

Etologia moderna

Dipartimento di
BIOSCIENZE
E TECNOLOGIE AGRO-ALIMENTARI
E AMBIENTALI **UNITE**



N. Tinbergen, K. Lorenz, C. von Frisch

Prof.ssa P. Lucidi
Ricevimento: dopo lezione o previo appuntamento
plucidi@unitn.it

1

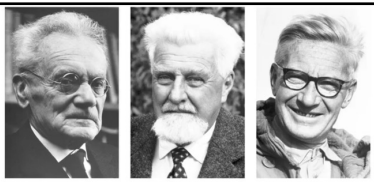


Photo from the Nobel Foundation archive.
Karl von Frisch
Prize share: 1/3

Photo from the Nobel Foundation archive.
Konrad Lorenz
Prize share: 1/3

Photo from the Nobel Foundation archive.
Nikolaas Tinbergen
Prize share: 1/3

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1973 was awarded jointly to Karl von Frisch, Konrad Lorenz and Nikolaas Tinbergen "for their discoveries concerning organization and elicitation of individual and social behaviour patterns"

2



Nikolaas Tinbergen
L'Aia, 1907
Oxford, 1988

- Teoria dell'istinto (Nobel 1973)
- Studi sui gabbiani (beccheggio pulcini)
- Psicopatologia umana-autismo
- Originalità (modelli o zimbelli)

3

LE QUATTRO DOMANDE DI TINBERGEN



5

Nikolaas Tinbergen, nel suo articolo del 1963 «*Sugli scopi e sui metodi dell'etologia*», ha definito quattro categorie per le spiegazioni del comportamento animale. Gli studiosi le suddividono in cause prossime e cause remote.

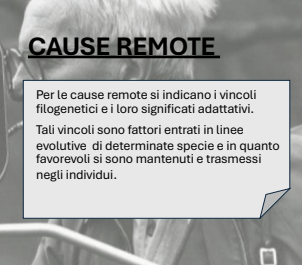
CAUSE PROSSIME

Per le cause prossime si possono dare due interpretazioni:

- Spiegazione meccanicistica: cosa ha scatenato il comportamento.
- Spiegazione ontogenica: insieme delle esperienze vissute da un individuo durante la sua vita.

CAUSE REMOTE

Per le cause remote si indicano i vincoli filogenetici e i loro significati adattativi. Tali vincoli sono fattori entrati in linee evolutive di determinate specie e in quanto favorevoli si sono mantenuti e trasmessi negli individui.



6

Nikolaus Tinbergen Le 4 domande:



- Qual è la causa fisiologica, meccanismo di controllo? quali sono gli eventi sensoriali, neurali e motori che hanno dato luogo al comportamento?
- Qual è la sua funzione adattativa, l'utilità attuale? qual è il valore di sopravvivenza del comportamento, che favorisce il suo mantenimento all'interno della popolazione moderna?
- Come si sviluppa nel tempo (ontogenesi)? come è iniziato e come si è strutturato nel tempo il comportamento durante l'accrescimento dell'individuo?
- Qual è la sua storia evolutiva (filogenesi)? da quale tratto ancestrale si è sviluppato il comportamento durante l'evoluzione della specie?

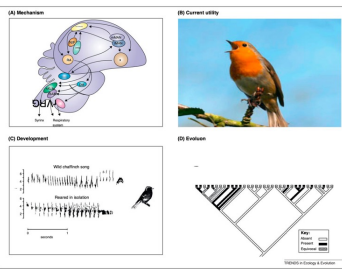
7

(A) Meccanismo di controllo: scoperto il "sistema del canto", un circuito neurale ben mappato.

(B) Utilità attuale: gli uccelli cantano principalmente per promuovere le proprie qualità.

(C) Sviluppo (ontogenesi): negli uccelli canori il canto viene appreso durante un periodo sensibile, quando sono predisposti ad apprendere i canti dei conspecifici.

(D) Evoluzione (fitogenesi). Le caratteristiche del canto variano lungo le linee filogenetiche, come ad esempio i clic nei canti degli orioi.




8

Ontogenesi del canto degli uccelli

Peter Marler (1928-2014; passero corona bianca)

Mentre il chicchirichì del gallo e il tubare delle tortore dipendono da meccanismi innati, i maschi degli uccelli canori devono "imparare a cantare". L'apprendimento avviene in più fasi:

- *modello grezzo* (alla schiusa)
- fase di memorizzazione → *modello esatto*
- fase motoria (*subcanto*) e riascolto → *canto plastico* → *canto completo* (cristallizzato)



Il canto completo è specie, quando serve per segnalare il proprio territorio con differenze di poche frasi tra maschi di territori confinanti.

Canto di corteggiamento: l'elevata plasticità del canto negli uccelli canori li rende soggetti adatti alla ricerca sull'etologia e la neurobiologia dell'apprendimento vocale. Sono comuni forti differenze individuali e dialetti locali. La predisposizione ad acquisire nuovi canti sembra persistere per tutta la vita in alcune specie, mentre in altre è limitata a periodi sensibili relativamente brevi. L'apprendimento può avvenire con un numero sorprendentemente ridotto di esposizioni al canto.

Si verifica l'imitazione di altre specie, ma, data la possibilità di scelta, si tende a preferire i canti della stessa specie. Le fasi di subcanto e di "canto plastico" dello sviluppo motorio sembrano essere tappe obbligatorie nell'ontogenesi.

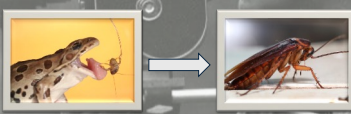
9

CAUSA (meccanismo di controllo)

Questa domanda serve ad identificare quali fattori scatenanti (sensoriali, neurali e motori) hanno generato un comportamento di «reazione» da parte dell'animale. Cerca di comprendere i meccanismi fisiologici che causano una determinata azione o comportamento in un individuo.

Si colloca nella categoria «cause prossime» in quanto sono quelle che avvengono nell'immediato creando implicazioni nella vita dell'individuo.

Tinbergen credeva che la comprensione delle cause del comportamento animale fosse fondamentale per poter comprendere la biologia degli animali e, più in generale, la natura stessa.



11

ONTOGENESI (sviluppo del comportamento nel tempo)

È la storia dello sviluppo individuale, cioè la sequenza di trasformazioni attraverso le quali la maggior parte degli animali passa dallo stadio iniziale (zigote) alla forma adulta.

Come si è sviluppato il comportamento durante la vita dell'individuo? In che modo è stato influenzato dall'esperienza e dall'apprendimento? Tale comportamento è innato o appreso?



12

FILOGENESI (storia evolutiva)

La filogenesi studia l'evoluzione di un comportamento, il tratto ancestrale da cui esso si sviluppa comparando specie correlate e specie evolute nello stesso ambiente.

Un carattere particolarmente vantaggioso può essere riscontrato in più specie e più volte nel corso della filogenesi.

Un dato comportamento riscontrato in pochi individui può essere trasmesso nel corso delle generazioni per poi diventare comune alla gran parte della specie.



13

VALORE ADATTATIVO (utilità attuale)

In psicologia e in etologia si intende ciò che riguarda o favorisce il processo di adattamento.

In senso biologico, per avere successo un animale deve sopravvivere e procreare. Gli animali dotati di un sistema nervoso sviluppato raggiungono tali obiettivi attraverso il comportamento. Ciò significa che la natura sceglie gli animali che si comportano in modo adattativo. La capacità di apprendere e mettere in atto comportamenti adattativi attribuisce all'animale un netto vantaggio nel suo ambiente naturale.



14

Istinto

Capacità di un animale di completare un comportamento complesso in risposta a uno stimolo incontrato per la prima volta

Moduli motori ereditati (N. Tinbergen)

21

Etologia naturalistica-ISTINTO

Lo studio del comportamento istintivo (non influenzato da esperienze precedenti) è un argomento cardine dell'etologia, da non confondersi con "impulsivo"

Esso è geneticamente determinato (INNATO) e caratteristico della specie

Si contrappone al comportamento acquisito o appreso (influenzato da esperienze)



22

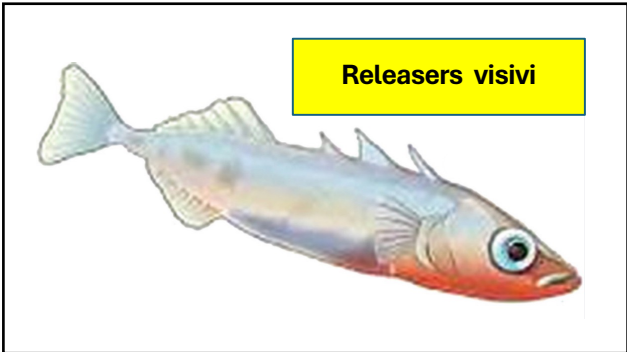
Caratteristiche dei comportamenti innati

- **specificità:** ogni organismo ha il comportamento istintivo caratteristico della sua specie;
- **uniformità e costanza:** è uniforme tra i vari membri della specie e costante per tutta la durata del ciclo vitale;
- **preformazione:** si manifesta fin dalla sua prima esecuzione nella sua forma completa e definitiva;
- Un'analisi classica del comportamento istintivo è stata fatta da N. Tinbergen sul pesce spinarello; da quest'analisi è sorto il concetto di **stimolo chiave** o evocatore, cioè di entità stimolanti che fanno scattare l'inizio di una trama motoria stereotipata.

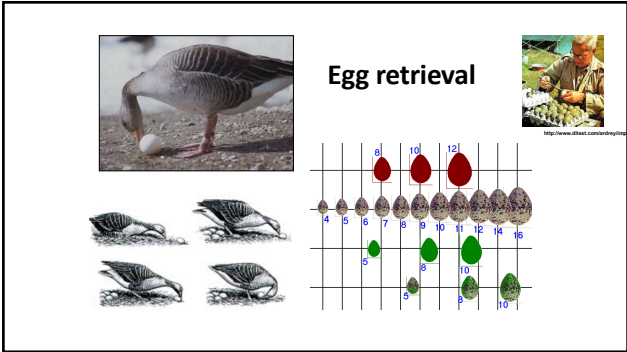
23



24



25



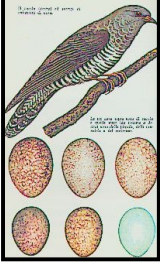
29

Cuculus canorus

Il cuculo ha cambiato ospiti*:

- prima del 1990, ritornando dall' Africa, deponeva le uova nei nidi di uccelli residenti o di migratori di breve distanza come il pettirosso, lo scricciolo o la passera scopaiaola
- attualmente preferisce visitare i nidi di migratori a lunga distanza come lui, quali per esempio il canaricione o la cannaiaola, con una frequenza maggiore del 10 per cento.

La nuova abitudine è una scelta dettata dalla necessità di trovare specie con un ciclo riproduttivo analogo al suo per l' aumento della temperatura negli ultimi decenni che ha provocato un considerevole anticipo della riproduzione delle specie residenti e dei migratori di corta distanza



*Lo dimostra una ricerca pubblicata su Proceedings of the Royal Society dove si confronta il parassitismo del cuculo dal 1850 al 2009.

35

Cuculus canorus


Il cuculo arriva pertanto in ritardo - quando nei nidi degli uccelli che parasita le uova sono ormai schiuse e i piccoli nati. Lo sfasamento di tempi ha portato ad avere meno occasioni di riprodursi e a incrementare il suo parassitismo nei riguardi dei migratori a lunga distanza che si sono visti diminuire la propria prole.



Altri volatili hanno cambiato drasticamente il proprio comportamento a causa dei mutamenti climatici. I merli, ad esempio, come le rondini in alcune regioni della Spagna, sono diventati sedentari. Le città offrono ambienti favorevoli anche per gli uccelli migratori: disponibilità di cibo, temperature più alte e il vantaggio di essere nel posto della riproduzione prima della primavera

36

Infants



Adolescents

Saint Bernard
Komondor
Maremma
Great Pyrenees

Object players

Hounds
Retrievers
Poodles

Healers-stalkers

Collies

Healers

Huskies
Corgis

Developmental stages of the dog

Caratteri neotenici

Wild type adult

Coyotes
Jackals

45

CARATTERI NEOTENICI comportamentali

- Ricerca di contatto fisico
 - es. abbraccio in seguito a shock emotivo
- Bacio (trofallassi)
- Anche gli animali sono sensibili ai segnali infantili delle altre specie, es l'uomo
 - es. bambini selvaggi (adozioni interspecifiche)

48

Releasers uditivi

Lo stimolo uditivo cruciale che innesca il comportamento materno (come la cura, la cova e l'alimentazione) in una tacchina è il pigolio ad alta frequenza dei pulcini appena nati.



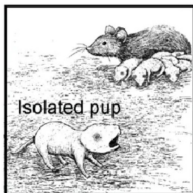
Schleidt (1960) ha dimostrato che le tacchine sorde (o il cui udito è stato bloccato sperimentalmente) non rispondono a questi segnali acustici. Di conseguenza, possono trattare i propri pulcini come intrusi ostili o ignorarli completamente, spesso arrivando a ucciderli perché non ricevono il necessario "stimolo releaser".

Schleidt, W. M., & Schleidt, M. (1960). Disturbances of the mother-child relationship in turkeys due to hearing loss. *Behavior*, 16(1-2), 3-13

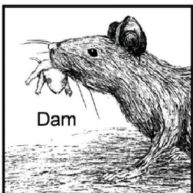
51

Integrazione releasers

REVIEW ARTICLE
Integration of olfactory and auditory cues eliciting parental behavior
Diana E. McRae^{1,2} | Valentin Andreu^{1,2} | Blanca Innes-Marín^{1,2}



Isolated pup



Dam



Naive virgin

Animals retrieving (cohoused <12h)

(C)

Virgins retrieving (cohoused 0-3 days)

Chemical and Brain Plasticity
Behavior, Physiology, and Brain Control
The Wiley Online Library on Wiley.com
DOI: 10.1111/brv.12111

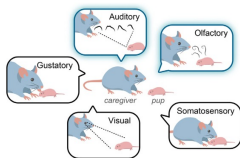
52

DOI: 10.1111/j.1365-3113.2017.05337.x
REVIEW ARTICLE WILEY

Integration of olfactory and auditory cues eliciting parental behavior

Briana R. McRae^{1,2} | Valentine Andreu^{1,2} | Bianca Jones Marlin^{1,2,3}

Le cure parentali sono cruciali per la sopravvivenza di tutte le specie di mammiferi. Data l'importanza evolutiva delle cure, questo repertorio comportamentale deve essere supportato da circuiti neurali innati ma anche capaci di apprendimento e flessibilità, adattandosi alle mutevoli esigenze ambientali. Nei roditori, le cure parentali vengono attivate dalla percezione di segnali emessi da un cucciolo. Le interazioni tra chi si prende cura del cucciolo e il cucciolo sono spesso composte da stimoli sensoriali multimodali che richiedono ai caregivers di integrare diverse modalità sensoriali.



Il sistema uditivo è dinamico nel contesto del comportamento parentale grazie alla sua dimostrata plasticità neurale dipendente dall'esperienza. I cambiamenti sono guidati non solo dall'esperienza del parto naturale e dell'allevamento dei cuccioli, ma anche dalla trasmissione sociale dell'allattamento, dall'osservazione della cura dei cuccioli e dall'accoppiamento neuromodulatorio nelle femmine vergini di topo.

55

Releaser sociali

- Gli stimoli scatenanti sociali sono stimoli biologici significativi che svolgono un ruolo importante nella manifestazione di comportamenti ritualizzati. Coinvolgono sensi chimici, visivi, uditivi e inducono vari tipi di risposte:
 - comportamento sessuale
 - comportamento materno
 - comportamento antipredatorio

Gli stimoli scatenanti sociali sono generalmente considerati più complessi nella loro natura e nella risposta che provocano rispetto ai releaser semplici o supernormali, che si basano su semplici caratteristiche strutturali o movimenti che innescano un singolo schema di risposta stereotipato.

56

STIMOLI TATTILI

- Il senso del tatto può rappresentare uno stimolo releaser e scatenare comportamenti innati
 - riflesso immobilità
 - deviazione coda
 - inarcamento dorso



57

Sensi chimici

- Olfatto
- Gusto

Logo olfattivo

ARCHITETTURE OLFATTIVE
Le architetture olfattive sistema Scent Company costruiscono le dimensioni emozionali entro cui ogni esperienza diventa unica e indimenticabile. Tutti gli spazi possono diventare una architettura olfattiva scegliendo il sistema Scent System più idoneo.

■ Amaro
■ Acido / Aspro
■ Salato
■ Dolce
■ Umami

58

Bulbi olfattivi negli animali non umani

■ Cerebral hemispheres
■ Cerebellum
■ Medulla oblongata
■ Pituitary gland
■ Optic tectum
■ Olfactory bulb

60

Feromoni

4-Ethyltolanal
Primer pheromone

Olfactory receptor

GPCR pathway

Reproductive neuroendocrine system

61

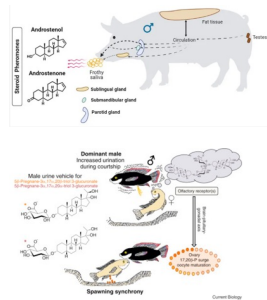
Azione intraspecifica: **Feromoni**

- Messaggeri chimici disciolti in sostanze organiche (liquidi o "solidi" biologici): **sudore, urine, secrezioni vaginali, feci**
- Composizione chimica varia: **aldeidi, chetoni, alcoli, acidi etc.**
- Alcuni non sono biologicamente attivi: hanno bisogno di combinarsi ad altri feromoni o subire un'elaborazione microbica
- Veicolati da aria, acqua e più o meno persistenti su oggetti (marcatura)
- Classificazione:
 - Scatenanti (releasers)
 - Innescanti (primers)
- Non agiscono su chi li produce, non sono ormoni!

63

Fonti

- Seni paranasali o ghiandole anali
 - Gh. sopracaudali (steroidodipendenti), sottocaudali
 - Gh. regione del collo
 - Ghiandole periorali/mento
 - Gh. lacrimali
 - Ghiandole metatarsali, tarsali, interdigtali, podali
 - Ghiandole sebacee linea intermammaria, areolari
 - Ghiandole nel padiglione auricolare
 - Gh. prepuzio
 - Vagina
- URINA, FECI, SALIVA, SECREZIONI VAGINALI ETC.



64

Applicazioni pratiche



- Controllo non tossico dei parassiti: per es., rilasciando feromoni sessuali femminili sintetici in un meleto, i maschi della carpocapsa del melo non riescono a trovare le femmine per fecondare le loro uova (riducendo così il numero di bruchi, che causano danni).
- A differenza dei pesticidi ad ampio spettro, la specificità dei feromoni sessuali non tossici minimizza l'impatto ambientale: predatori come ragni e coleotteri carabidi non vengono influenzati. Ogni anno vengono protetti oltre 10 milioni di ettari di meleto grazie all'utilizzo dei feromoni.
- Finora, i principali bersagli sono stati le falene e i coleotteri dannosi. In futuro, anche i nematodi e gli insetti vettori di malattie potrebbero essere controllati tramite i feromoni, per es. i feromoni dei roditori potrebbero un giorno sostituire i rodenticidi tossici.

65

Intercettazioni e inganni

- I feromoni, possono essere "intercettati". Quando alcuni ricercatori in California hanno posizionato delle trappole per testare sul campo i feromoni di aggregazione dei coleotteri della corteccia, hanno catturato anche 600.000 coleotteri predatori. In seguito si è scoperto che i predatori avevano sviluppato recettori olfattivi altamente sensibili ai feromoni delle loro prede.



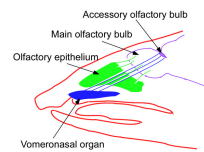
Anche le piante possono usare inganni chimici: le orchidee hanno fiori che imitano l'aspetto e i feromoni di una particolare specie di ape femmina. L'insetto maschio tenta l'accoppiamento, raccoglie un pacchetto di polline che, passando a una seconda orchidea della stessa specie, fertlizza il fiore.



66

Organo vomeronasale

- Organo doppio cilindrico, davanti e sotto il setto nasale
- **Samba** ne siano sprovvisti gli uccelli, i cetacei e alcuni primati, uomo compreso
- Le cellule sensoriali sono simili a quelle olfattive p.d. e prendono contatto con le cellule mitrali dei bulbi olfattori accessori
- Connessioni con il sistema limbico



68

- Gli stimoli olfattivi vengono ricevuti dall'epitelio olfattivo principale (MOE, viola) e dall'organo vomeronasale (VNO, rosso).



- Il ganglio di Grueneberg (rosa), che rileva lo stress nei conspecifici, è raffigurato sulla punta del naso.

- Il VNO, situato sul palato, rileva sostanze chimiche non volatili o lipofite che vengono convogliate dalla lingua attraverso un poro nel tetto della bocca. Gli odori chimici volatili vengono aerosolizzati più facilmente e viaggiano più indietro nella cavità nasale per raggiungere il MOE sui turbinati.

- Le proiezioni dei neuroni sensoriali del VNO e del MOE vengono ricevute rispettivamente dal bulbo olfattivo accessorio (AOB) e dal bulbo olfattivo principale (MOB), situati nel cervello. Il segnale viene quindi trasmesso ad altre strutture del sistema limbico, tra cui l'amigdala (verde), il nucleo del letto della stria terminale (BNST, blu) e l'ipotalamo (Hypo, giallo).

69

Classificazione (releaser/primers)

- Feromoni sessuali
- Feromoni di appagamento (apaisina)
- Feromoni gregari
- Feromoni di pista
- Feromoni di allarme
- Feromoni di marcatura dello spazio

Feromonoterapia

How the product works: Sprays 50 to each bottle of Feliway! - Calms down nervous and stressed animals - Calms down cats in multi-cat households - Click 2018

70

Frazioni feromonalni gatto per feromonoterapia

Feromone	Origine	Funzione principale
F3	Ghiandole facciali	Marcatura ambientale, senso di familiarità
F4	Ghiandole facciali	Riconoscimento sociale e accettazione
Cat Appeasing Pheromone	Ghiandole mammarie	Tranquillante, appagante, rassicurante

La felinina è un aminoacido prodotto dal gatto e da altri felidi. È precursore del feromone 3-mercapto-3-metilbutan-1-olo (MMB).

La felinina è presente sia nei maschi che nelle femmine, compresi gli esemplari castrati, anche se con livelli molto diversi, apparentemente legati al testosterone.

71

Flehmen


La percezione dei feromoni è un fenomeno attivo.



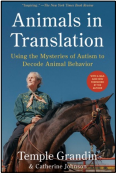
L'organo vomero nasale non è facilmente accessibile durante la normale respirazione e per essere stimolato deve essere aperto così che i feromoni possano legarsi ai recettori



73

Temple Grandin (1947-)

<http://www.grandin.com/>



82

Jane Goodall (1934-2025)




Principali scoperte

1. **Uso e fabbricazione di strumenti (1960):** Goodall osservò David Greybeard togliere le foglie da un ramoscello per pescare termiti in un formicaio. Ciò mise in discussione la definizione di "uomo creatore di strumenti" e spinse lo scienziato Louis Leakey ad affermare: "Dobbiamo ora ridefinire l'uomo, ridefinire lo strumento, o accettare gli scimpanzé come esseri umani".
2. **Gli scimpanzé onnivori:** prima delle sue ricerche, gli scienziati credevano che gli scimpanzé fossero strettamente erbivori. Lei scoprì che cacciano e mangiano carne.
3. **Comportamenti sociali complessi:** Goodall osservò che gli scimpanzé creano legami familiari a lungo termine, si scambiano "abbracci" e "baci" per confortarsi, hanno complesse gerarchie sociali e, a volte, brutali guerre comunitarie.
4. **Personalità individuali:** sfidando le norme scientifiche dell'epoca, diede un nome ai suoi soggetti (es. David Greybeard, Flo, Fifi) invece di numerarli, sostenendo che possedevano personalità, menti ed emozioni uniche.

85