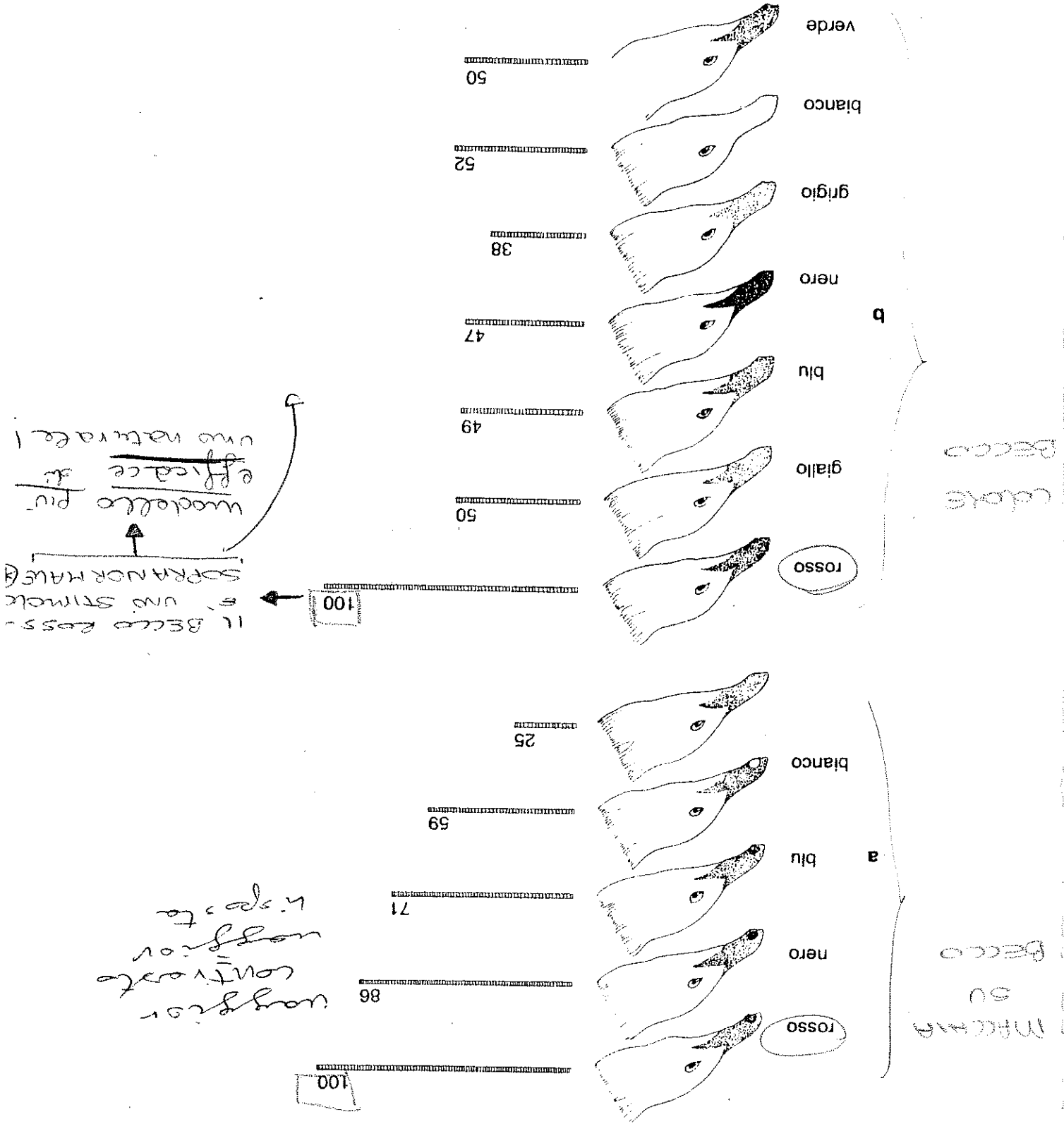
- indipendenti dalle esperienze
- ereditarie genetiche
- azioni stereotipate
- evocata dal stimulus

→ occorre studiare bene

Stucl
+
eff. case

* STIMOLI ECCEZIONALI SPESSE NON NATURALI CHE DA UNA FORTESSIMA RISPOSTA NEL CASO DEL GABBIANO UN BECCO TANTO ROSSO DAVA UNA RISPOSTA FORTESSIMA PERCHÉ LO ASSOCIAMO A PIÙ CIBO

Figura 2.2 Differenti modelli di testa di gabbiano reale evocano nel piccolo risoste di richiesta del cibo diverse. **a.** Modelli con macchie di vario colore sul becco o con becco senza macchia. **b.** Modelli con becco colorato diversamente. Le colonne a fianco di ciascun modello indicano il numero di richieste di cibo ottenute nei singoli casi (da N. Tinbergen e A.C. Perdeck).



ogni azione istintiva è evocata da una diversa situazione situazionale

per ogni situazione a sono degli stimuli chiave



Figura 2.3 Comportamento di corteggiamento nello spinarello. Maschio a sinistra, femmina a destra. In basso la femmina è nel nido (da N. Tinbergen).

femmina, naturalmente, compie azioni istintive quando volge il muso in alto per comunicare il suo gradimento al corteggiatore, lo segue nel nido, depone le uova (fig. 2.3). Ogni azione istintiva è evocata da una situazione stimolante diversa, e per ciascuna di esse vi sono stimuli chiave determinati. La colorazione rossa del ventre dei rivali provoca l'aggressione del maschio; lo si può provare con rozzi modelli colorati in rosso inferiormente, che vengono attaccati e morsi, mentre non provocano reazioni modelli perfetti di maschi con la colorazione invernale (fig. 2.4). Il corteggiamento è indotto anche da rozze sagome, purché riproducano la sporgenza del ventre carico di uova, ma modelli con ventre normale, o femmine che hanno deposto, non attirano il maschio. Durante il corteggiamento il comportamento di un sesso fornisce gli stimuli chiave per le azioni istintive dell'altro, in una sequenza alternata.

COMPORTAMENTO → FORNISCE

STIMOLI CHE NE



RAZIONE STIMOLIVA

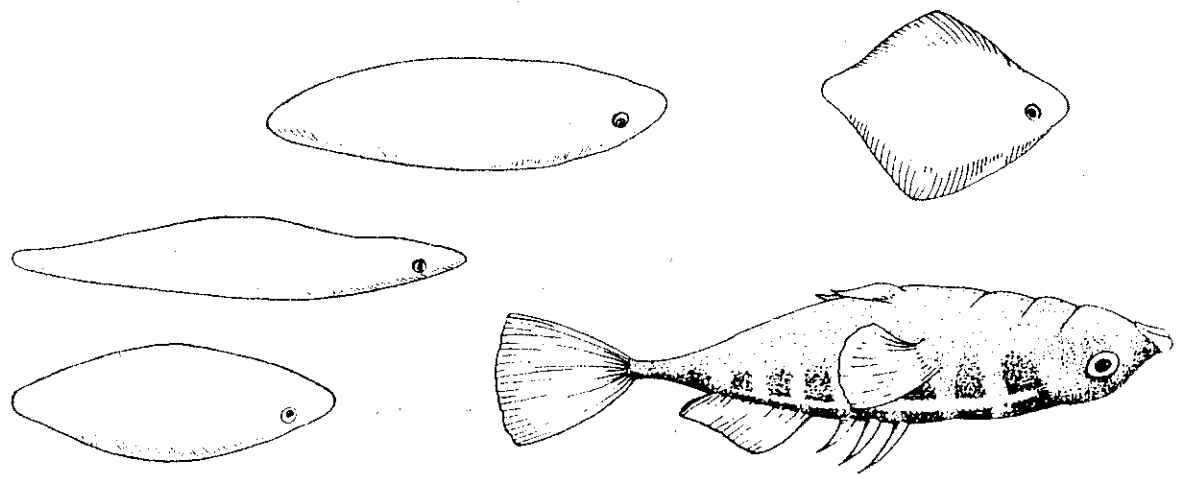


Figura 2.4

Modelli di spinarello maschio. Il modello in alto a sinistra rappresenta un maschio privo dei colori nuziali. Gli altri modelli, seppure assai approssimativi, sono provvisori del ventre rosso e pertanto evocano l'aggressività dei maschi in fregola (da N. Tinbergen).

diversa
forte
moviment

+ STIMOLI CHE NE INDUCONO UN COMPORTAMENTO!

Gli stimoli chiave possono essere di varia natura: visivi, acustici, olfattivi, ecc. Quelli visivi possono riguardare i colori, le forme, i rapporti di superfici o volumi, il movimento e le sue caratteristiche. Per molti comportamenti non vi è un solo stimolo chiave che li possa indurre, ma ve ne sono spesso parecchi. La reazione è di regola più pronta o più intensa quando tutti gli stimoli sono presentati contemporaneamente, sicché si parla di sommazione degli stimoli. Il termine è in realtà improprio perché solo in pochi casi è risultato che più stimoli abbiano un effetto complessivo pari alla somma degli effetti singoli. Sarebbe perciò più proprio parlare di un rinforzo stimolatorio reciproco, e poiché spesso gli stimoli che concorrono ad evocare un comportamento sono di natura diversa, per esempio acustica e visiva, si parla di rinforzo eterogeneo (o sommazione eterogenea).

Un esempio può essere tratto dal comportamento del gabbiano reale. Come altre specie che fanno il nido al suolo, il gabbiano riporta nel nido, facendole rotolare delicatamente col becco, le uova che ne siano uscite. Si può valutare l'effetto delle diverse caratteristiche visive dell'uovo nello scatenare il comportamento, offrendo modelli di uova diverse per dimensioni, colore e disegno, ed osservando quali l'animale riporta per prime al nido. Risulta che il gabbiano preferisce le uova grandi alle piccole, le verdognole alle brunastre, le maculate a quelle di colorazione uniforme. Se si offre un uovo più grande del normale, verdognolo e maculato, esso è preferito a ogni altro e questo indica un effetto di rinforzo reciproco delle tre caratteristiche prese in esame.

+ Stimoli
+ risultato
LORO SOMMATE SI SCATENANO REAZIONI LEGATE TI NATURA CI

ETEROGENEA

L'integrazione centrale degli stimoli

Da quanto precede risulta che tra la recezione degli stimoli e la risposta motoria interviene un meccanismo che valuta la situazione stimolante, attribuisce valore a certi stimoli e non ad altri, somma gli stimoli efficaci anche di diversa natura ed infine dà il via, con latenza, completezza ed intensità spesso diverse, alla risposta comportamentale (o modulo fisso di azione). Questo meccanismo nervoso, che opera un filtraggio ed una integrazione centrale degli stimoli, è detto meccanismo scatenatore o liberatore dell'azione istintiva. Naturalmente si deve ammettere che per ogni azione istintiva esista un meccanismo scatenatore differente.

La risposta comportamentale è composta generalmente da moduli semplici, coordinati in modo relativamente invariabile in sequenze stereotipate. Tuttavia nel loro meccanismo effidente di estrinsecazione Lorenz e Tinbergen hanno individuato due componenti fondamentali: il movimento (istintivo) e l'orientamento dello stesso. Una buona esemplificazione ci viene dal comportamento di recupero dell'uovo nell'oca selvatica. Questo uccello può ritirare entro il nido un uovo che sia rotolato via con un movimento coordinato del becco (fig. 2.5); se l'uovo durante il recupero si scivola un po' di lato il becco si muove lateralmente per correggere la traiettoria. Se però il becco perde il contatto con l'uovo, l'uccello non

Tempo necessario
 X reazione di
 stimolo e integrati
 Latenza
 ↑
 +vo ↓
 L'integrazione
 nervosa
 Reazione e risposta

*MECCANISMO SCATENATORE = filtraggio e integrazione degli stimoli da parte

① RISPOSTA COMPORTAMENTALE =

effettivo attraverso la collaborazione delle azioni scatenanti, dando valore ad alcuni stimoli e sottomoduli

Lorenz e Tinbergen

↑ orientamento
 ↑ movimento istintivo



Figura 2.5
 Un'oca che riconduce un uovo nel nido.

ferma il movimento per riprenderlo, ma prima termina a vuoto il modulo fisso di attivita. Tale modulo infatti è una risposta motoria unitaria che, una volta scatenata, viene in ogni caso manifestata nella sua interezza, indipendentemente da qualsiasi guida dell'apparato sensoriale. Nel caso specifico il modulo consiste nell'estensione del collo e del capo fino a raggiungere l'uovo, poi nello scortimento del becco lungo il terreno fino a riportare l'uovo tra le zampe dell'uccello. L'orientamento è invece flessibile e guidato da un proprio meccanismo di controllo, in quanto il becco inizialmente si dirige esattamente nella direzione dell'uovo e la sua posizione viene continuamente corretta per non perderlo se questo scivola lateralmente.

Movimento ed orientamento possono maturare ontogeneticamente in tempi diversi; così il topolino neonato fa il movimento del grattarsi agitando la zampetta in aria, senza cioè la componente di orientamento. Talora si possono manifestare in successione, come nel caso della rana che cattura una preda in volo. In tale comportamento prima si ha una torsione orientante del corpo verso la preda, poi la coordinazione di movimenti istintivi per la sua cattura.

Il processo di reazione ad una situazione stimolante può essere considerato anche in termini di rapporti tra sorgente emittente degli stimoli e ricevente. Questi non sono statici ma soggetti ad evoluzione, in quanto la selezione premierà caratteristiche del ricevente che esaltano le prestazioni di determinati organi di senso, mentre l'emittente potrà non essere soggetta a evoluzione oppure evolversi nel senso di una maggiore chiarezza o di un mascheramento dei segnali emessi. Il primo caso si ha quando l'emittente è un oggetto o una serie di oggetti inanimati od anche un organismo che non riceve né beneficio né danno dalla reazione del ricevente. Molti animali fossori ricercano terreni di una determinata compattezza, umidità ecc., certi uccelli scelgono rocce a picco per nidificare, altri alberi di determinata grandezza. In questi casi solo il ricevente potrà eventualmente migliorare la percezione degli stimoli chiave, mentre rimarrà immutata nel tempo la qualità degli stimoli dell'emittente. Quando invece la trasmissione dei segnali è di reciproco vantaggio, si potrà avere evoluzione sia dei segnali che degli apparati recettivi. Tipico è il caso degli stimoli chiave emessi da un sesso per l'attrazione dell'altro e si può comprendere facilmente come, tra i Lepidotteri che usano feromoni sessuali, le femmine tendano all'emissione di quantità maggiori di feromoni stabili e specifici ed i maschi aumentino il numero dei sensilli olfattivi e la capacità discriminativa. Nel rapporto preda-predatore invece è vantaggioso per il predatore ricevere i segnali che avvertono della presenza di una preda, che tende invece a mascherarli. Vale del resto anche la considerazione reciproca, cioè che il predatore tende a non farsi scorgere sinché è possibile, per cui i rapaci notturni hanno penne che

27
+
Moltoni

Qui l'ente = non creata e libera
ricevente = selezione X esaltare le prestazioni
dopo ogni 20 secondi

attuato
e poi
Stato orientato

24 I fattori del comportamento
risposta comportamentale - modulo
orientamento
Stazioni
Scuola - rapporto ve sorgente che
quattro e scuola
e ricevente dello stim

producono pochissimo rumore in volo e i roditori, loro potenziali prede, hanno udito finissimo. Quando sia emittente che ricevente evolvono i meccanismi di ricezione e trasmissione, in un senso o nell'altro, gli stimoli chiave vengono indicati preferibilmente col termine di evocatori.

Azione istintiva e risposta riflessa

Quando l'azione istintiva ha carattere reattivo, compare cioè come reazione ad una situazione stimolante adeguata, essa mostra alcune proprietà che trovano un loro equivalente nella risposta riflessa. Si deve però sottolineare subito che tutti i parametri della risposta comportamentale sono variabili e dipendenti da fattori che è difficile analizzare o controllare. Come nella risposta riflessa, anche per la risposta comportamentale si devono valutare la latenza e la soglia dello stimolo. Entrambi i valori dipendono da fattori interni (v. oltre, a proposito della motivazione), la latenza anche dall'efficacia della situazione stimolante.

La contrazione di un gruppo di muscoli evocata attraverso un arco riflesso non cessa immediatamente quando termina lo stimolo, ma continua per il fenomeno della scarica postuma. La cosiddetta inerzia della risposta è l'equivalente nell'azione comportamentale; un tringuello continua ad emettere grida di allarme anche dopo che lo stimolo che le provoca, la vista di un predatore, è venuto a cessare. Ai fenomeni di sommazione nella risposta riflessa possono essere associati quelli già ricordati a proposito degli stimoli chiave, avendo presente che per i riflessi non esiste un fenomeno assimilabile al rinforzo eterogeneo. Il reclutamento è quel fenomeno che rende graduale la risposta riflessa; infatti, anche se si considera un singolo muscolo, non tutte le sue fibre si contraggono contemporaneamente. In maniera analoga, la risposta comportamentale di solito non raggiunge subito la massima intensità. Se ad esempio si impedisce ad un maschio di lucciola di raggiungere la femmina dalla quale riceve risposte luminose, la frequenza del suo lampeggio andrà progressivamente crescendo almeno per un certo tempo.

Il fenomeno della fatica, caratterizzato da affievolimento e poi scomparsa della risposta riflessa a seguito di stimolazione ripetuta, non è dovuto all'effettore ma ad un'azione di neuroni interucleari. Ciò è provato, tra l'altro, dalla pronta ripresa della risposta non appena si cambino le caratteristiche dello stimolo, come, ad esempio, nel riflesso di grattamento del cane, cambiando il punto stimolato della cute. Anche la risposta comportamentale va incontro a fenomeni di fatica, detti più propriamente di assuefazione, che non dipendono né da abitudine dei recettori, né da fatica degli effettori, bensì da fatti centrali dal momento che scompaiono appena si cambi la natura dello stimolo. Così nei nidiapei di passero, sia la

Reazione ad Stimol. chiave → istintiva simile a (risposta comportamentale) risposta riflessa

Stimoli chiave
meccanismi di ricezione
e di emissione

vista dei genitori che lo scuotimento del nido provocano la richiesta di cibo. Se questa viene fatta scomparire presentando ripetutamente il modello dei genitori, potrà essere di nuovo evocata scuotendo il nido. I fenomeni di inibizione, evidenziabili nella risposta riflessa allorché si stimolino, ad esempio, contemporaneamente due gruppi di muscoli antagonisti, si manifestano anche nel comportamento istintivo tutte le volte che la situazione stimolante tende ad attivare contemporaneamente comportamenti tra loro incompatibili.

dependenza da fattori endogeni

Quale comportamento?

potenziale specifico di azione → azione → un'azione da definire la risposta, come un potenziale specifico per ogni comportamento

Il fenotipo comportamentale di cui un individuo è provvisto è di norma multiforme ed in molte situazioni si pone il problema del perché un animale, in una data situazione oppure in un determinato periodo, esprima un certo comportamento invece di un altro. In certi casi appare talora invece pare che esista una spontanea derivante soprattutto da stimoli endogeni. La situazione interna che determina il tipo di risposta comportamentale è per lo più indicata con il termine motivazione e si chiama analisi motivazionale lo studio dei fattori interni ed esterni dalla cui integrazione si origina l'espressione dei comportamenti. Al termine motivazione alcuni etologi preferiscono potenziale specifico di azione volendo con ciò significare che ne esiste uno per ogni sfera comportamentale, in quanto la motivazione non è generica ma specifica. Preferibili sono i termini tendenza o disposizione all'azione. Tra i principali fattori endogeni da cui possono derivare i potenziali specifici d'azione citiamo:

- Stimoli sensoriali interni, percepiti dai recettori interni. Hanno un ruolo importante ad esempio nella funzione e nell'evocazione del comportamento alimentare.
- Ormoni. La loro concentrazione nel sangue può grandemente influire, ad esempio, sul comportamento riproduttivo.
- Ritmi endogeni. Certi comportamenti si presentano con regolarità soltanto in certe ore del giorno, o in determinati periodi dell'anno, e in certi casi s'è potuto dimostrare che sono controllati da fattori interni e non da fattori esterni, persistendo anche in condizioni ambientali artificialmente alterate.
- Il livello di maturazione. Un animale si comporta in modo diverso e reagisce diversamente allo stesso stimolo a seconda dell'età o del periodo del ciclo biologico.

due loro derivano i potenziali e i specifici di azione e determinano la risposta

Motivazione o potenziale specifico di azione
↳ ESTIRPISCO → x scopi esterni di azione, tempo
↳ INTRINSECO → stimoli interni

Conflitti motivazionali

Di norma un comportamento è dominato da un singolo potenziale d'azione: esistono casi però in cui simultaneamente emergono tendenze contrastanti, facenti capo a differenti potenziali specifici d'azione. In questi casi può manifestarsi un comportamento conflittuale. Le tendenze conflittuali si manifestano spesso con l'alternarsi di moduli fissi d'attività propri dei due comportamenti in questione. Un conflitto può ad esempio insorgere quando contemporaneamente emerge in un animale la tendenza ad avvicinare una meta e nello stesso tempo a sfuggirla. Così, se si offre del cibo a un'anatra, è possibile che questa manifesti un comportamento conflittuale (fig. 2.6). Talora il comportamento conflittuale assume una sua funzione di comunicazione, e ciò è assai frequente a livello di corteggiamento. In questi casi la selezione naturale tende a fissare il comportamento in modo stabile e a renderlo sempre più cospicuo; in altre parole lo ritualizza.

Anche il comportamento di minaccia può talora riflettere un conflitto motivazionale tra tendenze ad attaccare e fuggire, tanto che le posizioni assunte dagli animali in questi contesti sono generate dall'interazione di elementi di attacco e di fuga (**comportamenti ambivalenti**). Nei macachi *Rhesus* l'atteggiamento di minaccia è un compromesso tra avanzata e ritirata, come sottolineato dai movimenti in avanti e indietro del capo.

Il comportamento conflittuale viene ritualizzato nel momento del corteggiamento! attacco e fuga

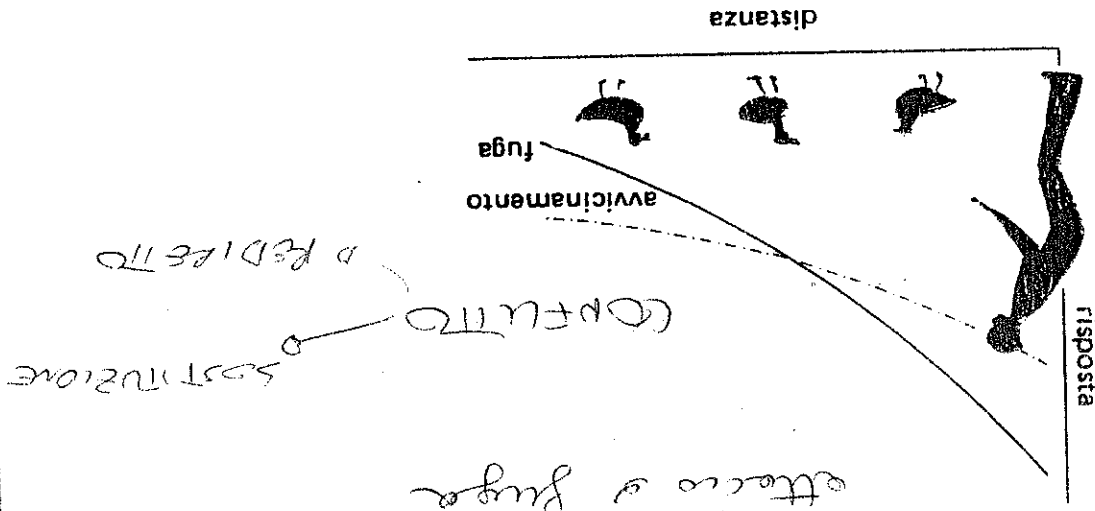


Figura 2.6

Conflitto tra avvicinamento e fuga. Quando l'animale è lontano dall'uomo che offre cibo la tendenza a avvicinarsi è più forte di quella a fuggire. Quando l'uomo è vicino, la situazione è opposta. Tra questi estremi esiste un punto di equilibrio in cui l'animale assume una posizione ambivalente.

difficoltà nell'alternarsi dei comportamenti, due moduli comportamentali: attacco e fuga

Spesso tuttavia animali che si trovano in una situazione di conflitto finiscono per mostrare un comportamento che esula dalle due disposizioni in contrasto, dando origine a nuovi comportamenti nuovi.

Due galli che combattono si fermano per beccare a terra un cibo inesistente o gli spinarelli che durante la minaccia ai confini del territorio scavano nella sabbia ne sono validi esempi. Le attività di sostituzione più comuni sono il lisciarsi il pelo o le penne e le attività simulate di nutrimento attraverso cui l'animale scaricherebbe una parte delle energie accumulate nello stato di conflitto. Tuttavia la contemporanea attivazione ed inibizione di un comportamento non sempre porta ad un'attività di sostituzione. Così un animale attaccato da uno di rango superiore non si rivolta contro di esso, ma attacca a sua volta un sottomesso, dando origine ad un comportamento rediretto.

Gli istinti sono organizzati in maniera gerarchica

Osservando il comportamento di un animale, si può spesso vedere come certe azioni istintive siano organizzate e si susseguano in sequenze determinate che tendono a ripetersi secondo schemi fissi (catene di reazioni). Gli esempi migliori provengono dalla sfera sociale ma anche altrove compaiono sequenze fisse di azioni che sembrano avere una loro rigida programmazione interna. Ne è un esempio il comportamento dello scoiattolo che nasconde una noce: scaverà una buca, ve la deporterà aggiustandola con colpi di muso ed infine la ricoprirà comprimendo bene la terra smossa. Nel chiuso di una gabbia, questi atti si ripetono anche se l'animale non scava effettivamente una buca ma nasconde semplicemente la noce in un angolo riparato.

Le azioni istintive tendono però a manifestarsi non solo secondo sequenze temporalmente organizzate, ma anche secondo definiti raggruppiamenti che possono facilitarsi o inibirsi a vicenda. Così un pettrosso in periodo riproduttivo ha una soglia di scatenamento egualmente bassa per il corteggiamento e per la difesa del territorio e lo scatenarsi dell'uno o dell'altro dipenderà solo dalla situazione stimolante esterna: la presenza di una femmina o di un maschio. Nello stesso periodo il pettrosso mostrerà invece ben poca propensione verso l'aggregazione tipica del periodo invernale o migratorio.

Timbergen, che per primo discusse questi aspetti del comportamento alla ricerca di un modello esplicativo, ne ha concluso che ad una gerarchia di azioni deve sottendere anche una gerarchia funzionale nell'ambito del sistema nervoso centrale, in cui si possono distinguere diversi livelli di integrazione. Ciò è ben espresso nella definizione di istinto data da

Si trovano in situazioni di conflitto
e possono sostituirsi
o complementarsi
o cooperare
tot. di Pleurte & Sostituzioni
nelle quali l'animale
serve la tensione

in attacco

ISTINTO X
TIMBERGEN

Tinbergen, ossia «un meccanismo nervoso gerarchicamente organizzato» sensibile a determinati impulsi esterni od interni che lo innescano, lo scatenano e lo modulano ed a cui esso reagisce con movimenti coordinati che assicurano la sopravvivenza e la propagazione della specie e del singolo.

L'esempio riportato da Tinbergen stesso si riferisce al comportamento riproduttivo dello spinarello maschio che si può pensare come comandato da una serie di «centri» che presiedono alle varie azioni istintive od a gruppi di esse (fig. 2.7). Esistono centri più elevati (istinti sovraordinati di primo livello) ed istinti subordinati di livello decrescente. Sul centro più elevato influiscono soprattutto elementi interni (ormoni), mentre i subordinati sono attivati da elementi stimolatori sia interni che esterni. Tra i vari centri esistono dei blocchi che interrompono il «flusso di eccitazione» e che possono essere rimossi da un opportuno stimolo (stimolo chiave o scatenante). L'insieme degli stimoli che sono da momento a momento presenti indirizza il flusso di eccitazione verso l'azione del centro subordinato che deve essere attivata in risposta ad essi. Se la situazione stimolante non è quella adeguata, il blocco permane e l'unica via che rimane aperta è quella del comportamento appetitivo, che continua a mostrarsi finché non intervenga uno stimolo adeguato.

I centri subordinati si imbiscono a vicenda: se da un centro superiore dipendono più centri subordinati, il flusso di eccitazione scorre verso quello che in quel momento, per la concomitanza di altri fattori stimolanti, risulta essere più facilitato. Il livello più basso delle azioni istintive è costituito nel modello di Tinbergen dalle azioni consumatorie proprie di ogni sfera comportamentale; sotto ad esse esiste una serie di livelli più semplici rappresentati dalle coordinazioni motorie, ossia dai meccanismi neuro-muscolari che presiedono al movimento delle singole parti del corpo. Secondo Tinbergen il comportamento riproduttivo dello spinarello sarebbe dunque organizzato funzionalmente in modo gerarchico con un susseguirsi di centri tra i quali esiste un rapporto di subordinazione lineare. È stato tuttavia evidenziato da ricerche successive che specialmente gli elementi dei più bassi livelli di integrazione possono essere influenzati da più centri sovraordinati, spesso mutuamente competitivi. Inoltre azioni dello stesso livello possono essere controllate da stimolazioni che provengono dalle attività stesse (*feedback stimulation*). Di conseguenza al modello gerarchico di Tinbergen sembra preferirsi un modello più complesso in cui gli istinti sono organizzati in una struttura a rete. Tale idea è stata sviluppata in particolare da Baerends nel cui modello (fig. 2.8) è chiaramente indicato come centri subordinati possano essere sotto il controllo di più centri sovraordinati e come moduli comportamentali semplici (come beccare, mordere, scavare) compaiono in contesti funzionali differenti. Tuttavia il modello di Tinbergen ha una sua validità, in

comportamento
di risposta

SUBORDINATI STIMOLATI
 DA FATTORI INTERNI E
 ESTERNI

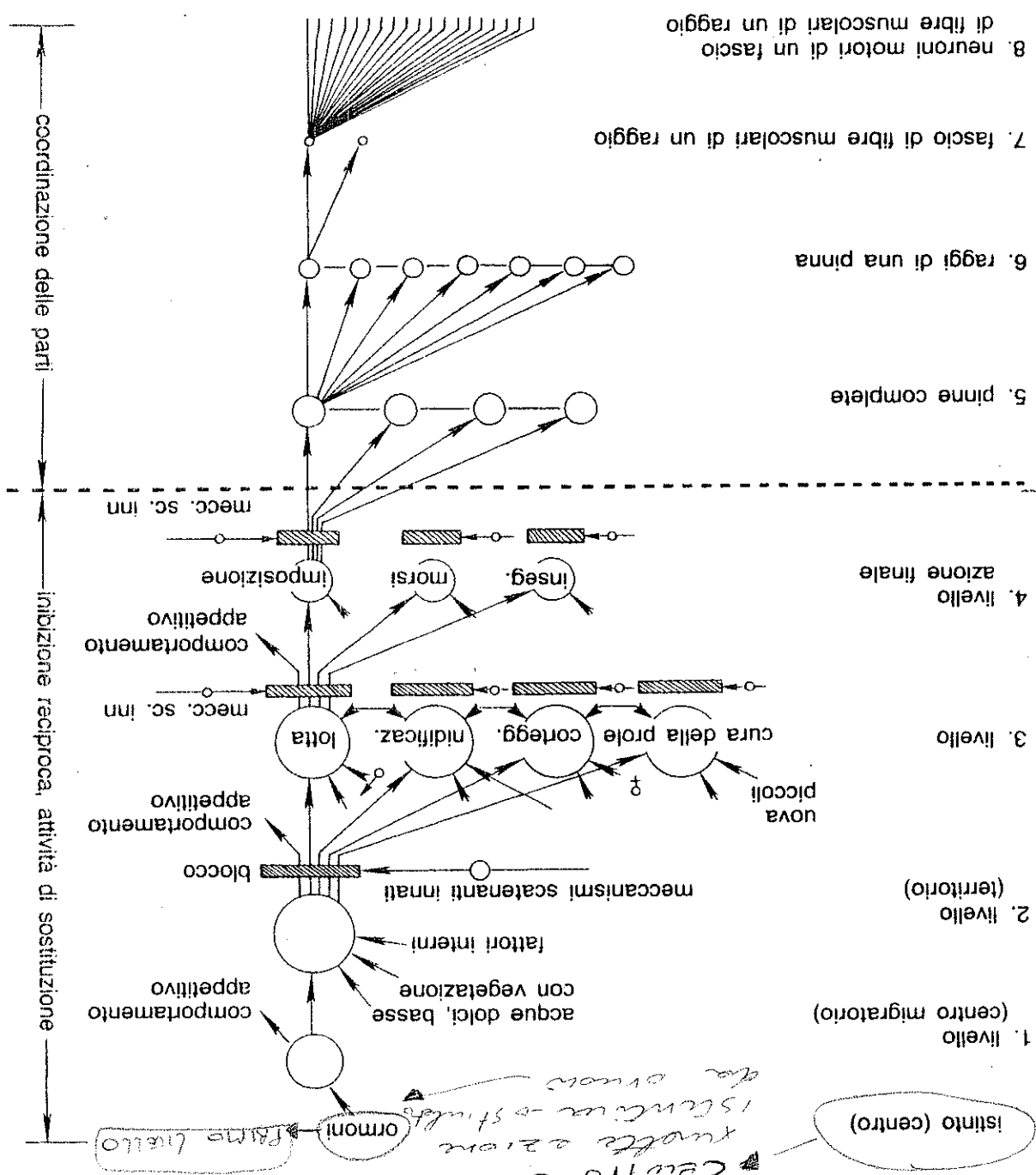


Figura 2.7
 Schema dell'organizzazione gerarchica dei centri dei principali istinti riproduttivi dello spinarello maschio. La linea orizzontale separa le coordinazioni ereditarie da quelle motorie (da N. Tinbergen).
 Senza strutture adeguate a comp. appetivo

quanto anche nella struttura a rete è possibile individuare differenti sistemi o sottosistemi caratterizzati da una sequenza temporale di relazioni tra le attività, relativamente chiusa e con una precisa selettività a stimoli ambientali.

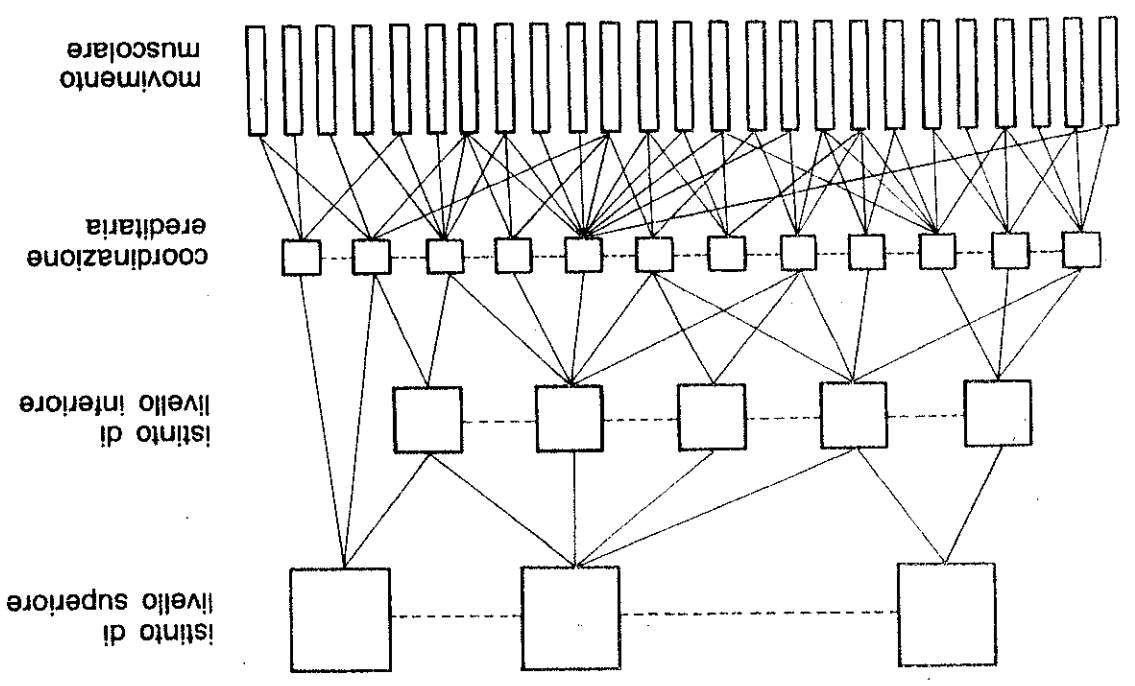


Figura 2.8 Schema dell'organizzazione gerarchica delle azioni istintive. I centri superiori controllano in un intreccio di rapporti inibitori (*linee tratteggiate*) o eccitatori (*linee continue*) i centri dello stesso livello o quelli inferiori, sicché la medesima azione può comparire in situazioni funzionali differenti (da G.P. Baerends).

La natura gerarchica o comunque organizzata delle azioni istintive, realizzata attraverso l'analisi etologica del comportamento, ha avuto una conferma indipendente partendo da considerazioni di carattere neurofisiologico. Le estese ricerche di Hess sul gatto o di von Holst e St. Paul sui polli hanno chiaramente dimostrato che, impiantando un elettrodo nel tronco cerebrale di questi animali e stimolando separatamente o contemporaneamente punti differenti, si potevano ottenere risposte comportamentali che nell'espressione apparivano del tutto naturali: ira, paura, fuga, ricerca del cibo, defecazione, aggressione ed altre. Questi comportamenti o i singoli moduli che li compongono sono dunque sotto il controllo di aree ristrette (o centri) del sistema nervoso centrale paragonabili ai centri immaginati dagli etologi. Ad esempio, applicando uno stimolo di intensità crescente al tronco dell'encefalo nel pollo, von Holst e St. Paul ottennero la sequenza ordinata delle azioni del comportamento di fuga da un predatore terrestre. Si può immaginare che in questo caso sia stato attivato un centro istintivo inteso secondo la definizione di Tinbergen. Per questo i singoli atti del comportamento di fuga compaiono in successione ordinata man mano che lo stimolo applicato cresce d'intensità, rimuovendo i blocchi funzionali e scatenando le risposte successive.

Genetica del comportamento

Lo studio della genetica dei caratteri comportamentali non differisce da quello degli altri caratteri. Tale studio può essere affrontato proficuamente attraverso incroci, quando si manifestano o una variabilità discontinua entro la specie, oppure differenze in moduli comportamentali omologhi di specie affini e in qualche modo incrociabili. La *Drosophila* è assai studiata da questo punto di vista. Uno dei primi casi conosciuti è quello della mutazione *yellow* in *D. melanogaster*. Questa mutazione recessiva, oltre a determinare il colore giallo del corpo e alcune differenze di ordine morfologico in questo moscerino, produce anche differenze riguardanti il comportamento di corteggiamento del maschio. In particolare la vibrazione che il maschio produce con un'ala durante il corteggiamento (fig. 2.9) risulta nel mutante assai più lenta, e tale da non sollecitare più una reazione d'accettazione nella femmina. Sempre in *Drosophila* sono stati recentemente isolati alcuni mutanti delle capacità di apprendimento e/o di memoria. Le drosophile sono in grado di associare un particolare odore con uno shock elettrico, mostrando poi una reazione d'evitamento. Una mutante, *amnesia*, non è capace di memoria a lungo termine: ricorda quale odore evitare per pochi minuti, ma poi dimentica. Un altro mutante, *turnip*, è privo perfino della memoria a breve termine. L'ibrido tra *turnip* e il normale manifesta soltanto memoria a breve termine, così come l'omozigote recessivo per *amnesia*. C'è infine un altro mutante, *dunce*, che non solo non è capace di apprendimento per associazione, ma non è nemmeno capace di assuefazione (un'altra forma, molto primitiva, d'apprendimento).

Un caso particolarmente istruttivo, che coinvolge due coppie di alleli interagenti nel determinare un comportamento complesso, riguarda l'ape (*Apis mellifera*). Una razza, la *Van Scoy*, è spesso attaccata, nel Norda-

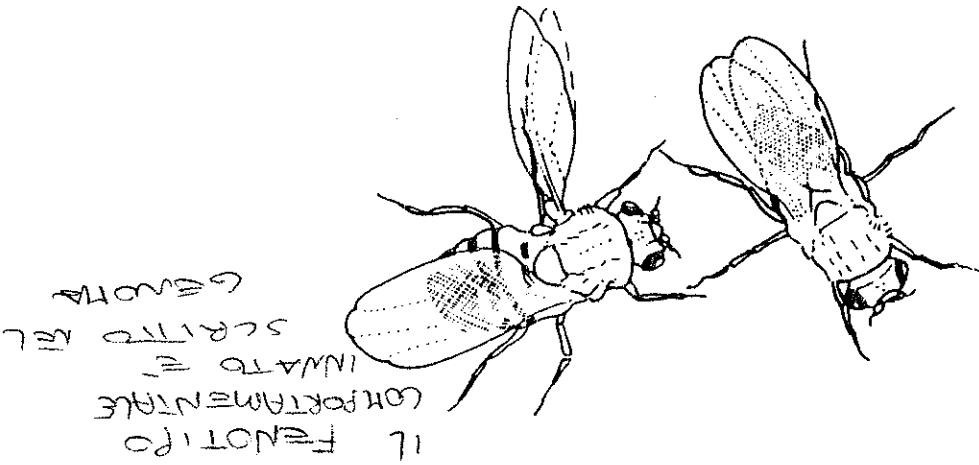


Figura 2.9

Comportamento di corteggiamento in *Drosophila melanogaster*. Vibrazione dell'ala da parte del maschio.

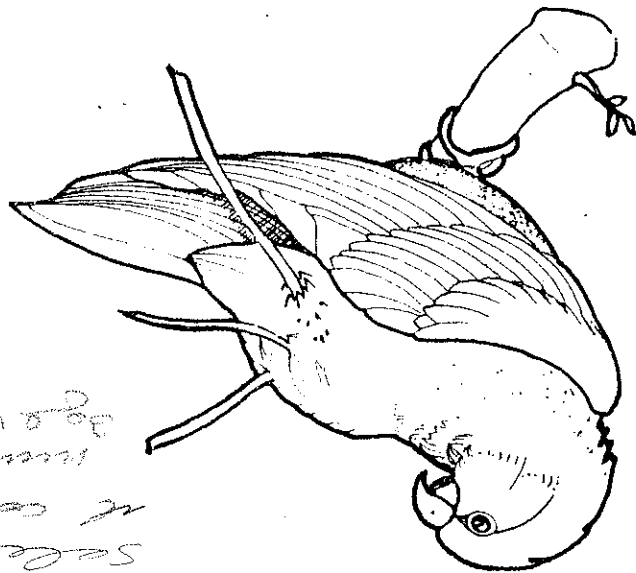
IL FENOTIPO
CORPORTAMENTALE
INVIATO È
SCRITTO NEL
GENOTIPO

merica, da un'infezione d'origine batterica. Un'altra razza, la *Brown*, risulta invece resistente. S'è scoperto che la resistenza è dovuta al comportamento «igienico» delle operai *Brown*, che aprono le celle in cui sono contenute le larve morte e trasportano questi cadaveri fuori dall'alveare, evitando così l'espandersi dell'infezione. Incrociando api *Van Scoy* con api *Brown* si ottengono, in prima generazione, operai non igieniste. Reinocciando gli ibridi di F_1 con *Brown* si ottengono, a una prima lettura del comportamento, tre categorie di individui nelle seguenti proporzioni: 25% di igieniste, 25% di api che aprono la cella ma non portano via il cadavere, 50% di api non igieniste. S'è però potuto suddividere quest'ultima categoria in non igieniste vere (25%) e in api che, se trovano la cella già aperta, trasportano fuori dall'alveare il cadavere (25%). Le due sequenze che formano il comportamento dell'igienista sono dunque controllate da due coppie di alleli recessivi indipendenti. Perché possa però in modo naturale manifestarsi il comportamento del trasporto occorre che sia presente allo stato omozigote anche il gene che controlla l'apertura della cella. Altrimenti l'unica possibilità, per evidenziare il carattere, è di aprire artificialmente la cella.

Comportamenti controllati da una coppia di geni sono ben noti anche in vertebrati. Una delle specie meglio studiate è il topo. A titolo d'esempio citiamo il gene recessivo *killer*, che impedisce ai maschi adulti la convivenza, giacché il topo omozigote per questo gene, in una condizione in cui gli altri maschi non possono fuggire, continua a colpirla fino ad ucciderli, ed il gene, ancora recessivo, *waltzer*, che determina l'incapacità di compiere percorsi rettilinei. I topi *waltzer* (ballerini) sono caratterizzati, a livello mortologico, da malformazioni dei canali semicircolari.

Abbiamo detto, in precedenza, che sono stati utilizzati, per ricerche di genetica del comportamento, anche ibridi interspecifici. Un caso particolarmente interessante è risultato producendo ibridi tra due specie di pappagalli del genere *Agapornis*. La specie *roseicollis* trasporta il materiale per costruire il nido in un modo assai particolare: dopo aver tagliato col becco strisce di foglie o, in cattività, di carta, le pone tra le penne della coda o del groppone, e qui le strisce aderiscono a causa di speciali uncini che si trovano sul margine inferiore delle penne (fig. 2.10). La specie *fisheri* trasporta invece il materiale per il nido, più normalmente, nel becco. Gli ibridi di F_1 tra queste due specie mostrano una completa disintegrazione del comportamento. Ad esempio pongono le strisce tra le penne del petto, oppure le pongono sì nella giusta posizione, ma poi non le lasciano, continuando a trattenerle col becco, oppure le spingono troppo debolmente, così da perderle. È interessante rilevare che, dopo una lunga serie di esperienze fallimentari, questi ibridi apprendono a portare il materiale correttamente col becco, così come fa la specie parentale *A. fisheri*.

gli ibridi
apprendono con
le esperienze
re usate
ne ~~si~~ rigiona
non si vede
capaci



Selezione naturale
il controllo sui
numerosi geni
segnando in modo
specifico

Figura 2.10 Comportamento di trasporto del materiale per il nido in *Agapornis roseicollis*. Il materiale viene inserito tra le penne del groppone. — e si riversa appiccicato

Quando la variabilità è continua e presumibilmente il controllo è effettuato da numerosi geni — come è frequente per il comportamento — il metodo per evidenziare tale controllo è la selezione. Uno degli esperimenti più noti al riguardo è la selezione bidirezionale che Tryon ha fatto sulle capacità di apprendere a orientarsi in un labirinto da parte dei ratti. Tale selezione iniziò nel 1925 e continuò fino al 1940. Come popolazione di partenza Tryon usò un gruppo eterogeneo di animali, che saggiò con un particolare labirinto detto a T multipli. Sulla base di un punteggio ricavato dal tempo impiegato e dagli errori commessi, i ratti furono divisi in *bright* (gli abili) e in *dull* (gli inabili). I *bright* furono poi sempre accoppiati coi *bright*, i *dull* coi *dull*, saggiati ad ogni generazione. Dopo otto generazioni le due linee già divergevano tanto da non sovrapporsi quasi più (i migliori dei *dull* erano cioè sotto il livello dei peggiori dei *bright*). Un aspetto interessante che risultò fu anche che gli individui del ceppo ad alto apprendimento non erano superiori a quelli del ceppo a basso apprendimento se venivano saggiati con altre prove differenti dal labirinto. La selezione dunque aveva agito in modo specifico.

Un altro esempio viene offerto da G. Gandolfi, che ha selezionato per l'alta e la bassa reattività alla sostanza d'allarme il pesce *Brachydanio rerio*. Le popolazioni naturali sono grandemente variabili alla capacità di reagire a una sostanza, emessa da un cospecifico ferito da un predatore. Certi individui reagiscono a diluizioni della sostanza superiori a 1/10.000, mentre altri, pochissimo sensibili, non reagiscono fino a diluizioni bassis-

sime (per es., 1/100). La reazione consiste in una serie particolare di movimenti che hanno la funzione di trasmettere a tutto il banco l'allarme per la presenza del predatore. Per tale motivo gli individui più sensibili vengono detti allarmisti. Dopo solo quattro generazioni di selezione Gandolfi fu in grado di ottenere due linee molto ben separate e a scarsissima variabilità individuale (fig. 2.11). In un esperimento seguente venne poi dimostrato che la soglia di reattività alla sostanza d'allarme era differente dalla soglia di sensibilità. In altre parole i *Brachydanio* sentono la sostanza anche a una diluizione inferiore a quella alla quale normalmente reagiscono. Sottoposti però a esperienze traumatizzanti (per es.: versando in precedenza sostanza allarmante fortemente concentrata, oppure agitando fortemente l'acqua dell'acquario), i pesci abbassano significativamente la loro soglia di reazione, avvicinandosi così o raggiungendo la soglia di sensibilità. E di conseguenza assai importante, e così in effetti era stato fatto nell'esperimento di selezione, che gli animali da usarsi per ricerche di genetica vengono sempre mantenuti in condizioni ambientali e esperienziali identiche.

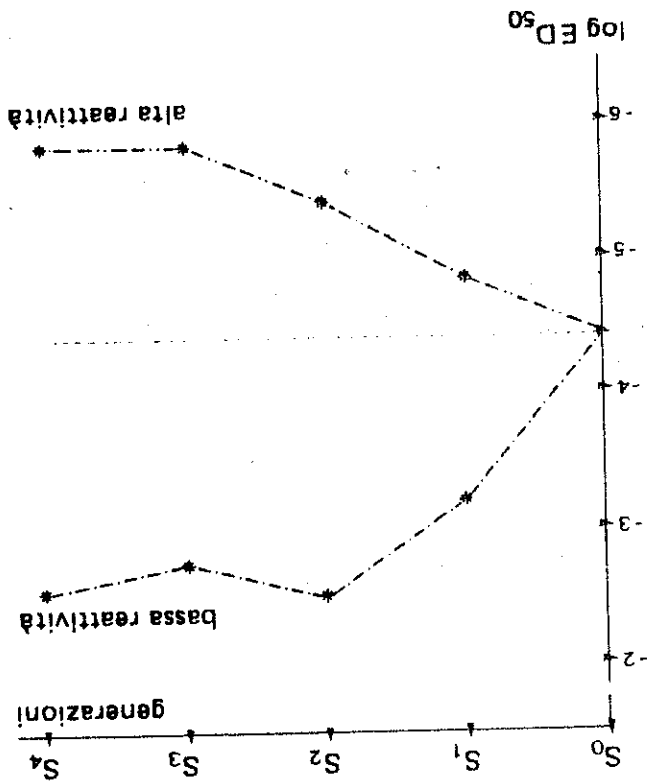


Figura 2.11 Selezione per la bassa e l'alta reattività alla sostanza d'allarme in *Brachydanio rerio*.

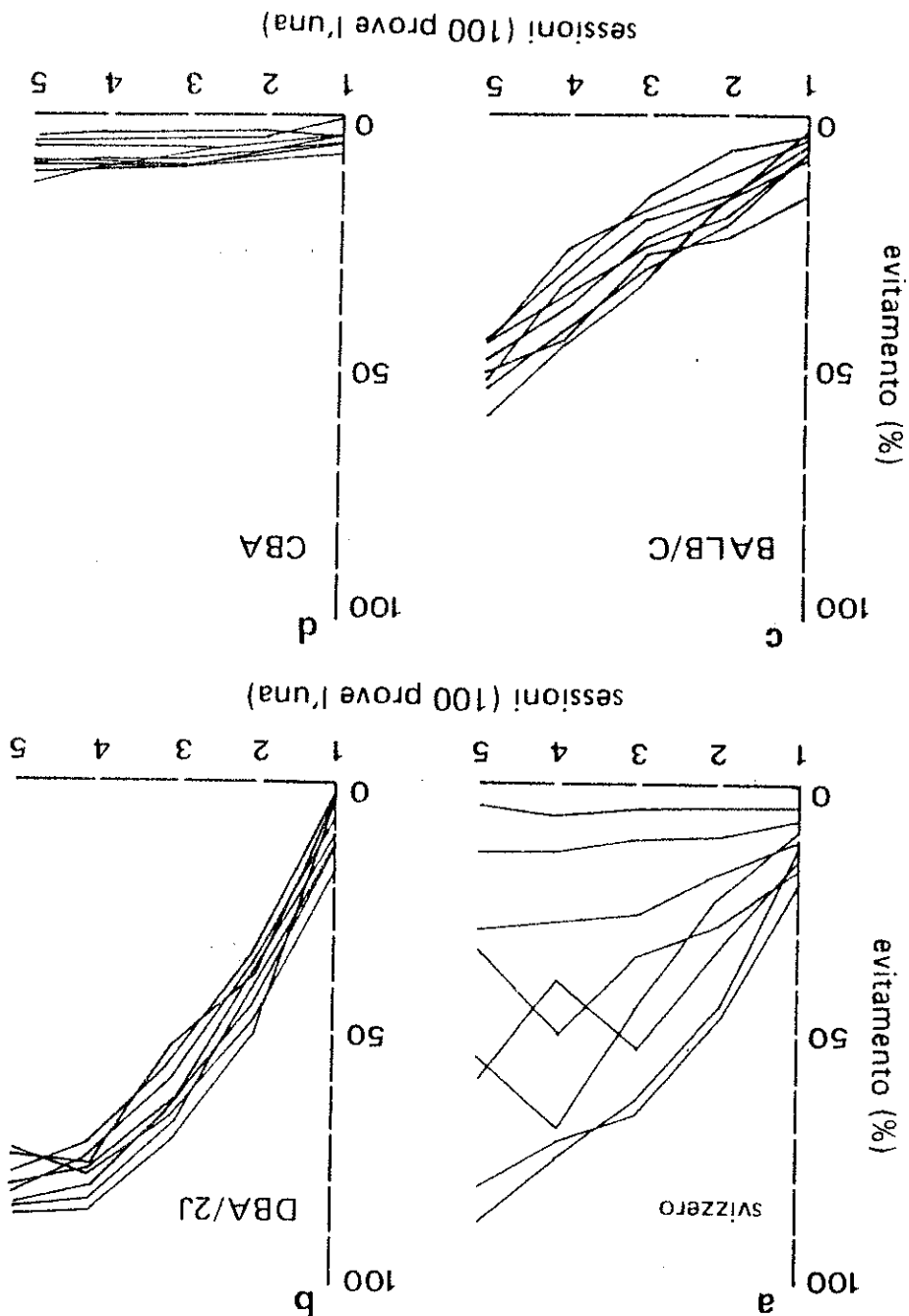


Figura 2.12
 Curve di apprendimento d'evitamento in topi di una popolazione eterogena (a) e in tre ceppi incrociati (b, c, d).

Infine un altro metodo per evidenziare il controllo genetico su comportamenti o su capacità d'apprendimento è il confronto tra ceppi incrociati di animali di laboratorio. Soprattutto nel topo sono stati allevati in isolamento riproduttivo ormai da molte decine di generazioni ceppi in cui la riproduzione avviene sempre accoppiando fratello a sorella. Ciò ha determinato, anche semplicemente per motivi di deriva genetica, una

Se ne conoscono tre tipi principali, pur non essendo ancora chiarito se possano essere o meno riconducibili ad un unico processo fondamentale. La memoria immediata, che è stata studiata quasi esclusivamente sulla nostra specie, essendo di difficile sperimentazione in animali non-verbali, immediata si mantiene solo per alcuni millisecondi, il tempo necessario perché avvenga lo stadio di codificazione del processo mnemonico. La memoria a breve termine dura al massimo alcuni minuti. Un buon esempio lo si incontra quando si legge sulla guida del telefono un nuovo numero che occorre usare. Per trattenerlo abbastanza a lungo da poterlo effettivamente usare, si ha spesso la necessità di ripeterlo mentalmente, altrimenti l'informazione viene rapidamente cancellata. Inoltre la quantità assoluta di bit d'informazione che può essere trattenuta dalla memoria a breve termine in un determinato tempo è assai limitata, mentre questo non è vero per la memoria a lungo termine. Questa ha una durata molto lunga e nell'uomo si sa che esistono ricordi che possono permanere praticamente per tutta la vita. Un momento di interesse centrale riguarda

Tipi di memoria

Per distinguere dal comportamento istintivo abbiamo già dovuto anticipare una semplice ed operativa definizione del comportamento appreso. Un'altra definizione, che non contraddice la precedente, è questa: si dice che è intervenuto apprendimento quando l'effetto dell'esperienza fa cambiare la probabilità che in una determinata situazione si manifesti un certo comportamento. Da questa definizione emerge, come essenziale prerequisite, la capacità di trattenere nel tempo le informazioni oggetto dell'esperienza. Ciò significa che gli individui, per apprendere, devono essere dotati di una qualche forma di memoria.

X APPRENDIMENTO
 occorre
 MEMORIA

APPRENDIMENTO = ATTRAVERSO L'ESPERIENZA
 PERMETTE IL CAMBIO DI UN ALTO COMPORTAMENTO DINAMICO
 UNA SITUAZIONE

Per apprendere) occorre ricordare

grande differenziazione tra i ceppi, mentre il forte incrocio ha ridotto al massimo la variabilità individuale entro gli stessi. Saggiando comparativamente questi ceppi, naturalmente allevati in condizioni scrupolosamente identiche, è possibile mettere in evidenza differenze che, dato che non possono essere d'origine ambientale, sono certamente determinate geneticamente. Un aspetto ben studiato con questo metodo è la capacità d'apprendere ad evitare una punizione (fig. 2.12).

controllo genetico non è
 determinato dalle ambiente
 in laboratorio ridotto variabile

il come talune esperienze entrino a far parte di un ricordo duraturo; come avvenga cioè il passaggio da una memoria a breve termine a una a lungo termine. S'è scoperto, sperimentando su numerose specie, che la ripetizione dell'esperienza riveste notevole importanza e che il processo di consolidamento di un ricordo non avviene immediatamente, ma esige una certa quantità di tempo.

Dal punto di vista della funzionalità della specie è evidente come, a fianco della capacità di immagazzinare le esperienze, sia bene che vi sia quella di dimenticarle. L'esistenza di memorie funzionalmente differenti ha appunto questo significato. Può così avvenire una selezione delle informazioni, e vengono così ritenute e evidenziate le esperienze più importanti, o meglio quelle che hanno con maggiore probabilità valore per la sopravvivenza. Ad esempio in una particolare forma di apprendimento, imprinting, di cui si dirà in seguito, vengono accumulate informazioni sulle caratteristiche della specie d'appartenenza. Ebbene queste informazioni, che hanno valore per la sopravvivenza per tutta la vita, vengono fissate in modo indelebile in una fase assai precoce della vita, e mai più dimenticate.

Il fenomeno della memoria, che pure è stato ed è oggetto di numerosi studi sia nell'uomo che negli altri animali, rimane tuttora non del tutto spiegato. Sebbene non si sappia con certezza come si realizzi e dove si localizzi la memoria, tuttavia si possiede tutta una serie di informazioni in proposito. Intanto è risultato chiaro come, per lo meno in parte, la sede del processo mnemonico sia il cervello. Da un punto di vista funzionale, è stato evidenziato come l'apprendimento agisca sull'attività elettrica del cervello, modificandola in certi casi anche stabilmente. Si è anche indagato sulle basi chimiche della memoria, e si è ora in grado di affermare che trasformazioni di natura chimica, a livello di RNA e sintesi proteica, accompagnano il fenomeno mnemonico. Non è però ancora chiaro se queste trasformazioni siano o meno l'essenza della memoria stessa.

Modi d'apprendere - APPRENDIMENTO

I fenomeni dell'apprendimento vengono solitamente classificati in varie categorie, anche se è abbastanza probabile che tutti facciano capo ad un unico processo centrale. La forma più primitiva di apprendimento, in quanto già presente in esseri filogeneticamente poco evoluti, è l'assuefazione. In questo caso l'animale semplicemente apprende a non rispondere più con moduli fissi di attività a stimoli segnale che l'esperienza gli ha mostrato essere indifferenti. Questo tipo di apprendimento si trova già nei protozoi. Talora è possibile che una risposta scompaia per affaticamento.

①

① Assuefazione = l'animale apprende di non rispondere con moduli fissi ad alcuni stimoli

* consolidare ricordi correnti

tempo

selezione delle informazioni importanti

un fenomeno differente che niente ha a che fare con l'apprendimento. E comunque possibile la loro discriminazione in quanto, se si tratta di affaticamento, l'apparato muscolare coinvolto non risponde neppure quando si presenti uno stimolo differente.

Una via frequente attraverso cui si realizza l'apprendimento è l'associazione, di cui un esempio antico e classico è rappresentato dai riflessi condizionati, dimostrati da I. Pavlov con esperimenti sui cani. Questo fisiologo russo studiò il riflesso di salivazione. Tale reazione è evocata, come riflesso non condizionato, da uno stimolo alimentare. Se la presentazione dell'alimento è accoppiata con uno stimolo di per sé irrilevante, relativamente alla salivazione, come potrebbe essere uno stimolo luminoso (l'accendersi d'una lampadina) oppure acustico (il suono d'un campanello), dopo alcune presentazioni accoppiate, la salivazione può essere evocata anche in assenza del cibo dallo stimolo acustico o luminoso. Tale stimolo inizialmente neutro viene chiamato **stimolo condizionante** (fig. 2.13). Questa forma di apprendimento per associazione è ampiamente praticata in natura, ove rappresenta un valido meccanismo di previsione degli eventi, basato sulla lettura di segni ambientali apparentemente irrilevanti. I gabbiani, ad esempio, sanno prevedere il prossimo arrivo d'una fonte alimentare quando, seguendo i pescherecci, sentono il

Riflesso condizionato → Amulazione ad uno stimolo ripetuto

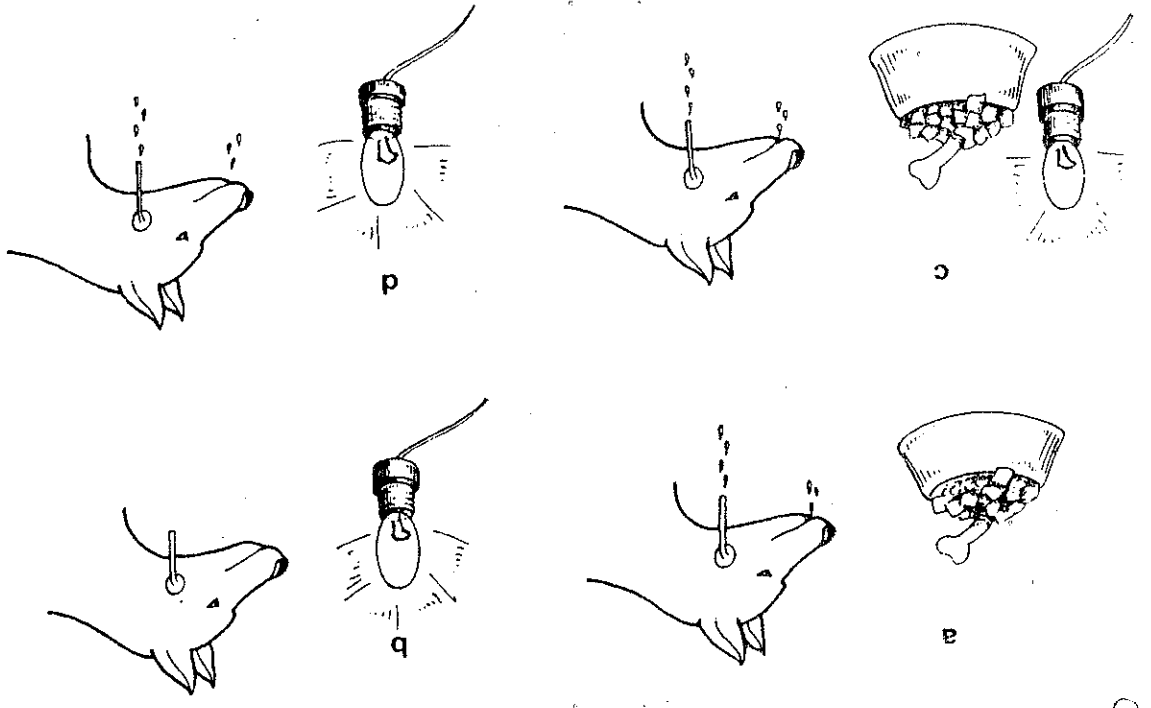


Figura 2.13 Illustrazione schematica dell'esperimento di Pavlov. Lo stimolo luminoso (di per sé neutro) se accoppiato allo stimolo alimentare in seguito provoca la salivazione.

rumore prodotto dai verricelli che traggono le reti. Essi non hanno alcuna necessità di vedere lo stimolo primario, e cioè le reti colme di pesci, per mettersi in moto: è sufficiente che sentano lo stimolo condizionante, e cioè il rumore. Ovvio è il valore positivo per la sopravvivenza, di tale meccanismo.

Un'altra forma di apprendimento per associazione è l'**apprendimento strumentale o operante**. In questo caso s'assume all'associazione di un movimento con il soddisfacimento di un bisogno (ad esempio la fame o la sete) oppure con l'evitamento d'una sofferenza. Si parla infatti in questi casi di rinforzi positivi (premi) oppure negativi (punizioni). Se la pressione casuale d'una leva viene ad esempio premiata, e se tale avvenimento si ripete, l'animale forma un'associazione tra i due eventi che porta ad incrementare l'azione al fine d'ottenere il premio (fig. 2.14). Allo stesso modo un animale può apprendere a spostarsi da un lato all'altro di una gabbia all'accensione di una luce, se così facendo evita una punizione, ad esempio una scossa elettrica (fig. 2.15). E attraverso queste forme di apprendimento per premi o punizioni che gli animali si costruiscono in natura una conoscenza specifica di certe caratteristiche del proprio habitat, come dei luoghi più opportuni per trovare il cibo, o dei pericoli da evitare.

Un'altra forma di apprendimento per associazione è l'**apprendimento strumentale o operante**. In questo caso s'assume all'associazione di un movimento con il soddisfacimento di un bisogno (ad esempio la fame o la sete) oppure con l'evitamento d'una sofferenza. Si parla infatti in questi casi di rinforzi positivi (premi) oppure negativi (punizioni). Se la pressione casuale d'una leva viene ad esempio premiata, e se tale avvenimento si ripete, l'animale forma un'associazione tra i due eventi che porta ad incrementare l'azione al fine d'ottenere il premio (fig. 2.14). Allo stesso modo un animale può apprendere a spostarsi da un lato all'altro di una gabbia all'accensione di una luce, se così facendo evita una punizione, ad esempio una scossa elettrica (fig. 2.15). E attraverso queste forme di apprendimento per premi o punizioni che gli animali si costruiscono in natura una conoscenza specifica di certe caratteristiche del proprio habitat, come dei luoghi più opportuni per trovare il cibo, o dei pericoli da evitare.

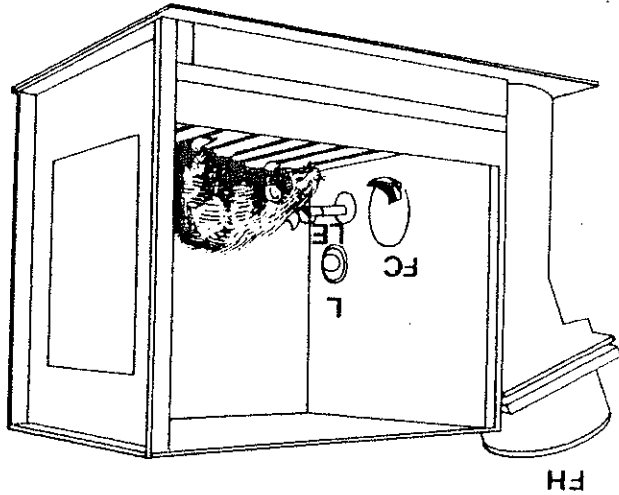


Figura 2.14

Gabbia di Skinner per il condizionamento operante. LE, leva; FC, mangiatoia; FH, distributore del cibo, che viene messo in funzione quando l'animale tocca la leva. È possibile anche aggiungere una lampadina (L) e così addestrare l'animale a toccare la leva in risposta a un altro stimolo, come, nel caso, l'accendersi della lampadina.

in natura
conoscenza
del proprio
habitat

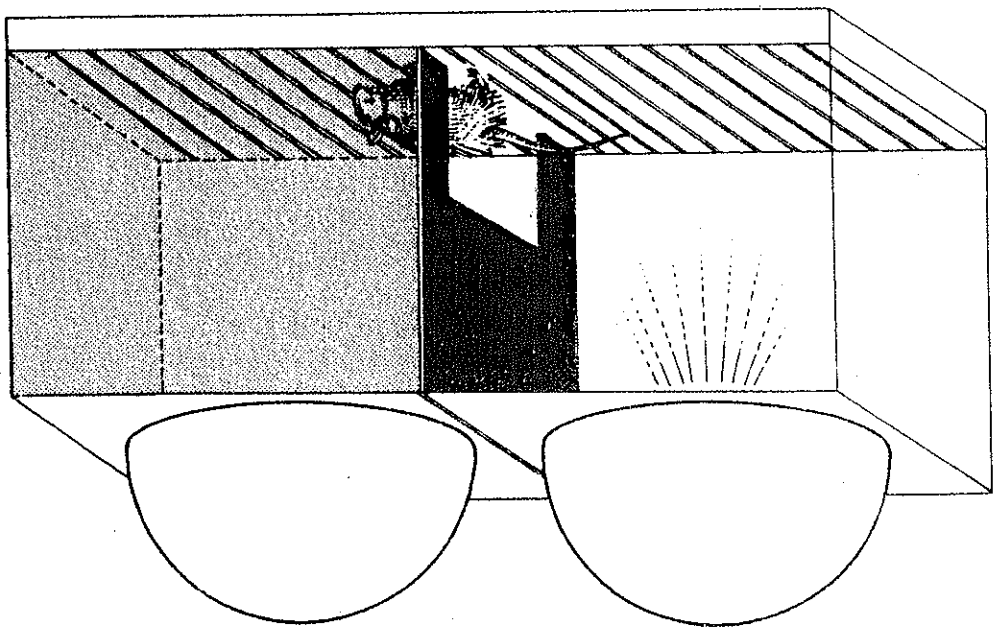
Apprendimento strumentale
attraverso rinforzi
negativi o punizioni
degli eventi da evitare
con l'evitamento
della punizione

altro

L'apprendimento di caratteristiche ambientali può comunque avvenire anche attraverso un'altra via che non si basa su evidenti premi o punizioni: l'**apprendimento latente**. Esperimenti fatti soprattutto con i ratti hanno dimostrato che questi animali sono in grado di apprendere le caratteristiche di un ambiente, anche complesso come un labirinto, semplicemente percorrendolo, o al limite anche solo osservandolo. Pur non venendo somministrati a questi animali né punizioni né premi, si può supporre comunque che questi ricavano un rinforzo dal fatto stesso dell'uscire dal labirinto, oppure dal semplice soddisfare le loro tendenze esplorative. Il valore adattativo di questo tipo d'apprendimento è del resto evidente, perché in natura attraverso questa via gli animali immagazzinano informazioni generali sull'ambiente in cui vivono. L'apprendimento latente oltre che nei mammiferi è stato dimostrato anche in altre classi di vertebrati. Negli uccelli, soprattutto nei migratori e negli erratici, questa forma di apprendimento gioca certamente un ruolo importante.

Una forma assai elevata di apprendimento, evidenziata soprattutto nei primati, è l'**intuito** (*insight*). Si intende con ciò la capacità di produrre soluzioni di problemi senza passare attraverso vari tentativi e scartando via via gli errori. Ad esempio se si sottopone ad uno scimpanzé il

Figura 2.15
 Gabbia di Warner. Per evitare lo shock elettrico che gli proviene dalla griglia che funge da pavimento l'animale deve apprendere a passare nella metà scura della gabbia non appena si accende una luce. Dopo trenta secondi inizia un nuovo ciclo e l'animale, per evitare la scossa, deve passare dall'altra parte della gabbia.



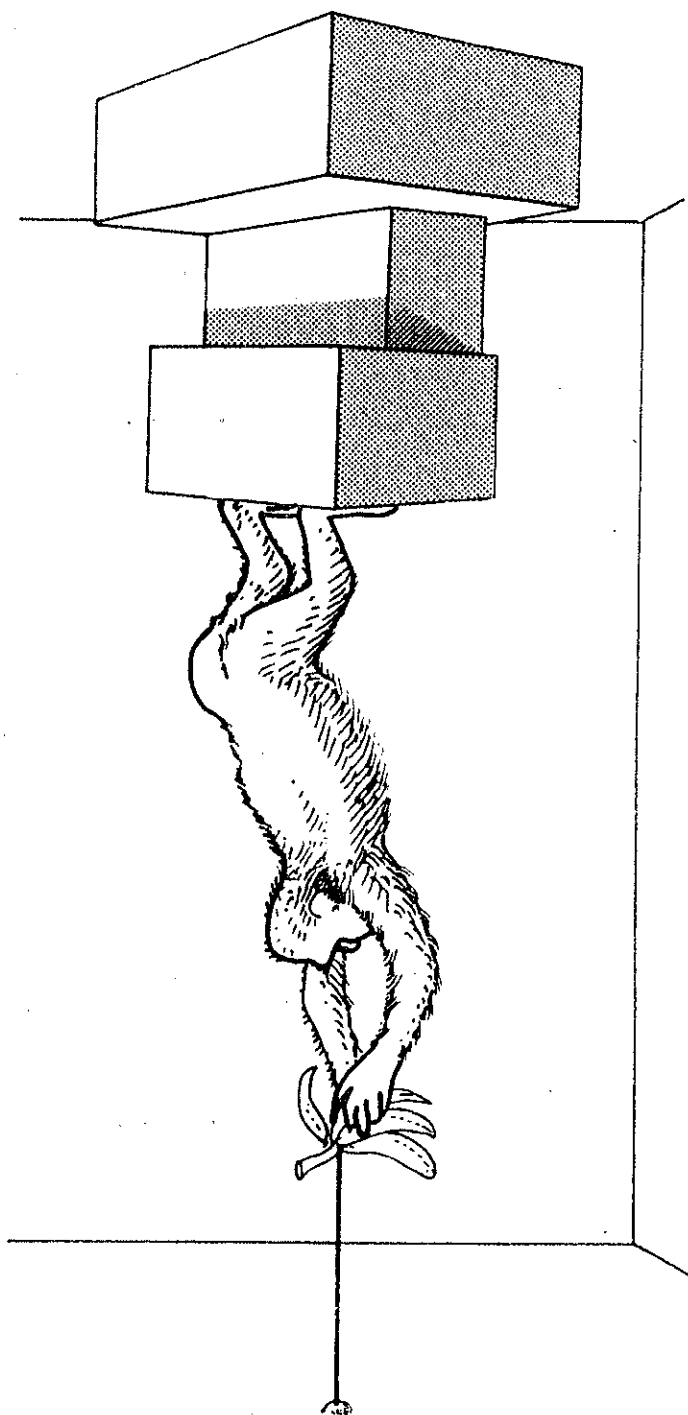


Figura 2.16 Lo scimpanzè ha impilato le cassette per raggiungere il premio.

problema di raggiungere una banana appesa in alto, fornendogli una serie di cassette, questi può, dopo un periodo speso in uno stadio che è stato descritto come contemplativo, direttamente impiare le cassette per formare un supporto di altezza sufficiente (fig. 2.16). Chiaramente un simile risultato presuppone che l'animale abbia la capacità di organizzarsi mentalmente le relazioni spaziali che intercorrono tra i diversi oggetti. Trovandosi di fronte ad un oggetto desiderabile ma irraggiungibile un animale può anche, per frustrazione, manifestare una certa alterazione emotiva e in questo stato raggiungere attraverso vari tentativi, o per caso, lo stesso risultato. Per la diagnosi di intuito è dunque essenziale la presenza dello stadio contemplativo e l'assenza dei tentativi a vuoto.

Al termine di questa breve rassegna sui modi d'apprendimento occorre sottolineare che, in situazioni diverse, un animale può manifestare modi differenti d'apprendimento. Da un punto di vista evolutivo cioè, la comparsa di una forma più avanzata di apprendimento non determina la scomparsa di una forma più primitiva.

I modi d'apprendere fin qui descritti riguardano esclusivamente esperienze individuali; esistono anche forme genericamente dette di apprendimento sociale, che è più opportuno descrivere dopo aver parlato dei fondamenti della socialità animale.

ecc.
sono il bere, il mangiare, il procurarsi un rifugio, le attività di tolettatura, l'individuo, cioè che ne assicurano la salute e l'efficienza. Caratteristici nimento sono quei comportamenti che concorrono a mantenere in vita possono considerarsi compiutamente come non sociali. Attività di mantenimento, connotazione sociale e soltanto alcuni, detti attività di mantenimento, Quasi tutti i comportamenti, come si può immaginare, hanno una altri predatori.

vengono liberati dai parassiti, i pullitori ottengono cibo e protezione da perché ovviamente ambedue i partner ottengono un vantaggio: i predatori do così loro le sanguisughe attaccate alle gengive. Si parla di simbiosi menti riescono a farsi accettare perfino tra le fauci di quei rettili, toglie- codrilli» (pivieri, pavoncelle, ocellioni), che tramite appositi comporta- pericolo. Un analogo comportamento compiono diversi «uccelli del coc- rilassatezza nei suoi simbionti, che così gli consentono di avvicinarsi senza speciali danze che hanno l'effetto di determinare uno specifico stato di avvicinarsi e a togliere i parassiti esterni. Per far ciò senza pericolo compie pulizia» con numerosi pesci, per buona parte predatori, cui riesce ad come il pesce *Labroides dimidiatus*, che ha instaurato una «simbiosi» di A titolo d'esempio citiamo il caso dei cosiddetti animali «pullitori», assumono connotazioni di socialità.

zioni. La più importante di queste riguarda certi rapporti interspecifici che sociale, anche se, come spessissimo succede in biologia, non priva d'ecce- Questa è probabilmente la più semplice definizione di comportamento

sociale
Quando il comportamento di un individuo modifica in modo specifico quello di un altro della medesima specie assistiamo a un'interazione

Le interazioni sociali

Il comportamento sociale

④ SIMBIOSI / PARASSITISMO



quando il corp. di 1 individuo
modifica quello di un
altro!
3

quando il comportamento
di 1 individuo
modifica quello di 1
altro della stessa
specie

aggregato tre cospezi = ritualizzato e
con differente comportamenti rispetto a quello
con le prede. Sono moduli ritualizzati
& definire un unctore

Ritualizzatore → processo evolutivo
in cui i moduli comportamentali
sono modificati x la
comunicazione
↓
- dominanza
- sottordinazione
- fuga

D'altro canto i comportamenti espressi in solitudine non sempre debbono essere classificati come non sociali. A titolo d'esempio citiamo la marcatore del territorio. Molte specie depositano segnali chimici che hanno la funzione di tenere lontano da una determinata area i conspecifici. Questi, di norma, non sono presenti al momento della marcatura, ma il loro comportamento viene specificatamente modificato dal «messaggio» lasciato in precedenza.

↳ scelto in *social structure & social life*

La ritualizzazione dell'aggressività

Perché gli individui possano convivere è necessario che la loro aggressività sia convogliata attraverso forme non nocive.

Ciò si attua attraverso la ritualizzazione. Se si confronta il comportamento aggressivo intraspecifico dei predatori con quello che essi esplicano nei confronti delle prede, si nota che il secondo è in funzione dell'uccisione della preda, il primo invece si esprime attraverso moduli, detti ritualizzati, la cui primaria funzione è di definire chi è il vincitore e chi lo sconfitto, ma senza di norma determinare danni gravi ai contendenti (figg. 3.1-3.2). Per ritualizzazione si intende un processo evolutivo attraverso cui i moduli comportamentali sono modificati in funzione della comunicazione. Non è pertanto errato affermare che i combattimenti ritualizzati rappresentano, anche, una forma di comunicazione. Sono identificabili pertanto entro i combattimenti ritualizzati atteggiamenti di minaccia, di predominanza, di sottomissione, di fuga.

In effetti esistono due possibili esiti per un combattimento ritualizzato: la sottomissione dello sconfitto, oppure la sua fuga. La sottomissione consente la convivenza del predominante col sottomesso, la fuga/allontanamento quest'ultimo dal primo. La qualità dei combattimenti è dunque correlata con la distribuzione spaziale degli animali e insieme col tipo di rapporto riproduttivo. Prima di analizzare questi aspetti, è però opportuno specificare altri due punti. Innanzitutto esistono casi in cui anche i combattimenti intraspecifici possono avere esito letale: ciò avviene quando, artificialmente, si impedisce la fuga allo sconfitto. Basterà, al proposito, citare il combattimento dei galli che, pur essendo altamente ritualizzato, non termina con la sottomissione dello sconfitto, e pertanto col blocco dell'aggressività del vincitore. Questi pertanto potrà continuare a colpire lo sconfitto fino a ucciderlo. Al di là di questo aspetto artificioso, esistono però anche casi naturali in cui aggressività di tipo predatorio si manifestano all'interno della stessa specie, sfociando talora anche nel cannibalismo. Questo fenomeno è noto ad esempio nel leone (*Panthera leo*).

Figura 3.2 Combattimento ritualizzato nella gazzeia *Oryx gazella*. Le movenze della lotta sono tali per cui le corna non possano mai nuocere.

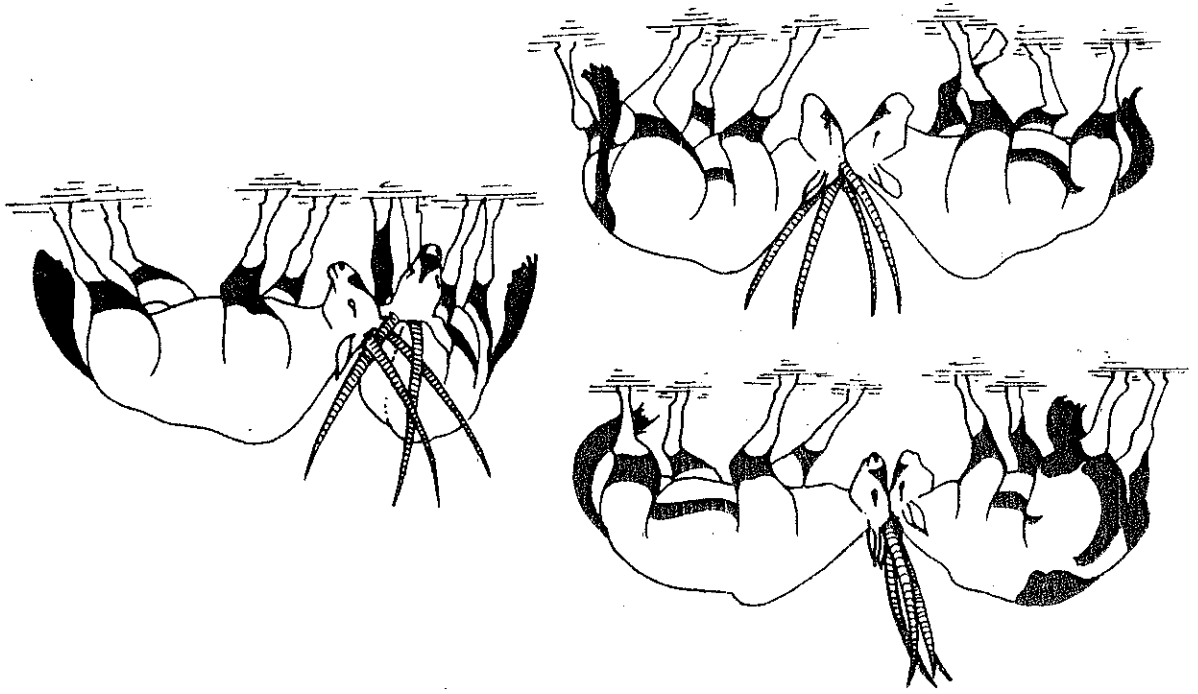
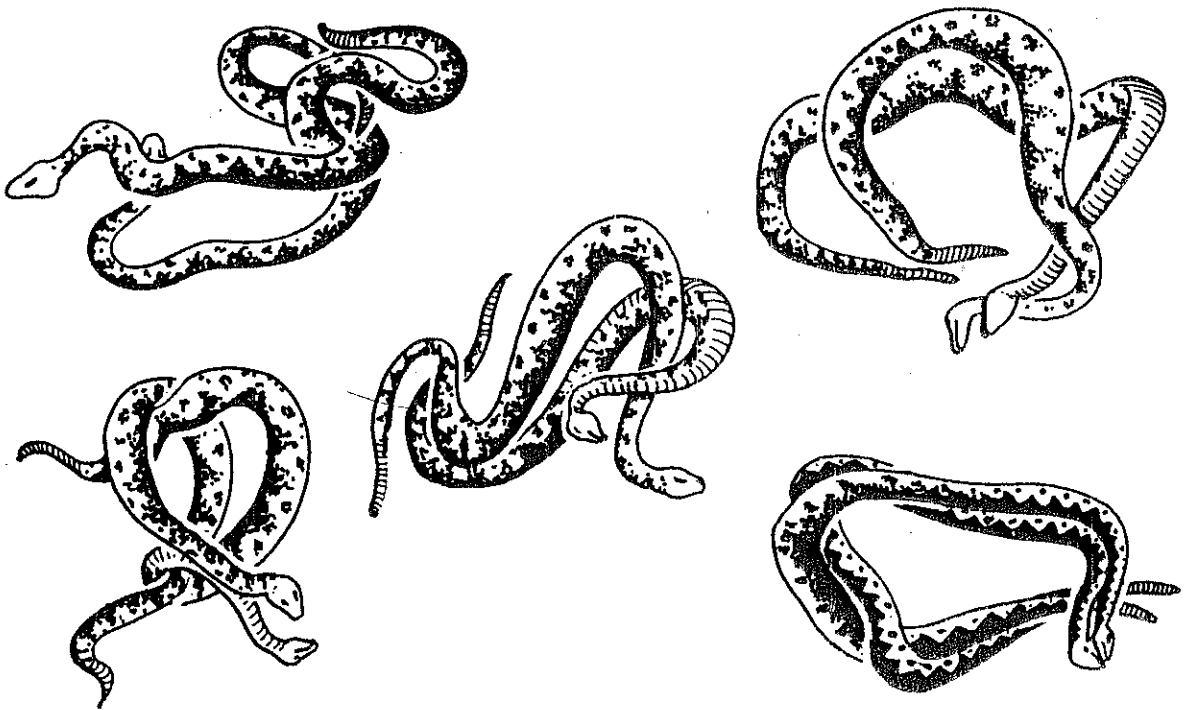


Figura 3.1 Combattimento ritualizzato in *Crotalus*. Questi rettili non si mordono mai nei combattimenti ritualizzati, ma semplicemente tendono a forzare reciprocamente il capo dell'avversario sul terreno.



Il secondo punto che occorre sottolineare è il seguente: s'è affermato che occorre che l'aggressività sia convogliata verso forme innocue (e cioè compiutamente ritualizzata, fino all'ultimo atto: la sottomissione), perché individui conspecifici possano vivere insieme. Ciò è indubbiamente vero, questo controllo dell'aggressività però, seppure indispensabile, non è sufficiente perché gli animali stiano insieme. Potremmo dire che con questo controllo s'è eliminato un elemento negativo, ma che ne occorre anche uno positivo e questo è rappresentato dai cosiddetti **comportamenti coesivi**. Questi sono rappresentati, oltre che dalla capacità di riconoscimento individuale, dal crearsi di **legami affettivi**, da forme di **toelettura sociale** (frequenti e ben studiate nei primati), dal **gioco sociale** (comune nei carnivori sociali, quali lupi e leoni), dalla **cooperazione nel procurarsi il cibo**.

Rapporti tra ritualizzazione dell'aggressività, comportamento riproduttivo e distribuzione spaziale degli animali

Osservando il comportamento sociale delle varie specie si nota una grandissima varietà di casi: da animali che passano quasi tutta la loro vita in solitudine ad animali che addirittura in solitudine non potrebbero vivere, tanto sono integrati in un gruppo sociale. Considerando le specie meno sociali, si nota che esiste un momento obbligato perché compaia un **minimo di socialità: il momento riproduttivo**. E a questo livello che sorge la **necessità di comunicare** propria presenza e assenza (che specie, che sesso), il proprio stato fisiologico, e infine la necessità di entrare in contatto e dunque di bloccare attraverso una ritualizzazione l'aggressività. Questi fenomeni di riconoscimento, di comunicazione, di blocco dell'aggressività vengono tutti racchiusi in quel comportamento complesso che è il **corteggiamento**. Un animale che durante il periodo riproduttivo è assai poco sociale è lo spinarello. In pratica la sua aggressività non conosce sottomissione e di conseguenza tende a distanziare tra loro gli individui. Avviene così che, durante il periodo riproduttivo, ogni maschio ha una sua propria area, detta **territorio**, da cui espelle qualsiasi altro maschio. Anche quando una femmina pronta per la riproduzione s'avvicina evoca il comportamento aggressivo del maschio; la femmina però porta in sé un **segnale sessuale, bloccante l'aggressività: il ventre ricoloro di uova**. Il maschio viene così a trovarsi in una situazione conflittuale, con l'emergere temporaneo di tendenze aggressive e di tendenze sociali (sessuali). Ciò lo si deduce dalla lettura analitica del suo corteggiamento (fig. 2.3). In effetti il comportamento della **danza** consiste nel preciso alternarsi (danza

segnale

a zig-zag) di un modulo aggressivo (il maschio rivolto verso la femmina, per espellerla dal territorio) e di uno sessuale (il maschio rivolto verso il nido di alighe, che si trova nel mezzo del territorio, e dove il maschio vuole condurre la femmina). Il corteggiamento si conclude con la femmina che entra nel nido, il maschio segue la femmina, insermina le uova che lei ha depositato e infine, quando la femmina è uscita dal nido, essa è priva del suo specifico segnale sessuale: il ventre colmo di uova. Ciò determina la risoluzione del conflitto motivazionale: la femmina è soltanto un conspecifico estraneo e dunque il maschio la espelle dal suo territorio. Il maschio avrà altri momenti di socialità: quando nasceranno i piccoli la sua aggressività sarà bloccata da un altro tipo di segnali, quelli infantili, e avranno luogo le cure parentali (nel caso specifico paterno); e poi durante il periodo invernale, quando per motivi ormonali il potenziale specifico d'azione aggressiva sarà assai attutito, e si potrà assistere alla formazione di piccoli banchi di spinarelli.

E' assai probabile che la prima forza che porta gli animali a stare insieme, e dunque a ritualizzare la loro aggressività, sia proprio la sessualità. In effetti nelle specie meno sociali, come s'è detto, l'unico momento di socialità è legato ad essa. Va inoltre detto che spessissimo, soprattutto in queste specie, il corteggiamento ha le sembianze di un combattimento ritualizzato. Ciò è stato ad esempio ben studiato nei felini, che sono quasi tutti pochissimo sociali ed in essi, durante l'accoppiamento, v'è pure la ritualizzazione del morso alla nuca, proprio dell'uccisione della preda.

La specie meno sociale mostrano dunque un territorio individuale, ove occasionalmente, e per motivi speciali, possono entrare altri individui. Procedendo nella analisi verso una maggiore socialità, troviamo forme in cui la ritualizzazione completa dell'aggressività (con ciò si intende quella bloccata dalla sottomissione) è permanente tra maschio e femmina. Ciò porta ad una più o meno durevole monogamia, ed al formarsi del territorio di coppia. Sono monogami, ad esempio, certe specie di gamberi, molti piccoli uccelli canori, l'orango, la volpe, certi roditori. Risulta chiaro, in questo caso, come la femmina inibisca l'ingresso nel territorio ad altre femmine, il maschio ad altri maschi; nel loro rapporto l'aggressività è perennemente bloccata e da ciò dunque nascono e il rapporto monogamico (mantenuto dai comportamenti di coesione di cui s'è detto prima) e la particolare distribuzione nello spazio.

Una forma particolare e primitiva di poligamia nasce da una differenza dimensionale tra il territorio di un sesso e quello dell'altro. Va innanzitutto detto che la poligamia si suddivide in poliginia (un maschio con più femmine) e poliandria (una femmina con più maschi). Nella forma più primitiva di poligamia, come si diceva, esiste una differenza di dimensione tra i territori dei sessi. Più precisamente: il sesso possessore dell'harem

possiede un grande territorio, che è a sua volta suddiviso in tanti piccoli territori contigui, ciascuno difeso da uno dei componenti dell'harem. Un esempio di poliginia con questo tipo di territorialismo lo si trova in certe specie di lucertole. In questo caso il maschio può dunque passare dal territorio di una femmina a quello di un'altra, ogni femmina invece imbisce l'ingresso nel suo territorio a tutte le altre femmine componenti l'harem. Questo tipo di poliginia, come livello di ritualizzazione dell'aggressività, non si discosta dunque dalla monogamia.

Un esempio di poliandria di questo tipo è rappresentato da un uccello centramericano, la *Yacana spinosa*. Merita soffermarsi un poco su questo caso, perché sono note le pressioni selettive che hanno determinato il crearsi di questo singolare modo di riproduzione. La *yacana* è una specie di gallinella d'acqua dalle lunghissime dita che vive in stagni, paludi e laghi con acqua bassa e molta vegetazione; si procura il cibo, rappresenta da invertibrati acquatici, deambulando sulle foglie delle piante d'acqua e anche il nido, o meglio i suoi numerosi nidi, vengono costruiti su foglie galleggianti. Così succede — sono stati fatti accurati censimenti in Costa Rica — che una percentuale altissima di nidi, e dunque di nidiate, non vada a buon fine, perché basta un brusco movimento, uno scivolamento, perché le uova finiscano in acqua. La femmina non s'occupa per niente delle cure parentali, e nemmeno dell'incubazione. In effetti il normale ruolo dei sessi in questo caso è completamente scambiato. La femmina è grande e aggressiva, e compete con le altre femmine per farsi un harem di maschi (fino a quattro). Ciascun maschio possiede un piccolo territorio, e l'assommarsi dei territori adiacenti dei maschi rappresenta il territorio femminile. La femmina è grande circa il doppio del maschio, e la strategia riproduttiva, in quest'ambiente ostile, consiste appunto nel disseminare la prole in tanti nidi, accrescendo così la probabilità che almeno una parte della progenie sopravviva.

Il sistema poligamico a territori adiacenti fin qui descritto è, come s'è detto, una forma, quanto a socialità, primitiva. Un livello superiore è rappresentato dal vero **territorio di gruppo**, che può essere poligamo o promiscuo, e che comunque implica sempre il formarsi di una **gerarchia**. Classico caso di territorio di gruppo con poliginia lo troviamo nei polli. In questo caso nel sesso maschile i combattimenti terminano con la fuga dello sconfitto e dunque con la sua estromissione del territorio, nel sesso femminile con la sottomissione. Attraverso la completa ritualizzazione dell'aggressività si stabilisce dunque un ordine gerarchico, che viene memorizzato, ed è poi difficilissimo che si manifestino, nel gruppo, episodi aggressivi. Per poter riconoscere, in un gruppo di polli, lo stato sociale dei singoli, è sufficiente offrire del cibo in un contenitore tale per cui solo un animale per volta possa nutrirsi. L'ordine in cui i polli si nutrono rispecchia fedelmente l'ordine gerarchico: in questa specie infatti

— ma non sempre è così — lo stato sociale determina privilegi alimentari. Quando l'aggressività è completamente ritualizzata in ambedue i sessi, ed è dunque possibile il formarsi di gerarchie di maschi e di femmine, ha origine il territorio di gruppo promiscuo. Ciò non vuole sempre significare che tutti gli individui di ambedue i sessi abbiano uguali probabilità di riprodursi, perché spesso queste variano col variare dello stato sociale. Nella società promiscua dei topi (*Mus musculus*), ad esempio, l'apporto riproduttivo del maschio predominante è assai superiore a quello dei sottomessi. Non sembra invece che nei gorilla (*Gorilla gorilla*) esista una relazione tra stato sociale dei maschi e accesso alle femmine. In certe complesse società di predatori, ad esempio nei licaoni (*Lycan pictus*), di norma soltanto la femmina di più alto stato sociale si riproduce.

S'è fin qui affermato che i diversi tipi di sistemi riproduttivi sono in un certo senso controllati dal livello di ritualizzazione dell'aggressività. Ciò non vuol certo significare che essi dipendano, in senso evolutivo, da quel livello di ritualizzazione. Il fatto che una specie sia monogama o poligama o promiscua dipende da un insieme di fattori ambientali che rendono l'uno o l'altro dei sistemi riproduttivi più o meno adatto.

S'è visto che, a seconda del sistema riproduttivo, l'impegno in cure parentali dei due sessi è differente. Ciò ha portato a sviluppare il concetto di investimento parentale. S'intende con ciò ogni atto compiuto dall'adulto nei confronti della prole allo scopo di aumentarne le probabilità di sopravvivenza, limitando, nello stesso tempo, la capacità del genitore stesso di investire in un'altra prole. A causa del maggior costo energetico dell'uovo in rapporto allo spermatozoo, risulta evidente come la femmina investa di più del maschio. Ciò fa sì che, in origine, le femmine siano caratterizzate da grande selettività nella scelta del partner sessuale, mentre i maschi, che investono poco, tendano piuttosto a moltiplicare i tentativi riproduttivi. L'investimento parentale, però, è un fenomeno dinamico, cosicché nel corso del periodo riproduttivo (corteggiamento, inseminazione, cure parentali) varia a seconda dell'adattamento a differenti situazioni ambientali. È appunto in relazione a queste differenti situazioni che può essere più vantaggioso un sistema riproduttivo invece di un altro. Vi sono casi, ad esempio, in cui è indispensabile che il maschio partecipi alle cure parentali, affinché la prole possa mantenersi in vita. Ciò ovviamente fisserà la monogamia (col conseguente livello di ritualizzazione dell'aggressività).

In relazione alla reperibilità delle risorse alimentari le strategie riproduttive si adattano seguendo due diversi tipi di selezione: r e k . Il modello r si applica quando le risorse sono rare e/o di difficile reperibilità, sia nello spazio che nel tempo, ed è caratteristico di habitat instabili e aspri. Quello k , al contrario, è caratteristico di un ambiente stabile e con facile reperibilità di cibo o, almeno, con fluttuazioni prevedibili. Le specie

sottoposte alla selezione r tendono a produrre prole molto numerosa, con scarso investimento parentale e ritmi generazionali ristretti che danno la possibilità di fluttuazioni della popolazione in relazione al mutare delle condizioni ambientali. La selezione k si applica invece a specie con lunga vita, che producono pochi figli con grande investimento parentale, competizione intraspecifica per l'utilizzo delle risorse, alta efficienza e mortalità selettiva, dipendente dalla densità.

È interessante notare come alcune specie non rimangano legate a una selezione, ma le possano alternare, come alcuni copepodi che producono molte uova con poco tuorlo durante l'estate e poche, ma con molto tuorlo — e quindi con maggiore investimento — in autunno.

Complessità sociale e polimorfismi comportamentali

Il sistema poligamico, contrariamente a quello monogamico e promiscuo, determina una fortissima competizione sessuale. Ciò appare ovvio se si considera che, essendo anche nelle specie poligame di solito il rapporto sessi di 1:1, il sistema della formazione degli harem praticamente esclude una grossa fetta di un sesso della riproduzione. Nelle specie monogame — e lo stesso vale per le promiscue — tale problema invece non sussiste, o è assai limitato, come nel caso delle specie promiscue in cui lo stato sociale calibra la partecipazione alla riproduzione. La competizione nell'ambito di un sesso (il maschile nel caso della poligamia, il femminile per la poliandria) determina dunque differenti pressioni selettive di tipo sociale, che tendono a spostare il modello del sesso sottoposto a queste pressioni da quello di base, forgiato soprattutto a seguito di altre pressioni selettive, prevalentemente di origine non sociale. Così nelle specie poligame s'origina spesso un cospicuo dimorfismo sessuale, frutto essenzialmente di due espressioni attraverso cui si attua la competizione:

- gli individui competono aggressivamente nell'ambito del proprio sesso per procurarsi l'harem;
- gli individui devono essere scelti dagli individui di sesso opposto, e pertanto devono portare caratteristiche vistose e attraenti.

I fenomeni sopradescritti — soprattutto le preferenze sessuali — sono state studiate nei casi di poligamia, ma situazioni analoghe, seppure inverse, sembrano esistere anche nei casi di poliandria. Nei casi di poligamia, comunque, i maschi sono molto più aggressivi e attraenti delle femmine, perché le forze selettive di origine sociale hanno determinato la comparsa di strutture di tipo terrifico (per i combattimenti ritualizzati) e attraenti (per la scelta sessuale). Naturalmente questo siltamento del

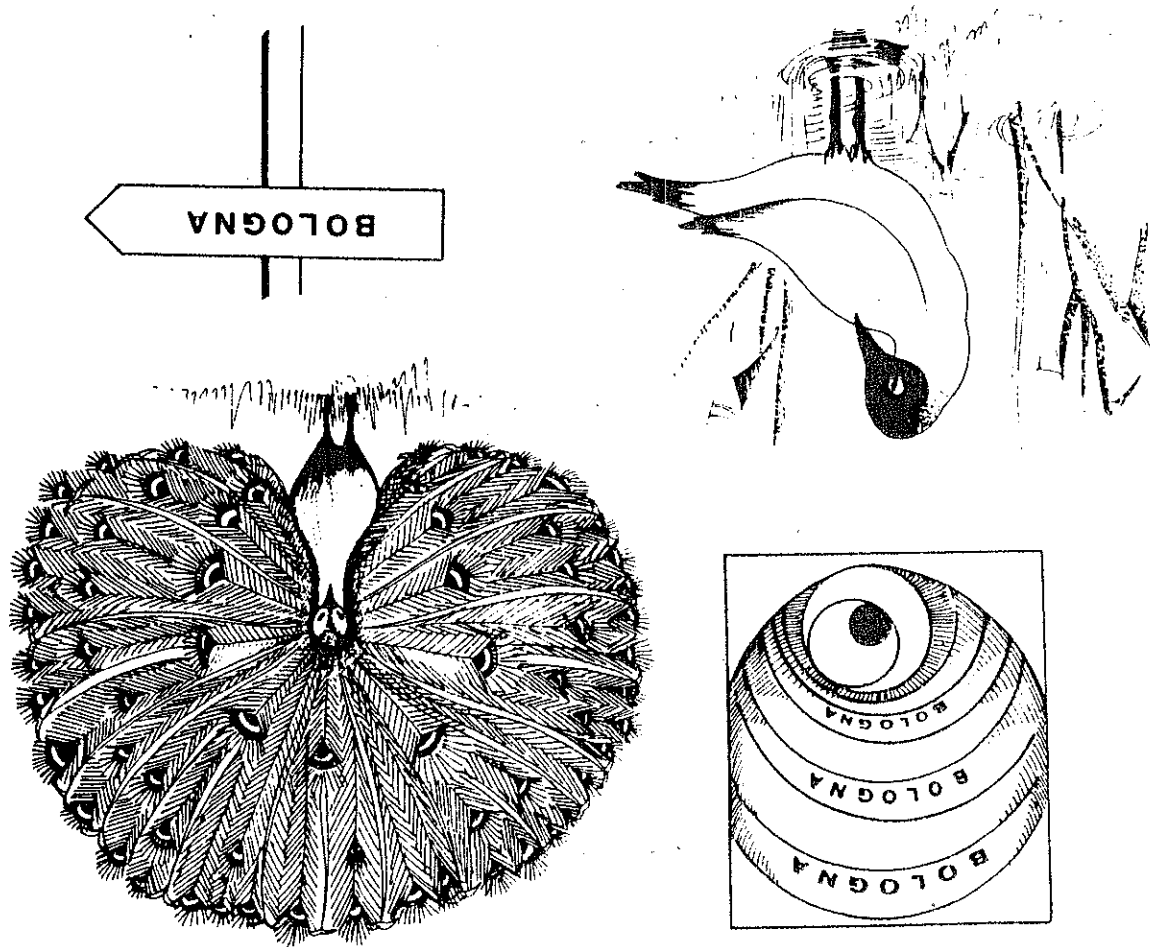


Figura 3.3
Mentre il gabbiano (monogamo) semplicemente segnala il suo sesso con un movimento del capo, il pavone (pollygamo), dovendo vincere la concorrenza di altri maschi per indurre la scelta sessuale delle femmine, è dotato di attributi attraenti. In un certo senso si fa propaganda. Perciò è possibile stabilire un'analogia tra il comportamento del gabbiano e una semplice segnalazione stradale e tra quello del pavone e un manifesto pubblicitario.

modello maschile dal modello di base, che è poi quello ottimale per la sopravvivenza, ha un suo costo, consistente soprattutto in una diminuita probabilità di sopravvivenza dei maschi. John Maynard Smith ha espresso un paragone molto utile per comprendere le differenti situazioni di monogami e poligami: nei monogami, ove scarsa è la competizione sessuale, il modello maschile si sposta il meno possibile dal modello di base, e il corteggiamento è semplicemente una segnalazione dell'appartenza ad un determinato sesso; nei poligami, dove invece v'è grande competizione, il corteggiamento ha una precisa funzione di propaganda (fig. 3.3).

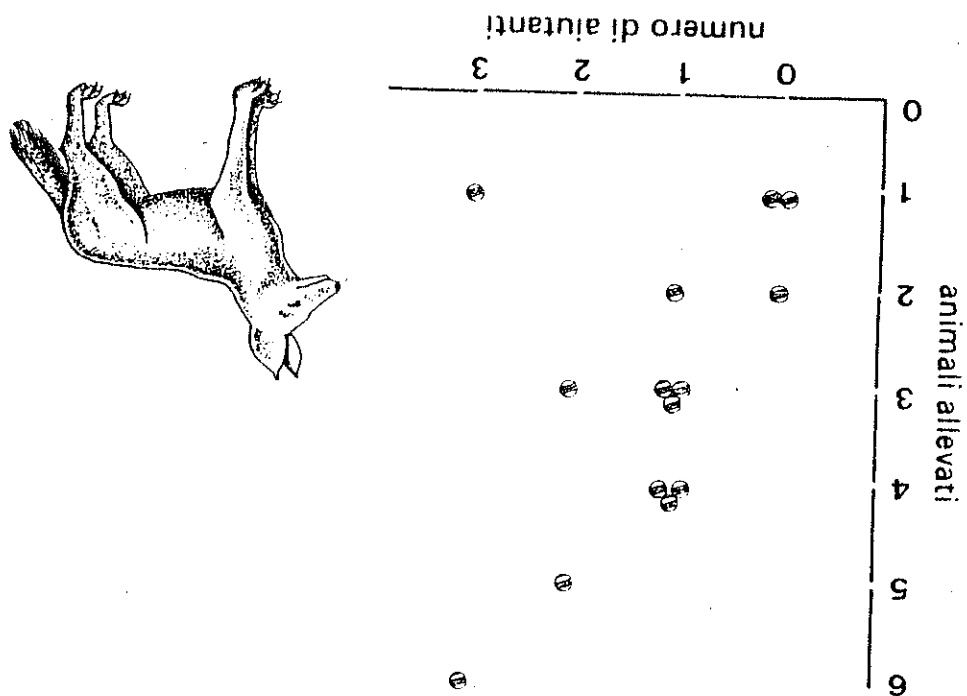


Figura 3.4 Il successo riproduttivo dello sciacallo è correlato positivamente col numero di aiutanti (*helper*) che affiancano la coppia.

Naturalmente la minore efficienza generale dei maschi poligami, dovuta all'aumentata efficienza riproduttiva, ha determinato modificazioni importanti anche a livello comportamentale. Già abbiamo visto come tutto l'aspetto legato in senso lato al corteggiamento risulta amplificato; un altro aspetto assai modificato riguarda le **cure parentali**. Di norma nelle specie monogame il maschio partecipa grandemente alle cure della prole, nei poligami — pur con le dovute eccezioni — il maschio è escluso dalle cure parentali. Ciò discende dal fatto che la diminuita probabilità di sopravvivenza dei maschi poligami coinvolgerebbe nel rischio la prole, se questi fossero indispensabili per la sua crescita. Di norma invece l'apporto riproduttivo dei poligami termina con l'inseminazione della femmina.

Come abbiamo visto, gli studiosi d'evoluzione si sono chiesti cosa fa sì che certe specie si specializzino per un sistema riproduttivo piuttosto che per un altro. Indubbiamente le pressioni selettive possono essere di vario tipo, ma certamente la possibilità che un solo sesso sia in grado di allevare la prole può essere determinante per lo sviluppo della poligamia. In specie dove l'apporto del maschio è essenziale per la crescita della prole, la monogamia, oppure la promiscuità, può essere obbligatoria. A proposito della promiscuità — cioè un gruppo sociale più o meno rigidamente

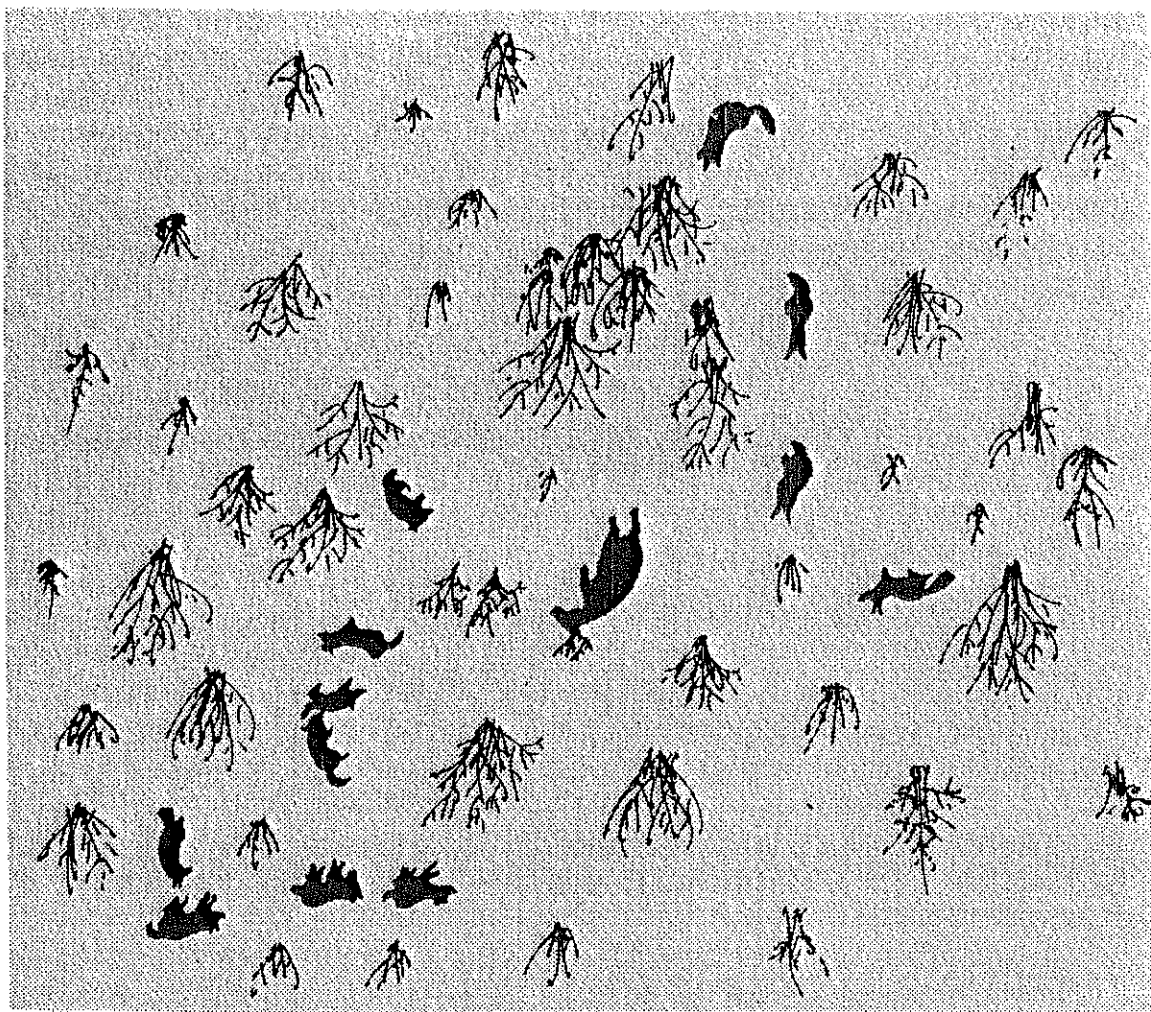


Figura 3.5 Un'alce circondata da una muta di lupi. I singoli individui svolgono ruoli diversi nella caccia.

gerarchizzato in cui non si formano di norma stabili legami sessuali — spesso vengono a svilupparsi vari ruoli, sia in rapporto alla riproduzione che non. Un ruolo riproduttivo accessorio, ma in molti casi essenziale, è quello dell'*aiutante (helper)*. In non poche specie di uccelli e mammiferi le cure parentali vengono in gran parte compiute da individui diversi dai genitori, e ciò influenza grandemente l'efficienza riproduttiva del gruppo (fig. 3.4). Il polimorfismo comportamentale talora tocca anche altre funzioni, oltre le riproduttive: ad esempio in molte specie di grandi predatori in cui si sviluppa la caccia di gruppo (il lupo, il licaone, la iena macchiata, l'orca sono specie al proposito ben studiate) i singoli individui si specializzano per particolari ruoli. Così tra i lupi vi sono individui che scovano la preda, individui che le aggrediscono, individui che l'enucleano dal branco, individui che facendo percorsi diversi, tagliano la strada al branco (fig. 3.5).

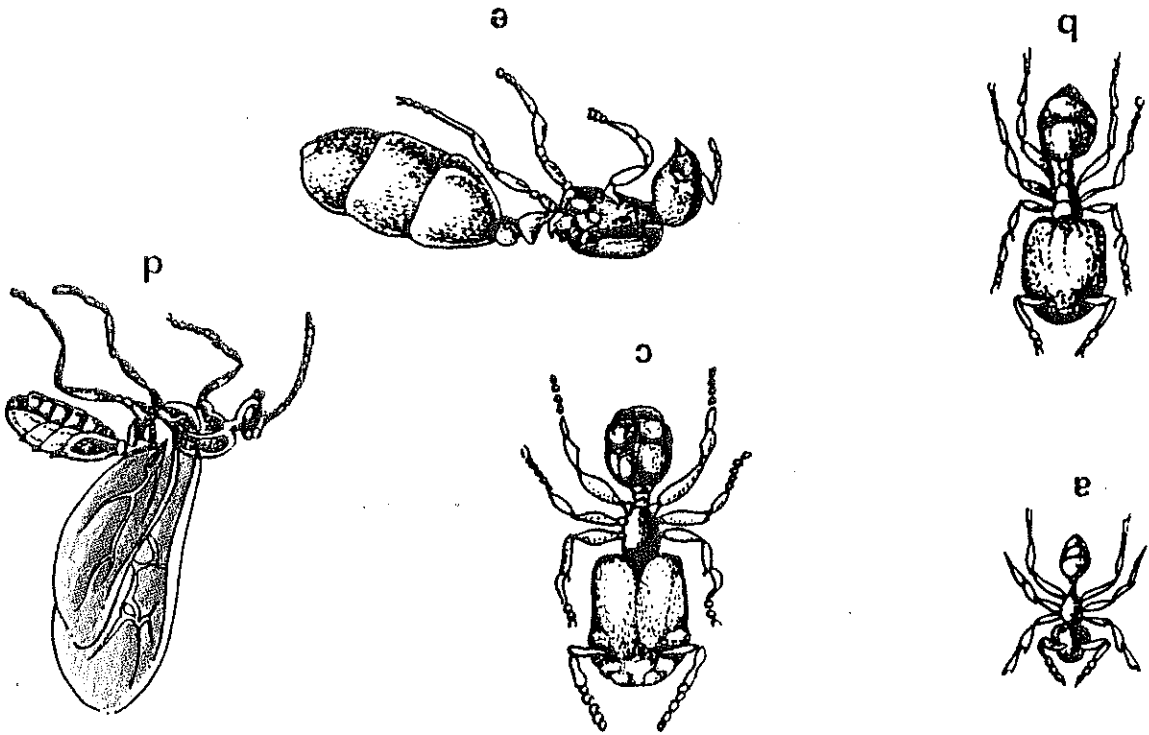


Figura 3.6 Il differenziamento in caste nella formica *Pheidole kingi*. **a.**, **b.**, **c.**, tre categorie d'operale; **d.** maschio, **e.** regina.

Nell'ambito dei vertebrati, pur concorrendo talora in modo determinante precisi fattori genetici alla definizione dei ruoli entro il polimorfismo comportamentale (si pensi al caso dei pesci allarmisti), tali ruoli sono sempre un po' sfumati, e sempre possibile è il passaggio da un ruolo all'altro. Ben più rigida è la situazione negli insetti sociali, ove si formano caste anche morfologicamente distinte (fig. 3.6). Sull'origine delle caste sterili degli insetti sociali esiste una spiegazione di ordine sociobiologico, di cui si dirà in seguito.

Il territorio

Territorio è qualsiasi area difesa. Questa definizione, che può sembrare troppo vaga e breve, è l'unica onnicomprensiva. Esistono infatti molti tipi di territorio, ad esempio a funzione trofica, riproduttiva, di raduno premigratorio. Esistono inoltre, pur essendo il territorialismo un fenomeno prevalentemente sociale, anche territori che sono difesi dall'ingresso di individui di specie diversa, soprattutto quando hanno funzione trofica e

Così lo spinarello attacca decisamente un intruso nelle vicinanze del nido (centro del territorio); man mano che se ne allontana gli attacchi divengono meno decisi, finché finirà per mostrare un comportamento di conflitto, con attacchi alternati e ripiegamenti, in vicinanza di quello che è evidentemente il confine estremo dell'area difesa.

Ben raramente tutta l'area occupata da un animale è difesa, e pertanto può essere definita territorio (ciò può avvenire in certe specie sedentarie in cui il territorio ha insieme funzione trofica e riproduttiva); il più delle volte esistono anche aree non difese, in cui possono avvenire incontri, e talora scambi genetici, tra individui appartenenti a territori diversi. L'area non difesa suole essere suddivisa in **area familiare** (*home range*), ossia l'area nota che viene percorsa abitualmente, e **area di esplorazione**, che può comunque essere percorsa sotto la spinta di differenti potenziali specifici di azione. Le probabilità che un animale esprima un comportamento aggressivo vanno diminuendo col passare dal territorio, all'area familiare, all'area di esplorazione.

V'è competizione alimentare. Un fenomeno comportamentale connesso col territorialismo è la **marcatuta del territorio**, una serie di tracce o comunque di messaggi che hanno la funzione di tenere lontani gli estranei. Possono essere tracce chimiche, e in certi casi solo individui di elevato stato sociale sono in grado di emetterle. Così, ad esempio, nel coniglio (*Oryctolagus cuniculus*) esistono specifiche ghiandole sottomandibolari che secernono la sostanza della marcatuta, e tali ghiandole si sviluppano solo nel maschio predominante (fig. 3.7). Oppure la marcatuta può aver luogo con l'emissione di suoni (molti uccelli emettono canti territoriali) o con l'espressione di specifiche parate o pattugliamenti dei confini, come capita per esempio per certi pesci della barriera corallina, oppure ancora lasciando tracce colle unghie sulla corteccia degli alberi, come fanno certi felini.

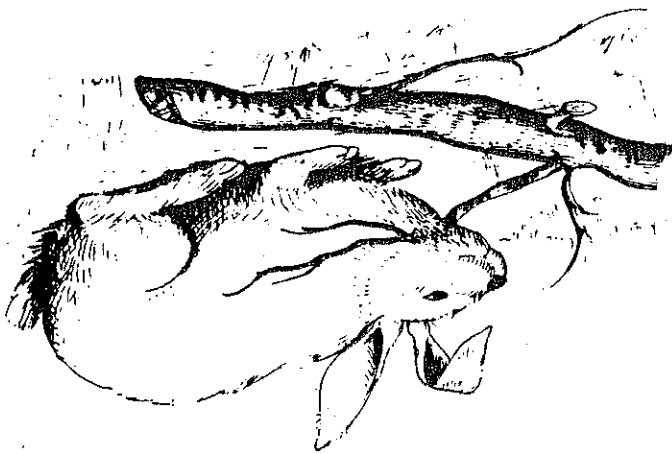


Figura 3.7
 Marcatura del territorio
 nel coniglio.

Territorialismo e controllo numerico delle popolazioni

Molti animali mantengono a livello pressoché costante la dimensione delle loro popolazioni. Ad esempio, vi sono specie che non subiscono l'azione dei predatori (il leone, l'aquila, il lupo), che ben raramente vanno soggetti a epidemie, e che pure si mantengono in un numero ben delimitato. Anche la morte per fame è un fenomeno estremamente raro, e quando ciò avviene di solito non è in diretta relazione con l'aumento della popolazione, ma piuttosto con fatti (climatici o altri) solitamente indipendenti. Ciò nonostante s'è notato che la densità di popolazione nella maggioranza degli habitat è direttamente correlata alle quantità di risorse alimentari. È stato soprattutto Wynne-Edwards a raccogliere dati che hanno dimostrato come spessissimo forme convenzionali di comportamento, e soprattutto il territorialismo, possano essere mezzi *a priori* di controllo numerico delle popolazioni. In natura la sopravvivenza dipende tra le altre cose dal continuo gettito annuale delle risorse alimentari. Un'eccessiva pressione nel consumo di queste porta piuttosto rapidamente a intaccare e ridurre la stessa produttività (è ciò che accade per l'eccesso della pesca da parte degli uomini). L'effetto generale del **sovraffollamento** è cioè di diminuire le capacità di produttività dell'habitat. In condizioni naturali però questa degradazione è rara: la normale tendenza è proprio verso la costruzione di sistemi che mantengono al più alto grado la produttività. Per far ciò, in assenza di agenti distruttivi esterni, gli animali utilizzano vari meccanismi di regolazione del loro numero. Generalmente questi includono sia il controllo a livello della definizione di quali e quanti animali si riproducono sia, quando necessario, l'espulsione degli indesiderabili in sovrannumero. In definitiva, cioè, in condizioni normali solo parte della fecondità potenziale del gruppo viene espressa, e ciò in funzione del mantenimento della popolazione proporzionata alle risorse alimentari.

Il territorialismo, come s'è detto, è il sistema fondamentale perché possa essere, *a priori*, programmato il numero giusto di individui. Soltanto gli individui possessori di un territorio, infatti, possono riprodursi, e in molti casi i territori (quelli cosiddetti trofici) hanno dimensioni adatte per il sostentamento degli individui che li occupano e della loro prole. Anche nei territori che non hanno direttamente finalità trofiche, ad esempio nei ristrettissimi territori a finalità esclusivamente riproduttive di molte specie di uccelli coloniali marini, le rispettive dimensioni — e di conseguenza la quantità di coppie che possono riprodursi — sono proporzionali alla produttività del mare prospiciente.

Quando un animale è affamato, stimoli endogeni lo spingono alla ricerca dell'alimento. Per dare inizio al comportamento alimentare non è cioè indispensabile che si presenti uno stimolo esterno, ma si può assistere a una fase appetitiva, o esploratoria, del comportamento. Una fase analoga la si può evidenziare per il comportamento sessuale. Un punto controverso è se esista o meno un'appetenza anche relativamente al comportamento aggressivo intraspecifico. Al proposito Konrad Lorenz ha costruito un modello semplice, detto psicoidraulico (fig. 3.8), che dovrebbe esemplificare l'insorgenza endogena e il meccanismo di sfogo del comportamento aggressivo, così come di altri comportamenti caratterizzati da una fase appetitiva (per es.: comportamento predatorio, sessuale). Supporti sperimentali alla controversa ipotesi dell'esistenza di un'appetenza per quanto concerne il comportamento aggressivo discendono dall'osservazione del comportamento di animali sociali mantenuti in isolamento. L'esperimento classico consiste nel creare, estraendo a caso topi (ma esperimenti analoghi sono stati fatti con animali diversi, dai primati ai crostacei) da un gruppo omogeneo di maschi, due categorie: gli isolati e gli individui mantenuti in piccoli gruppi. Dopo un congruo periodo in cui questi animali vengono allevati nelle rispettive condizioni sperimentali, gli isolati vengono confrontati, entro speciali cassette da combattimento, con individui estratti a caso dai gruppi. Vengono misurati vari aspetti delle interazioni aggressive, soprattutto le latenze degli attacchi e gli esiti dei combattimenti, e di solito gli individui più dotati d'aggressività appartengono alla categoria degli isolati. Ciò potrebbe far presupporre che questi individui, che per un certo periodo non hanno potuto sfogare la loro aggressività, siano in effetti divenuti più aggressivi. S'è infatti parlato d'una *iperaggressività da isolamento sociale*. Esiste però una seria obiezione a questo modo di procedere: nello schema sperimentale testé descritto non si tiene conto dello stato sociale dei topi messi a confronto. Gli individui mantenuti in gruppo sono organizzati in una serie gerarchica: se, ad esempio, il gruppo è composto di dieci individui, vi sarà un individuo predominante e nove invece saranno, seppure in misura diversa, dei sottomessi. Gli individui mantenuti in isolamento, invece, non hanno sperimentato situazioni di sottomissione. E quindi possibile ipotizzare che questi isolati siano, in qualche modo, dei predominanti. S'è dunque proceduto a una serie di test più complessi dei precedenti, in cui individui isolati venivano confrontati da un lato con sottomessi, dall'altra con predominanti, dimostrando che gli isolati sono più aggressivi dei sottomessi ma un po' meno dei predominanti. In realtà, attraverso anche altri tipi di confronto (ad

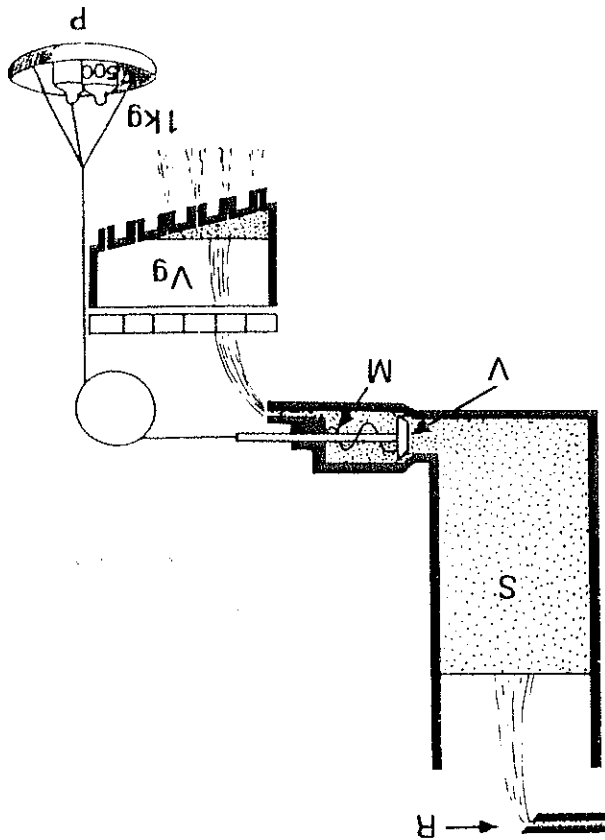


Figura 3.8

Il modello psicoidraulico di Lorenz, Lorenz ipotizza che un aumento dell'intensità della motivazione (*sensu lato*) induce un incremento del «*potenziale specifico d'azione*», cioè di quella energia destinata in modo specifico ad attivare il comportamento in questione, e che non esercita alcun influsso su altri tipi di comportamento. Nel modello questo processo è illustrato dal graduale accumularsi dell'acqua nel serbatoio (S) alimentato da un rubinetto (R). L'acqua in uscita dal serbatoio rappresenta l'attività motoria del comportamento, ma il suo deflusso è normalmente controllato da una valvola (V) che viene tenuta chiusa da una molla (M). La valvola può essere aperta in due modi: essa può aprirsi per il collocamento di pesi sulla bilancia (P), pesi che rappresentano le diverse intensità degli stimoli. L'aumento graduale della pressione dell'acqua nel serbatoio e i pesi sul piatto della bilancia agiscono nella stessa direzione, determinando l'apertura della valvola: quanto maggiore è il livello dell'acqua tanto minore è il peso richiesto, sino al punto in cui la sola pressione può aprire la valvola, dando così luogo a un'attività a vuoto. Lorenz indica i diversi tipi di comportamento utilizzando una piccola vasca graduata (Vg): se la valvola viene aperta in misura limitata, nella vasca entra un piccolo quantitativo di acqua che riesce a raggiungere solo il primo buco d'uscita, quello che si trova più in basso. Questo corrisponde all'attività motoria avente la soglia minore, spesso a forme di comportamento appetitivo. Aprendo maggiormente la valvola l'acqua raggiunge altri buchi, che corrispondono a attività con soglia più elevata. Quando il serbatoio si è vuotato nessuno stimolo, quale che sia la sua intensità, può evocare la manifestazione comportamentale. E ciò che Lorenz chiama «*esaurimento*» di uno schema di comporta-

esempio il livello ormonale), s'è potuto stabilire che l'isolamento produce uno stato omologo alla predominanza. Ovviamente però i predominanti veri discendono da una concreta selezione, e dunque è spiegabile che siano un po' più aggressivi degli isolati, che sono dei «predominanti per caso». Un'altra prova importante che gli isolati sono dei predominanti è che questi sviluppano una sostanza chimica (un feromone) che è esclusiva dei predominanti. Allo stato attuale delle conoscenze sembra dunque piuttosto improbabile l'esistenza di un'appetenza per il comportamento aggressivo, almeno per le classi degli uccelli e dei mammiferi. Più incerti sono invece i dati relativi agli invertebrati e ai pesci, ove sembra che l'aggressività sociale non si sia ancora completamente resa indipendente, da un punto di vista evolutivo, da quella predatoria, che è caratterizzata, come ogni comportamento a funzione alimentare, da una fase appetitiva.

Interazioni sociali ed evoluzione del comportamento

4

La comunicazione

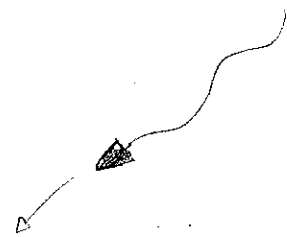
In ogni interazione sociale, quando cioè il comportamento di un individuo modifica specificamente quello di un altro, è presente un fenomeno di comunicazione.

La comunicazione è dunque la trama attraverso cui si svolge, s'organizza, si coordina la vita sociale; pertanto già abbiamo incontrato fenomeni comunicativi occupandoci dei vari aspetti della socialità. Va comunque ricordato che ogni atto comunicativo necessita della presenza di un organismo emittente, di un segnale, di un mezzo fisico che lo trasporta, e infine di un organismo ricevente. I segnali possono essere tattili, chimici, ottici, acustici ed anche elettrici, limitati questi ultimi ad alcune specie di pesci.

Di norma un animale, a seconda della qualità dell'informazione che deve trasmettere, e del contesto ambientale, utilizza dei segnali che colpiscono differenti canali sensoriali. Il canale tattile, per l'indispensabilità della stretta vicinanza tra emittente e ricevente, è limitato soprattutto ai rapporti sessuali e affettivi. Attraverso il canale chimico viene convogliato un segnale, detto feromone, che è costituito da una sostanza secreta dell'organismo emittente e che, tramite l'aria o l'acqua, raggiunge l'organismo ricevente. La reazione che i feromoni evocano nel ricevente può essere di due tipi, o di natura direttamente comportamentale, o implicante una modificazione a livello fisiologico e solo a lungo termine comportamentale. Quando l'azione è del primo tipo si parla di feromoni scatenanti (releaser pheromones), se è del secondo di feromoni innescanti (primer pheromones). I primi, agendo direttamente sul sistema nervoso, evocano un'immediata reazione comportamentale. Ad esempio il contatto con il

organismo emittente
che invia un segnale, come
fisico da trasportare
segnale (aria, acqua, contatto,
org. ricevente)

attivazione da parte di
organismi altri social



Affreddo Carle di = si convengono.

FEROMONI che danno il 1° e 2° reazioni?

1 FEROMONI SCATENANTI = evocano risposta comportamentale direttamente sul sistema nervoso vs FEROMONE CC allarme

2 FEROMONE INIBISCIANTI = modulano la fisiologia non evocano risposta immediata

lungo le corni &

gruppo di FEROMONE NEL

MASTO DI TORO INDIARE

ovulazione nella femina

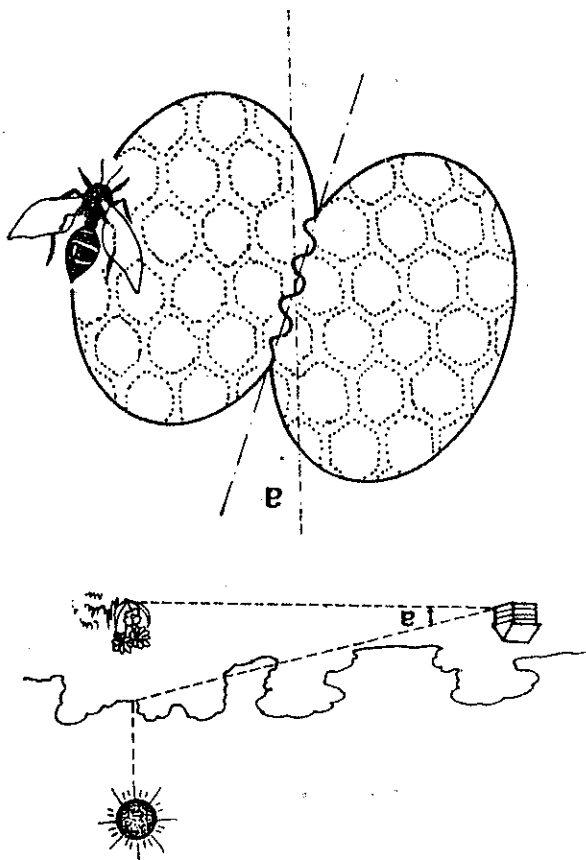
feromone d'allarme evoca un'immediata fuga da parte di un pesce. I secondi invece non evocano immediate risposte comportamentali ma, passando da un individuo all'altro, e cioè agendo come ormoni di gruppo, provocano cambiamenti di natura fisiologica. Ad esempio una sostanza chimica emessa dal topo maschio determina la sincronizzazione degli estri nelle femmine. Anche la determinazione delle caste negli insetti sociali passa attraverso feromoni di tipo innescante.

• I segnali ottici rappresentano un'altra grande categoria di segnali; ovviamente utilizzabile quando non siano trapposti ostacoli tra il ricevente e l'emittente. In questo caso, invece, ben si confa il canale acustico che tra l'altro, forse meglio d'ogni altro, si presta alla creazione d'un linguaggio articolato. E infatti su basi acustiche che si è evoluta la più complessa forma di biocomunicazione che si conosca, quella della nostra specie.

Gli etologi hanno fatto un grande sforzo per comprendere i significati e il determinismo della comunicazione animale. Trattando della trasmissione culturale occorrerà anche citare casi di trasmissione non genetica (o meglio non a stretto controllo genetico) di forme di comunicazione. Uno dei primi linguaggi scoperti, in cui è possibile evidenziare un preciso simbolismo, è quello delle api. Karl von Frisch, che insieme con Konrad Lorenz e Niko Tinbergen è considerato uno dei maggiori studiosi del comportamento animale, ha portato sostanziali contributi alla comprensione del linguaggio delle api. L'ape esploratrice, ritornata all'alveare, è in grado di comunicare alle bottinatrici informazioni relative alla qualità, quantità e localizzazione del bottino da lei scoperto. Dopo avere presentato una teoria olfattiva, poi scartata, von Frisch negli anni Quaranta fece esperimenti originalissimi che gli consentirono l'effettiva comprensione del meccanismo. Innanzitutto poté stabilire che le api bottinatrici vanno direttamente al bottino. Devono, di conseguenza, conoscerne l'esatta localizzazione. Egli infatti aveva allenato alcune esploratrici ad andare in un determinato posto, dove trovavano il cibo. Quando le bottinatrici reclutate da queste api si mettevano in volo, von Frisch metteva sulla loro strada, solo leggermente spostate, altre sorgenti alimentari: ebbene, queste venivano regolarmente ignorate. Le bottinatrici, senza alcuna esplorazione, andavano direttamente alla fonte scoperta dall'esploratrice. Con un'attenta osservazione von Frisch si avvide che le esploratrici, rientrando all'alveare, facevano sulla superficie dei favi una specie di danza. Marcò allora alcune api con un puntino blu e le allenò ad andare a trovare il cibo in un determinato punto vicino all'alveare, mentre ne allenò altre, marcate di rosso, ad andare in un altro posto, assai più lontano. Osservando le danze che esse facevano al ritorno, notò che le blu ne facevano un tipo (detto circolare) e le rosse un'altro (detto scandinavo-lante). Entro queste danze l'etologo seppe leggere il meccanismo con cui le api segnalano la distanza e la direzione della sorgente alimentare. La

danza circolare è per le sorgenti vicine, quanto a quella cosiddetta scodinziante, essa può variare per la velocità di esecuzione: tanto più il cibo è distante, tanto minore è la velocità. Inoltre, l'angolo con cui la danza viene fatta rispetto alla verticale è uguale all'angolo della sorgente alimentare rispetto al sole (fig. 4.1). Quanto alla qualità e quantità del cibo, esse vengono trasmesse da informazioni accessorie (la prima di ordine chimico: l'esploratrice porta un piccolo campione con sé; la seconda col perdurare più o meno a lungo della danza, col risultato di reclutare un numero di bottinatrici proporzionale alla quantità di cibo). Von Frisch poté inoltre dimostrare che le api sanno orientarsi anche se non vedono direttamente il sole. I parametri della luce polarizzata di una piccola porzione di cielo azzurro sono sufficienti alle api per stabilire direzioni spaziali.

Figura 4.1 Danza «scodinziante» dell'ape. L'angolo α tra l'asse della danza e la verticale corrisponde all'angolo tra il sole e la sorgente alimentare.



L'apprendimento sociale

L'apprendimento sociale si attua con la partecipazione di almeno due individui: l'uno che trasmette l'informazione, l'altro che la riceve.

In realtà è possibile distinguere varie forme di **apprendimento sociale**, presenti in specie, di vertebrati e non, comunque caratterizzate da un alto livello di socialità. La trasmissione sociale di abitudini o informazioni acquisite tramite apprendimento dà luogo ad un fenomeno che è stato spesso descritto come **eredità non genetica**. Sarebbe però certamente più appropriato parlare di **eredità a controllo genetico indiretto**, in quanto se non v'è controllo genetico sui comportamenti, il controllo genetico v'è senz'altro sulle capacità di apprendimento sociale. Come sempre quando ci si trova di fronte a fenomeni ereditari, possono manifestarsi fenomeni di evoluzione. Nei casi di **eredità a controllo genetico indiretto** si parla di **trasmissione culturale**, che può produrre fenomeni di **evoluzione culturale**.

Pur proponendoci di fare in seguito una breve analisi delle varie forme di apprendimento sociale, ci pare opportuno segnalare in via generale come la comparsa, nelle specie più sociali, di forme di trasmissione di informazioni non strettamente legate al fenomeno riproduttivo sia una reale novità evolutiva e un formidabile meccanismo di rapido adattamento, se raffrontato con quello basato sul sistema mutazione genetica-selezione naturale. E anche opportuno un raffronto tra apprendimento individuale e apprendimento sociale. Tramite le varie forme di apprendimento individuale un animale può infatti calibrare, con l'esperienza, il proprio comportamento al variare delle situazioni ambientali, perfezionando così il proprio sistema d'adattamento con una sorta di sapienza individuale. Ogni innovazione, però, ogni nuova soluzione di problema, sono destinate a morire con l'individuo. Attraverso l'apprendimento sociale, invece, l'innovazione può trasmettersi nello spazio e nel tempo, entro e tra le generazioni. Può, di conseguenza, divenire la sapienza di un gruppo.

Quanto fin qui detto è un discorso alquanto generale, che ben s'adatta a certe forme di apprendimento sociale, meno ad altre. Vi sono infatti forme di apprendimento sociale estremamente conservative, che consentono un tipo d'eredità assai simile a quella genetica, e forme molto aperte, che producono in taluni casi un'evoluzione rapidissima. Ovviamente è vantaggioso, per la specie, poter utilizzare delle une e delle altre, e ciò grandemente dipende dalla qualità dell'informazione che deve essere trasmessa.

Consideriamo ora analiticamente le varie forme di apprendimento sociale, cominciando da quelle più conservative.

Di grande rilievo, tra le forme di apprendimento sociale, è **l'imprinting** o **apprendimento precoce in fase sensibile**. Si tratta di una forma di

IMPRINTING = prima forma di apprendimento sociale, durante la fase sensibile.

Così da avere appreso e irreversibile
 l'azione da trasmissione
 futuro alle prole.

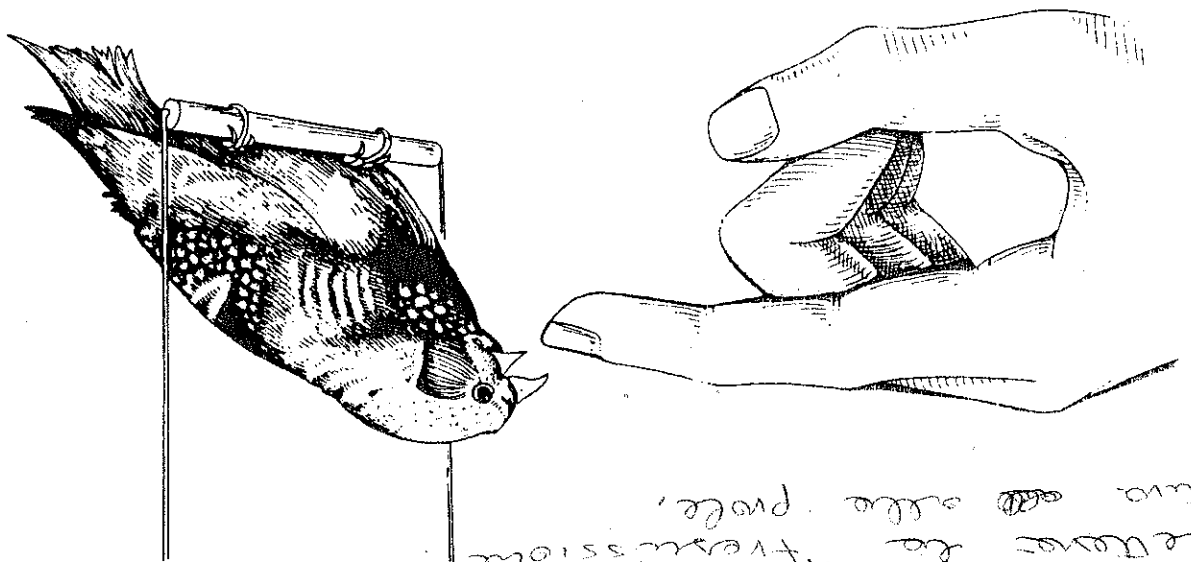


Figura 4.2

Un diamante mandarino allevato dall'uomo corteggia, quando adulto, la mano dell'uomo.

apprendimento caratterizzata dal suo attuarsi soltanto durante un periodo sensibile, ben delimitato e solitamente precoce. Altre caratteristiche sono l'irreversibilità di ciò che viene appreso, la non necessità di un premio (NORMAN, 1972) perché avvenga l'apprendimento e, nell'ambito del periodo sensibile, l'importanza che assume la priorità temporale nel determinare su quale oggetto (di norma animato) verrà rivolta l'attenzione di colui che apprende. Attraverso l'imprinting si forma il legame affettivo tra prole e genitori e si determina il riconoscimento specifico. Fenomeni a lungo termine legati alla socialità, e alla sessualità in particolare, sono incanalati attraverso l'imprinting. L'imprinting può inoltre definire le preferenze alimentari o dell'habitat. Il fenomeno classico è stato descritto negli uccelli e in certi mammiferi, ma fenomeni analoghi, probabilmente frutto di convergenza evolutiva, sono stati descritti negli altri vertebrati ed in invertebrati. Nell'imprinting classico, studiato ad esempio da Lorenz in specie di Anaidi, l'animale oggetto dell'imprinting semplicemente apprende, durante il periodo sensibile, a riconoscere determinati segnali portati dagli individui che gli stanno attorno. Le sue reazioni comportamentali sono invece rappresentate da moduli a stretto controllo genetico. Così, ad esempio, un uccello allevato a mano corteggerà, quando adulto, la mano come se si trattasse di un conspecifico, ma i moduli che esprimerà durante questo corteggiamento mal indirizzato saranno i normali moduli del corteggiamento (fig. 4.2). Il periodo sensibile dell'imprinting è estremamente ben definito, delimitato e breve per gli individui a prole precoce, e invece più prolungato e variabile per quelli a prole inetta (fig. 4.3).

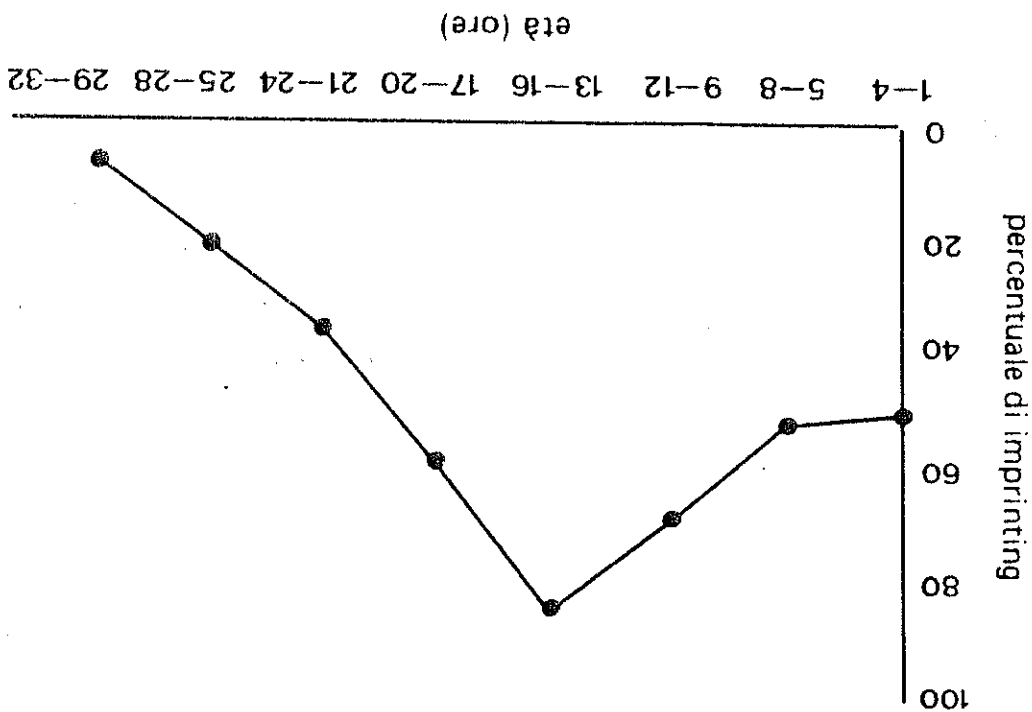


Figura 4.3

La comparsa della reazione di inseguimento nel pulcino di anatra domestica. Tale reazione è una palese indicazione del formarsi di un legame affettivo con l'oggetto dell'imprinting.

Contrariamente a quanto avviene per l'imprinting classico, per gli uccelli canori l'imprinting, detto *imprinting vocale*, è legato a capacità di imitazione vocale e non s'esprime soltanto con l'apprendimento di segnali, ma con l'imitazione di moduli (fenomeni analoghi sono presenti nei primati, ove accanto all'imitazione vocale — di norma poco sviluppata — ha grande peso l'imitazione gestuale). Come è stato detto, è stata fatta una lunga serie di ricerche sugli uccelli canori e sui determinanti del canto. Sono state evidenziate tre componenti perché il canto si sviluppi: una genetica, una culturale (i figli ascoltano e apprendono il canto paterno), una frutto di esercizio e messa a punto che, in molte specie, l'uccello fa ascoltando se stesso (fig. 4.4). Il canto territoriale, appreso durante l'imprinting vocale, permane relativamente costante durante tutto il corso della vita.

L'effetto conservativo dell'eredità culturale basata sull'imprinting deriva essenzialmente da due fattori: il periodo sensibile precoce e l'irreversibilità. In pratica l'informazione passa così da una generazione all'altra, come se si trattasse d'eredità genetica. In realtà l'imprinting è assai meno conservativo dell'eredità genetica, ed è perciò che differenze locali nelle vocalizzazioni (*dialetti*) sono molto più frequenti ove l'eredità del canto è

Un'altra forma assai conservativa d'eredità culturale è quella basata sull'apprendimento sociale legato all'insegnamento (*teaching*). È presente in alcuni uccelli e mammiferi, e ben definiti sono i ruoli di chi trasmette (e dunque pratica l'insegnamento) e di chi riceve l'informazione. Chi pratica l'insegnamento (di solito un genitore) è molto attento al comportamento del discente e su quello calibra il suo comportamento. Due casi ben studiati di insegnamento sono quello relativo alla trasmissione delle preferenze alimentari nei polli e quello relativo alla caccia e alla qualità della preda nei felini. L'organizzazione assai complessa dei moduli fissi d'attività per questa che era considerata una classica attività istintiva esige infatti lo specifico apporto di esperienze provenienti dall'insegnamento. Una forma moderatamente conservativa di apprendimento sociale, che consente l'instaurarsi di tradizioni locali, è l'imitazione, quando essa non avviene a caso entro la popolazione, ma attraverso vie di minor resistenza, di norma passando dagli adulti ai giovani. Un caso molto ben studiato è quello dei macachi giapponesi (*Macaca fuscata*) dell'isola di Koshima che in condizioni seminaturali hanno modificato numerose abitudini di

culturale (passeriformi) che non dove è genetica (galliformi e columbiformi).
 Lo sviluppo del canto di molti passeriformi avviene attraverso diversi tipi di esperienze di un individuo normale, che cioè ha sperimentato, durante il periodo critico dell'imprinting, il canto paterno, e che poi ha modellato il suo canto, ascoltando se stesso.

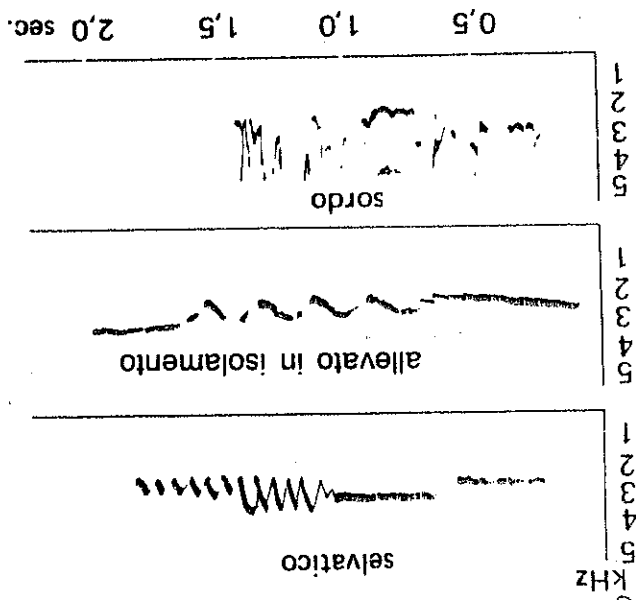


Figura 4.4

④ imprinting
 ② in isolamento
 ③ imitazione

vita. Tra le abitudini nuove, trasmesse culturalmente, ricordiamo quella di lavare le patate dolci prima di mangiarle, oppure il condirle con acqua salata, di separare il frumento dalla sabbia buttando la miscela in acqua e poi raccogliendo la parte galleggiante, l'abitudine al nuoto. La dinamica dell'espandersi d'una novità comportamentale in un gruppo di macachi è la seguente: un giovane compie la scoperta e la inserisce nel suo repertorio comportamentale; in breve tempo anche i compagni di gioco acquisiscono la nuova abitudine, come qualche individuo di età maggiore, attraverso i legami affettivi di parentela. Così le madri, i fratelli, le sorelle maggiori dei giovani che per primi hanno assimilato la nuova abitudine, fanno la stessa cosa. Per una più estesa penetrazione dell'abitudine nella popolazione occorre però lasciar passare del tempo, in modo che siano l'inventore e i suoi coetanei, intanto cresciuti d'età e di stato sociale, a trasmettere ai nuovi giovani, come abitudine normale, la loro scoperta di un tempo. Insomma, seppure in un modo non completamente rigido, i giovani si caratterizzano per attività esploratorie e di gioco (e perciò sono loro che di norma compiono le scoperte) e per il comportamento ancora plastico; gli anziani per il comportamento ormai rigido. Sono però questi ultimi, di elevato stato sociale, che fungono da modelli (dimostratori) e vengono imitati.

Talora, sia nei primati che negli uccelli, si vengono a formare tradizioni locali, caratterizzanti le singole popolazioni, che implicano l'uso di arnesi (fig. 4.5).

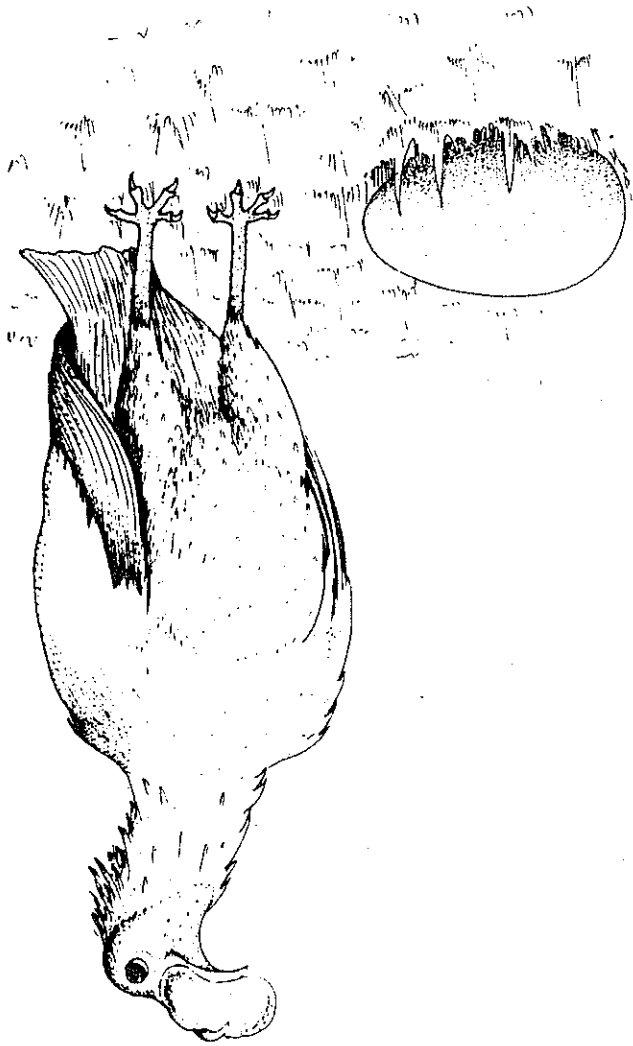
Un'altra forma di apprendimento sociale che determina il formarsi di tradizioni locali è l'incentivazione localizzata dell'attenzione (*local enhanced cement*). È attraverso questo fenomeno che, dal 1921, si sparse in Inghilterra tra le cince (*Parus*) la nuova abitudine di perforare e strappare il tappo di stagnola delle bottiglie del latte per poi rubare la panna galleggiante appena sotto. Non si tratterebbe in questo caso di vera imitazione in quanto non vi sarebbe in realtà l'introduzione di un comportamento nuovo, ma soltanto l'acquisizione sociale di un nuovo stimolo (il tappo della bottiglia) che evocherebbe un comportamento già consueto. Lo strappare la pezza di stagnola infatti ricadrebbe il comportamento dello spellare la corteccia degli alberi per la ricerca di insetti.

Esistono infine casi in cui la trasmissione sociale di informazioni può avvenire liberamente in ogni direzione entro la popolazione. Nel topo, ad esempio, abitudini nuove possono propagarsi per incentivazione localizzata dell'attenzione con estrema rapidità ed indipendentemente dallo stato sociale del dimostratore e dell'osservatore. Si tratta pertanto, in questi casi, di specie che hanno, per certi aspetti del loro comportamento, la massima plasticità. Come s'è già detto, la maggiore o minore conservatività dell'appreso, che dipende dall'esistenza o meno di precise caratteristiche della trasmissione (periodi sensibili, irreversibilità, insegnamento,

passaggio solo attraverso certe vie di minor resistenza) è collegata con le caratteristiche di ciò che viene appreso. Esistono infatti informazioni che hanno un valore per la sopravvivenza duraturo nel tempo, ad esempio le informazioni sulla specie di appartenenza: ebbene queste informazioni sono trasmesse *nel modo più conservativo*, tramite l'*imprinting*. Altre informazioni possono avere un valore molto più limitato nel tempo, e dunque è vantaggioso che non siano implicati fenomeni rigidi come l'irreversibilità. Può essere invece di grande vantaggio che esse vengano trasmesse rapidamente a *tutta* la popolazione, ed allora un'imitazione libera da schemi, com'è quella dei topi, può dimostrarsi la più valida.

I capovaccal (*Neophron percnopterus*) di certe popolazioni africane usano sassi per rompere le uova di struzzo. Tale abitudine è trasmessa culturalmente.

Figura 4.5



Analogie, differenze e interazioni tra evoluzione biologica ed evoluzione culturale

Gli esempi finora descritti di trasmissione ed evoluzione culturale, essendo tutti riferiti ad animali, rappresentano fenomeni limitati, pur se importanti come meccanismi adattativi di gruppo per le specie che li manifestano, e utili per noi, che attraverso lo studio di queste forme semplici di evoluzione non genetica (o per meglio dire a controllo genetico indiretto), possiamo comprendere i primitivi significati adattativi della cultura. La capacità di evoluzione culturale, ad ogni modo, anche se presente in numerose specie, rimane ugualmente la qualità più caratterizzante della nostra, che può senz'altro essere considerata l'unica (almeno tra le attualmente viventi) veramente specializzata come produttrice di cultura e che, ormai, basa soprattutto su questo il suo stile di vita e la sua sopravvivenza.

E dunque anche tenendo conto della trasmissione ed evoluzione culturale come fenomeno umano che è utile affrontare il problema delle interazioni, analogie e differenze con la trasmissione ed evoluzione biologica. Ma, in primo luogo, occorre prendere atto dell'esistenza di numerose specie, tra loro assai diverse e distanti da un punto di vista tassonomico, in cui coesistono due forme di evoluzione, quella biologica e quella culturale. Dal raffronto tra i meccanismi che determinano i due tipi d'evoluzione risulta che alcuni hanno all'incirca la stessa funzione, o per meglio dire lo stesso effetto. Ciò è vero per quanto concerne la selezione naturale, giacché il mantenimento e la diffusione sia delle innovazioni culturali sia delle mutazioni genetiche dipende dal loro valore per la sopravvivenza. E lo stesso effetto può avere, nelle due forme di evoluzione, il caso, cosicché oltre a una deriva genetica può immaginarsi, e talora è stata dimostrata, anche una «deriva culturale». Infine lo stesso può dirsi per la tendenza migratoria, in quanto gli individui, spostandosi, non solo disseminano le loro caratteristiche genetiche, ma anche quelle culturali.

Quanto alle differenze, occorre riconoscere, innanzitutto, che le mutazioni genetiche differiscono da quelle culturali perché le prime sono casuali mentre le seconde possono essere, e non raramente sono, soprattutto negli animali intellettualmente più evoluti, finalizzate. Ma, oltre a ciò, la differenza più significativa tra le due forme di evoluzione è il modo di trasmissione ereditaria: rigida e lenta nell'evoluzione biologica, malleabile e rapida, almeno nei casi meno conservativi, in quella culturale. Una mutazione genetica che ha luogo in un individuo deve attendere la generazione successiva prima di poter iniziare a penetrare nella popolazione, e può farlo soltanto attraverso i figli, e di norma nemmeno attraverso tutti. Ogni ulteriore passo, poi, richiede il passaggio alla generazione successiva. Il fenomeno, pertanto, può avvenire esclusiva-

mente attraverso le vie della parentela. L'espandersi delle mutazioni culturali, invece, soprattutto quando non frenato da periodi sensibili, dall'irreversibilità o da particolari regole sociali, assomiglia all'espandersi di una epidemia. Perciò l'evoluzione culturale del comportamento rappresenta un mezzo quanto mai efficace con cui le popolazioni, acquisendo nuove abitudini, possono rapidamente adattarsi a situazioni mutevoli o colonizzare nuovi e differenti ambienti.

Veniamo ora all'altro quesito: le possibili interrelazioni e interuenze tra evoluzione biologica ed evoluzione culturale. Innanzitutto un'ovvia constatazione: la cultura nasce dalla biologia, in quanto soltanto le specie che possiedono (e pertanto si trasmettono per via genetica) le capacità di apprendimento sociale e, volendo estendere, di trasmissione culturale in senso lato, sono in grado di produrre cultura. Occorre poi considerare che queste capacità e comportamenti (oltre all'apprendimento sociale merita ricordare le tendenze ludico-esploratorie, le capacità di insegnamento e di comunicazione attraverso un linguaggio plastico e malleabile, le intense e prolungate cure parentali) possono venire potenziati dalla selezione naturale nel caso che la trasmissione culturale produca vantaggi. Ecco allora che la cultura stessa può influire sull'evoluzione biologica delle sue strutture di base.

Attraverso la cultura gli animali (e l'uomo più di ogni altro) influenzano inoltre in vario modo, ma soprattutto modificando l'ambiente in cui vivono, le pressioni selettive naturali, talora vanificandone alcune, tal altra determinando la comparsa di nuove pressioni. Insomma, la cultura può, anche in modo generico e non mirato, influire sull'evoluzione biologica sia delle specie che la producono sia di altre che con loro coabitano.

L'evoluzione biologica del comportamento

Il comportamento, si dice, non lascia fossili, e pertanto le vie seguite dalle abitudini nel loro differenziarsi non possono, salvo rare eccezioni, essere studiate nel tempo (se non per la microevoluzione), ma nello spazio, e cioè raffrontando il comportamento di specie affini attuali adattate a differenti situazioni.

Un esempio di comparazione tra specie affini lo troviamo nella famiglia di insetti Empididae, in cui c'è una specie, *Hilara sartor*, ove il maschio compie un elaborato rituale di corteggiamento, consistente nel costruire un palloncino di seta che viene offerto alla femmina come preliminare all'accoppiamento. Raffrontando questo comportamento con quello di altri membri della famiglia se ne può ricostruire l'evoluzione. *Empis*

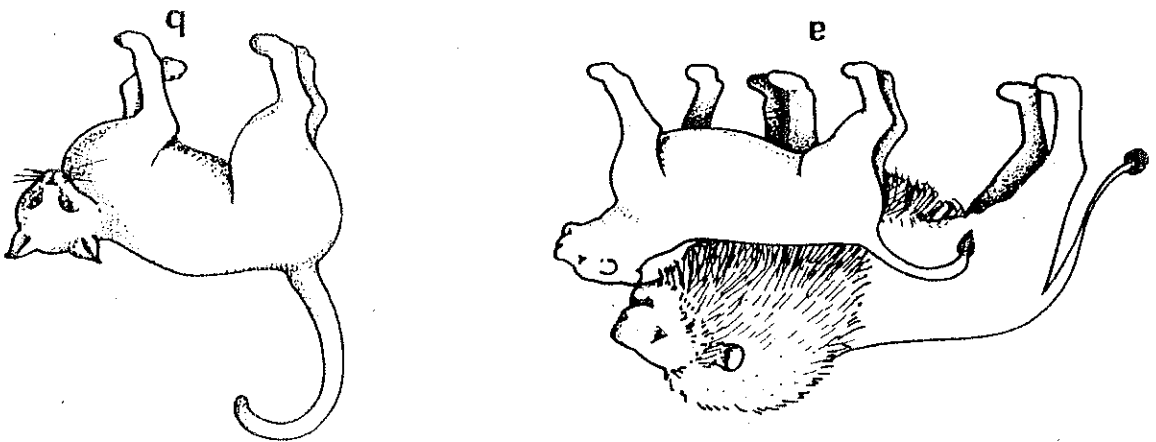


Figura 4.6 Presentazione «sociale» dei genitali da parte di un giovane leone verso un maschio predominante (a); presentazione «sessuale» dei genitali da parte di una femmina di gatto domestico (b).

scutellata, che è specie primitiva, inizia il corteggiamento bloccando l'aggressività femminile con l'offerta rituale di un piccolo insetto morto, che viene utilizzato come cibo; in *Empis poplitea* l'insetto viene offerto alla femmina avvolto da fili di seta. È pertanto possibile immaginare che in *Hilara sartor* la costruzione dell'involucro (il palloncino) sia divenuta stimolo sufficiente a far accettare senza aggressione il maschio, e pertanto la parte iniziale del corteggiamento (l'offerta di una preda) sia stata eliminata.

Talora il comportamento può essere raffrontato non solo tra specie, ma anche entro la specie, oppure, in differenti contesti, addirittura all'interno d'un singolo individuo. Ad esempio, c'è un comportamento, ancora legato alla riproduzione, che è assai comune nei felini: la **presentazione dei genitali** che la femmina fa al maschio per comunicare la sua accettazione sessuale. I felini sono, per la maggior parte delle specie, assai poco sociali, e la presentazione avviene soltanto nel contesto sessuale, e fatta solo dalla femmina rivolta al maschio; il leone, però, è assai sociale, e maschi e femmine adulti, o anche adulti, sono accettati nel territorio dal maschio predominante. Uno dei segnali che i sottomessi usano per bloccare l'aggressività del predominante è proprio la presentazione dei genitali (fig. 4.6) che pertanto in questa specie non si osserva solo nel contesto sessuale, ma anche in uno più genericamente sociale. Il segnale sessuale, in genere, assolve infatti anche alla funzione secondaria di blocco dell'aggressività; con l'estendersi della socialità può pertanto venire utilizzato fuori dal contesto originario, perdendo anche, nel contempo, la sua funzione primaria, cioè quella sessuale. Sittamenti d'uso di questo genere

sono assai frequenti anche riguardo ai segnali infantili. Il lupo sottomesso, ad esempio, per bloccare l'aggressività d'un predominante si mette a pancia in su, in modo che questo possa ispezionargli l'area uro-genitale. Ebbene, tale comportamento è di netta derivazione infantile. Il fenomeno, nella sua generalità, ha preso il nome di mimetismo intraspecifico. Il rattronto, s'è detto, può anche essere fatto sul singolo individuo. E attraverso questo tipo di comparazioni, ad esempio, che si sono potuti scoprire i comportamenti conflittuali, consistenti appunto in frammenti di sequenze di comportamenti diversi che s'alternano a causa del conflitto tra due potenziali specifici d'azione. Questi frammenti possono essere riconosciuti come tali solo se si conoscono nella loro interezza, quando l'animale li compie in una situazione non conflittuale. Un altro esempio ci viene offerto dal comportamento di molte specie di anatidi. Molte fasi del loro corteggiamento sono infatti chiaramente derivate da comportamenti che hanno, originariamente, funzioni di mantenimento (il bere, il curarsi le penne). Il rattronto tra i comportamenti d'origine e quelli derivati consente di valutare l'evoluzione. In effetti quando questi entrano nelle sequenze di corteggiamento, quando cioè devono fungere da segnali, presentano talune parti, le più cospicue, magnificate e magari ripetute, mentre altre parti risultano parzialmente o completamente eliminate. Questo processo evolutivo, per cui le sequenze comportamentali sono modificate in funzione della comunicazione, viene denominato ritualizzazione.

Raffrontando il corteggiamento in specie affini simpatriche si nota fortissima la tendenza al differenziamiento, in funzione di determinare l'isolamento riproduttivo; per altri segnali, al contrario, si nota la tendenza all'unificazione. Ad esempio per i segnali d'allarme, quando sono gli stessi i predatori. E non solo s'unificano i segnali di specie affini (e cioè omologhi) ma anche quelli di specie filogeneticamente assai distanti, che hanno evoluto indipendentemente i loro segnali (segnali analoghi). Si tratta perciò in quest'ultimo caso di convergenza evolutiva (fig. 4.7). Pure convergenza evolutiva è presente nei segnali infantili di uccelli e mammiferi (fig. 4.8).

Per quanto riguarda la microevoluzione, il suo studio può essere affrontato in laboratorio. S'è già detto come le specie simpatriche tendano a diversificare i rituali del loro corteggiamento evitando così ibridazioni interspecifiche. Un caso naturale assai significativo è quello di *Drosophila pseudoobscura* e *D. miranda*, le cui aree di distribuzione sono solo parzialmente sovrapposte. Ebbene, attraverso prove di laboratorio, s'è potuto dimostrare che gli individui delle popolazioni simpatriche presentano un molto maggiore isolamento riproduttivo che non quelli di popolazioni dove le due specie non convivono. Un'esperienza analoga s'è potuta ripetere, ancora in laboratorio, usando *D. pseudoobscura* e *D. persimilis*.

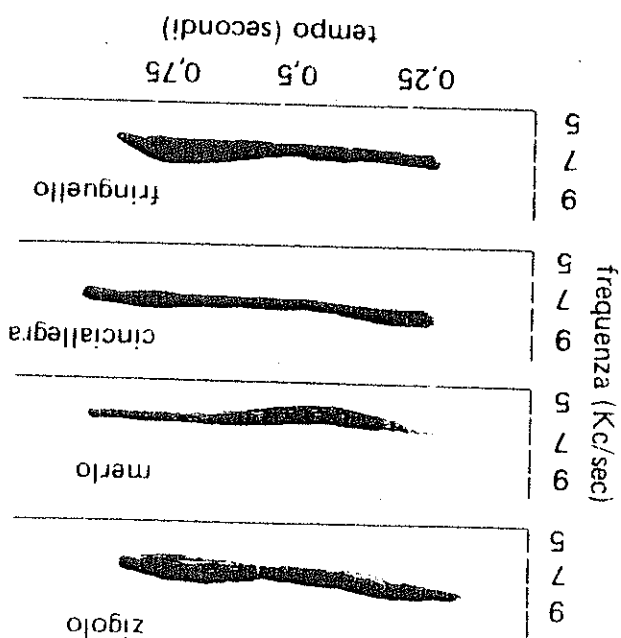


Figura 4.7
 Convergenza evolutiva dei segnali d'allarme in passeriformi appartenenti a differenti famiglie, predati dai medesimi predatori.

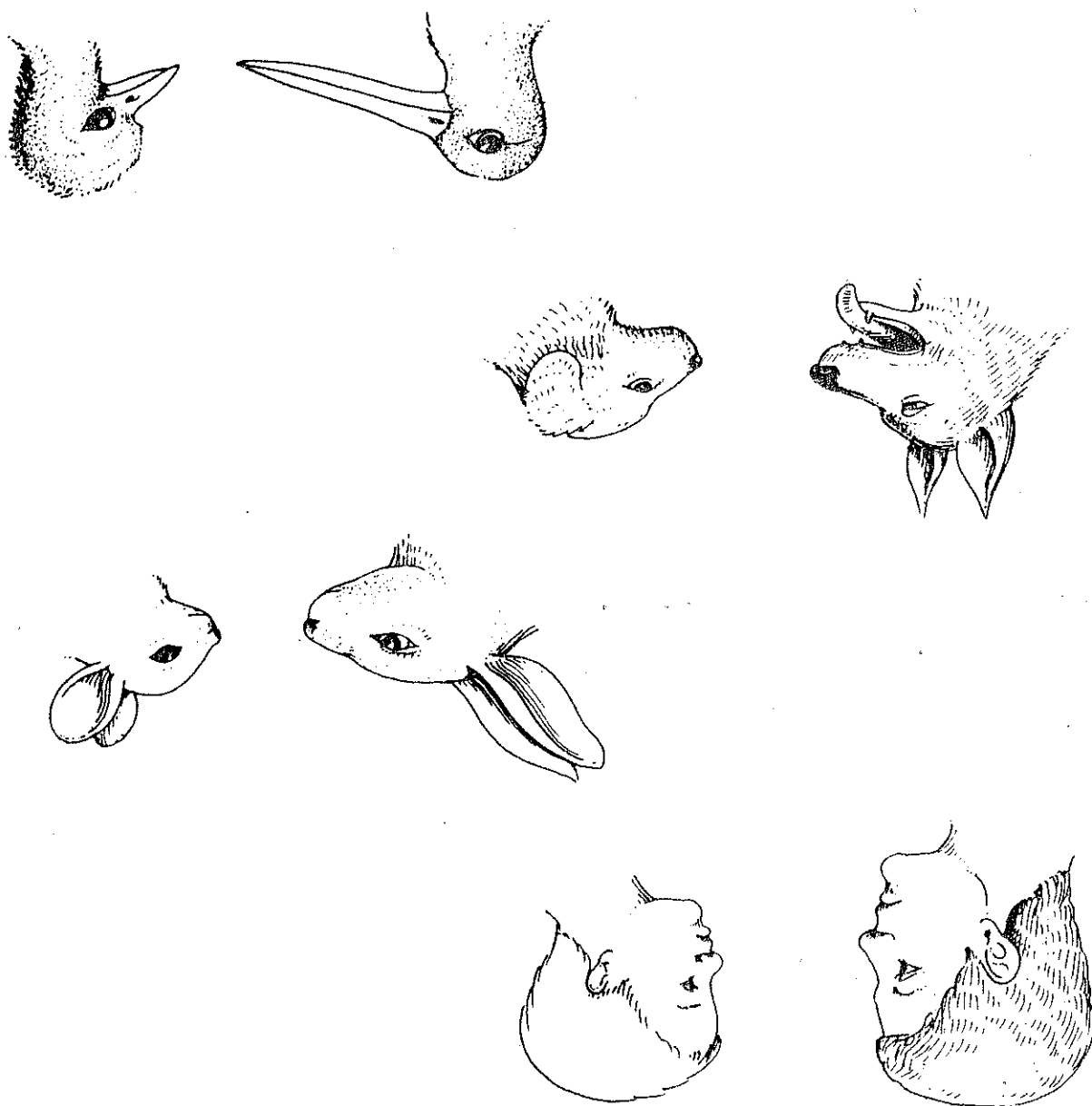
Allevando una popolazione mista s'è ottenuto nella prima generazione circa il 50% di ibridi. Determinando una completa selezione negativa su questi ibridi, cioè eliminandoli prima della riproduzione, è stato possibile passare, in quattro-cinque generazioni, a una percentuale di ibridi non superiore al 3%. In breve tempo è stato cioè possibile fissare i genotipi capaci di non compiere accoppiamenti interspecifici.

L'altruismo secondo l'approccio sociobiologico

Abbiamo già parlato, a proposito del controllo genetico del comportamento, dei pesci allarmisti, individui che segnalano la presenza del predatore ad altri membri della stessa popolazione. È stato ampiamente dimostrato, nei pesci, che il comportamento d'allarme attrae in modo specifico il predatore su chi lo compie, e pertanto, così facendo, l'allarmista non avvantaggia se stesso, ma piuttosto altri individui. Rientra dunque, il comportamento dell'allarmista, nell'ambito dei comportamenti altruistici, comportamenti decisamente frequenti nella socialità animale. Ma come può essere spiegata, in termini evolutivi, l'esistenza di individui altruistici? Occorre infatti considerare che in questo caso la selezione

naturale favorirebbe individui possessori di strutture, comportamenti e strategie che non aiutano la loro sopravvivenza, che, soprattutto, non massimizzano il loro successo riproduttivo. Il comportamento altruistico, proprio per definizione, ha un effetto positivo sulla sopravvivenza di altri individui, e/o sulla loro capacità riproduttiva. Ebbene, un problema affrontato da quella disciplina che dell'etologia è una derivazione e che va

Figura 4.8 I giovani di uccelli e mammiferi presentano un generico aspetto infantile, proveniente dall'assommarsi di caratteristiche comuni quali il muso (o becco) corto, gli occhi grandi e tondi, la fronte bombata, le orecchie corte e/o ripiegate, la testa arrotondata. Tale aspetto evoca anche al di fuori della specie un atteggiamento protettivo e spesso consente l'adozione interspecifica.



sotto il nome di **sociobiologia** (lo studio evolutivo dei comportamenti sociali) è proprio questo: come si è evoluto, come si mantiene l'altruismo? I sociobiologi hanno proposto alcune ipotesi interpretative, che s'attaglia-

no a casi differenti, e che qui di seguito vengono illustrate.

Primo caso: la selezione tramite consanguinei (kin selection). Tanti sono gli esempi di altruismo rivolto specificamente verso consanguinei e tra questi il più estremo e più chiarificante è quello evidenziato nelle api. Le api operai sono altruiste perché possono sacrificare la loro vita per difendere l'alveare e inoltre perché, essendo sterili, prestano le cure parentali esclusivamente a individui che non sono loro figli. Ebbene, per comprendere come mai abbiano avuto successo evolutivo tali individui sterili, occorre conoscere alcuni aspetti speciali della loro biologia.

Un momento fondamentale nella vita dell'alveare è il volo nuziale, con la regina, unica femmina fertile, seguita da una schiera di maschi, i fuchi. È il momento della **selezione sessuale**, perché soltanto un maschio, salvo eccezioni, feconderà la femmina, e questa conserverà per tutta la vita il seme maschile nella spermateca. Poi, quando deporrà un uovo che darà origine ad una femmina, lo feconderà; quando invece l'uovo darà origine a un maschio, verrà deposto senza essere fecondato. Si chiama, questo fenomeno per cui la regina può essere madre vergine, **partenogenesi volontaria o facoltativa**. Le femmine, ad ogni modo, sono diploidi, ereditando il loro corredo cromosomico metà dalla madre e metà dal padre, i maschi invece sono aploidi, ereditando solo la metà materna, ed è questo fatto che può aiutarci a capire perché, negli imenotteri sociali, hanno potuto evolversi caste sterili e insieme altruistiche.

Ecco, in sintesi, l'ipotesi di William Hamilton. Consideriamo gli individui come dei «contentitori» la cui funzione è quella di garantire la più ampia sopravvivenza dei geni in essi contenuti: poco importa se ciò avviene attraverso comportamenti che, magari, nuocciono agli stessi individui che li contengono. Consideriamo, ora, il caso specifico delle api. Mentre gli individui di moltissime specie si garantiscono il perpetuarsi della più alta porzione possibile dei propri geni attraverso le cure parentali, dato che i figli ereditano da ciascun genitore la metà dei suoi geni, il meccanismo della determinazione del sesso degli imenotteri crea una situazione in cui la percentuale media dei geni in comune tra chi normalmente è altruista e chi riceve l'atto altruistico è ancora più alta. La situazione è quella in cui una sorella si comporta altruisticamente con un'altra sorella. La spiegazione è semplice: occorre ricordare che le operai ricevono il loro patrimonio genetico metà dalla madre e metà dal padre. La madre è un essere normale (diploide), che a sua volta ha ricevuto metà del suo patrimonio genetico dal padre e metà dalla madre, e dunque trasmette la sua quota genetica che è una metà (diversamente combinata) di quando ha ricevuto dai genitori; per quanto riguarda il

padre, però, la situazione è diversa. Questi, come s'è detto, è aploide, avendo ricevuto tutto dalla madre. E questo tutto passa direttamente alle figlie. Così succede che le api operaie sorelle hanno una metà del patrimonio genetico che è per tutte identico (quello di origine paterna) più una metà, quella materna, che contiene un numero più o meno grande di geni in comune, a seconda di come si sono combinati i geni provenienti dai nonni materni. Si calcola così che, in media, le api sorelle hanno una parentela di $3/4$, mentre un genitore e un figlio hanno una parentela di $1/2$.

Tra le api, pertanto, è assai più conveniente, da un punto di vista evolutivo, sacrificarsi per una sorella che per un figlio, ed è su questa base, verosimilmente, che si sono evolute le caste sterili. Il caso delle api è un caso estremo: non sempre l'altruismo verso consanguinei arriva fino al totale sacrificio delle capacità riproduttive o della vita. Si conoscono casi, soprattutto tra i pesci, gli uccelli e i mammiferi, che pur non essendo così estremi, consentono l'interpretazione sociobiologica della *kin selection*. Perché possa aver luogo la *kin selection* è ovviamente indispensabile che gli animali sappiano riconoscere i parenti dagli estranei (*kin recognition*). Ebbene, ciò è stato ormai dimostrato in differenti specie tra cui, proprio, anche le api.

Un'ultima annotazione: per l'influenza del meccanismo della *kin selection* s'è andato sviluppando, ad estensione del concetto di *idoneità* (*fitness*) *individuale* e cioè «il contributo genetico dato direttamente alla successiva generazione da parte di un individuo, raffrontato al contributo dato da altri individui», il concetto di *idoneità* (*fitness*) *globale*, così definibile: «la somma della *fitness* personale di un individuo e della sua influenza sulla *fitness* dei suoi parenti. In altre parole: l'effetto totale della selezione, inclusa anche la selezione tramite consanguinei».

Secondo caso: il mutualismo. Si conoscono situazioni in cui più individui cooperano, ed ogni singolo individuo cooperante trae un netto e simultaneo vantaggio dall'agire così. Ad esempio le ballerine, piccoli uccelli passeriformi della specie *Motacilla alba*, durante il periodo invernale difendono un territorio con finalità trofiche. Frequentemente due individui si mettono in società nella difesa territoriale, e siccome in questo caso il territorio è di maggiori dimensioni che se fosse proprietà d'un singolo individuo, ed inoltre il tempo speso individualmente in attività di difesa è inferiore, risulta che tutte e due ci guadagnano.

Terzo caso: l'altruismo reciproco. La principale differenza, rispetto al caso precedente, consiste nella non contemporaneità dei vantaggi ottenuti. Un esempio sarà chiarificante. Un caso ben studiato è quello dell'anubi (*Papio anubis*), una specie di babuino in cui spesso si assiste a un'alleanza tra due maschi adulti. Di norma esiste un rapporto sufficientemente definito tra un maschio e una femmina in estro. Ebbene, quando un

maschio non è stato in grado di procurarsi una femmina, allora va a cercarsi un alleato, che spessissimo non è un parente, e quest'ultimo intraprende un'azione di disturbo, fino al punto ingaggiare un combattimento, con un maschio consorte. Nel frattempo l'altro riesce ad accoppiarsi con la femmina. In un'occasione seguente i ruoli dei due alleati si rovesciano e l'altruismo viene pertanto ricambiato.

Un problema teorico di difficile soluzione, immaginando la situazione iniziale in cui la nuova caratteristica altruistica è appena emersa nella popolazione, e pertanto è ancora rara, è come possano i primi individui altruistici non spendere male il loro comportamento. Cioè avere una sufficiente sicurezza della reciprocità dell'atto. In altre parole: esiste una capacità, per gli altruisti reciproci, simile alla *kin recognition*? Sanno cioè discriminare gli altruisti dagli altri, e rivolgere solo verso i primi il loro comportamento? Non esiste, al proposito, una risposta definitiva, ma qualche caso positivo è stato trovato, e un buon esempio è quello del pipistrello vampiro *Desmodus rotundus*. Questo chiroterio ha l'abitudine, quando è ben nutrito, di rigurgitare un po' di sangue nella bocca di individui affamati, siano essi parenti oppure no. È stato sperimentalmente dimostrato, usando animali in cattività, che gli individui di un gruppo si riconoscono tutti individualmente, e che l'atto altruistico è mirato solo verso individui noti per il loro altruismo.

Quarto caso: l'altruismo carpico collingano. Il caso più frequente è quello del parassitismo del nido, in cui l'uccello parassita riesce a evocare da parte degli ospiti comportamenti altruistici (cure parentali) che di regola sono destinati ai figli reali. Se consideriamo le forme di altruismo fin qui descritte, esclusa quest'ultima, possiamo in definitiva ritenere tutte come delle estensioni della selezione individuale darwiniana. Esse infatti non risultano altro che dei mezzi, magari complicati, per ottenere anche per via indiretta un incremento delle probabilità che geni uguali a quelli dell'altruista siano presenti in gran numero nella generazione seguente. Nell'altruismo carpico collingano invece, di norma, no. L'altruista non ci guadagna ma, spessissimo, risulta danneggiato. Siccome però — è stato detto — il parassita che danneggia il suo ospite sega il ramo su cui è poggiato, si assiste, nell'evoluzione del fenomeno, a un progressivo attenuamento dei danni. In qualche caso, addirittura, al dare qualcosa in cambio. Significativo, al proposito, è il caso di *Scaphidura oryzivora*, un iteride centroamericano che parassitizza numerose specie della sua stessa famiglia, cumulativamente dette oropendole. È risultato che per queste ultime è un vantaggio essere parassitizzate, perché la giovane *Scaphidura* che sta nel nido degli ospiti le protegge dalle larve di una mosca (*Philornis*) che altrimenti avrebbe, per quei nidiatei, effetti letali. Ecco così che anche il parassitismo del nido può evolversi in un altruismo reciproco.

Il controllo genetico e l'evoluzione del comportamento umano

Come è stato anticipato, l'uomo tra tutti gli animali è verosimilmente quello col comportamento più svincolato da controlli genetici diretti. La sua evoluzione comportamentale è, da migliaia di anni e sempre più, grandemente influenzata da fattori di apprendimento sociale; è insomma, per buona parte, culturale. Ciò non di meno gli etologi umani hanno potuto evidenziare come anche nella nostra specie esistano moduli comportamentali a stretto controllo genetico, scarsamente o per niente modificabili ad opera di fattori di apprendimento individuale o sociale. Così, per esempio, Irenaeus Eibl-Eibesfeldt, confrontando con speciali tecniche di registrazione e di analisi individui delle più diverse e distanti culture, ha potuto dimostrare che, durante il corteggiamento, esiste un cosiddetto «comportamento civettuolo» (*firting*), tipico del sesso femminile, assolutamente non influenzato da fattori provenienti dall'esperienza, consistente in uno speciale sorriso rivolto alla persona interessata, accompagnato da un repentino alzarsi delle sopracciglia. Anche gli individui di sesso maschile presentano il medesimo movimento sopraccigliare, che però usano, contrariamente alle femmine, in modo estensivo, e cioè ad esempio anche per salutare amichevolmente persone dello stesso sesso (saluto oculare).

Accanto alle ricerche comparative tra differenti, separate popolazioni, utili sono stati gli studi, ancora di tipo comparativo, sullo sviluppo del comportamento dei bambini normali e di quelli che nascono totalmente ciechi e sordi, cioè al di fuori di ogni possibile influsso culturale, almeno per un certo periodo della loro vita. Così è stato possibile evidenziare l'esistenza di tutta una serie di spontanee coordinazioni ereditarie che rendono il lattante parte attiva nel rapporto con la madre. Di ciò fan parte la ricerca del capezzolo, il sapersi aggrappare, poi il sorriso e le prime interazioni sociali. Infine, crescendo, compaiono nel bambino gli atteggiamenti di diniego e di rabbia. I bambini che nascono ciechi e sordi ridono, piangono, si arrabbiano usando gli stessi atteggiamenti di quelli normali. Ma poi, quando l'analisi gradualmente passa a considerare individui di maggiore età, sempre più l'effetto dell'esperienza, dell'imitazione, dei differenziameti culturali si fa sentire, ed allora inizia lo scollamento comportamentale tra i bambini normali e quelli con le carenze sensoriali. L'etologia umana, che è una branca attualmente ben sviluppata dell'etologia generale, dispone oggi d'una buona casistica per quanto concerne non solo un considerevole repertorio di atteggiamenti dimostrati a stretto controllo genetico, ma anche di segnali scatenanti (si ricorda il caso dei segnali infantili) (v. fig. 4.8), e infine di forme di apprendimento in qualche modo geneticamente indirizzate e incanalate (per esempio entro

periodi sensibili).
 Abbiamo, fin qui, considerato la specie umana studiata come specie a sé, ma non dimentichiamo che l'etologia è una scienza per buona parte basata sulle comparazioni interspecifiche, e pertanto non si possono tralasciare i contributi derivati dal raffronto del comportamento umano con quello di specie affini. Merita di essere ricordato, a questo proposito, come J.A.R.A.M. Van Hooff abbia saputo ricostruire, partendo dai più primitivi primati, la storia evolutiva del riso e del sorriso. Il comportamento più primitivo è il *silent bared-teeth display* (mostrare i denti in silenzio, indice di sottomissione); a questo segue il *vocalised bared-teeth display* (messa in mostra dei denti con emissione di suoni), cui evolutivamente si assommano vari livelli di comportamento ed espressività giocosi (per esempio: *relaxed open mouth display*). Questi portano, attraverso una serie continua, ai nostri differenti modi di ridere e di sorridere.
 Devono essere pure citate le ricerche sullo sviluppo comportamentale dei macachi compiute da F. Harlow e S. Suomi, che hanno evidenziato l'esistenza in queste scimmie di periodi sensibili per vari aspetti omologabili a quelli rinvenuti nello sviluppo comportamentale di altre specie di primati e della specie umana. Le esperienze avvenute durante tali periodi hanno fondamentale importanza per lo sviluppo della socializzazione, anche se, contrariamente a quanto avviene nei casi di *imprinting* classico, non s'assiste ad una così irrevocabile irreversibilità dell'appreso.

Definizioni e tipi di orientamento

Si intende per orientamento la capacità degli animali di assumere e controllare attivamente posizioni e movimenti totali o parziali, in rapporto a informazioni esogene o endogene, di natura spaziale. E pertanto orientamento allungare una mano per afferrare un oggetto, dirigersi verso una zona d'ombra nella calura estiva o, dopo uno scivolone, riassumere la posizione normale.

I processi di orientamento vengono oggi interpretati non come semplici riflessi o catene di riflessi conseguenti a stimoli esterni, ma come «azioni di orientamento» variamente modulate dal sistema nervoso a seconda della disposizione interna dell'individuo.

L'orientamento può essere primario o secondario. Con **orientamento primario** si indicano le azioni di controllo della posizione del corpo nello spazio in risposta a stimoli gravitazionali o di altra natura, per esempio luminosi. Essi possono essere sinergici come ad esempio nel pesce *Crenilabrus*: se la luce invece che dall'alto, investe l'animale lateralmente, esso si inclina verso la luce facendo un compromesso tra la posizione normale e la direzione della luce, che agisce proporzionalmente al logaritmo della sua intensità. Privato degli organi di senso statico, *Crenilabrus* volge il dorso direttamente verso la luce sino al punto di nuotare a ventre in alto se è illuminato dal basso (fig. 5.1). Altre specie, come il crostaceo *Artemia* e il pesce *Synodontis* hanno al contrario risposta fotoveritale, preferendo nuotare con il ventre volto verso la luce.

Si ha **orientamento secondario** quando l'animale si volge verso o via da una meta, controllando sia la posizione nello spazio che la locomozione eventualmente associata.

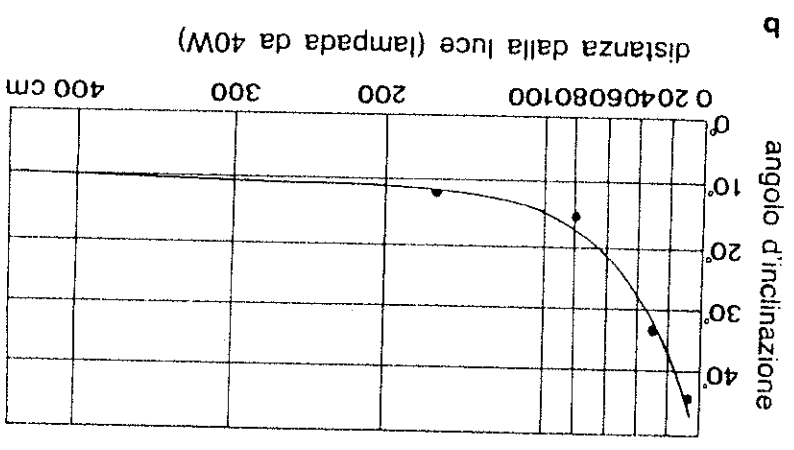
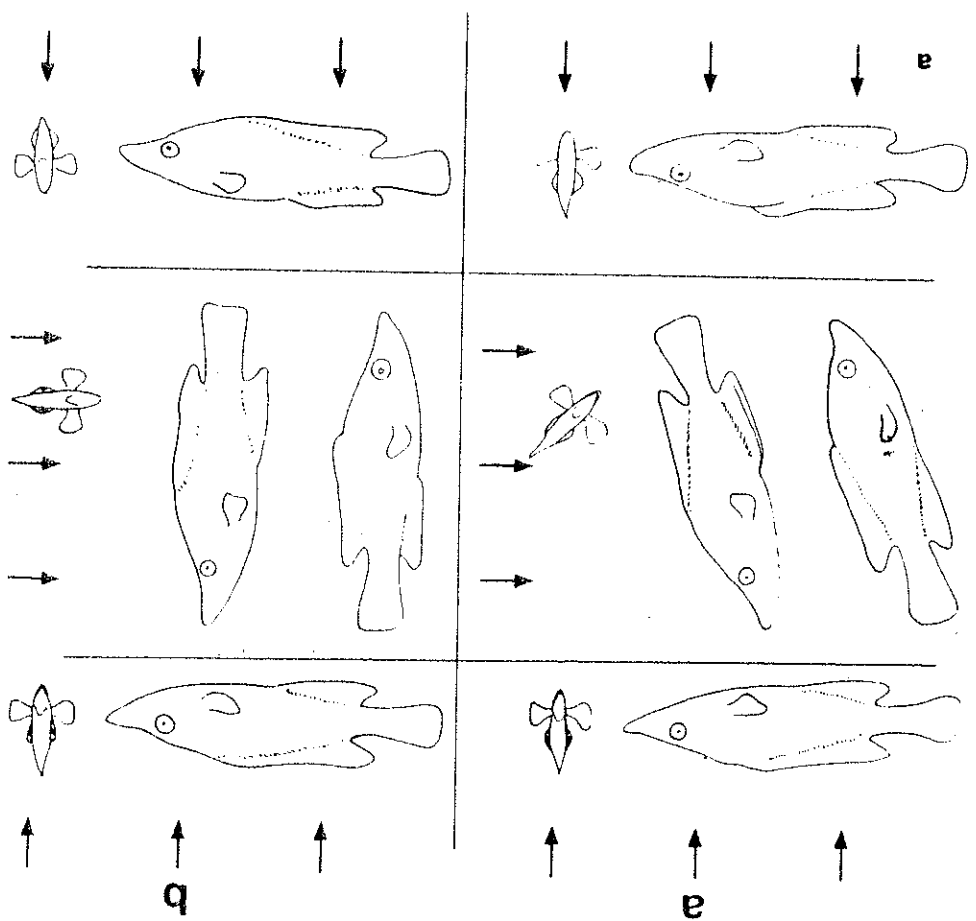
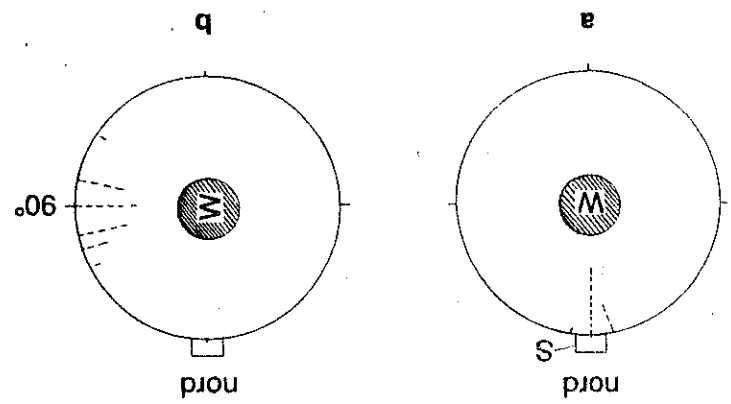


Figura 5.1 Reazione fotodorsale nel pesce *Crenilabrus rostratus*. **a**: posizioni assunte quando venga illuminato dall'alto, di lato o dal basso con il labirinto intatto (a) od estirpato (b). Lo schema ritrae il pesce di lato e di fronte. **b**: curva che illustra la relazione tra l'angolo d'inclinazione del pesce e l'intensità della luce (da E. V. Holst).

L'animale cambia direzione di moto. Si ha invece **clinocinesi** quando varia la frequenza con cui oppure in più frequenti passaggi dallo stato di quiete a quello di moto (o reazione dell'animale consiste in accelerazioni o rallentamenti del moto verso o via dalla sorgente stimolante. Si parla di **ortocinesi** quando la **Le cinesi** comportano locomozione, ma non un diretto orientamento regolato da stimoli esogeni. accrescimento o di orientamento del corpo, o di parti di esso, sono Si parla di **tropismi** solo per gli organismi sessili, quando i fenomeni di smi diversi: i tropismi, le cinesi e le tassie.

L'orientamento basato su **stimoli esogeni** può comportare **tre meccanismi**: **allotetico**, **Autotetico** e **endogetico**. movimento compiuto dal rifugio alla piastra. **Autotetico** è basato, per rientrare, sulle sole informazioni che gli derivavano dal basato, per rientrare, sulla rotazione della piastra (fig. 5.2). E pertanto chiaro che il geoco si è sopra, l'animale, nel ritornare al rifugio compirà un errore proporzionale Se però la piastra è stata lentamente ruotata mentre il geoco vi sostava se viene disturbato. Il rientro avviene, anche al buio, per la via più breve. l'animale sosta a lungo sulla piastra, ma rientra rapidamente al suo rifugio e tenuto prigioniero in un terrario con al centro una piastra riscaldata, **rifugiarsi in caso di pericolo**. Un esempio ci è fornito dai gechi. Se un geoco animali che cacciano in prossimità di una tana, nella quale corrono a ad occhi chiusi. L'orientamento idiotetico si dimostra facilmente in breve tratto, anche non rettilineo, provi a ritornare al punto di partenza facilmente constatato da chiunque, avendo percorso su terreno piano un **idiotetico** molto più diffuso di quanto comunemente si pensi, può essere **ne (o, idiotetico) o esogene (o, allotetico)**, o da entrambe. L'orientamento L'orientamento secondario può essere basato su informazioni endoge-

Figura 5.2 Orientamento idiotetico di un geoco che si muove da un tavolo girevole al centro di un'arena (W) verso la sua tana (S) la cui apertura non è visibile da W. Ogni punto rappresenta una scelta direzionale. a: tavolo non ruotato; b: ruotato di 90° in senso orario (da P. Duelli).



- ① Tropismi
- ② Cinesi
- ③ Tassie

85 Definizioni e tipi di orientamento
 L'informazione esogene → Allotetico
 L'informazione endogena → Autotetico
 L'informazione idiotetico → Endogetico
 ORIENTAMENTO SECONDARIO
 L'informazione esogene → Allotetico
 L'informazione endogena → Autotetico
 L'informazione idiotetico → Endogetico

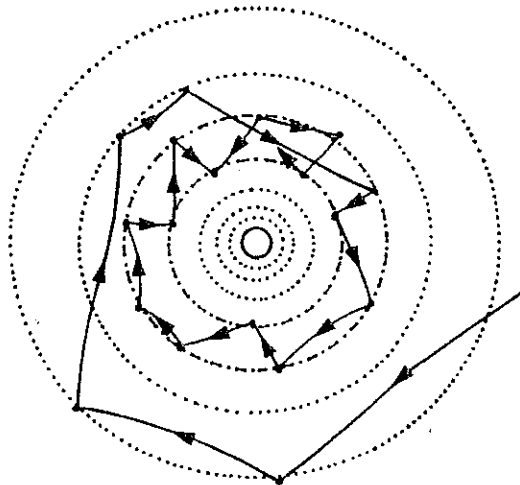


Figura 5.3 Movimenti clinocinetici di un Paramecio in un gradiente di diffusione; i limiti della zona ottimale di concentrazione sono indicate dalle linee tratteggiate (da A. Kühn).

Un classico esempio di clinocinesi è quello del nuoto dei Protozoi Ciliati in risposta ad un ostacolo: l'animale indietreggia e cambia l'asse di moto casualmente finché non riesce ad evitarlo (comportamento per tentativi ed errore). Movimenti clinocinetici sono manifestati dai Ciliati anche per mantenersi in un ambiente ottimale (fig. 5.3). Ortocinetica è invece la reazione dei porcellini di terra (Crostacei Isopodi) esposti ad un gradiente di luce od umidità. I loro movimenti, completamente casuali ed indipendenti dal gradiente, rallentano od accelerano a seconda che vengano a trovarsi in zone più o meno adatte, per cessare allorché si ritrovano, sempre casualmente, nelle condizioni per essi ottimali (alta umidità e bassa intensità luminosa).

Le **tassie** si possono definire come movimenti orientati rispetto ad una sorgente stimolante o ad un gradiente.

Il meccanismo di risposta tattica comprende la torsione del corpo in una

certa direzione rispetto allo stimolo che l'ha generata (torsione orientan-

te), associata o meno alla locomozione. Se l'animale si avvicina alla sorgente stimolante, la **tassia** sarà di segno positivo, se se ne allontana,

negativo. Il segno alla risposta tattica è controllato, nel medesimo indivi-

duo, da differenti stati fisiologici di motivazione o maturazione, che determinano risposte di valore adattativo. Gli stadi larvali precoci di molti

invertebrati sessili sono fototattici positivi, facilitando così la dispersione, ma divengono fotonegativi all'avvicinarsi della metamorfosi, quando

stanno per fissarsi al fondo. Ancora, le formiche sono fotopositive quando lasciano il nido, ma divengono fotonegative quando decidono di farvi ritorno. Il segno di reazione ad uno stesso stimolo cambia anche in

concomitanza di fattori esterni, come accade nei giovani salmoni che tendono a scendere la corrente dei fiumi (reotattismo negativo) con una temperatura delle acque di 6-9°C, mentre la risalgono (r. positivo) a 18-21°C. Ciò facilita la dispersione verso il mare che avviene in un momento di acque assai fredde.

L'orientamento tattico rispetto alla fonte di stimolazione è ottenuto in modi differenti nelle singole specie, anche a seconda delle caratteristiche morfologiche dei recettori. Franckel e Gunn ne hanno proposto una classificazione in quattro modalità fondamentali: clino-, trofo-, telo-, menotassia. Nelle prime tre, la direzione di moto è coincidente con la direzione dello stimolo, verso o via da esso. Nella menotassia l'asse longitudinale è invece obliquo rispetto alla direzione dello stimolo. L'orientamento clinotattico è accompagnato da movimenti pendolari, con i quali l'animale confronta l'intensità dello stimolo proveniente da direzioni diverse. Esso è tipico di animali con recettori impari, sebbene anche forme con recettori pari possano procedere clinotatticamente. Esempi di clinotassia ci vengono dalle larve di alcuni Ditteri, come *Musca domestica* o *Calliphora erythrocephala*. Nel flagellato *Euglena viridis* il fotorecettore posto alla base del flagello viene stimolato alternativamente a destra e a sinistra durante il moto spirale entro un fascio di luce e ciò consente la regolazione di una traiettoria rettilinea verso la sorgente luminosa. Se la luce viene spostata (fig. 5.4) si ha un processo di riorientamento indotto dalla disparità di stimolazione sui due lati.

Nella tropotassia la direzione è invece assunta e mantenuta in base alla comparazione dello stimolo sui recettori dei due lati del corpo. Molti insetti procedono lungo una traccia odorosa in modo che i chemiorecettori dell'antenna destra e sinistra siano stimolati con eguale intensità: se l'animale devia dalla traccia, una delle due antenne sarà meno stimolata e ciò produrrà una torsione del corpo, con conseguente correzione di rotta. Nel caso di due sorgenti di stimolo, ad esempio due punti luminosi, l'animale tropotattico assume una direzione intermedia, determinata dalla intensità relativa delle due sorgenti.

La teloassia implica al contrario un orientamento diretto verso la sorgente dello stimolo, indipendentemente dall'equilibrio nella stimolazione dei recettori pari. Nel caso che l'animale si trovi davanti a due sorgenti di stimoli, si orienterà allora verso una delle due o alternativamente verso l'una o l'altra.

La menotassia si manifesta con un orientamento obliquo o trasverso rispetto alla sorgente stimolante. La posizione e la direzione che vengono assunte, sono mantenute conservando una determinata differenza nella stimolazione sui recettori di destra e di sinistra.

Molto studiata per la sua importanza e diffusione negli Artropodi è la fotomenotassia. Un animale che si orienti menotatticamente rispetto a

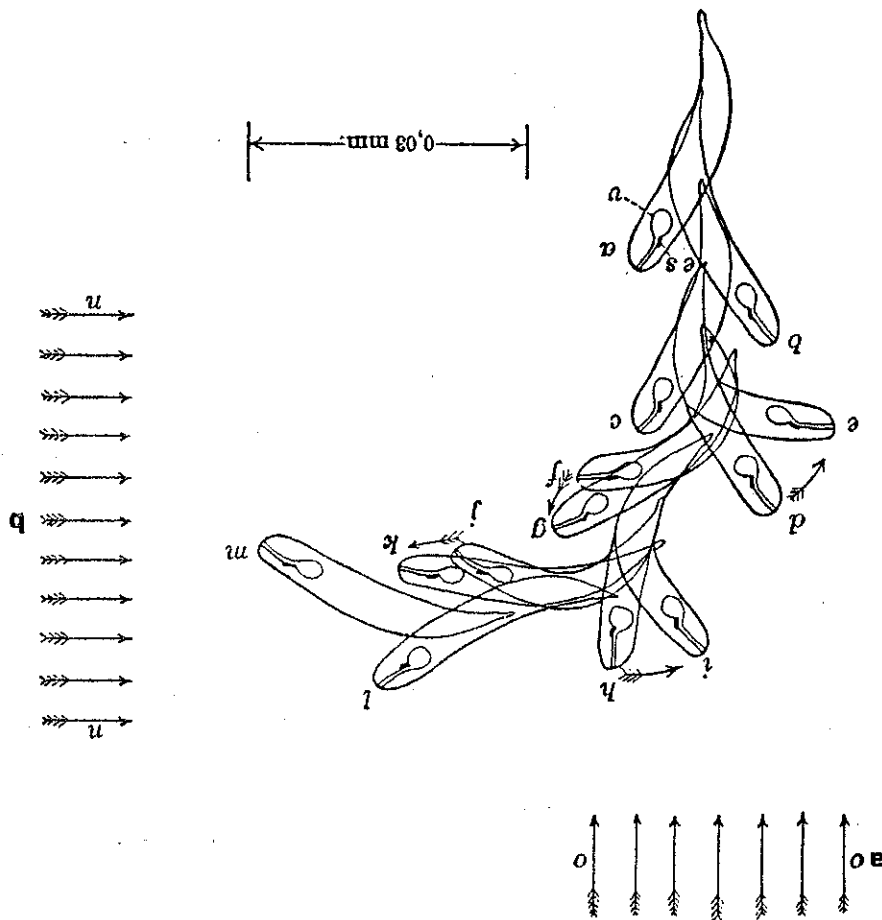


Figura 5.4

Processo di orientamento clinotattico in una *Euglena* che si muove verso la fonte di luce. **a**. Se al momento **c** questa viene spostata in **b**, la conseguente dissimetria di stimolazione determina il cambiamento di rotta (da S.O. Mast).

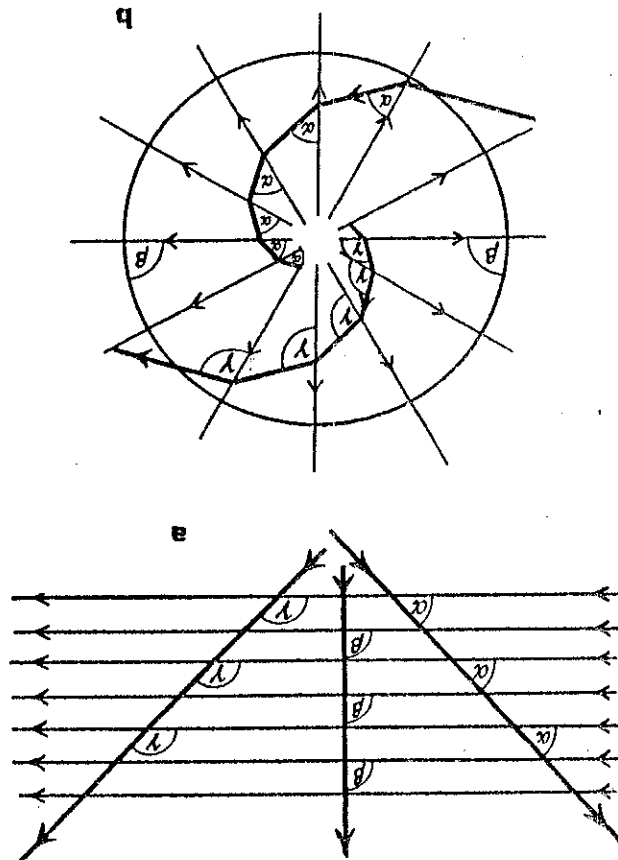
una sorgente luminosa che diffonde raggi luminosi divergenti in tutte le direzioni, come ad esempio una lampadina elettrica, compie traiettorie che differiscono a seconda che l'angolo scelto sia eguale a 90° (l'animale gira intorno alla sorgente); oppure maggiore o minore di 90° (si allontana o si avvicina seguendo una spirale) (fig. 5.5). Il comportamento delle farfalle notturne rispetto ai lampioni è spesso di questo tipo. Quando l'orientamento fotomenotattico avviene invece rispetto ai raggi del sole o della luna, che sono paralleli, l'animale potrà procedere linearmente. Si parla allora di orientamento astronomico.

Una elegante dimostrazione di orientamento solare fu data da Santischi all'inizio del secolo. Molte formiche dei deserti sabbiosi non usano tracce chimiche per orientarsi, ma riferimenti visivi. Se ad una formica si nasconde la vista del sole con un piccolo schermo e gli si proiettano addosso i raggi solari della direzione opposta, l'animale inverte la direzione di marcia. L'osservazione di Santischi trovò conferma in esperimenti con formiche catturate e tenute prigioniere per un po' di tempo. Esse, allorché venivano liberate, procedevano in una direzione diversa perché riassumevano con i raggi solari la stessa direzione che avevano al momento della cattura, mentre il sole aveva nel frattempo cambiato posizione. Un meccanismo siffatto, per quanto utile su brevi percorsi, sembrò di interesse biologico limitato, sinché, agli inizi degli anni '50, non fu dimostrato che molti Artropodi e Vertebrati sono in grado di calcolare e

L'orientamento astronomico

Traiettorie fotomenotattiche in caso di sorgente di luce lontana (a) o prossima (b). $\alpha < 90^\circ$; $\beta = 90^\circ$; $\gamma > 90^\circ$ (da G.S. Fraenkel).

Figura 5.5



compensare la variazione della posizione del sole, in modo da ritrovare una direzione determinata a qualsiasi ora del giorno e mantenerla per un tempo lungo a piacere. E come se l'animale possedesse una bussola, ed infatti il meccanismo di orientamento solare, che compensa nel tempo il moto dell'astro (orientamento cronometrico), viene detto «bussola sola-
re».

Per orientarsi col sole gli animali fanno riferimento alla posizione azimutale dell'astro, cioè alla sua proiezione sull'orizzonte, e non sembrano tener conto della sua altezza. La variazione dell'angolo col sole che consente di mantenere fissa la direzione dell'animale è regolata da un ritmo giornaliero endogeno (orologio biologico), che può continuare a funzionare per giorni e settimane anche se l'animale viene sottratto alle periodicità fisiche legate al moto della terra (per es. all'alternarsi del giorno e della notte). Questi fattori hanno però la funzione di sincronizzare l'orologio biologico, che, altrimenti, finirebbe con acquistare differenze di fase troppo grandi rispetto al giorno astronomico.

Due esempi, tratti da gruppi diversi, serviranno a illustrare l'uso della bussola solare.

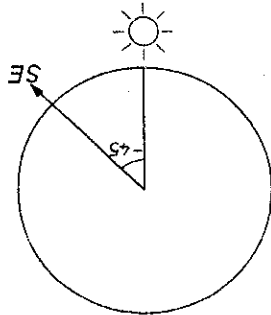
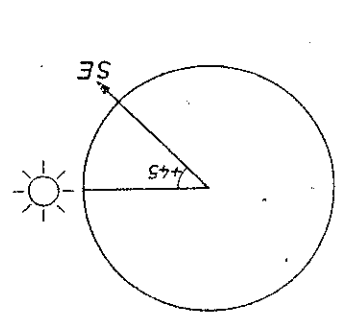
I Crostacei Anfipodi della famiglia Talitridae (*Talitrus*, *Orchestia*)

vivono per lo più nella zona umida delle spiagge, da cui muovono spesso verso l'entroterra in cerca di cibo. Se l'onda avanza fino a coprire il loro habitat, essi si spostano verso l'interno, ma se la zona dove si trovano diviene troppo asciutta, si dirigono verso la battigia. Come hanno dimostrato Pardi e Papi, questi movimenti, quando il sole è visibile, sono guidati dalla bussola solare. Posti in un recipiente concavo di vetro in cui l'aria sia sufficientemente asciutta, gli animali, nel tentativo di fuggire, cercano di arrampicarsi sulle pareti del recipiente volgendosi in direzione del mare. Se gli animali vengono messi all'ombra, si può far cambiare la loro direzione di moto per mezzo di uno specchio che gli proietti addosso i raggi solari, come nel caso delle formiche deserticole. La direzione di moto rimane sostanzialmente immutata a varie ore del giorno (fig. 5.6) e ciò dimostra la compensazione oraria del moto solare. La natura endogena della compensazione risulta da esperimenti di sfasamento del ritmo di illuminazione notturna. Se per esempio gli animali vengono posti alla luce da mezzanotte a mezzogiorno e al buio per il resto del giorno, i ritmi delle loro funzioni fisiologiche si adattano dopo alcuni giorni alla nuova situazione. Alle sei del mattino, gli animali assumeranno col sole un angolo di orientamento che gli animali non sfasati prendono a mezzogiorno, mentre a mezzogiorno si orienteranno come se fosse il tramonto (fig. 5.6). Ciò dimostra che i Talitri non deducono l'ora del giorno, e quindi l'angolo da tenere col sole, da fattori esterni, che indicherebbero agli animali l'ora reale. Essi, al contrario, si basano su un loro «orologio» biologico.

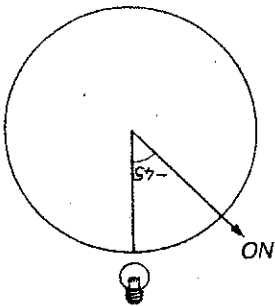
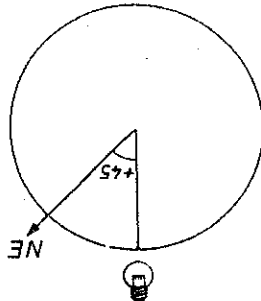
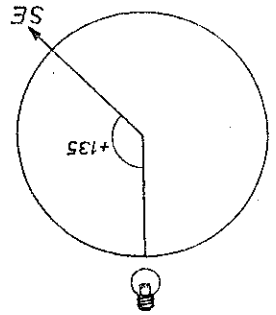
Esperimenti che dimostrano il funzionamento del meccanismo fotomenotattico solare (bussola solare) e la sua natura cronometrica (da L. Pardi).

Figura 5:

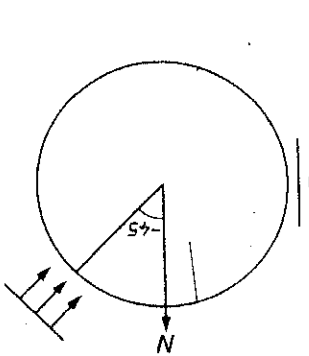
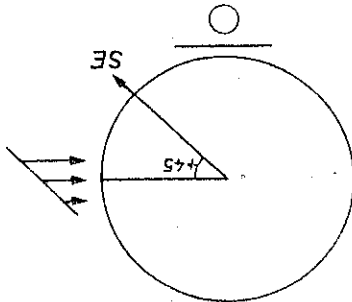
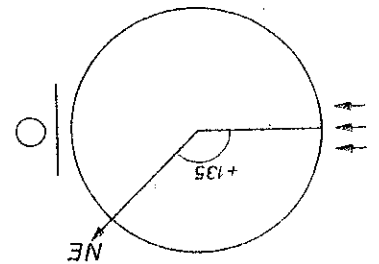
L'OROLOGIO INTERNO È STATO ANTICIPATO DI SEI ORE : ALLE 6 DEL MATTINO L'ANIMALE SI COMPORTA COME A MEZZOGIORNO, E A MEZZOGIORNO COME ALLE 18.



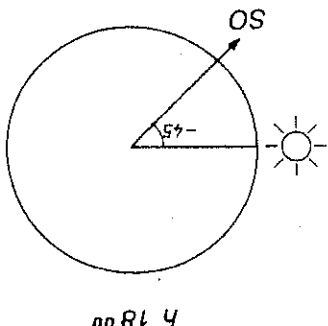
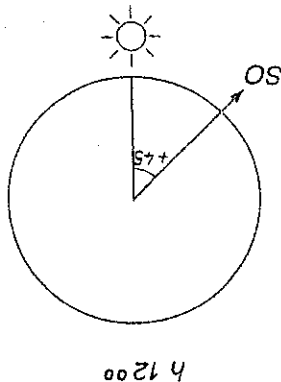
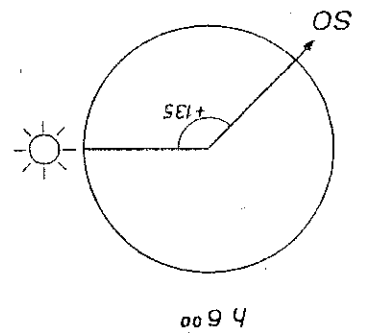
IN LABORATORIO IL SOLE È SOSTITUITO DA UN RIFLETTORE FISSO: L'ANIMALE CAMBIA ANGOLO RISPETTO AD ESSO E QUINDI MUTA CONTINUAMENTE DIREZIONE.



ESPERIMENTI CON LO SPECCHIO IN ORE DIVERSE DA AZIMUT DIVERSI: L'ANIMALE ASSUME RISPETTO AL SOLE FITIZIO IL MEDESIMO ANGOLO CHE AVREBBE ALLA STESSA ORA COL SOLE VERO.



COSTANZA DELLA DIREZIONE NEL CORSO DEL GIORNO E VARIAZIONE DELL'ANGOLO DI ORIENTAMENTO.



h 18 00

h 12 00

h 6 00

Paragonabile ad uno sfasamento orario è l'effetto di un rapido e consistente spostamento longitudinale. Anche in questo caso la posizione del sole è mal stimata dal momento che l'orologio interno rimane calibrato sull'ora del luogo di origine.

L'altro esempio di orientamento con la bussola solare ci è fornito dagli uccelli. Gli stormi, tenuti in una gabbia circolare con molte mangiatoie, possono essere addestrati a cercare il cibo in un punto cardinale determinato. L'esito positivo dell'addestramento è dimostrato dalla costanza della scelta anche dopo che la gabbia è stata ruotata, e dal cambiare orientamento se il sole, a mezzo di specchi, è mostrato in altra posizione. Se lo stormo è portato nel chiuso del laboratorio ed il sole è sostituito da una lampada, le scelte direzionali cambiano nel corso del giorno, perché l'animale cambia l'angolo con la lampada come se dovesse compensare uno spostamento simile a quello del sole.

La bussola lunare è stata studiata a fondo solo nei talitri, che la usano durante i loro movimenti notturni. Anche in questo caso il moto lunare viene compensato in virtù di un ritmo endogeno, la cui periodicità non è però quella del giorno astronomico, ma del giorno lunare (24,8 h). Il ritmo endogeno sembra essere mantenuto in fase con i moti lunari dagli stessi meccanismi che regolano altri ritmi legati alla luna, quali ad esempio quelli di marea.

Se l'uso della bussola lunare risulta limitato a poche specie (ma ulteriori indagini potrebbero farci ricredere), è di largo uso tra gli uccelli migratori. Gli uccelli che compiono i loro voli migratori di notte, se portati sotto le stelle artificiali di un planetario, si orientano come sotto il cielo stellato, e cambiano direzione quando il firmamento artificiale viene ruotato. La bussola stellare, come risulta da esperimenti sul ministro (*Passerina cyanea*), non richiede la compensazione del moto degli astri. Gli uccelli sarebbero infatti in grado di orientarsi in base alle costellazioni comprese entro 35° dalla stella polare. I giovani uccelli imparano a distinguere le costellazioni circumpolari per la minore velocità lineare del loro moto.

Nel novero dei meccanismi menotattici che consentono un orientamento bussolare si deve includere anche l'orientamento basato sulla percezione del campo magnetico terrestre. Ricerche esaurienti sono state condotte su vari passeriformi migratori, partendo dall'osservazione che essi erano orientati anche quando, per la copertura del cielo, né il sole né le stelle erano utilizzabili. Inoltre, se posti in campi magnetici artificiali, gli uccelli risultavano disorientati o orientati verso direzioni differenti se il campo artificiale riproduceva abbastanza fedelmente quello terrestre con il Nord magnetico fortemente deviato (fig. 5.7). Il meccanismo fisiologico che consente l'orientamento magnetico è sconosciuto, e neppure sono noti recettori specifici. La scoperta di cristalli di magnetite in varie parti del

corpo degli uccelli e di altri animali ha per un certo tempo animato la speranza in una nuova via all'indagine. Essa non è stata però seguita da conferme significative.

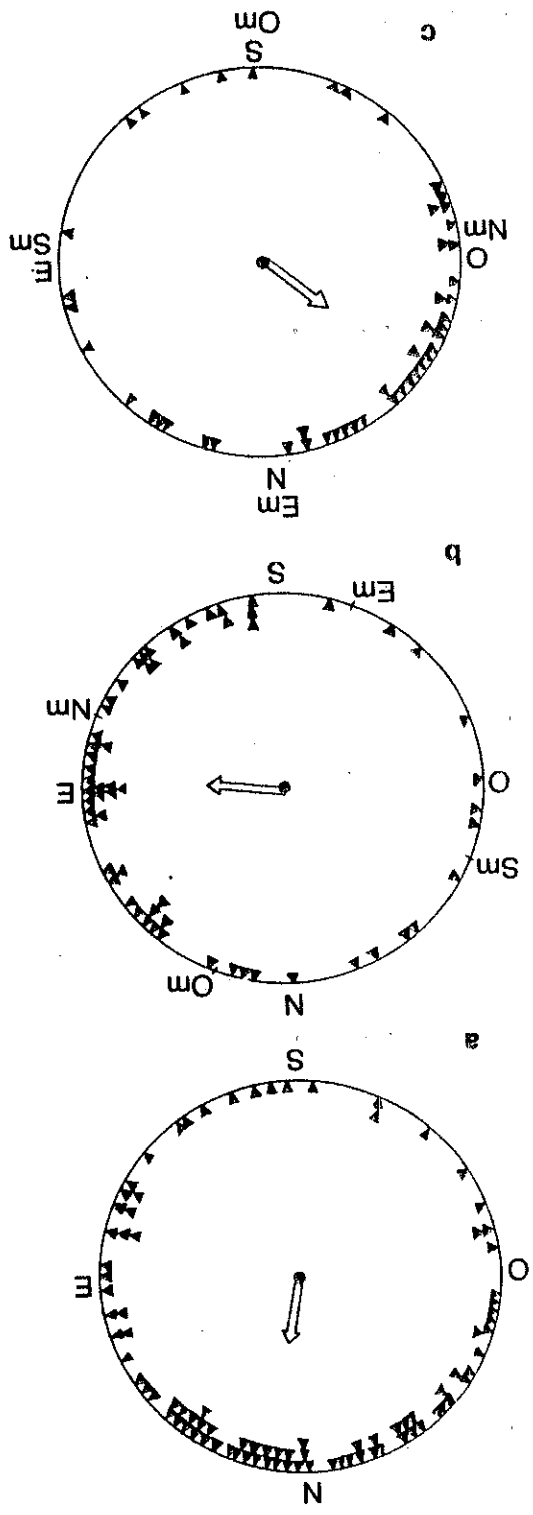


Figura 5.7 Preferenze direzionali del pettirosso in primavera. a: con campo magnetico normale; b: con campo ruotato per cui il nord magnetico (Nm) corrisponde ad est-sud-est; c: con campo ruotato e nord magnetico in ovest. I triangoli indicano la preferenza direzionale di un singolo animale; la freccia la risultante generale (da W. Wiltschko).

L'orientamento su stimoli autogeni

Nei casi sopra esaminati, l'orientamento è basato sulla percezione di stimoli esterni, ma esistono anche casi in cui è l'animale stesso ad emettere stimoli orientanti. Ad esempio, una particolare forma di orientamento nello spazio è basata sulla capacità che hanno alcuni gruppi di pesci (razze, Mormiridi, Gimnotidi) di emettere campi elettrici. Fibre muscolari modificate o, in un caso (fam. Sternarchidi), fasci di fibre nervose creano intorno al corpo del pesce un debole campo (circa 1 V) con linee di forza che vanno dalla coda al capo (fig. 5.8). Il pesce attraverso recettori della linea laterale modificati (elettrorecettori) è in grado di percepire e valutare il campo emesso ed ogni sua distorsione che in qualsiasi modo si produca. In questo modo il pesce raccoglie informazioni sulla propria localizzazione rispetto all'ambiente (elettrolocalizzazione). La facoltà di emettere campi elettrici è sorta indipendentemente nei vari gruppi di pesci che la posseggono ed è quindi un ottimo esempio di convergenza evolutiva.

Estraneo come il precedente al nostro mondo sensoriale è l'orientamento ultrasonoro o ecolocalizzazione, tipico dei Chiroteri, di alcuni Cetacei e forse di un focide, *Leptonychotes weddelli*. In questi casi l'animale emette ultrasuoni perpendone l'eco riflessa dagli oggetti circostanti.

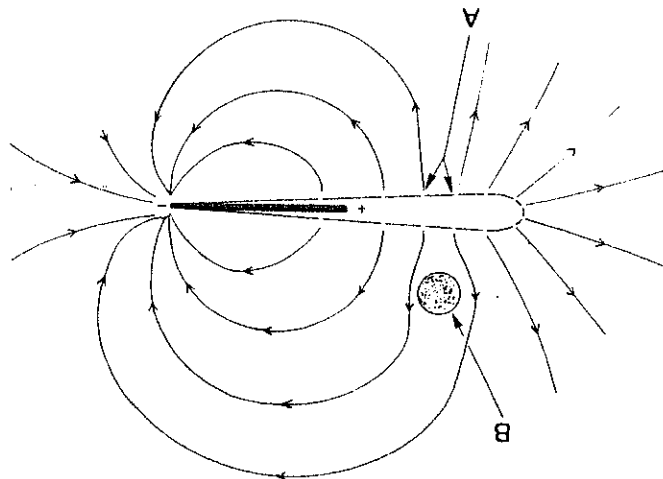


Figura 5.8

Schema del meccanismo di elettrolocalizzazione. Intorno alla silhouette del pesce sono indicate le linee di forza del campo ed il loro andamento; la barra nera indica la localizzazione dell'organo elettrodermico con la relativa polarità. Gli elettrorecettori (A), sensibili al voltaggio transepidermico, sono nella parte anteriore del corpo. La percezione di un oggetto (B) avviene in base alla distorsione che induce sul campo e alla conseguente variazione del voltaggio transepidermico nei recettori vicini.

Nei pipistrelli si ha emissione di pulsi sonori della durata di 0,2-100 msec con una frequenza variabile da 25 a 120 KHz. Ecolocalizzazione non Caprimulgide sud-americano ed anche per un pesce gatto, *Galeichthys felis*, ritenuto capace di una forma molto primitiva di ecolocalizzazione. Negli spostamenti a breve distanza il problema dell'orientamento è spesso risolto lasciandosi dietro una traccia odorosa, da percorrere poi a ritroso per ritrovare con facilità la tana od il luogo di foraggiamento. Queste tracce sono sia singole che di gruppo, come accade nelle specie sociali. Esempi se ne hanno tra gli invertebrati (Molluschi Poliplacofori e Gasteropodi, formiche) ed in particolare tra i Mammiferi. Questi ultimi marcano vari punti del loro territorio o delle aree frequentate con feci od urine o, come avviene in certe antilopi, con il secreto di ghiandole cutanee. In alcune formiche ed api senza pungiglione il secreto di ghiandole addominali e rispettivamente mandibolari serve a marcare olfattivamente itinerari che portano a fonti di cibo.

L'orientamento a distanza

Molte specie animali compiono quotidianamente o stagionalmente spostamenti considerevoli, che sono resi possibili da precise capacità di orientamento. Ai pari dei Talitridi, di cui si è detto prima, molti animali che vivono ai confini tra ambienti ecologicamente diversi (ecotoni), sono capaci di ristabilire la norma ecologica con la bussola solare o altri meccanismi, anche quando sono stati dislocati artificialmente. Si tratta di un orientamento zonale, che assicura il rientro non ad un punto specifico, ma ad un ambiente, anche molto esteso, con caratteristiche determinate (fig. 5.9). Nel caso dell'orientamento solare, si possono distinguere due componenti essenziali: la capacità di compensare il moto del sole e la conoscenza della direzione da tenere. Nei Talitridi entrambe le componenti sono trasmesse geneticamente, anche se in certi casi è stata osservata una modificazione della direzione basata sull'esperienza. Nei ragni Licosidi invece è innata solo la capacità di compensare il moto del sole mentre la direzione ecologicamente corretta viene appresa individualmente. Possibilità di orientamento ancor più preciso sono alla base del cosiddetto *homing*, un termine anglosassone di largo uso che significa ritorno a casa, sia esso un nido, una tana od un qualche luogo circoscritto già noto e normalmente frequentato dall'individuo. L'*homing* può essere interno allorché si svolge entro aree ristrette note all'animale (territorio, *home range*): l'orientamento è allora basato sul semplice riconoscimento dei luoghi o sull'uso di tracce odorose. Oppure l'*homing* è esterno e avviene

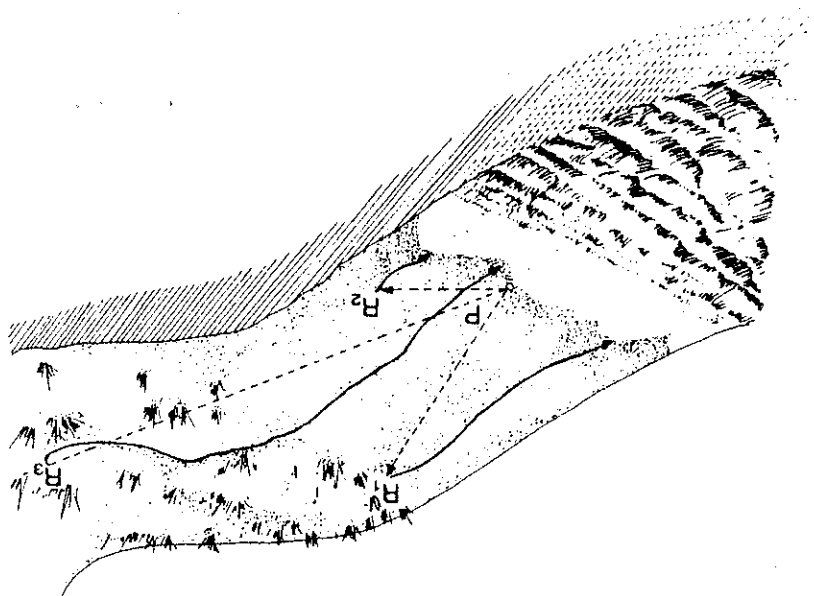


Figura 5.9

Esempio di orientamento zonale. Crostacei del genere *Talitrus* dislocati dal punto della spiaggia dove vivono (P) verso l'interno (R_1-R_3) fanno ritorno alla zona di battigia per essi ottimale ma non al luogo di cattura (da L. Pardi).

da zone lontane, spesso completamente sconosciute all'individuo, o comunque in un ambiente uniforme nel quale non è possibile l'uso di punti di riferimento. Hanno raffinate capacità di *homing* esterno molti uccelli e mammiferi, alcuni rettili, anfibi e pesci. Sono anche ben studiati i casi di api, formiche ed altri Imenotteri, di certi Crostacei e Molluschi Gasteropodi.

Prescindendo dal più semplice caso che l'animale sia in contatto sensoriale con la sua mèta, l'*homing* può avvenire secondo cinque modalità fondamentali:

1. Ricerca della mèta con esplorazioni casuali o sistematiche (percorsi programmati a spirale, a raggiera, ecc.).
2. Inversione della direzione tenuta nel viaggio di andata per mezzo di un meccanismo di orientamento bussolare.
3. Pilotaggio, ossia orientamento basato sul ritrovamento di punti di riferimento di varia natura (visivi, chimici, ecc.) memorizzati nel percorso di andata immediatamente precedente o già noti per passate esperienze.
4. Metodo del punto stimato (*path integration*), con determinazione della posizione rispetto a casa effettuata valutando direzione e lunghezza delle varie parti del percorso di andata.
5. Vera navigazione.

Il primo metodo è adottato in situazioni di emergenza, mentre il secondo ha una validità limitata ad escursioni rettilinee. Se alla nozione della direzione da tenere è aggiunta quella della distanza da coprire, l'orientamento diviene vettoriale.

I meccanismi di pilotaggio prevedono il riconoscimento di strutture ben determinate. Negli Insetti vi è la ricerca di panorami visivi che siano identici a quelli memorizzati in precedenza («istantanee fotografiche»). Gli Imenotteri si muovono da un panorama visivo all'altro su percorsi determinati, ma non sembrano capaci di padroneggiare una vera e propria «mappa cognitiva», che da qualsiasi punto di un territorio noto renda possibile dirigersi direttamente verso un altro luogo familiare qualsiasi. Il possesso di simili mappe sembra limitato ai vertebrati.

Il metodo del punto stimato consente un ritorno a casa per la via più breve anche dopo un viaggio di andata tortuoso. Esso è stato ben studiato nelle formiche deserticole del genere *Cataglyphis*, che esplorano rapidamente un ampio territorio in cerca di cibo e, una volta trovato, sanno tornare direttamente al nido. Se, appena la formica ha trovato il cibo, la dislochiamo di qualche decina di metri, essa si muoverà nella stessa direzione che avrebbe preso se non fosse stata spostata e percorrerà un tratto uguale a quello che la separava dall'obiettivo. Solo a questo punto inizierà una esplorazione sistematica dei dintorni (fig. 5.10).

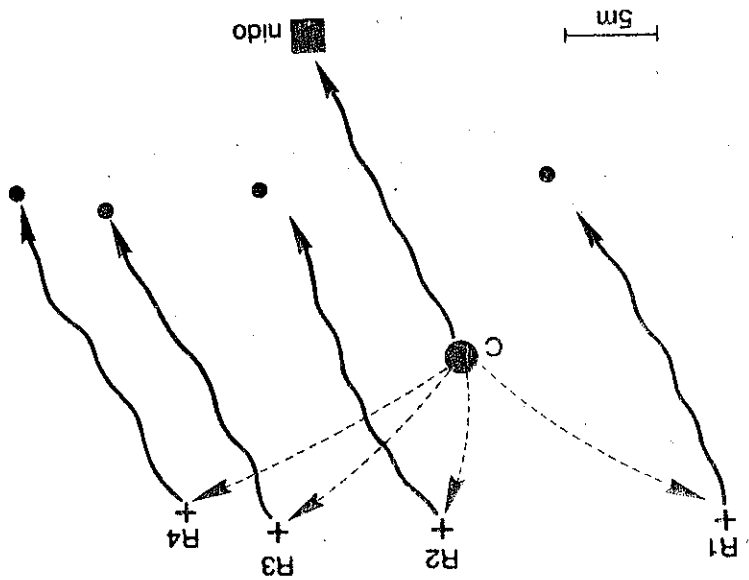


Figura 5.10 Percorsi di ritorno al nido scelti da formiche del genere *Cataglyphis* dislocate dopo che avevano trovato una fonte di cibo (da R. Wehner).

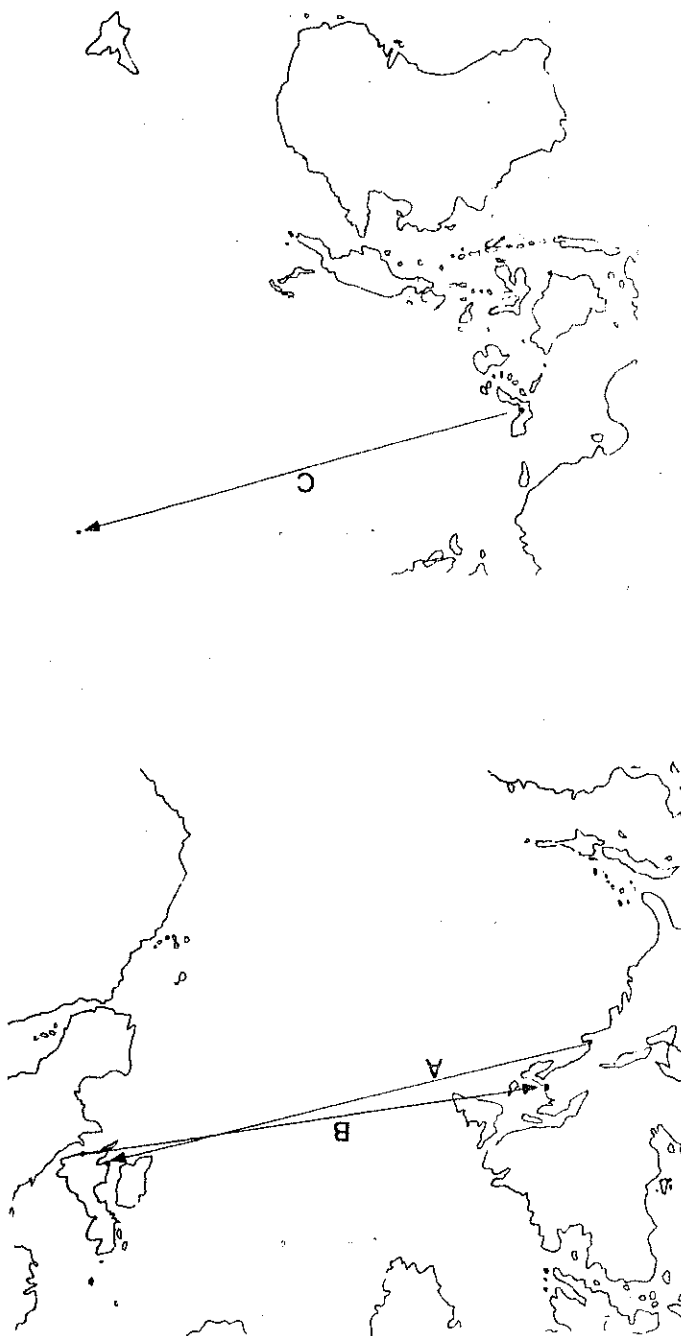
Molti animali dimostrano capacità di *homing* dopo essere stati dislocati passivamente in un'area sconosciuta donde non è possibile un contatto sensoriale con l'obiettivo finale o con punti di riferimento conosciuti. Ricorderemo a questo proposito il risultato di alcuni esperimenti in cui uccelli furono rilasciati a grande distanza dal luogo di cattura, facendo ritorno al nido (fig. 5.11).

Un altro caso di *homing* ben noto è quello del colombo viaggiatore, che è in grado di rientrare da luoghi sconosciuti, anche dopo un trasferimento di qualche centinaio di chilometri. Il colombo viaggiatore addirittura manifesta la capacità di stabilire la sua posizione rispetto a casa già al momento del rilascio, perché, ancora in vista dell'osservatore, si allontana nella direzione di casa o in una direzione prossima ad essa.

Questi casi di *homing* da luoghi sconosciuti sono stati classificati come vera navigazione, ma il termine non è univoco perché gli animali potrebbero in realtà affidarsi a due meccanismi diversi per dirigersi verso casa. Con il metodo cosiddetto integrato, essi potrebbero, durante il trasporto passivo, raccogliere informazioni utili al rientro, né più né meno di quanto fa un animale che attivamente si inoltri in una zona sconosciuta. Molto dipende, naturalmente, dalle fonti di informazione cui l'animale ha ancora accesso durante il trasporto passivo. Le vespe cartonaie (*Polistes*), se vengono dislocate passivamente in modo da poter vedere l'ambiente circostante, sanno calcolare la direzione per tornare al nido con il metodo della inversione della direzione. Le oche, a loro volta, sono in grado di usare il metodo del punto stimato se trasferite in condizioni analoghe. Un metodo integrato che potrebbe spiegare l'*homing* dopo un dislocamento senza riferimenti visivi, è quello della navigazione inerziale proposta da Barlow, secondo cui gli animali, anche durante il trasporto passivo, sarebbero in grado di registrare tutte le successive accelerazioni lineari e angolari che, integrate con il tempo, consentirebbero di valutare in ogni momento la propria posizione rispetto al punto di partenza. La possibilità di un simile meccanismo deve essere tenuta presente, ma tutti i tentativi di verifica sperimentale hanno finora dato esito negativo.

Altre ipotesi ricorrono non al metodo integrato, ma a quello comparativo, secondo il quale l'animale potrebbe stabilire la propria posizione se fosse in grado di apprezzare la differenza tra certe costanti fisiche rilevate a casa e sul luogo di rilascio. Il meccanismo viene esemplificato con una doppia rete di coordinate, rappresentate in maniera analoga ai paralleli e ai meridiani delle carte geografiche. Un paio di fattori fisici che variassero regolarmente formando due gradienti che si intersecano con un angolo non troppo piccolo potrebbero costituire la base di cui l'animale si serve per stabilire la propria posizione. Le coppie di fattori proposti sono state la componente verticale del campo magnetico e l'intensità della forza di Coriolis (teoria di Yeagley) e anche il punto di culminazione del

Figura 5.11 Prestazioni di *homing* da grande distanza nella berta minore (A): da Boston al Galles in 13 gg; nell'ucello delle tempeste codatorcuta (B): dall'Inghilterra al Canada in 14 gg; nell'albatross di Laysan (C): dalle Filippine all'isola di Midway in 32 gg.



sole combinato con il calcolo dell'ora solare locale (teoria di Matthews o dell'arco solare). Tutte queste ipotesi di metodi comparativi non hanno trovato conferme sperimentali, sicché vi è da dubitare che in realtà vi siano animali capaci di vera navigazione con il metodo comparativo.

Il caso di *homing* da luoghi sconosciuti che è stato più profondamente analizzato è quello del colombo viaggiatore, che combina l'acquisizione di informazioni durante il trasporto passivo con l'uso di una mappa, acquisita indirettamente e suscettibile di essere usata anche al di là dell'area familiare.

Il colombo può rientrare da un luogo da cui è già stato rilasciato in base alla memoria sia del paesaggio sia della direzione di volo. Da luoghi sconosciuti il colombo può invece tornare solo se ha l'apparato olfattivo intatto: i colombi resi anosmatici con i più diversi metodi sono incapaci di orientamento verso casa e di *homing*. Da questo fatto non si deve però dedurre che il colombo possa percepire, anche da decine o centinaia di chilometri, gli odori della colombaia o delle aree circostanti. Si deve ammettere invece che sono gli odori locali, quelli del luogo dove il colombo è stato trasferito, che lo informano della sua posizione rispetto a casa. Ciò ha condotto all'ipotesi secondo cui i colombi acquisirebbero una conoscenza delle caratteristiche olfattive delle aree circostanti il luogo dove sorge la colombaia in base ad informazioni portate dai venti. In tal modo verrebbe costruita una «mappa olfattiva» in cui un certo odore, o complesso di odori, è associato al vento di Nord e alla direzione di Nord, un altro al vento e alla direzione di Sud e così via. Portato lontano dalla sua colombaia, l'animale, sia durante il viaggio, sia sul luogo di rilascio, percepirà odori che ha associato con determinate direzioni e potrà capire in quale direzione viene dislocato o è stato trasferito.

La verifica di questa ipotesi è stata realizzata impedendo o alterando l'associazione tra gli odori portati dal vento e la loro provenienza. In un primo esperimento (fig. 5.12a) i colombi viaggiatori vennero allevati in normali gabbie cubiche ai cui spigoli erano posti dei pannelli in vetro che deflettevano il vento all'interno delle gabbie in senso orario od antiorario, a seconda della loro disposizione. Con pannelli posti a 45°, si ha una deviazione effettiva di circa 70° così che un vento proveniente ad esempio da Nord, veniva percepito dai colombi come in arrivo da Est-Nord-Est (o rispettivamente da Ovest-Nord-Ovest). In base all'ipotesi olfattiva, questi colombi dovevano compiere quindi una errata associazione tra vento e odori, con il risultato di costruirsi una mappa distorta e di compiere errori d'involò di circa 70° rispetto alla direzione di casa. Ciò è quello che in effetti si ottenne in diverse serie sperimentali condotte a distanze variabili da 9 ad oltre 100 km dalla colombaia, in piena coincidenza con l'ipotesi di partenza.

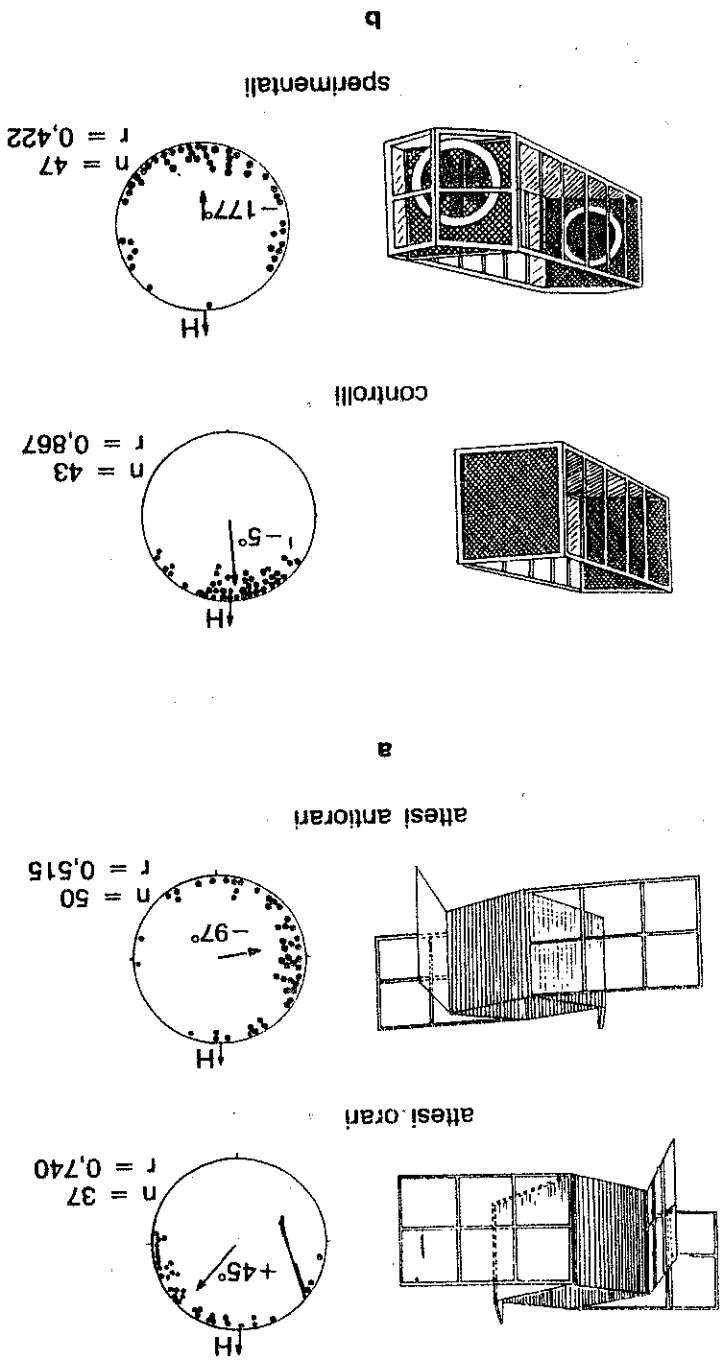


Figura 5.12 Due test per verificare l'ipotesi di navigazione olfattiva del colombo viaggiatore. **a.** In alto, voliere munite di pannelli deflettori del vento; **b.** In basso, voliere a corridoio con ventilatori. I diagrammi circolari indicano l'orientamento medio, cumulato rispetto alla direzione di casa (H) posta a 0° , assunto in più rilasci dai vari gruppi di colombi (da F. Papi).

In un secondo esperimento (fig. 5.12b) venne usata una voliera «a corridoio» al cui interno una coppia di grossi ventilatori poteva automaticamente generare una corrente d'aria nel senso opposto a quello verso cui stava spirando il vento. In questo caso, un vento di Nord veniva percepito come proveniente da Sud e viceversa, con l'effetto che la mappa olfattiva ne risultava rovesciata. Una analoga voliera senza ventilatori, in cui gli uccelli potevano fare una normale esperienza nel vento naturale, fungeva da controllo. Anche in questo caso i risultati dei rilasci confermarono l'atteso, con i colombi soggetti ad inversione del vento che sceglievano una direzione d'involò opposta a quella di casa, mentre i colombi di controllo erano normalmente orientati.

Le migrazioni

La migrazione è un fenomeno di vasta portata che interessa animali di differenti gruppi zoologici, sia terrestri che d'acqua dolce o marini. Essa consiste di un movimento attivo e di massa, orientato direzionalmente, che comporta un cambiamento temporaneo dell'habitat specifico. La migrazione può interessare tutti gli individui di una specie, o solo alcune popolazioni, o anche solo parte degli individui di una o più popolazioni. In ogni caso il fenomeno migratorio determina lo spostamento del baricentro della specie. Diversi autori insistono sulla ciclicità dell'evento, escludendo quindi dal termine migrazione gli spostamenti che non hanno una periodicità regolare e determinata e che non comportano il ritorno all'area di partenza degli stessi individui o dei loro discendenti.

Questi casi si definiscono invece come emigrazioni e sono di regola coincidenti con fenomeni di sovrappollamento. Ne troviamo esempio nei movimenti delle locuste (*Locusta*, *Schistocerca*, *Doctostaurus*), del lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) e di vari Lepidotteri, quali *Ascia monuste*.

Nell'ambito delle migrazioni in senso stretto, si possono distinguere migrazioni continue e discontinue. Le prime sono esemplificate dai nomadismi, in cui si ha spostamento regolare e costante di una popolazione lungo itinerari fissi per percorso e direzione. Tipiche migrazioni continue sono quelle delle renne (*Rangifer t. tarandus*), dei caribù (*R. t. arcticus*) e delle grandi mandrie di Ungulati nelle steppe africane. Migrazioni continue di tipo «circolare» sono state segnalate nell'orso polare (*Thalarcos maritimus*), che segue più o meno passivamente i movimenti di deriva oraria del pack artico (fig. 5.13) e, un tempo, nel bisonne americano (*Bison bison*).

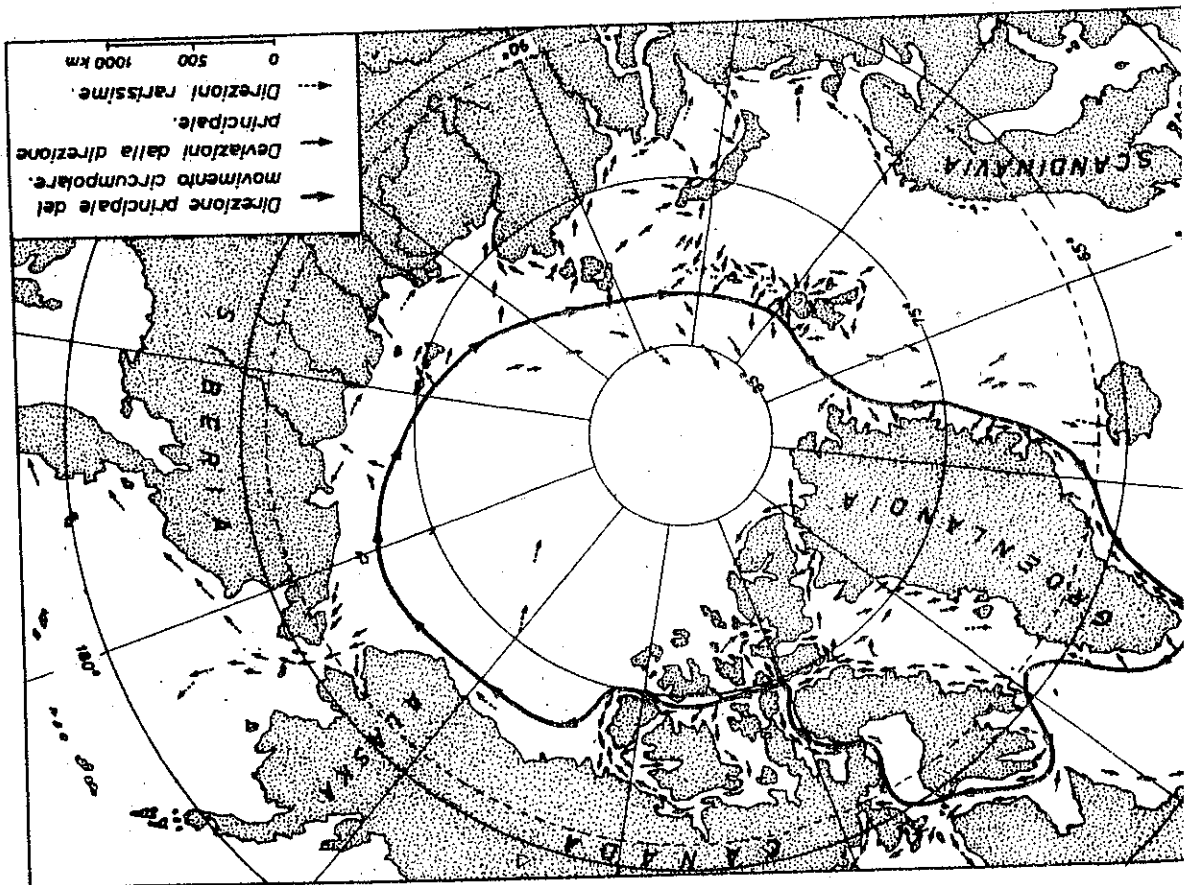


Figura 5.13
Migrazione circolare continua dell'orso polare (da S. Pedersen).

Le migrazioni discontinue implicano movimenti pendolari tra aree diverse. La periodicità può essere legata ai ritmi di luce-buio (migrazioni giornaliere), a quelli di marea (migrazioni tidali), o a quelli stagionali e (migrazioni stagionali). Le migrazioni degli uccelli sono stagionali e comportano lo spostamento da un'area di riproduzione (quartiere estivo o nuziale) ad una di svernamento (quartiere invernale o contronuziale). I migranti mostrano spesso una spiccata «fedeltà» per i luoghi che essi hanno occupato in precedenza, sia nei quartieri estivi che in quelli invernali.

In certi uccelli (storno, colombaccio) i quartieri estivi ed invernali non sono distanti tra loro (migratori a corto raggio), altri (migratori su lunga distanza) compiono invece voli di considerevole lunghezza, spesso con rotte pluridirezionali, superando ostacoli geomorfologici importanti (fig. 5.14).

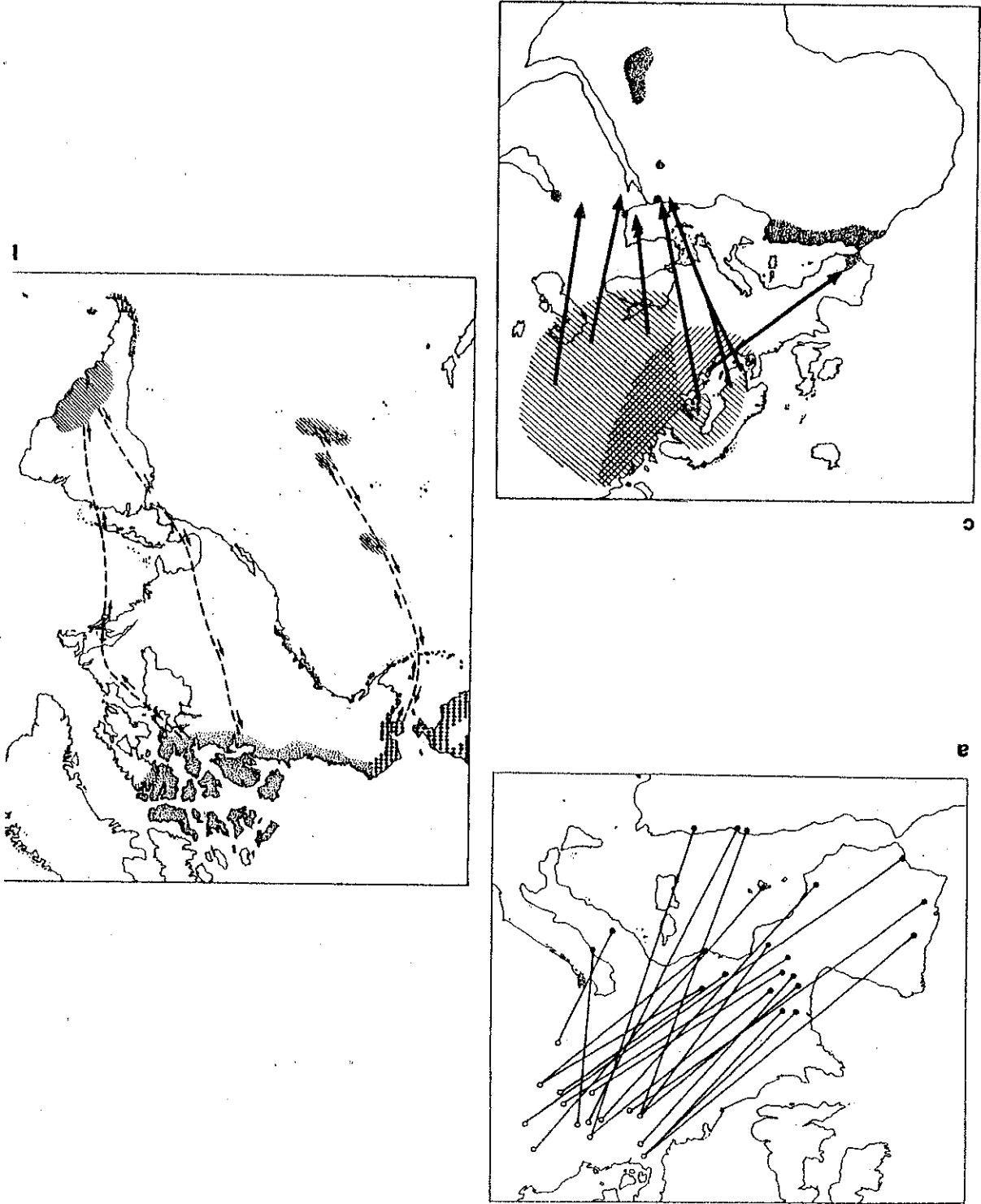


Figura 5.14 Esempi di migrazione negli uccelli: luoghi di invernamento (archi) e di ripresa (punti) nel toro, un migratore a corto raggio (a); rotte tra aree di nidificazione e di svernamento nel piviere americano (b) e nella gru (c).

Lo studio delle migrazioni è stato fatto da lungo tempo catturando singoli individui e marcanoli opportunamente con anelli numerati, targhette, colori, così da riconoscerli in una eventuale ricattura. In questo modo sono state ricostruite le rotte migratorie di un gran numero di specie sia terrestri che acquatiche.

Gli spostamenti migratori possono essere seguiti anche con il radar nel caso degli uccelli, o con varie metodologie telemetriche, compresa l'osservazione a mezzo satellite di animali muniti di trasmettenti adatte.

Sempre per gli uccelli molti caratteri dell'evento migratorio sono stati studiati in laboratorio, grazie ad una loro caratteristica, quella dell'inquietudine migratoria. Essa si manifesta come una particolare attività motoria (satelli, tentativi di fuga) in esemplari ingabbiati ed è particolarmente evidente negli uccelli di abitudini diurne che compiono però i voli migratori di notte. In gabbia essi diventano attivi quasi in continuazione e la loro attività è spesso orientata nella giusta direzione di migrazione ed ha una durata che spesso è proporzionale a quella del reale spostamento in natura. La direzionalità dell'attività può essere registrata con le classiche gabbie di Wiltshko o con gli imbui di Emlen (fig. 5.15).

Si può pensare che specie con abitudini migratorie abbiano preso origine da specie o da popolazioni sedentarie. Una tappa intermedia potrebbe essere considerata il comportamento erratico, che si manifesta con spostamenti non regolari nelle stagioni meno favorevoli. Il passaggio dalla condizione sedentaria o erratica a quella migratoria è un fenomeno graduale, per cui migrano dapprima solo una parte degli individui di certe popolazioni, poi intere popolazioni nell'ambito della specie, e infine, ove la migrazione sia generalmente vantaggiosa, tutti gli esemplari della specie. All'origine di molti comportamenti migratori vi è il peggioramento stagionale degli equilibri energetici (disponibilità di cibo, consumo nella termoregolazione) e la possibilità di trovarne migliori altrove. La migrazione deve dunque comportare costi energetici e tassi di mortalità inferiori a quelli della sedentarietà; se la situazione evolve in senso contrario, il comportamento migratorio si estingue per la minore *fitness* del migrante. Il comportamento migratorio ha una base genetica, che può determinare la soglia degli stimoli cui l'animale risponde con la migrazione.

Le diverse forme di migrazione, per cui si va dagli spostamenti giornalieri del plancton in differenti strati d'acqua al viaggio della rondine di mare dall'Artide all'Antartide, sono condizionate dalle capacità locomotorie delle singole specie e dalle caratteristiche ecologiche dell'habitat.

Il comportamento migratorio può essere regolato nel suo svolgimento temporale da fattori esterni ed interni. Esistono infatti cicli migratori che cessano in mancanza di questi. Altri invece sono regolati da cicli fisiologici endogeni capaci di manifestarsi autonomamente anche in condizioni

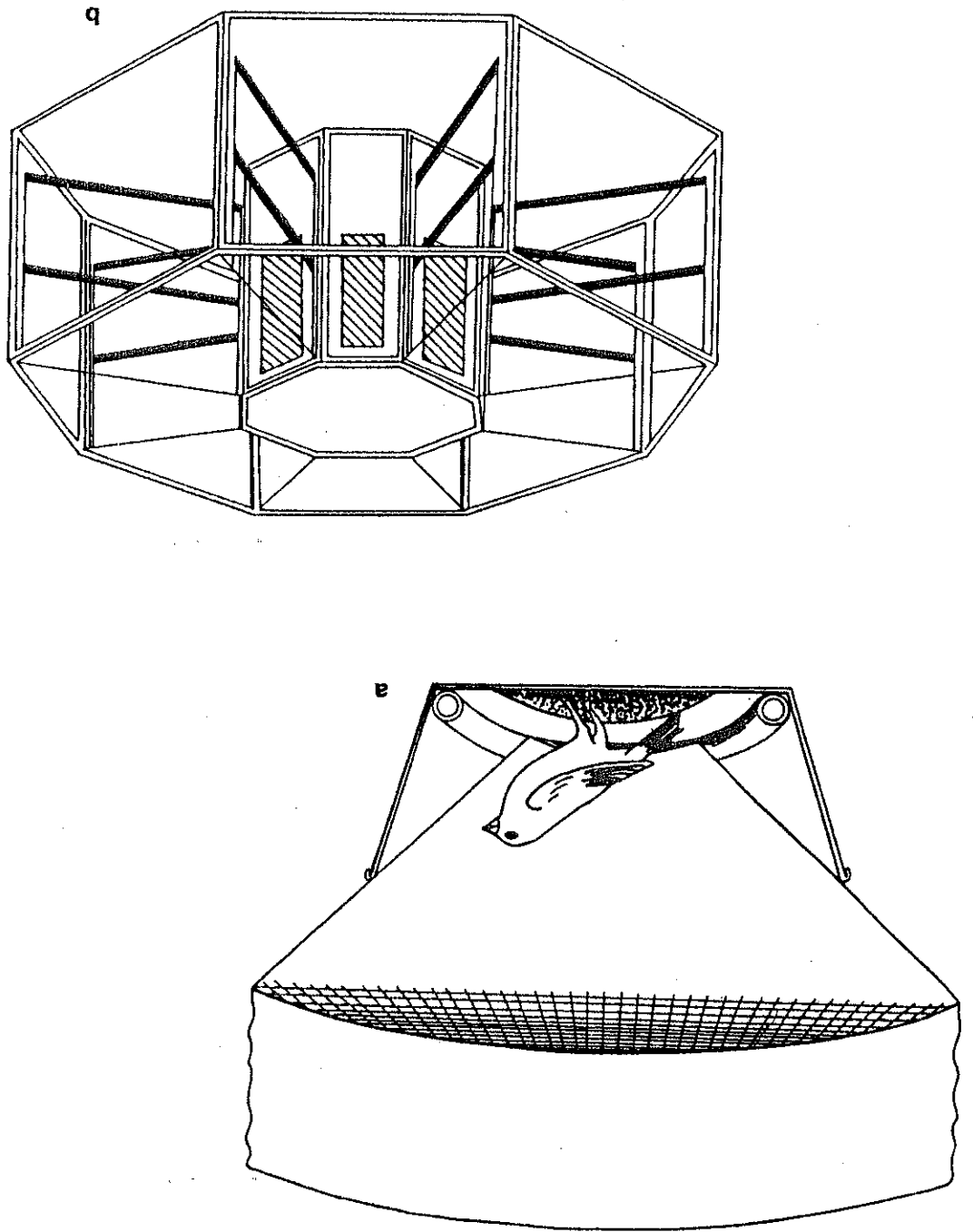


Figura 5.15 Apparecchiature sperimentali per misurare le preferenze direzionali di un migratore ingabbiato: **a** = imbuto di Emien; **b** = gabbia di Wiltschko. Nella prima l'animale, inumidendosi le zampe nell'inchiodo di cui è imbevuto il tampono in basso, lascia sulla carta che tappezza le pareti dell'imbuto le tracce dei suoi tentativi di fuga e quindi la sua rotta intenzionale. Nella seconda del microinterruttori sotto ai posatoi (*barre nere*) registrano automaticamente i movimenti dell'uccelletto (da S. Emien e W. Wiltschko).

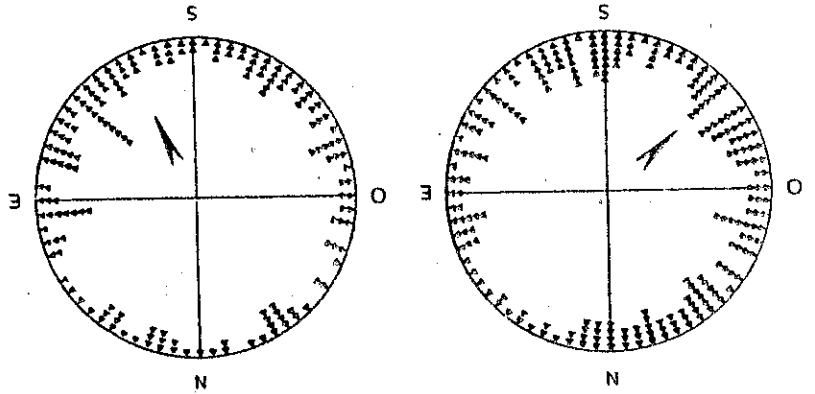
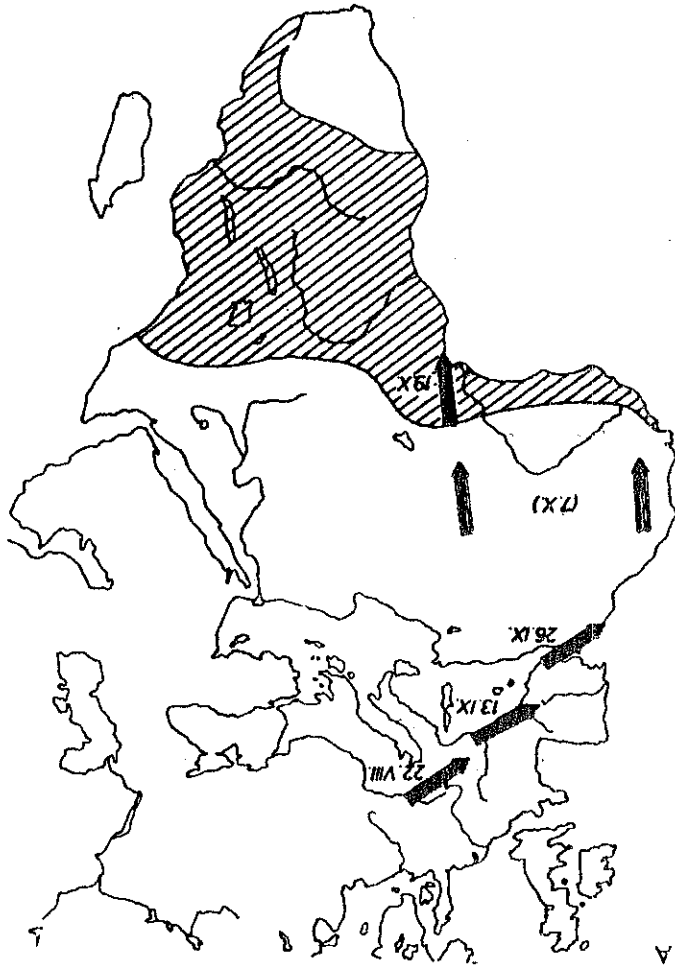


Figura 5.16
Nella cartina è rappresentato l'andamento della rotta migratoria del beccafico verso i quartieri di svernamento africani (area tratteggiata). Nei diagrammi circolari è riportato l'orientamento durante l'inquietudine migratoria in beccafichi giovani allevati a mano in agosto-settembre (a sinistra) e ottobre-novembre (a destra); ogni punto nel diagramma rappresenta la direzione media di un individuo in una notte, la freccia la risultante generale. I numeri sulla mappa indicano le date in cui sono state rilevate le direzioni di transito dei beccafichi (da E. Gwinner e W. Wiltischko).

costanti e controllate. In maniera analoga sono regolati i fenomeni che accompagnano la migrazione (maturazione delle gonadi, muta delle penne, accumulo di grassi, ecc.). Quando la regolazione è endogena, i fattori ciclici esterni agiscono come sincronizzatori delle periodicità biologiche spontanee.

Come evento direzionale, la migrazione è guidata da diversi sistemi di orientamento, più o meno complessi e spesso opportunamente integrati. Così come un collembo che sale in superficie la notte e migra sotto il fogliame marcescente di giorno seguirà una semplice fototassia negativa,

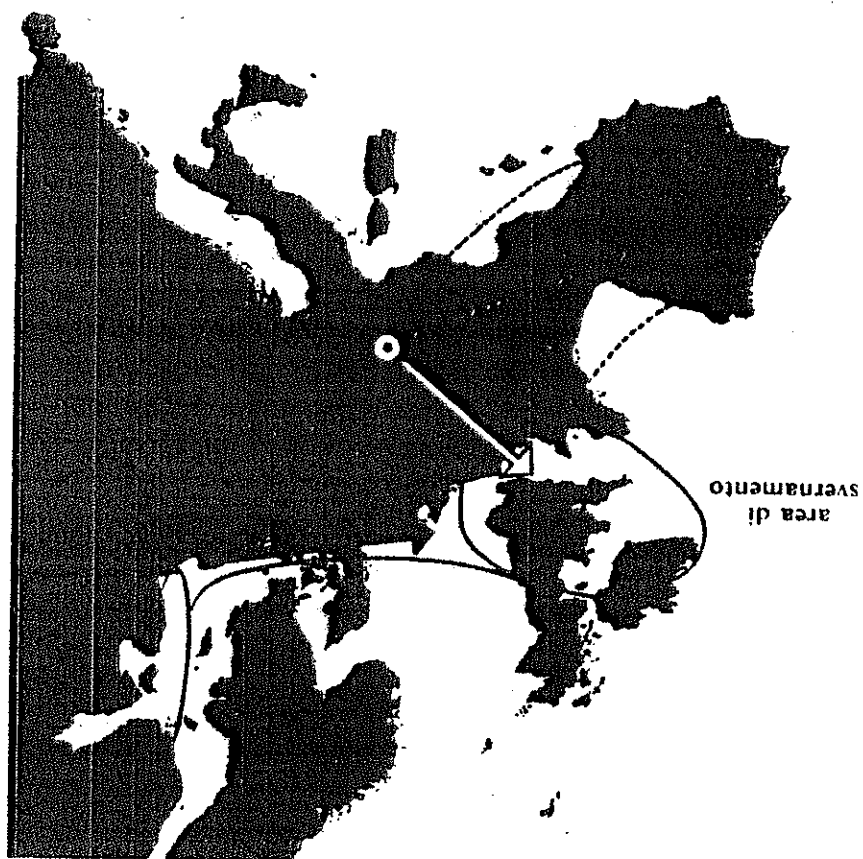


Figura 5.17

Stormi catturati in Olanda durante la migrazione autunnale (*freccia nera*) e trasportati in Svizzera dove furono inanellati e rilasciati. Gli esemplari giovani, nati in primavera, vennero ricatturati entro l'area tratteggiata, mostrando di aver continuato a volare secondo la primitiva rotta di migrazione (orientamento direzionale). Gli adulti furono ricatturati invece nella naturale area di svernamento: essi avevano operato una opportuna correzione di rotta dopo lo spostamento, evidenziando facoltà di vera navigazione (da A.C. Perdeck).

ben più complesso sarà il comportamento quando si debbano coprire più lunghe distanze per raggiungere obiettivi di estensione limitata. È noto l'uso sia di sistemi di pilotaggio che di bussolari per intraprendere o mantenere rotte opportune. Tuttavia, in molti casi, la regolazione spaziale nella migrazione è sconosciuta. Nell'anguilla europea (*Anguilla anguilla*), il tragitto oceanico delle larve dal Mar dei Sargassi alle nostre coste è passivo, ad opera della Corrente del Golfo, mentre per la risalita nei fiumi entrerebbero in gioco meccanismi reotattici e di orientamento chimico. Analogamente nei salmoni che dal mare tornano a riprodursi nel preciso fiume ove nacquero, l'avvicinamento alle coste sarebbe guidato da un meccanismo bussolare solare. Il riconoscimento del fiume e del ruscello in cui risalire sarebbe invece basato su una elevata sensibilità olfattiva che permetterebbe di riconoscere qualità salienti delle acque nate (composizione ionica, elementi organici disciolti) evidentemente memorizzate in fase giovanile.

In varie specie di piccoli passeriformi (beccafico, capinera) si sa che l'informazione sulla rotta da tenere nella migrazione è innata, e poiché lo è anche quella sulla durata del volo (come dimostrato anche da esperimenti di incrocio) si deve concludere che gli animali hanno una informazione genetica che consente un orientamento vettoriale. Nel beccafico tenuto in cattività sin dalla nascita si può osservare un cambiamento della tendenza direzionale all'epoca della migrazione autunnale. Le direzioni preferite sono SO e poi SSE e ciò corrisponderebbe alle due rotte tenute sull'Europa occidentale fino a Gibilterra e poi in Africa occidentale (fig. 5.16).

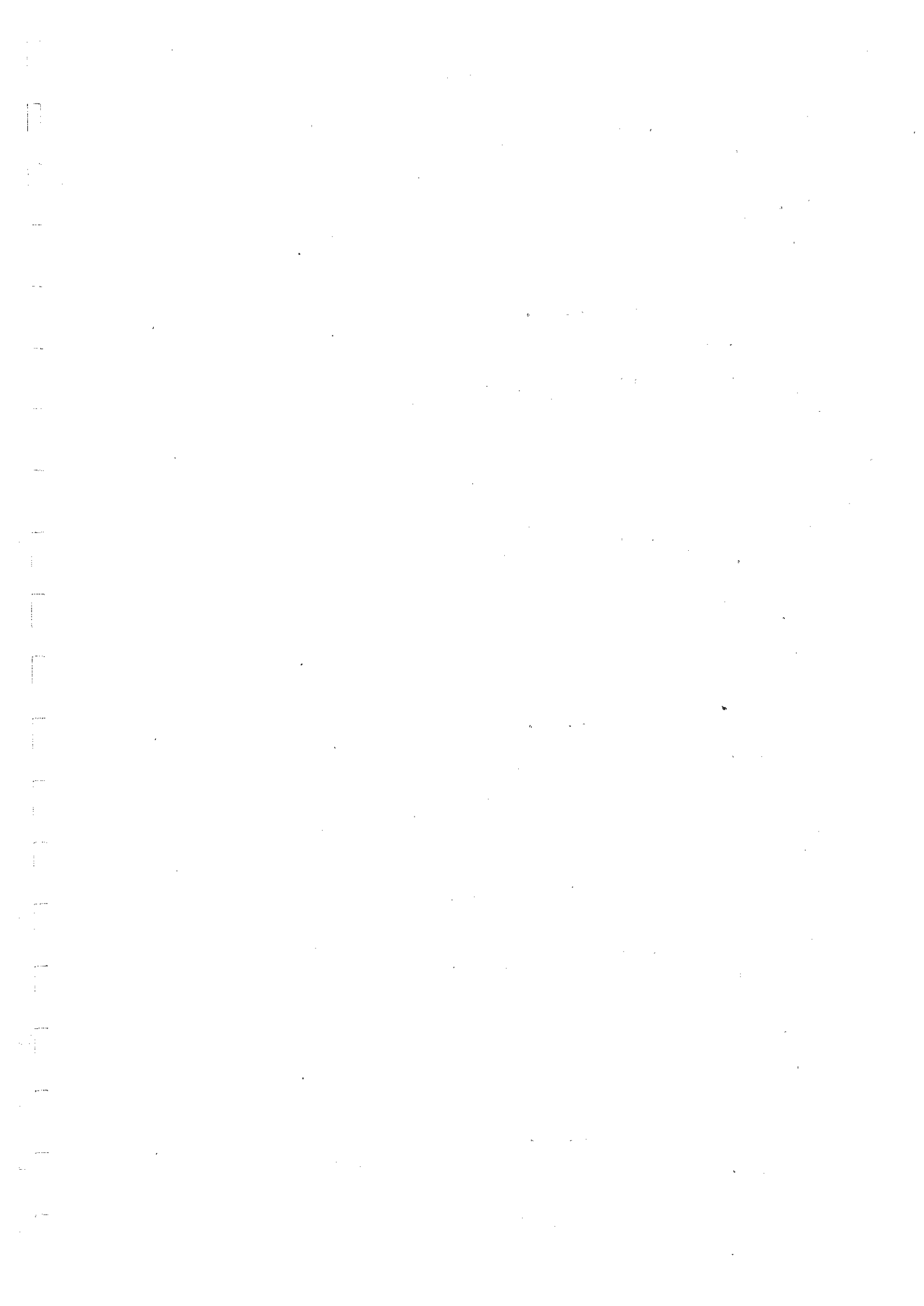
Il pilotaggio e i sistemi bussolari non sono sufficienti a spiegare tutti i fenomeni relativi all'orientamento dei migratori. Forti dislocamenti dovuti a venti trasversali o dirottamenti operati sperimentalmente, possono essere compensati dagli uccelli. Negli stormi, ad esempio, questa capacità è posseduta dagli adulti: dislocati durante la migrazione essi, a differenza dei giovani, riescono a compensare il trasferimento fuori rotta (fig. 5.17). Questa capacità è un esempio di vera navigazione ma, nel caso particolare, re, sono ignoti i meccanismi che la consentono. Un'analisi approfondita del comportamento di navigazione è stata operata solo nel caso del colombo viaggiatore (pag. 98).



9317

Testi in italiano consigliati

- Baldaccini N.E. (1986), *Il Colombo viaggiatore*, Bologna, Edagricole.
- Beck B.B. (1980), *L'abilità tecnica degli animali*, Torino, Boringhieri.
- Bonner J.T. (1983), *La cultura degli animali*, Torino, Boringhieri.
- Chauvin R., Chauvin M. (1978), *Il comportamento degli animali*, Roma, Laterza.
- Cloudsley-Thompson J. (1980), *Le migrazioni animali*, Novara, De Agostini.
- Continenza B., Somenzi V. (1979), *L'etologia*, Roma, Loescher.
- Curio E. (1981), *Etologia della predazione*, Torino, Boringhieri.
- Dawkins R. (1979), *Il gene egoista*, Bologna, Zanichelli.
- Dessi F. (1981), *L'etologia*, Firenze, Le Monnier.
- Eibl-Eibesfeldt I. (1976), *I fondamenti dell'etologia*, Milano, Adelphi.
- Griffin D.R. (1984), *Cosa pensano gli animali*, Roma, Laterza.
- Heymer A. (1987), *Dizionario di etologia*, Roma, Armando.
- Hinde R.A. (1980), *Il comportamento degli animali*, Bologna, Edagricole.
- Hinde R.A. (1984), *Etologia e suoi rapporti colle altre scienze*, Milano, Rizzoli.
- Krebs J.R., Davies N.B. (1987), *Ecologia e comportamento animale*, Torino, Boringhieri.
- Immelmann K. (1988), *Introduzione all'etologia*, Torino, Bollati Boringhieri.
- Lorenz K. (1971), *Evoluzione e modificazione del comportamento*, Torino, Boringhieri.
- Lorenz K. (1974), *L'altra faccia dello specchio*, Milano, Adelphi.
- Lorenz K. (1980), *L'etologia*, Torino, Boringhieri.
- Lorenz K. (1980), *Il cosiddetto male*, Milano, Garzanti.
- Lovati S. (1980), *Etologia di campagna*, Torino, Boringhieri.
- Mainardi D. (1974), *L'animale culturale*, Milano, Rizzoli.
- Mainardi D. (1988), *L'etologia caso per caso*, Milano, Mondadori.
- Manning A. (1985), *Il comportamento animale*, Torino, Boringhieri.
- Mondella F., a cura di (1984), *Il concetto di istinto da Darwin a Lorenz*, Milano, Unicopli.
- Oliviero A. (1982), *Biologia e comportamento*, Bologna, Zanichelli.



- Pardi L. (1979), *Orientamento degli animali*, Enciclopedia del Novecento, vol. IV, Roma, Istituto dell'Enciclopedia Italiana.
- Poll M. (1981), *Psicologia animale e etologia*, Bologna, Il Mulino.
- Thorpe W.H. (1983), *L'etologia. Origine e sviluppi*, Roma, Armando.
- Tinbergen N. (1984), *Naturalisti curiosi*, Milano, Rizzoli.
- Tinbergen N., Tinbergen E.A. (1989), *Bambini autistici*, Milano, Adelphi.
- Verga M., Carezzi C. (1981), *Il comportamento degli animali domestici*, Bologna, Edagricole.
- Von Frisch K. (1976), *Il linguaggio delle api*, Torino, Boringhieri.
- Wickler W. (1988), *I dialetti degli animali*, Torino, Bollati Boringhieri.
- Wilson E.O. (1979), *Sociobiologia*, Bologna, Zanichelli.
- Zanforlin M. (1974), *Tecniche di ricerca sul comportamento animale*, Torino, Boringhieri.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100



Note