

1. INTRODUZIONE

DOMANDE DI TIMBERGEN :

1. **FUNZIONE:** Si indaga sulla funzione che il comportamento ha sull'adattamento, il che equivale a comprendere se il comportamento accresca o no la capacità di sopravvivenza e le possibilità procreative dell'individuo.
2. **EVOLUZIONE:** O filogenesi del comportamento, ci si chiede come esso sia andato modificandosi nel tempo.
3. **CAUSAZIONE:** Ci si chiede quali siano i processi fisiologici coinvolti nel fenomeno osservato, ovvero: che cosa avviene nell'organismo quando l'animale si comporta in un determinato modo?
4. **SVILUPPO:** L'ultimo quesito riguarda lo sviluppo del comportamento osservato e la sua ontogenesi, ovvero l'insieme di tutte quelle fasi attraverso cui l'individuo riesce a sviluppare le capacità per metterlo in pratica.

Interazione genetica e ambiente attraverso diverse modalità, durante tutta la vita

SISTEMA NERVOSO

L'unità fondamentale è costituita dal neurone, composto di un corpo cellulare e ramificazioni da cui riceve informazioni (dendriti) e le invia (assone) sotto forma di impulsi elettrici che delle giunzioni (sinapsi) può diventare di natura chimica.

Alla base della trasmissione vi è la depolarizzazione, generata da piccoli potenziali postsinaptici (PPS) sufficienti per trasmissioni su breve distanza ma che necessitano la generazione di un potenziale d'azione per distanze maggiori.

- **SOMMAZIONE** più PPS possono sommarsi in maniera temporale (tempi diversi) o spaziale (fonti diverse) per generare un potenziale d'azione
- **FACILITAZIONE** più potenziali d'azione continui generano risposte sempre più intense (maggiore trasmettitore) es. mobbing reclutamento motorio
- **INIBIZIONE** tramite iperpolarizzazione. Fondamentale ai fini del coordinamento del comportamento (es. muscoli antagonisti, moduli comportamentali). L'integrazione implica stabilire priorità, ai fini della risoluzione di situazioni conflittuali.

Principi comuni a vari livelli

RIFLESSI considerati moduli comportamentali

TEMPO DI LATENZA fra la somministrazione dello stimolo e l'esecuzione della risposta (inversamente proporzionale all'intensità dello stimolo) **REBOUND**

CONTROLLO MEDIANTE RETROAZIONE funzionale al mantenimento del sistema omeostatico (controllo del risultato)

Necessità di coesione fra le varie discipline

1. Le stesse domande possono insorgere sui vari livelli
2. I diversi livelli di analisi non sono mai completamente distinti

2. LO SVILUPPO DEL COMPORTAMENTO

ONTOGENESI: LO SVILUPPO DEL COMPORTAMENTO.

Collegamento fra la formazione del sistema nervoso e l'emergere di un repertorio comportamentale, che in ogni singolo istante deve essere perfettamente funzionale, quindi tramite modificazioni correlate al ciclo vitale dell'organismo.

Es. metamorfosi completa -> implica repertori comportamentali distinti, interagenti con diversi ambienti. Alla metamorfosi vi è completa riorganizzazione.

Ne consegue che alcuni moduli comportamentali operanti in momenti precisi della vita di un individuo vengano poi eliminati o riciclati, entrando a far parte della locomozione dell'adulto (es. riflesso collottola)

Inoltre, la via attraverso cui si sviluppa il comportamento difficilmente è univoca, ma sottoposta a fattori innescanti di natura genetica o ambientale:

-sviluppo imenotteri, es. api mellifere in regine/operaie in funzione dell'alimentazione

-sviluppo cavallette in gregarie/solitarie

-sviluppo sessuale dei mammiferi in funzione della presenza/assenza del cromosoma sessuale Y

ISTINTO

L'**istinto** è definito in termini di moduli comportamentali, costituenti risposte prefissate ed ereditarie (innate) che si sviluppano insieme al tessuto nervoso e possono evolvere nel corso della generazione per adeguare il comportamento all'ambiente.

Si contrappone all'**apprendimento**, processo che porta alla modificazione del comportamento tramite l'esperienza, in cui l'adattamento ha quindi luogo nel corso della vita dell'individuo.

CONTESTO BIOLOGICO:

- **Istinto**: utile in organismi con cicli vitali brevi (es. comportamenti vespe *Monobia*) in cui vi è poco tempo per l'apprendimento
- **Apprendimento**: funzionale in organismi longevi, offre la flessibilità utile ad affrontare varie modificazioni ambientali

NB. Anche l'apprendimento può dar vita a comportamenti stereotipati -> Lorentz osserva topiragno che imparano geografia del territorio al punto di evitare gli ostacoli anche dopo che siano stati rimossi
Anche i comportamenti istintivi possono essere appresi -> *Galah* allevati da *Cacatua* mostrano moduli comportamentali specifici dei cacatua

Categorizzazione utile allo studio ma non totalmente adeguata alla descrizione

La via per la comprensione dell'origine di un comportamento si risolve inevitabilmente attraverso un esame delle modalità di interazione di influenze genetiche e ambientali.

Un primissimo metodo è rappresentato dall'esperimento di Kaspar Hauser, che consiste nell'allevamento in totale isolamento di un individuo e nella successiva valutazione del comportamento al momento della maturità, comparato con quello dei conspecifici cresciuti in condizioni normali.

Il problema è che l'informazione che ne ricaviamo riguarda i fattori **non** importanti ai fini dello sviluppo del comportamento, ma non quelli realmente implicati.

Es. Gottlieb: germani reali allevati in isolamento mostrano una preferenza per i richiami della madre, che potrebbe sembrare istintiva. Altri esperimenti rivelano la necessità degli anatrocchi di udire i propri richiami all'interno dell'uovo per lo sviluppo della preferenza.

GENETICA E COMPORTAMENTO

Senza alcun dubbio la genetica è implicata nello sviluppo del comportamento ma non è facile la comprensione della modalità di azione, conseguenza della "distanza" fra gene e prodotto finale.

Evidenze:

- comportamento degli ibridi fra *Agapornis personata* e *roseicollis* nella raccolta del materiale per la costruzione del nido -> dimostra la potenza delle istruzioni genetiche nello sviluppo di particolari meccanismi neurali.
- Identificazione di gene e prodotto che induce la secrezione dell'ormone della ovodeposizione in *Aplysia*, responsabile dell'esecuzione di moduli stereotipati e specifici che non si osservano in nessun altro momento del ciclo vitale.
- *Drosophile* "mosaico" (ginandromorfi), costituite da cellule maschili e femminili, dimostrano che il comportamento può essere determinato dalla presenza di geni particolari, in particolari tipi di cellule: il "pulse song" viene prodotto esclusivamente se il ganglio mesotoracico contiene cellule maschili.
- Tempo di recettività di femmine di zanzare *Aedes atropalpus* in due popolazioni: GP precoci mentre TEX più lente, gli ibridi mostrano tempi intermedi, dovuto ad un gene autosomico semidominante. Poiché in TEX si può anticipare la recettività tramite somministrazione dell'ormone giovanile, la differenza è probabilmente dovuta ad una modificazione nella tempistica della produzione ormonale.

Lo sviluppo della maggior parte dei tratti comportamentali sarà sotto il controllo di molti geni, generando una variazione **continua**, piuttosto che discontinua, nell'ontogenesi del comportamento (es. classificazione aggressività nei topi).

SVILUPPO E MODIFICAZIONI DEL SISTEMA NERVOSO

Le modalità di sviluppo del sistema nervoso sono influenzate da fattori esterni quanto genetici.

(es. sistema uditivo dei germani reali innescato da esperienza uditiva, occhio dei mammiferi da esperienza visiva → importanza dell'ambiente anche in fasi precoci)

Lo sviluppo comportamentale ha luogo di pari passo con i normali processi ontogenetici: la crescente complessità strutturale si associa ad un sempre più ricco repertorio comportamentale, emergente in maniera spontanea ed in risposta a stimoli esterni.

- **Sviluppo graduale**: il Grillo presenta tracce di impulsi nervosi ritmici caratteristici del volo dal 7° stadio, sempre più sviluppato e completo ad ogni muta.
- **Metamorfosi completa**: nella Sfinge del tabacco i motoneuroni della muscolatura vengono riciclati, alcuni innervando sempre gli stessi muscoli, altri sviluppando nuovi processi che innervano la muscolatura di nuova formazione dell'adulto.

La maggior parte dei neuroni sensoriali connessi ai peli sensoriali nella larva, invece, muore al momento dell'impupamento, mentre un gruppo va a innervare recettori specializzati localizzati sull'addome che innescano un riflesso flessorio esclusivo di questo stadio vitale.

Lo sviluppo dei moduli comportamentali è quindi correlato alla modificazione e morte dei neuroni, che ne rappresentano la base morfofunzionale. Sebbene dia un'idea di "prestabilito" esiste una considerevole flessibilità: la base genetica stabilisce delle regole generali al programma di sviluppo, senza che il progetto sia determinato in tutti i suoi punti:

- Nelle cavallette gli assoni dei neuroni sensoriali provenienti dagli arti in formazione emergono da cellule contenute nei peli sensoriali e stabiliscono connessioni con il sistema nervoso centrale. I primi, i pionieri, usano cellule speciali, situate a intervalli lungo la via, come indicatori di percorso. A man a mano che l'arto cresce e si allunga gli indicatori si distanziano e in seguito gli assoni non se ne servono più.
Flessibilità riguardo le modalità di formazione delle connessioni sinaptiche delle fibre sensoriali.

ORMONI E SVILUPPO PRECOCE

Le prime fasi dello sviluppo sessuale implicano modificazioni ontogenetiche che interessano il sistema nervoso e hanno fondamentali conseguenze comportamentali. Inoltre è un chiaro esempio della presenza di vie alternative percorribili, in cui lo sviluppo morfologico e comportamentale viene precocemente indirizzato tramite un evento scatenante.

- Alcuni pesci conservano la possibilità di passare da una via ad un'altra (es. *Anthias* e *pesce pagliaccio*)
- Nei vertebrati l'interruttore, sebbene di diversa natura, è invece permanente:
 - In alcuni rettili è controllato dalla temperatura alla quale si sviluppano le uova
 - Negli uccelli e mammiferi il controllo è di natura genetica.

In particolare nei mammiferi, il differenziamento morfologico e comportamentale dello sviluppo sessuale non è determinato al momento della fecondazione ma più tardi, tramite un interruttore ormonale che stimola l'ipotalamo durante un determinato momento, detto **periodo critico**, la cui natura ed estensione varia molto fra le specie. La presenza/assenza dell'ormone durante il periodo critico determina la via (sia ormoni maschili che femminili causano mascolinizzazione degli embrioni)

- Topi: periodo critico fino a uno/due giorni dalla nascita. L'esposizione all'ormone causa l'espressione del comportamento maschile nelle femmine e de-femminizzazione (sterilità).
 - > diversi livelli di testosterone negli embrioni a seconda del sesso di quelli adiacenti, genera variabilità che permette di affrontare varie situazioni
- Primati: periodo critico a metà gestazione. Scarsi segni di de-femminizzazione.

Generalmente si considerano assenti ulteriori processi di crescita o divisione a carico del sistema nervoso negli adulti dei vertebrati, ma alcune ricerche dimostrano che è invece possibile che sotto il controllo ormonale la morte neuronale sia seguita da neurogenesi:

- Nel *canarino* sono stati evidenziati cambiamenti stagionali nelle regioni del cervello che controllano il canto, in particolare a carico dei nuclei HVC e RA, sotto il controllo del testosterone. Modificazioni associate all'attività canora stagionale come all'apprendimento di nuovi tipi di canto

ESPERIENZE PRECOCI E DIVERSITA' DEL COMPORTAMENTO PARENTALE

Diversi studi dimostrano l'influenza delle esperienze precoci

- Uccelli: sincronizzazione schiusa della quaglia tramite suoni
- Mammiferi: maggiore isolamento e dipendenza dallo stato fisiologico della madre (es. influenza dello stress)

Difficile studio, ambiente da laboratorio "toglie" qualcosa (infatti topi in ambienti arricchiti hanno cervello più pesante e più ricco di connessioni)

Interazioni fra genitori e prole, l'entità è estremamente variabile, anche all'interno dei mammiferi (marsupiali, conigli, tupaie, foche) poiché la selezione naturale può produrre, nel contesto ontogenetico, una vastissima gamma di specializzazioni opportunamente combinate con il ciclo vitale e l'ecologia della specie.

Il comportamento parentale è sviluppato in modo più ricco nei primati, animali longevi ed altamente sociali

Nelle scimmie *rehsus*, le madri sono molto rigide, per le prime settimane non permettono ai piccoli di allontanarsi e l'indipendenza viene raggiunta grazie ad entrambi.

- Isolate dopo la nascita non presentano normali risposte sociali
- Isolamento a 6 mesi: il piccolo viene "adottato" ma il suo comportamento si modifica nettamente (meno "sicuro") Al momento della reintroduzione della madre tornano istantaneamente a contatto e il recupero necessita di diverse settimane

La variazione può essere presente anche all'interno di una singola specie a seconda delle circostanze:

- Studio sui babbuini suppone relazione nelle differenze di comportamento (alimentare, esplorativo) con il tipo di cure materne: variabilità importante in ambiente variabile.

IL GIOCO

Comportamento presente nei giovani che tende ad estinguersi con l'età. Presenta un costo (fisico, di vigilanza), ma ha un ruolo nello sviluppo del comportamento, nonostante sia difficile identificare il meccanismo della sua influenza, a causa della difficoltà di privare un individuo del gioco senza privarlo di altri fattori come il contatto sociale.

- Esperimento naturale nei cercopitechi verdi: assenza del gioco in periodi di siccità, ma non si evidenziarono differenze comportamentali
- Nei gatti si evidenziano due fasi: 1) Fra 4/7 settimane, fra gattini e madre. 2) Dall'8 settimana incentrata sull'ambiente. Inoltre se si induce lo svezzamento precoce i piccoli reagiscono intensificando il consumo dei cibi solidi e si accelera l'instaurarsi di attività di gioco e se ne aumenta l'intensità, rivelando la necessità di questo comportamento nello sviluppo dell'indipendenza.

Ogni gruppo ha un proprio repertorio (es. cornate fra ungulati, finte lotte fra carnivori) e nei felini sembra improntato allo sviluppo di abilità predatorie.

NB. A volte partecipano gli adulti, esplicitando la loro intensione tramite particolari posture (es. inchino)

IMPRINTING

Concetto introdotto da Konrad Lorenz, come attaccamento ad una figura materna (**imprinting filiale**) e/o un partner sessuale (**imprinting sessuale**).

Il giovane animale non giunge del tutto privo di inclinazioni (negli uccelli prevalgono stimoli visivi e uditivi, nei mammiferi stimoli olfattivi).

Descritto come forma esclusiva di apprendimento (associativo) IRREVERSIBILE e limitato ad un PERIODO CRITICO. Ricerche successive mettono in luce la necessità di correzioni

- IRREVERSIBILITA': Oggetti di colore vivace di 2 tipi; dopo 3 giorni testarono l'attaccamento filiale e come era ovvio tutti mostrarono una nettissima preferenza per l'oggetto con cui erano cresciuti. Poi furono esposti per lo stesso

periodo di tempo ad un secondo modello e in un secondo test, eseguito dopo tale esposizione, tutti i pulcini mostrarono una preferenza ridotta per il primo oggetto-stimolo e un marcato spostamento di inclinazione per il secondo. Sicuramente il loro attaccamento non si era dimostrato completamente irreversibile. In un terzo test posero i pulcini al cospetto di tutti e 2 gli oggetti-stimolo e tornarono ad esibire una preferenza per il primo oggetto sebbene non al livello originale

- PERIODO CRITICO: la percezione dipende dai criteri che adottiamo .
Gottlieb dimostra che la lunghezza non è indipendente da fattori esterni: pulcini tenuti in isolamento rimangono sensibili più a lungo di quelli tenuti in gruppo. Questi inoltre, non rimanevano inerti ma si imprimevano gli uni sugli altri (importante in natura)

Il processo implica quindi la ricerca di un oggetto cospicuo, l'avvicinamento ed attaccamento ad esso funzionale all'apprendimento delle sue caratteristiche, in modo da essere in grado di operare una discriminazione tra familiare e non, operazione che coincide con il termine del periodo sensibile.

Che carattere ha il periodo sensibile? Continuo ad ogni stadio o circoscritto?

Probabilmente entrambe le caratteristiche, in maniera correlata al ciclo vitale: in animali longevi con infanzia prolungata l'esperienza produce effetti a tutti gli stadi ma difficilmente in maniera irreversibile, ma modificata dalle esperienze successive. In animali con cicli vitali brevi ha carattere più compresso, assumendo anche caratteristiche di irreversibilità.

IMPRINTING SESSUALE

Influenza delle esperienze precoci sulla scelta del partner sessuale. Gli interrogativi sono gli stessi dell'imprinting filiale (irreversibilità e periodo critico).

Ricerche sugli effetti di adozione incrociata fra *diamante mandarino* e *bengalino*: al test di preferenza i diamante mandarino allevato da bengalino corteggia la femmina bengalina, mostrando un imprinting sessuale apparentemente resistente a modifiche, come la costrizione ad accoppiamento con una conspecifica.

Ricerche successive dimostrarono che il **fattore cruciale** fosse il corteggiamento durante il test di preferenza, rimuovendo questa esperienza, infatti, l'accoppiamento con i conspecifici riduceva la preferenza per le femmine bengalino.

L'esperienza del test sembra consolidare l'imprinting alla nascita, ma mostra differenze nelle caratteristiche e scala temporale fra l'imprinting filiale e sessuale correlato alle diverse funzioni dei due meccanismi.

Non sorprende che l'imprinting sessuale sia rimandato al momento dello sviluppo del piumaggio, soprattutto e visto come forma di apprendimento dei dettagli di madre e fratelli che fungeranno da base per la scelta futura.

- Esperimento con quaglia giapponese, in cui i disegni del capo mostrano notevole variazione di base genetica, dimostra la ricerca di una discrepanza ottimale, che conduce ad un equilibrio fra l'evitamento dell'inbreeding e incroci troppo distanti.

NB. I parassiti di covata avranno evoluto altri metodi.

LO SVILUPPO DEL CANTO DEGLI UCCELLI

Il canto è considerabile come qualsiasi altro modulo comportamentale, in quanto costituito di una sequenza coordinata di attività muscolari che percepiamo come suono. Esempio dell'intreccio fra componenti ereditarie ed apprese.

Origine del canto?

Mentre *piccioni* e *colombi* sono in grado di esibire il loro repertorio perfino se resi sperimentalmente sordi, i *fringuelli* allevati in isolamento presentano un repertorio più semplice e meno variabile-> LE DIVERSE VARIANTI NON SONO GENETICAMENTE DETERMINATE MA DERIVANO DA UNA INFLUENZA ESTERNA.

Perché alcuni presentano un processo di apprendimento ed altri no?

L'equilibrio dipende dal ciclo vitale della specie. Es. l'apprendimento consente l'opportunità di distinguere gli individui

L'influenza è rappresentata dal canto di individui adulti?

Il canto dello *zigolo* presenta variazioni riconducibili a dialetti locali e i maschi isolati mostrano un canto semplice indipendente dalla regione di provenienza. E' stata dimostrata l'esistenza di un **periodo sensibile** compreso nei primi tre mesi in cui il giovane apprende le caratteristiche del proprio dialetto. Apparentemente viene ereditato uno schema di canto semplice, sensibile a modificazioni tramite apprendimento. Questa conclusione deve essere corretta alla luce del fatto che un giovane reso sordo prima di lasciare il nido produce una serie di suoni sconnessi. AD ESSERE EREDITATO E' LO STAMPO NEURALE, AL QUALE IL GIOVANE PARAGONA LE NOTE EMESSE TRAMITE UN MECCANISMO DI RETROAZIONE NEGATIVA: infatti questi uccelli cominciano a cantare tramite un sottocanto la cui intensità va via via aumentando.

Nello zigolo americano, lo sviluppo del canto termina qui.

LA VARIABILITA' NEI PROCESSI DI SVILUPPO RIFLETTE L'EQUILIBRIO FRA LE FUNZIONI ESPLETATE DAL CANTO

I *turdidi* rinnovano il proprio canto ad ogni stagione riproduttiva eliminando e integrando elementi, alcuni presi da altre specie o rumori ambientali.

L'APPRENDIMENTO DEVE INCLUDERE UN FATTORE RINFORZANTE

Es. nei parassiti di covata: il fattore di gratificazione è rappresentato dalla potenziale compagna (forma naturale del condizionamento operante)

INTERAZIONE SOCIALE COME STRUMENTO PER CONCENTRARE L'ATTENZIONE ED INFLUENZARE LO SVILUPPO DEL COMPORTAMENTO.

TRASMISSIONE CULTURALE COME FORMA DI SVILUPPO COMPORTAMENTALE

Supponiamo che un animale apprenda un comportamento completamente nuovo, che si dimostri più efficace rispetto a quello solitamente adottato. Il nuovo comportamento potrà essere imitato e quindi trasmesso alle generazioni successive, fino a sostituire completamente quello vecchio, e tutto questo senza che nel processo vi siano implicate modificazioni genetiche di sorta: piuttosto è evoluta una specie di "cultura". Questa evoluzione culturale è, ovviamente, indirizzata solo verso animali capaci di modificare il proprio comportamento attraverso l'imitazione e l'esercizio. Uno degli esempi più conosciuti di trasmissione culturale è rappresentato dall'abitudine di aprire le bottiglie di latte, acquisita nelle cinciallegre. Negli anni Venti si scoprì che gli uccelli saccheggiavano le bottiglie di latte consegnate sulla soglia di casa, aprendole per rubare la panna. Studiando la diffusione di tale pratica in tutta la Gran Bretagna, sembrò possibile dedurre che fosse stata inventata in 3 aree distinte di Londra, per poi diffondersi apparentemente per imitazione. In seguito si dimostrò che tale trasmissione poteva avere luogo anche senza imitazione, ossia senza che un uccello ne vedesse un altro nell'atto di aprire la bottiglia. Le cinciallegre, infatti, imparavano ad aprire i contenitori semplicemente vedendo il contenitore aperto; individui inesperti potevano apprendere questo comportamento anche solo osservandone i risultati, e non lo svolgimento. La trasmissione culturale può essere un potente fattore di modificazione del comportamento, rapido ed esteso. Sicuramente l'evoluzione culturale non deve essere considerata del tutto distinta dall'evoluzione su base genetica per selezione naturale, entrambi i processi infatti interagiscono. Le modificazioni culturali del comportamento potrebbero dunque condurre una specie a percorrere vie evolutive completamente nuove.

Affrontiamo il tema della causazione indagando STIMOLI e MOTIVAZIONE, rispettivamente le componenti esterne ed interne.

3. STIMOLI E COMUNICAZIONE

Il comportamento può essere così ben adattato alle modalità di vita di un animale che questo sembra "sapere" a quali stimoli rispondere, come e quando farlo. Questo "sapere" non implica che gli animali stiano consapevolmente pensando a quanto stanno facendo > semplici meccanismi inconsci sembrano in grado di dar luogo a ciò che potremmo chiamare conoscenza. Quando ci interroghiamo sulla causazione del comportamento, non facciamo che domandarci in che cosa consista questa conoscenza, e in che modo gli animali ne facciano uso.

L'attività decisionale si basa sicuramente sulle numerose informazioni ricevute dalle afferenze sensoriali, ma questo implica la necessità di una selezione all'interno delle informazioni, adeguando la scelta momento per momento.

STIMOLO

Può avere effetti immediati o ritardati (es. accumulandosi) tra cui è spesso difficile attuare una distinzione, causa sovrapposizione. Un altro effetto degli stimoli è l'orientamento del comportamento di un individuo in particolari direzioni: es. quantità fisiche fondamentali: luce, gravità. agiscono con continuità nell'arco di lunghi periodi di tempo, ma l'orientamento può riferirsi anche ad aspetti più transitori dell'ambiente: es. - orientamento maschio rispetto alla femmina

-orientamento vespa scavatrice

-orientamento del *ministro* con la stella polare per migrazioni (a seconda del periodo dell'anno,)

-orientamento delle *api* con il sole (a seconda del momento della giornata)-> tramite OROLOGIO INTERNO

Esperimenti con i piccioni spostando il loro orologio interno rivelano la capacità di correggere errori, dimostrando l'orientamento come **risposta a più stimoli** (es. per ministro implicato lo status ormonale e lunghezza del giorno).

PERTANTO IL TERMINE STIMOLO COPRE UN'AMPIA GAMMA DI MODALITA' GRAZIE ALLE QUALI FATTORI INTERNI ED ESTERNI VENGONO RILEVATI E VALUTATI SU MOLTE SCALE TEMPORALI DIVERSE.

CAPACITA' SENSORIALI DIVERSE

LA NATURA DEL MONDO PERCEPITO DA UN ANIMALE E' FORGIATA DALLE INFORMAZIONI CHE ESSO RICEVE DAI SUOI ORGANI DI SENSO

IL PROBLEMA DEL RICONOSCIMENTO DEI MODELLI

Il "problema" del riconoscimento dei modelli può essere scomposto in 2 sotto-problemi:

- 1) IL RICONOSCIMENTO DELLE SOMIGLIANZE fra configurazioni di stimoli diversi provenienti dallo stesso oggetto osservato da punti di vista differenti o in condizioni diverse.
- 2) La DISCRIMINAZIONE di configurazioni simili provenienti da oggetti differenti

Il riconoscimento dei modelli comporta numerose soluzioni adottate dagli animali, basate su un compromesso e soggette ad errori.

STIMOLI CHIAVE

Una soluzione riscontrata comunemente fra gli animali è quella di rispondere esclusivamente ad un unico elemento speciale, effettuando il riconoscimento attraverso uno o due aspetti chiave (es. "superficie lucente" per la deposizione delle uova nella libellula). Gli stimoli chiave forniscono pertanto un sistema semplice e sbrigativo per riconoscere modelli presenti nell'ambiente. Tuttavia, questo sistema presenta vantaggi e svantaggi: **Tinbergen** osservò che tali falsi positivi sono una delle caratteristiche più cospicue del comportamento innato :

- Gli *spinarelli*: risposta aggressiva nei confronti di un furgone rosso, normalmente diretta ad altri maschi conspecifici, in quanto rispondevano allo stimolo chiave del rosso.

- *Raganelle*: i maschi presentano richiami con due picchi di intensità ed in una specie affine è stato riscontrato che la capacità uditiva è sesso-specifica.
- *Rospo*: presentano 4 tipi di centri gangliari, ognuna reagisce a una particolare sezione del campo visivo complessivo. Il campo recettivo è suddiviso in un centro eccitatorio interno ed un anello inibitorio esterno. Le cellule rispondono in funzione della dimensione dell'oggetto: **Classe 1-2** sono attivate da oggetti piccoli (stimoli preda), **Classe 3-4** da oggetti grandi (stimoli-predatore) NB. Le cell gangliari estraggono informazioni fondamentali ma è il cervello ad operare la distinzione tra prede e predatori.

STIMOLI SUPERNORMALI

Da numerosi studi è emerso un fenomeno molto curioso: spesso è possibile fabbricare un modello che evoca nell'animale una risposta **maggior**e rispetto a quella normalmente indotta dal corrispondente oggetto naturale. (es. dimensione uovo, macchia rossa gabbiano reale, spinarelli, pubblicità)

Questi stimoli sono detti **supernormali** e si trovano in tutti i gruppi di animali, in quanto inevitabile conseguenza di sistemi di riconoscimento basati su un piccolo numero di stimoli.

PERCHE' NON E' STATO EVOLUTO UN METODO PER AGGIRARE QUESTI ERRORI?

1. TALMENTE RARI DA RISULTARE PRIVI DI IMPORTANZA: Molti esempi si riferivano a situazioni decisamente innaturali, circostanze che in natura si presenterebbero per nulla o raramente.
2. NON COMPORTANO COSTI TROPPO ELEVATI: Se gli errori sono relativamente rari, possono anche persistere: "effetto del nemico raro" (**Dawkins**).
3. GLI ERRORI NON SONO ERRORI: importanza degli stimoli chiave e supernormali nell'evoluzione della segnalazione animale, in cui semplici regole empiriche possono rappresentare la via. (es. runway selection, **Fisher**)

SITUAZIONI PIU' COMPLESSE

Parassiti di covata imprimono una pressione selettiva sugli ospiti > corsa agli armamenti tra parassiti ed ospiti.

RILEVAMENTO DI ASPETTI GENERALI

Una caratteristica che sembra esser diffusa è l'adattamento dei sistemi sensoriali a cogliere porzioni dell'ambiente ricche di informazioni.

Il meccanismo con cui gli animali riconoscono modelli complessi sembra prevedere uno stadio di riconoscimento di caratteri generali ed un successivo assemblaggio.

Occhio composto del *limulo* > gli ommatidi interagiscono tramite inibizione laterale in modo da accentuare i margini.

Ad un certo punto si arrivò all'idea di una gerarchia di processi in cui i rilevatori di livello inferiore alimentano rilevatori di caratteri via via più complessi di livello superiore → portò all'idea, errata, di una "cellula della nonna", ma abbiamo evidenze che ci spingono ad abbandonarla:

Nel lobo temporale della scimmia *rehsus* esiste una classe di neuroni che scaricano fino a 20 volte più rapidamente mentre l'individuo guarda un volto di scimmia/umano. Probabilmente sono implicati nel riconoscimento degli individui, che non è a carico di un solo neurone ma diffusa ad un insieme di essi.

COMUNICAZIONE

Tra i più importanti stimoli esterni vi sono quelli provenienti da altri individui della stessa specie. I segnali sono moduli comportamentali cospicui, spesso associati a strutture anatomiche evolute al fine di influenzare il comportamento dell'individuo che riceve il segnale (SEGNALI EVOLUTI A TALE SCOPO). Quando un individuo risponde ai segnali emessi da un altro, ha luogo una comunicazione.

Problematiche:

- discrepanza nel diverso uso del termine (es. Altmann e Hinde)
- non tutta la comunicazione assume la forma di un chiaro segnale con associata una chiara risposta (es. segnali di rango → dominanza associata a schemi di colorazione. La risposta dei subordinati può variare a seconda delle condizioni es. disponibilità di cibo)
- relazioni di dominanza consolidata → segnali minimi, ripercussioni su lungo periodo
- METACOMUNICAZIONE: segnale particolare, finalizzato a qualificare segnali successivi. Noto nei carnivori (es. coyote, cane, lupo) in cui si realizza tramite una postura ad "inchino" e nei primati tramite un'espressione facciale → utile ad evitare fraintendimenti.

L'EVOLUZIONE DEI SEGNALI

I segnali sono sottoposti a tre tipi di pressioni selettive:

1. Il mezzo attraverso il quale viene trasmesso

Nel contesto di una particolare modalità sensoriale la diversità dei segnali è spiegabile attraverso il riconoscimento dei vincoli imposti dal mezzo.

Segnali visivi → influenzati da:

- presenza/assenza della luce diurna, anche se alcuni animali hanno sviluppato diversi adattamenti (es. bioluminescenza in lucciole, pesci di profondità)
- assorbimento della luce in funzione della lunghezza d'onda (es. molti pesci blu perché in acqua penetra bene, coda bianca di conigli e cervidi)

Segnali sonori → degradazione maggiore della luce, in qualsiasi mezzo, sebbene segnali a bassa frequenza ne risentono meno.

Poiché nell'acqua il suono si attenua meno che nell'aria, in animali acquatici è ampiamente utilizzato (es. canti delle balene di dispergono per miglia)

Segnali chimici → ben sviluppati in insetti e mammiferi, a seconda della funzione

-sostanze volatili, si disperdono in breve tempo (es. formiche per segnalare la presenza di cibo)

-molecole pesanti, persistenti (es. marcatori di territorio. Le *iene maculate* utilizzano secrezioni delle ghiandole caudali e feci, mentre le *iene brune* secernono due tipi di sostanze per due tipi di messaggi da due ghiandole anali separate)

I feromoni delle *falene* rappresentano un compromesso fra la persistenza e la capacità di dispersione.

Segnali elettrici → *pesce elettrico*

2. Le caratteristiche del sistema sensoriale del ricevente

Occorre che il segnale venga rilevato dal ricevente e discriminato da altri. La massimizzazione dell'efficacia ha rappresentato una forte pressione selettiva.

Molto spesso l'emittente sfrutta la sensibilità del ricevente attingendo a meccanismi **già** presenti:

-**comportamento predatorio** → *ragni salticidi* del genere *Maevia* mimano il comportamento di una preda per catturare l'attenzione delle femmine, anche i maschi degli *acari acquatici*, producendo vibrazioni nell'intervallo di frequenza prodotte dai copepodi

-**sensibilità al movimento** della parte periferica della retina → i maschi di lucertola *Anolis* si esibiscono con movimenti a scatti della testa ed espandendo la plica golare. I movimenti cominciano con una serie di scatti più ampi e veloci (catturano l'attenzione) e continuano con movimenti di minore ampiezza.

-**superstimoli** → i maschi dell'uccello vedova presenta penne caudali estremamente lunghe, che sfoggia vistosamente durante il volo.

E' stato dimostrato che le femmine sono più attratte dai maschi la cui cosa sia stata artificialmente allungata (conseguenza del riconoscimento tramite semplice regole empiriche, ma se non comportasse un vantaggio anche per le femmine, non lo osserveremmo)

3. Il grado di conflitto fra emittente e ricevente (influenza la "bontà del segnale)

La terza pressione si basa sugli interessi di emittente e ricevente e sulla loro interazione, che può o meno generare un conflitto.

Questo influenza la veridicità del segnale, cioè se questo sia più o meno onesto e la sua intensità.

In generale **Dawkins** e **Krebs** hanno notato

- In presenza di cooperazione i segnali tendono ad essere deboli e meno energici, descritti come "sussurri di cospirazione" (es. segnali acustici fra api o brontolii fra cercopitechi verdi.
- In caso di **scontro diretto** la presenza di segnali cospicui e dispendiosi (es. bramiti dei *cervi* maschi, *sotting* (salti) nelle *gazzelle di thompson* in fuga)

Il conflitto genera una pressione che favorisce i segnali **onesti** → **attività energeticamente dispendiose**

es. conflitto per una femmina: i bramiti dei cervi possono esser prodotti dagli animali in salute e permettono di valutare lo stato fisico dell'avversario prima di arrivare lo allo scontro diretto

conflitto preda-predatore: i salti delle gazzelle dimostrano la loro prestanza fisica e i predatori si concentrano sugli individui che saltano meno o male)

conflitto genitori-prole: i *canarini* utilizzano l'irrorazione di sangue della bocca (maggiore negli affamati) come segnale onesto di fame

NB. Le pressioni non sono mutualmente esclusive, ma generano un compromesso a cui possono contribuire ulteriori pressioni (es. controselezione esercitata dalla predazione può avere l'effetto di contenere le dimensioni del segnale)

MIMETISMO, INGANNO E ONESTA'

Spesso gli animali vengono indotti con l'inganno ad eseguire comportamenti che non vanno a loro favore:

-**mirmecofili** (*coleotteri* e *farfalle*) imitano i segnali emessi dalle larve di formiche per essere allevati

-i *pivieri* fingono una zampa od un'ala rotta nell'intento di allontanare predatori dal nido

-le lucciole del genere *Photurus*, oltre alla loro specifica sequenza luminosa, imitano quella del genere più piccolo, *Photinus* per mangiarle

Esempi di questo tipo fanno parte di un meccanismo di coevoluzione ("corsa agli armamenti"). Purchè rimanga raro, spesso è conveniente rispondere al segnale (es. mimetismo batesiano).

NB. Vanno interpretati come inganni in chiave evolutiva: casi in cui la selezione naturale ha favorito animali che si comportavano in un certo modo suscitando particolari risposte in altri animali, il tutto senza alcun pensiero cosciente di ciò che stanno facendo alcuni esempi, (es. fra primati) suggeriscono che alcuni animali siano deliberatamente disonesti nella comunicazione

LA DANZA DELLE API

KARL VON FRISH fu il primo a fare luce sui sofisticati meccanismi di comunicazione sulla localizzazione delle fonti di cibo delle *api mellifere*.

Contrassegnò le bottinatrici e osservò il loro comportamento di ritorno all'alveare: prende contatto con molte altre api e comincia a danzare in maniera dipendente dalla distanza della fonte di cibo:

- Entro 50 m: ritmo rapido, traiettoria circolare, in senso orario ed antiorario. Le altre si tengono a contatto tramite le antenne e vengono stimolate a lasciare l'alveare e cercare nei dintorni (probabilmente implicati fattori olfattivi, es. odore sull'ape/marcatura della fonte tramite le **ghiandole dell'odore di Nasanoof**)
- A più di 50m: la danza cambia forma, incorporando una breve linea retta fra un giro e l'altro, percorsa scuotendo rapidamente l'addome (**danza scodinzolante**) ed accompagnata da suoni ad alta frequenza. Questa codifica diverse informazioni che vengono "lette" dalle compagne → il ritmo diminuisce all'aumentare della distanza, mentre la durata della corsa rettilinea e il numero di scodinzolii aumentano all'aumentare della distanza. Inoltre la distanza segnalata è sempre quella verso l'esterno, comprendente altri fattori (es. percorso controvento). L'informazione della direzione si modifica a seconda che venga eseguita su una superficie:

- o Orizzontale → la danza scodinzolante indica direttamente la fonte di cibo.
- o Verticale → l'angolo tra la fonte di cibo ed il sole viene convertito nell'angolo fra la danza scodinzolante e la gravità.

DIMOSTRAZIONE tramite protocolli sperimentali e soprattutto tramite un modello in grado di reclutare bottinatrici a dirigersi verso fonti mai visitate prima.

Tramite il modello fu possibile indagare il ruolo del suono e dello scodinzolio, entrambi necessari, ma ridondanti: le api interpretano la durata in base alla più lunga delle due, qualunque essa sia. Inoltre, durata e frequenza sono proporzionali all'abbondanza della fonte di cibo.

Quando il cibo nell'alveare è in sovrabbondanza, quello raccolto dalle bottinatrici non viene accettato il comportamento si modifica e l'ape comincia a muoversi a scatti, scuotendo il corpo con pause brevi e frequenti, seguite da repentini cambiamenti di direzione (**danza tremolante**) → segnale anti-reclutamento: riduce la danza scodinzolante e può indurre le api a commutare il proprio ruolo.

RICHIAMI DEI CERCOPITECHI VERDI

Nei cercopitechi verdi i richiami d'allarme specifici evocati dalla presenza di predatori diversi sono particolarmente ben sviluppati

-in caso di felini → richiamo "abbaiante", gli altri scappano sugli alberi

-in caso di rapaci → richiamo bisillabico, gli altri alzano lo sguardo e cercano un nascondiglio

-in caso di serpenti → richiamo "chutter", gli altri si ergono sulle zampe posteriori e guardano in basso

Dimostrazione tramite esperimenti con altoparlante, prima reazione consisteva nel guardare in direzione di esso.

Inoltre fu dimostrata la minore specificità dei giovani rispetto agli adulti, sebbene non esistano prove di un insegnamento attivo da parte degli adulti. Sembra più che i giovani imparino osservando la reazione degli adulti ai loro richiami.

I cercopitechi presentano anche dei brontolii e grugniti, emessi in stati di allerta, ma sono comunque rilassati. Nonostante suonassero in maniera molto simile, le risposte che inducevano presentavano differenze (es. suono emesso all'attraversamento di uno spazio aperto induceva a guardare all'orizzonte, i grugniti emessi nel pressi di un individuo dominante attiravano lo sguardo sull'altoparlante) → esempi di segnali discreti in presenza di cooperazione.

4. MOTIVAZIONE E PROCESSI DECISIONALI

Abbiamo visto che per comprendere la CAUSAZIONE, una componente importante consiste nel capire in che modo gli animali riconoscano configurazioni di stimoli, questa è solo una parte, occorre comprendere la priorità. Gli etologi parlano di MOTIVAZIONE per riferirsi allo stato interno di un individuo, cioè al risultato netto dell'interazione fra gli stimoli interi ed esterni. → (es. passero che vede del cibo si serve del richiamo per spostare l'equilibrio fra le due opzioni comportamentali)

ANALISI DEL PROCESSO DECISIONALE SU DIVERSE SCALE TEMPORALI

- **Suddivisione del tempo e routine quotidiane:**

Gli animali adottano strategie per far fronte a modificazioni ambientali e soddisfare le proprie esigenze. (es. ritmo circadiano)

Possono infatti adeguare, in base alle circostanze, la suddivisione del tempo distribuendolo fra le varie attività ed in caso modificarlo in funzione delle pressioni a cui sono sottoposti (es. i voltapietre aumentano il loro peso del 40% nelle settimane che precedono la migrazione → interazione fra vari fattori endogeni e lunghezza del giorno)

- **Minuto per minuto:**

L'idea di base è che le decisioni servano ad ottimizzare particolare fattori. La teoria del foraggiamento ottimale prevede che un individuo, rimanga in un'area finché l'apporto energetico netto nell'unità di tempo non scende attestandosi sul valore medio consentito da quell'ambiente, in modo da ottimizzare il proprio apporto energetico. → corrispondenza con cinciallegre straordinariamente buona, ma non tutti i casi noti di processo decisionale corrispondono alle previsioni dell'OFT.

Una possibile ragione è insita nel presupposto che l'individuo stia facendo di tutto per ottimizzare il proprio apporto energetico: in caso di disidratazione o in presenza di un predatore, potrebbe non essere così. Ci aspettiamo che le decisioni non siano influenzate esclusivamente da fattori legati all'alimentazione. (es. spinarelli foraggiano in sciami densi di pulci d'acqua, ma in presenza di un modello di martin pescatore prediligono sciami meno densi) → OCCORRE TENER CONTO DELLO STATO INTERNO DELL'ANIMALE.

- **Secondo per secondo:**

analizzando il modulo comportamentale del bere di alcuni pulcini, i **Dawkins** trovarono che questo era identico,

indipendentemente da vari fattori (sete, sostanza disgustosa) mentre la variazione fra una sorsata e l'altra era molto marcata, ad indicare che il processo decisionale (sul continuare a bere o meno) veniva attuato in questa fase.

MECCANISMI DEL PROCESSO DECISIONALE

Ci aspettiamo quindi che la scelta riguardo l'attività da intraprendere sia un compromesso ottimale fra tutte le opzioni possibili, ma per comprendere in che modo questo avvenga dobbiamo comprendere in cosa consista lo stato interno, e le differenze fra uno stato ed un altro.

STATO MOTIVAZIONALE

Se in condizioni ambientali costanti, un animale modifica nel tempo il proprio comportamento, è evidente che sono avvenute delle modifiche al suo interno. Ciò che è cambiato lo definiamo in termini di **motivazione** (NB non tutti i cambiamenti comportamentali derivano da modificazioni motivazionali!)

Spesso, a variare, non è la risposta ad uno stimolo specifico ma un'intera serie di risposte funzionalmente correlate, spingendo gli etologi ad esprimersi in termini STATI MOTIVAZIONALI SPECIFICI, implicando l'esistenza di un insieme di fattori causali interni in grado di influenzare un gruppo funzionale.

La presenza di fattori causali comuni è dimostrata da alcune ricerche sulla risposta al disturbo durante il comportamento di cova dei *gabbiani reali*: in seguito all'interruzione 3 comportamenti vengono smorzati e aumentano poi contemporaneamente, indicando la presenza di almeno un fattore causale in comune. Fu scoperto inoltre che esistevano due insiemi di modelli comportamentali e all'esecuzione di un comportamento ne seguiva più probabilmente uno dello stesso insieme, quindi i due insiemi avevano fattori causali diversi.

Non possiamo comunque concludere che i fattori causali operino in maniera del tutto indipendente (molti stimoli producono una risposta aspecifica di aumento motivazionale generale): le interazioni fra i sistemi sono uno dei modi principali tramite cui si producono le sequenze di comportamento.

ANALISI COMPORTAMENTALE DELLE SEQUENZE

OBIETTIVI

L'obiettivo è definito come la situazione che mette fine ad una sequenza. Esempi:

-costruzione del nido della vespa scavatrice: nel corso dello scavo la vespa ha obiettivi secondari (tunnel principale, secondario e camera del nido. Se la lunghezza del tunnel principale viene aumentata artificialmente la vespa procede con lo scavo di quello secondario.

Il risultato agisce quindi da meccanismo a retroazione negativa mettendo fine alla sequenza.

Al contrario le galline a cui venga offerto un nido artificiale continuano la costruzione, suggerendo l'idea che per terminare la sequenza sia necessario lo svolgimento completo della stessa.

Lorentz provò a sviluppare un modello di motivazione animale in termini di ricerca appetitiva e comportamento consumatorio, ma questo non trovò grande applicazione come l'idea della retroazione negativa, opportunamente integrato in un modello omeostatico.

OMEOSTASI

Il modello omeostatico assume l'esistenza di uno stato ideale ed un sistema di rilevazione dello stato effettivo che tramite retroazione corregge la deviazione riportando il sistema al set point.

Una complicazione deriva dal ritardo fra il comportamento ed il suo effetto: conseguentemente deve esistere un sistema che rilevi prima delle conseguenze fisiologiche (es. rilevatori d'acqua nella bocca ed esofago dei ratti).

IN UNA CERTA MISURA L'ANIMALE NON CORREGGE UN DEFICIT PRESENTE, MA ANTICIPA UN DEFICIT FUTURO (feed-forward).

Un modello omeostatico così semplice rimane comunque scarsamente predittivo, rendendo necessaria l'introduzione di principi diversi.

- **COMPETIZIONE:** l'ampliamento dell'idea di Sherrington della competizione fra archi riflessi per il controllo muscolare porta alla considerazione che i diversi sistemi motivazionali competano per il controllo della via finale comune del comportamento.

ES: corteggiamento del *tritone* → si svolge sott'acqua in tre fasi: orientamento, esibizione statica e ritirata. La transizione fra la seconda e terza fase sembra derivare da un fenomeno di competizione, in quanto è il comportamento della femmina a causare l'aumento dei fattori causali per la ritirata.

ES: cova delle *galline* → durante la cova la motivazione a mangiare cala drasticamente, così che queste dedicano solo 5-10 min al giorno a questa attività. Sembra che il passaggio da una attività ad un'altra sia determinato dal livello dei fattori causali motivanti il comportamento e che questi fluttuino durante la giornata determinando il risultato della competizione fra i due moduli.

Anche la competizione, da sola, non basta: potrebbe condurre a tentennamento od immobilità.

- **INIBIZIONE E DISINIBIZIONE:** il fenomeno dell'inibizione ha importanza a tutti i livelli (es. fra muscoli antagonisti, inibizione laterale).

Tornando all'es. del corteggiamento del *tritone* poiché questo si svolge in acqua è necessario che durante lo svolgimento venga inibita la respirazione (la potenza di tale inibizione è stata dimostrata tramite un esperimento in cui si testava la sua durata).

Quindi la sequenza di corteggiamento e risalite è frutto di una complessa miscela di inibizione e disinibizione della motivazione a respirare da parte del comportamento sessuale, con elemento di competizione, qualora la necessità di ossigeno diventi troppo forte.

Queste due modalità di interazione fra sistemi motivazionali consentono di risolvere in maniera adattativa i conflitti che insorgono in seguito alla stimolazione simultanea di diversi comportamenti (es. bilanciamento dieta ninfe di locusta tra carboidrati e proteine).

SPIEGAZIONE FISIOLÓGICA DELLE SEQUENZE

NEUROETOLOGIA

Corrispondenza dei concetti di retroazione, competizione inibizione nelle spiegazioni neurofisiologiche del comportamento.

ES. reazione di fuga del *gambero*: questa si esplica in una flessione dell'addome che imprime la spinta.

Dei recettori sono connessi agli interneuroni sensoriali (**IS**), connessi all'interneurone gangliare (**IG**) presente in ogni segmento dell'addome, a contatto con quelli successivi. L'IG è connesso ad un motoneurone gigante (**MoG**) che innerva il muscolo flessore

veloce (**MFV**).

Solo tramite la stimolazione degli IG oltre una certa soglia si ha la contrazione dei muscoli flessori veloci. Inoltre gli IG inibisce i circuiti che estendono l'addome tramite potenziali postsinaptici inibitori, ma anche i movimenti posturali lenti operando su un neurone inibitorio.

ES: *Pleurobranchia*: durante la deposizione delle uova un ormone inibisce il comportamento alimentare.

Inoltre, durante il pasto, i neuroni gangliari boccali inibiscono l'output motorio diretto al velo orale, infatti non viene ritratto anche se toccato, ma nell'individuo sazio non ha luogo l'inibizione della reazione difensiva e il velo viene ritratto.

ORMONI E SEQUENZE COMPORTAMENTALI

Gli organi endocrini e il sistema nervoso sono complementari nell'esplicare la funzione di comunicazione e coordinamento all'interno dell'organismo. Gli ormoni fanno quindi parte delle componenti della motivazione

- la **prolattina** nei maschi di *ciclid* induce ad eseguire la ventilazione anche in assenza degli stimoli esterni.

- nei maschi degli uccelli il testosterone influenza una vasta gamma di comportamenti (aggressività, canto, cova)

- nelle femmine degli uccelli gli **estrogeni** inducono la caduta delle penne ventrali ed aumento della vascolarizzazione della cute della parte inferiore del petto, creando un'area adatta all'incubazione delle uova.

Vi è una complessa interazione fra l'azione degli ormoni sul cervello e l'influenza della risposta del cervello ad uno stimolo sugli ormoni:

tortora dal collare → la vista di un maschio è sufficiente a causare l'ovulazione, purchè egli sia in grado di corteggiare la femmina, in quanto gli stimoli visivi rappresentati dal corteggiamento attivano nella femmina i **centri ipotalamici** che controllano la secrezione ipofisaria di 2 ormoni: l'**FSH** (ormone follicolo-stimolante) e l'**LH** (ormone luteinizzante) che stimolano lo sviluppo delle **ovaie**.

Queste secernono gli **estrogeni** che inducono lo sviluppo del canale riproduttivo della femmina. Entrambi gli uccelli scelgono un sito di nidificazione, dove la femmina depone l'uovo, a cui segue la liberazione di LH dall'ipofisi. La precedente produzione ovarica di **progesterone** induce il comportamento di cova, mentre nel maschio antagonizza il testosterone smorzando il corteggiamento e l'aggressività predisponendolo alla cova. Lo sviluppo del gozzo (dal quale viene prodotto il "latte" per nidiacei) è invece sotto il controllo della **prolattina**, prodotta dall'**ipofisi**, che inibisce la produzione degli ormoni sessuali (il gozzo del maschio si sviluppa anche se non è lui stesso a covare, ma vede la femmina farlo, ma deve aver partecipato alla costruzione del nido)

topi → effetto Bruce anche tramite l'odore di un maschio, che causa l'inibizione della secrezione di prolattina con conseguente calo dei livelli di progesterone.

MISURARE LA MOTIVAZIONE

Affinchè il concetto di motivazione abbia utilità dobbiamo essere in grado di misurarne quantitativamente gli effetti, sia perchè non rimanga una mera descrizione delle osservazioni, sia perchè utile nel campo della valutazione del benessere animale.

1. Quantità di comportamento eseguito

Il modo più semplice e diretto consiste nel fornire l'opportunità di eseguire una certa risposta e osservare in quale misura e per quanto tempo viene eseguita. Es. quantità di cibo/fluidi ingeriti, quantità di morsi alla provetta (**aggressività spinarelli**) o di movimenti a zig-zag (**corteggiamento spinarelli**), tempo dedicato al bagno di polvere delle *galline* (→ **effetto di rimbalzo**: quando un comportamento complesso viene inibito a lungo la sua soglia si abbassa e quando è indotto si ripresenta con elevata intensità)

2. Fino a che punto può essere reso spiacevole prima di essere evitato

Consiste nel cercare di evitare che un animale esegua un certo comportamento ed osservare fino a che punto insisterà nell'eseguirlo.

Es. massima concentrazione di chinino (sostanza amara) tollerata come misura di motivazione a bere/mangiare

Es. collocare degli ostacoli fra l'animale ed uno stimolo visibile (es. shock elettrico per misurare la motivazione di una femmina di topo per raggiungere il maschio, si osservò che la motivazione presentava modificazioni cicliche compatibili con quelle estrali)

3. Frequenza di pressione su una leva o beccata su un pulsante

Tramite la gabbia di skinner (dispositivo utilizzato per studio dell'apprendimento) basata su un programma di rinforzo a intervallo variabile, si misura la frequenza con cui viene premuta la leva.

Si osserva il "fenomeno della resilienza": se si aumenta il numero di pressioni necessarie ad ottenere la ricompensa gli animali sono pronti a lavorare sempre più per procurarsela (non con comportamento aggressivo)

4. Attività a vuoto

Deriva dall'osservazione che quando molto motivati, a volte, gli animali eseguono un comportamento anche in assenza degli stimoli appropriati. Es. le galline compiono i movimenti del bagno nella polvere anche in gabbie con filo metallico. Vestergaard ipotizza essere indice di motivazione ad eseguire un comportamento frustrato.

Miller descrisse tuttavia numerosi esperimenti che mostrarono una **discrepanza fra gli andamenti delle misurazioni** :

Es. ratti deprivati → quantità di chinino e premere sulla leva aumentano, mentre la quantità di cibo ingerita raggiunge un massimo. Poichè il termine motivazione copre un'ampia gamma di fattori causali interni ed esterni non sorprende constatare che le sue componenti non cambino sempre all'unisono.

SITUAZIONI DI CONFLITTO E STRESS PROLUNGATI

Abbiamo sottolineato come gli animali siano dotati di meccanismi decisionali che gli permettono di risolvere i conflitti fra diverse motivazioni in modo da ottimizzare la loro fitness. Può capitare che questo non avvenga immediatamente perchè:

- **Potrebbero essere necessarie ulteriori informazioni**: soprattutto nelle situazioni sociali in cui possono concedersi tempo per valutarsi reciprocamente (es. *Cervo nobile* si serve di bramiti e marcia parallela come indicatori dell'esito dello scontro fisico/*Zebre* osservano le iene valutando dimensioni del gruppo e comportamento). Il conflitto motivazionale viene risolto nel momento in cui la nuova informazione sposta l'equilibrio dei fattori causali in una direzione.

- **E' impedito ad eseguire il comportamento**:

Un animale altamente stimolato es. a bere ma che non ha accesso ad acqua è *impedito*, oppure potrebbe essere incapace di

trovare l'acqua e quindi *frustrato*.

Essendo spesso osservati in situazioni innaturali, questi due fenomeni hanno generato l'idea che individui impediti/frustrati siano stressati.

Poiché molti sintomi dello stress che gli animali esibiscono in ambienti innaturali derivano dalla distorsione di meccanismi decisionali evoluti per affrontare conflitti in situazioni del tutto naturali, cominciamo analizzando gli effetti del conflitto prolungato in ambiente **naturale**:

ATTIVITA' DI DISLOCAZIONE

Tinbergen osserva una categoria di comportamento osservata in situazioni di conflitto caratterizzata dalla irrelevanza nei confronti della situazione (es. gabbiani strappano erba durante uno scontro) che chiamò **attività di dislocazione**.

Alcune evidenze dimostrano che questi comportamenti hanno una maggiore probabilità di presentarsi in situazioni di conflitto prolungato:

fringuelli → posti in situazione di conflitto si posizionavano su posatoi intermedi, dove mostrano attività di dislocazione (maggiore di quella osservata nei controlli).

La base causale non è compresa.

CONFLITTO ED ESIBIZIONI

È possibile osservare altre esibizioni derivanti da conflitti motivazionali irrisolti, eseguite fintanto che i contendenti non abbiano valutato le reciproche capacità di combattimento.

Tinbergen riteneva che molti di questi segnali derivassero da una duplice motivazione: dal conflitto fra le tendenze simultaneamente stimulate ad attaccare e a fuggire, quando nessuna di esse poteva trovare espressione separatamente.

Evidenze:

- Evidenza derivante dal contesto: minaccia eseguita al confine fra i territori (dove le due tendenze possono simultaneamente essere stimolate).
- Dati sul meccanismo: *ocche canadesi* fuga con scopa/attacco con vestiti bianchi. Combinando i due elementi esibivano la postura di minaccia.
- Analisi della postura di minaccia: scomponibili in elementi appartenenti al comportamento all'attacco ed alla fuga (**ambivalenti**) (*gabbiano zafferano*)

NB Non tutte le posture di minaccia possono essere interpretate come miscele di elementi mutuati dai comportamenti di attacco e fuga.

STRESS E BENESSERE

Se il conflitto si prolunga e l'individuo non dispone di possibilità di fuga si verificano modificazioni corporee raggruppate sotto il termine "stress", in quanto risposta simile ad un'ampia gamma di fattori stressanti. Queste modificazioni sono principalmente volte al ripristino dell'equilibrio metabolico.

La difficoltà insita nel dare un'adeguata definizione al termine sta nel fatto che molte modificazioni osservate negli animali confinati potrebbero far parte del normale funzionamento dell'organismo (es. in presenza di un intruso si verificano una serie di modificazioni che preparano l'animale alla fuga/combattimento es. adrenalina, aumento battito cardiaco, sangue alla muscolatura scheletrica) e quindi nel definire in quale caso queste rappresentino uno stato patologico indicativo di sofferenza, ponendo particolare attenzione a situazioni in cui

- Lo stress è prolungato ed intenso ed associato a situazioni che verrebbero fortemente evitate, in cui i processi motivazionali sono stati spinti oltre le loro manifestazioni adattative.

Es. se la situazione stressante persiste le cellule ipotalamiche vengono attivate ed inducono la liberazione dell'ormone ipofisario adrenocorticotropo (mobilitazione riserve a lungo termine, rallentamento metabolismo che mantiene disponibile il glucosio nel sangue). Inoltre gli animali sottoposti a stress si ammalano più facilmente, in quanto lo stress influenza il sistema immunitario (corticosteroidi deprimono funzione immunitaria)

→ Osservazioni tipiche di situazioni innaturali, poiché in natura è sempre possibile una reazione di fuga.

MISURA DELLO STRESS

Utile nelle ricerche su stress, sofferenza e benessere animale.

- **STEREOTIPE**: sequenze fisse di comportamento, diverse da quelle osservate in individui allo stato selvatico, prive di ovvia funzione ed eseguite ripetutamente nello stesso modo. (es. orsi polari nei giardini zoologici e scrofe in allevamenti intensivi). L'esecuzione non è associata a stress in quell'esatto momento. In alcuni casi potrebbero "aiutare" a far fronte alla situazione (indicazioni che le associano alla riduzione di sintomi fisiologici dello stress es. liberazione endorfine nei maiali)
- **DISORGANIZZAZIONE E DISINTEGRAZIONE DEL COMPORTAMENTO NORMALE**: pur non presentando comportamenti anormali il normale etogramma può essere disturbato (es. dall'impossibilità di svolgere determinati comportamenti). Il problema sta nel tracciare la linea di demarcazione e per far ciò possiamo misurare la motivazione dell'animale ad evitare la situazione stressante.
- **INTENSITA' DI EVITAMENTO**: si può utilizzare la gabbia di skinner per consentire all'animale di evitare qualcosa, in modo da misurare se e quanto la trovano spiacevole, in modo da poter concentrare l'attenzione su situazioni in cui sintomi fisiologici ed evitamento coincidono. (es. esperimento con scrofe ci porta a concluderle che privarle della paglia è come privarle del cibo)

NB E' necessario sottolineare che ognuna di queste misure, utilizzata da sola, risulterà fuorviante. E' necessaria la conoscenza delle complesse interazioni fra fisiologia, comportamento e malattia per poter comprendere chiaramente come garantire il benessere agli animali.

5. APPRENDIMENTO E MEMORIA

L'apprendimento è definito come il processo che si manifesta attraverso modificazioni adattative del comportamento individuale conseguenti all'esperienza (**Thorpe**) i cui effetti possono essere messi a frutto grazie alla memoria. Tanto l'apprendimento quanto il comportamento istintivo rappresentano un sistema per dotare l'animale di una serie di riposte adattative nei confronti del suo

ambiente ma mentre nel caso dell'istinto si ha la selezione degli individui i cui geni operano meglio (che fa emergere il comportamento adattativo nell'intera popolazione), tramite l'apprendimento sono gli stessi individui che, nel corso della propria vita, selezionano e conservano le risposte ottimali.

L'apprendimento è quindi un *processo* spesso non direttamente osservabile: misuriamo ciò che è stato memorizzato grazie ad esso.

SENSIBILIZZAZIONE ED ASSUEFAZIONE

Per imparare a modificare il comportamento in modo da adeguarlo a nuove situazioni, è importante saper registrare e valutare l'importanza di qualsiasi nuovo elemento. Il modo più semplice consiste nell'osservare cosa succede subito prima o subito dopo la sua comparsa (es. ratto presenta reazione di allarme ad ogni stimolo in seguito a shock elettrico).

Nereis → allevati in condizioni di penombra, in seguito ad un lampo di luce il 21% esce dal cunicolo, ma se viene preceduto dal cibo la percentuale sale al 60%.

Questo fenomeno di elevata reattività in seguito all'attivazione indotta da esperienze gratificanti/punitive è detto sensibilizzazione. Probabilmente è una condizione preliminare per qualsiasi tipo di apprendimento, ma non coincide con esso. A questo punto,

- se i nuovi stimoli non vengono ripetuti, l'effetto svanisce rapidamente, mentre

- se si ripetono si procede lungo la via dell'apprendimento ed in questo caso gli stimoli che consentono la migliore previsione delle gratificazioni/punizioni (rinforzi) vengono selezionati fatti oggetto di grande attenzione (stimolo e rinforzo vengono associati).

- Ad una stimolazione priva di rinforzo, segue una minore attenzione verso lo stimolo fino all'assuefazione, considerabile come una semplice forma di apprendimento stimolo-specifica. (*nereis* → dipendente dalla natura dello stimolo e dalla frequenza)

La durata dell'assuefazione è variabile e va considerata in termini di adattativi (es. recupero dell'assuefazione in 24h in *Nereis*, assuefazione per tutta la vita negli uccelli)

APPRENDIMENTO ASSOCIATIVO

Se uno stimolo/azione in precedenza neutro ha conseguenze abbastanza importanti da essere isolati rispetto ad altri eventi simili, dopo qualche ripetizione seguita dalle stesse conseguenze, che fra l'evento ed il suo risultato si stabilisce un'associazione a lungo termine, e la risposta dell'animale cambierà di conseguenza.

CONDIZIONAMENTO CLASSICO → dal fisiologo russo I.P. Pavlov che avevano per oggetto il riflesso di salivazione dei cani, misurabile attraverso un tubo. Pavlov fece precedere ogni somministrazione di carne dal ticchettio del metronomo fino ad ottenere il riflesso di salivazione associato ad esso, **prima** della somministrazione della carne → prima dell'apprendimento, solo lo **stimolo incondizionato (SI)** induceva la salivazione, denominata **risposta incondizionata (RI)**, ma in seguito ad esso, uno stimolo precedentemente neutro, lo **stimolo condizionato (SC)**, induceva la stessa risposta, detta in questo caso **risposta condizionata (RC)**. La risposta poteva essere generalizzata includendo stimoli simili a quello condizionato (es. ticchettio del metronomo con frequenza simile) ma era possibile indurre una discriminazione (metodo utile nel valutare le capacità sensoriali).

Affinché abbia luogo l'apprendimento, SC e SIC devono essere consecutivi o sovrapposti. Skinner scoprì che i ritardi superiori a circa 8 secondi fra una risposta e il suo rinforzo rallentavano l'apprendimento, ma il problema può essere superato introducendo un rinforzo secondario (es. all'accendersi di una luce viene erogata una ricompensa, il ratto impara a premere la leva per accendere la luce). → non è un requisito costante es. i ratti sono predisposti ad associare, dopo un'unica prova ed un lungo ritardo un malessere ad un sapore. Gli uccelli associano più facilmente gli stimoli visivi ad un malessere (es. mimetismo mulleriano). [gli animali presentano inclinazioni innate specie-specifiche all'apprendimento (es. shuttle box)]

estinzione sperimentale: interrompendo la somministrazione di carne i cani smettevano e di salivare in risposta agli stimoli, ma l'estinzione della risposta condizionata non lascia l'animale nelle condizioni iniziali: se si ritorna a somministrargli l'SC, la risposta condizionata riaffiora: essa presenta un **recupero spontaneo**. (per riattivare la risposta estinta si può somministrare insieme all'SC, uno stimolo nuovo)

Pavlov chiamò questo processo disinibizione, poiché riteneva che l'estinzione fosse un nuovo processo di apprendimento che inibiva la RC iniziale.

CONDIZIONAMENTO OPERANTE → gli animali non si limitano a stabilire delle connessioni stimolo-risposta (S-R), ma cercano di individuare delle regolarità nelle sequenze di eventi in cui si imbattono, così da poter prevedere l'esito migliore (es. i cani di Pavlov che si precipitano nella sala dei test).

Se si chiude un gatto in una gabbia con una leva, esso cerca in tutti i modi di uscire dopo un po', per caso mette la zampa sulla leva: la porta si apre. Dopo varie prove il gatto dedica maggior attenzione alla leva e alla fine, non appena verrà chiuso in gabbia, si dirigerà rapidamente verso la leva e la premerà. Questo tipo di processo viene chiamato apprendimento per tentativi ed errori (la gabbia di skinner è un apparato in cui l'animale impara in questo modo).

In alcuni casi questa distinzione è più apparente che reale: i piccioni nella gabbia di Skinner assumono posture diverse a seconda che stiano richiedendo cibo (becco aperto ed occhi chiusi) o acqua (becco chiuso ed occhi aperti) → ponte fra i due tipi di condizionamento.

CAPACITA' DI APPRENDIMENTO SPECIALIZZATE

- **Api domestiche**: le api imparando rapidamente, anche dopo un'unica esposizione, gli effetti di una associazione fra un colore ed una ricompensa e mostrano una straordinaria ritenzione. Affinché l'associazione avvenga lo stimolo colorato deve essere presente 3s prima e 0,5s dopo l'inizio della suzione, che deve continuare per 2s. Bastano tre sedute per ottenere un'associazione per tutta la vita (valido anche per il condizionamento agli odori)
Riuscirono ad apprendere fino ad 8 abbinamenti fra un odore specifico ed un momento della giornata.
Altamente adattativo nella vita di una bottinatrice.
- **Uccelli previdenti**: numerose specie di uccelli e mammiferi raccolgono più cibo di quanto ne possano consumare immediatamente e lo nascondono. Numerosi dati indicano l'esistenza di differenze significative fra il cervello di animali che mettono da parte il cibo e quello delle specie affini che non lo fanno. A livello dell'ippocampo, un'area nota per essere implicata nella formazione della memoria e soprattutto della memoria spaziale, gli animali previdenti hanno infatti un maggior numero di neuroni.

La selezione plasma l'apprendimento associativo in forme diverse adatte a stili di vita diversi.**CHE COSA IMPARANO DAVVERO?**

Devono apprendere quali eventi consentano la migliore previsione di esiti importanti, tramite particolari predisposizioni innate ad individuare particolari eventi come segnali e a rispondere in modo particolare.

Es : gruppo A scosse elettriche associate a stimolo luminoso

Gruppo B non esposti a segnali luminosi.

Entrambi ricevono stimolo luminoso e sonoro insieme allo shock. I due gruppi hanno imparato la stessa cosa?

Solo con suono → in B è come luce + suono, in A non ha effetto, avevano imparato a considerare la luce come il miglior fattore predittivo.

ESISTONO FORME DI APPRENDIMENTO SUPERIORI?

Definito come la produzione improvvisa di una nuova risposta adattativa alla quale non si arriva per tentativi ed errori; oppure la soluzione di un problema attraverso l'improvvisa riorganizzazione adattativa dell'esperienza. In pratica, i ricercatori usano il termine INSIGHT nel caso in cui osservano un animale risolvere un problema molto rapidamente: troppo rapidamente perché si possa pensare a un normale processo per tentativi ed errori. Un ratto che impari a muoversi in un labirinto sta costruendo una catena di associazioni stimolo-risposta a partire dalla camera del labirinto contenente la ricompensa. Mentre esplorano ulteriormente il labirinto, poi, impara che un altro angolo, o un'altra svolta, portano al primo nodo S-R, e quindi "attaccano" questa seconda associazione alla prima. A poco a poco il ratto mette insieme una sequenza di associazioni S-R che possono essere utilizzate anche in forma inversa, tale fenomeno è detto **CONCATENAZIONE**. [vedere esempio dei ratti pag. 309 ed esempio scimmie pag 312]

Concatenazione o insight? Test di deviazione fa propendere per insight (con concatenazione difficile pensare di prendere scorciatoie)

Tre aspetti chiave dell'insight: periodo lungo di esplorazione, prestazione giudicata in base alla velocità, elevata variabilità fra individui.

Esp con piccioni non valido, è ovvio che debba aver evoluto la capacità di riconoscere dei caratteri in ambiente che muta rapidamente (in volo).

L'insight implica associazioni nuove

STUDIO COMPARATO DELL'APPRENDIMENTO

Non dobbiamo aspettarci evidenze a supporto di un progresso verso una cima ma la presenza di più cime tramite vie alternative (la costruzione di una scala ignora il corso reale dell'evoluzione). E' necessaria una stima del ruolo dell'apprendimento nella vita dei diversi animali per poter distinguere tipi di apprendimento semplici da quelli più evoluti.

Un primo approccio è stato la valutazione della correlazione fra sviluppo cerebrale e abilità di apprendimento. Uno degli aspetti individuati è la dimensione del cervello, ma non è sufficiente come unico dato. Nei vertebrati uno degli aspetti più cospicui dell'evoluzione del cervello è l'aumento di dimensioni degli emisferi cerebrali e della corteccia (massimo nei primati) che portò ad una sottostima delle capacità degli uccelli in seguito all'acquisizione del fatto che le regioni omologhe alla corteccia cerebrale sono esigue in questo phylum. Occorre considerare i 230 milioni di anni di sviluppo indipendente che ha portato ad un tipo di struttura cerebrale diverso.

Neanche la struttura cerebrale, da sola, può essere considerato un indice delle abilità di apprendimento.

Un'ulteriore difficoltà consiste nello sviluppo di situazioni confrontabili, in concomitanza con la diversità nei livelli di motivazione (es. pesce settimane senza mangiare, ratto no) e le innate inclinazioni specie-specifiche verso l'apprendimento.

Riguardo l'apprendimento dei vertebrati un aspetto significativo può essere la velocità di apprendimento, nonostante non possa essere utilizzato da solo (es. scimpanzè meno veloce del ratto, ma apprende di più sul concetto di triangolarità).

Un altro aspetto dell'intelligenza è la capacità di trovare una via di mezzo fra la discriminazione e la generalizzazione, valutabile tramite test di **apprendimento sistematico**, basato sul fatto che se viene compreso il principio alla base del test, la velocità di apprendimento di fronte a problemi simili aumenterà costantemente. È costituito da prove di discriminazioni successive: es. cibo sotto uno dei due oggetti, indipendentemente dalla posizione, quando l'animale capisce vengono scambiati, poi cambiati gli oggetti. etc.

Una versione semplificata è il problema dell'inversione ripetuta. La velocità di apprendimento sistematico varia moltissimo e il tempo necessario a migliorare presenta una grande variazione individuale.

GLI ANIMALI POSSONO PENSARE E RIFLETTERE?

Esempi vari, osservazioni irripetibili. Bisogna tenere presente il concetto definito "canone di Morgan".

Numerosi studi ci permettono di non negare la possibilità di processi di pensiero e l'esistenza di una coscienza, sostenuto da considerazioni di tipo evolutivo per cui difficilmente queste caratteristiche possano essersi sviluppate de novo nell'essere umano senza alcun prelude nei nostri progenitori.

La complessità della vita sociale, specialmente dei primati, dovette rappresentare una delle forze selettive più importanti per l'emergere delle abilità di pensiero. Tali abilità avrebbero trovato la propria base anatomica nell'aumento delle dimensioni del cervello, e in particolare nello sviluppo di nuove popolazioni di neuroni i quali, non essendo finalizzati all'esecuzione di processi sensoriali o motori, potevano essere invece liberamente impiegati nell'associazione di diverse informazioni e nell'elaborazione in parallelo.

Sono molti ad aver ravvisato, in questa capacità dell'individuo di riconoscere la propria identità e quella degli altri, il primo requisito → esperimento fra scimpanzè, riescono a capire il proprio ruolo e quello dell'altro.

Disputa sulla capacità di associazione grammaticale corretta tra simboli degli scimpanzè → interesse umano, andrebbe superato in modo da considerare le abilità in relazione alle loro esigenze.

LA NATURA DELLA MEMORIA

Se non fosse supportato dalla memoria, quindi dalla capacità di conservare e recuperare i risultati dell'esperienza, l'apprendimento non servirebbe a nulla.

In alcune occasioni furono considerate idee come quella dei circuiti autoriverberanti, ormai abbandonate (es. esperimento dei ratti

a 0°). Oggi è largamente accettato che la natura della memoria sia rappresentata in forma chimico-fisica.

DIVERSI TIPI DI MEMORIA

Non tutti i tipi gli eventi vengono archiviati nello stesso modo. Può essere che gli eventi transitino tutti in un archivio a breve termine e quelli più importanti si spostino poi in uno a lungo termine (amnesia retrograda in seguito a shock fisici o somministrazione di farmaci)

La memoria delle api attraversa una fase labile di circa 3 min prima di essere incorporata.

Studi nel pollo e nel ratto suggeriscono tre tipi di memoria caratterizzati da un diverso andamento temporale (breve termine, intermedia, lungo termine) per due motivi

1. Esistono farmaci in grado di compromettere la memoria in corrispondenza di ciascuna di queste fasi, senza intaccare le altre.
2. In coincidenza con questi momenti di sensibilità farmacologica esistono fluttuazioni temporali precise nella capacità di recuperare il ricordo

Es. polli e ratti → due cadute di efficienza con tempistica differente

Si pensa che il calo avvenga nel momento del trasferimento delle informazioni da un archivio ad un altro.

Nella maggior parte degli animali si dimostra che la memoria a lungo termine si instaura dopo circa un'ora e abbiamo ragione di credere che avvenga tramite modificazioni strutturali che facilitano la trasmissione neurale lungo nuove vie, mentre i processi che conducono all'organizzazione della memoria a breve termine ed intermedia implicano probabilmente l'attività persistente di alcuni circuiti neurali (infatti decadono e sono vulnerabili a shock meccanici e farmaci)

6. EVOLUZIONE

Nel corso delle generazioni, la selezione naturale, operando su variazioni ereditarie casuali, ha plasmato gli animali armonizzandoli con il loro ambiente. A volte l'adattamento è stato raggiunto attraverso i geni che, accumulati nel corso di generazioni indirizzano lo sviluppo del comportamento direttamente verso le risposte appropriate. In altri casi, gli animali ereditano solo l'inclinazione a rispondere in modo adattativo al proprio ambiente, così da poter acquisire, a livello individuale, le reazioni adeguate mediante l'apprendimento.

VALORE ADATTATIVO DEL COMPORTAMENTO

es. grillotalpa, scava gallerie ottimali per la frequenza del canto

es. falsi occhi di Caligo, tanto perfetti perché non comportano un costo e la selezione è libera di operare.

Non tutto ciò che osserviamo è risultato di un processo selettivo volto che favorisce l'adattamento migliore. Inoltre per quanto possa essere efficace spesso non dà luogo alla soluzione migliore ma agli miglior compromesso, a causa delle numerose pressioni in gioco es. esibizioni e canti devo svilupparsi sotto la pressione del successo riproduttivo ed il pericolo dei predatori.

I GENI E L'EVOLUZIONE DEL COMPORTAMENTO

L'evoluzione di qualsiasi carattere necessita una base di variazione genetica interindividuale su cui possa lavorare la selezione naturale.

Esistono molte evidenze riguardo la correlata evoluzione di morfologia e comportamento e sull'influenza esercitata dalla variazione genetica e sulla modificazione ed espressione di moduli comportamentali come l'aggressività o l'apprendimento.

Es. incrocio fra linee pure di topi aggressivi e non, negli ibridi il livello di aggressività è intermedia. In seguito si evidenzia anche l'effetto dell'ambiente, in quanto l'aggressività si smorza in topi aggressivi che però perdono combattimenti in giovane età

Variazioni quantitative di questo tipo rappresentano materia prima per l'evoluzione del comportamento (es. moduli comportamentali espressi in diverse specie affini ma con frequenza diversa).

Molte evidenze anche grazie a selezione artificiale (es. velocità di accoppiamento in drosophile, grilli satelliti e canterini → anche in questi esperimenti ci si imbatte nell'influenza ambientale es. i canterini cantano meno in gruppo piuttosto che da soli).

Osservazioni simili negli uccelli migratori (inquietudine migratoria in base all'area geografica di provenienza, intermedia fra gli ibridi) Quindi: la selezione naturale causa modificazioni comportamentali nel tentativo di produrre la miglior corrispondenza adattativa fra l'individuo e l'ambiente, ed ha come risultato un compromesso ottimale dovuto alle numerose pressioni.

STRATEGIE EVOLUTIVAMENTE STABILI

Il punto debole di molti modelli di ottimizzazione si riscontra nella poca considerazione che si dà all'effetto degli altri individui es. il risolto del comportamento aggressivo dipende in larga parte dal comportamento dell'altro individuo.

Smith introduce il concetto delle **strategie evolutivamente stabili (ESS)**: strategia che se adottata dalla maggior parte degli individui della popolazione non può essere superata da un diverso comportamento.

Es. comportamento "falco" = attacca sempre, "colomba" = ritirati sempre → la migliore strategia dipende dalla frequenza relativa dei due comportamenti, per cui ad essere stabile è la combinazione di questi due comportamenti. → stato evolutivamente stabile misto.

Una strategia evolutivamente stabile può essere rappresentata dal "falco condizionato" = attacca l'avversario più piccolo, ritirati con il più grosso (non tutte le ESS sono condizionate, alcune prevedono sempre lo stesso tipo di comportamento)

Il concetto di ESS è stato correlato sia a situazioni di conflitto che cooperazione.

SELEZIONE DI PARENTELA E FITNESS INCLUSIVA

In termini evolutivi il "successo" si esplica nella generazione di prole in grado di riprodursi. → cure parentali
Hamilton dimostrò come possano diffondersi geni che predispongono alla cura di consanguinei e Smith propose il termine "selezione di parentela" per descrivere la selezione che tiene conto dei consanguinei oltre degli immediati discendenti (estensione logica della selezione naturale). Conseguentemente si parla di "fitness complessiva".

Una strategia del genere può diffondersi solo nel caso in cui il beneficio derivante sia abbastanza cospicui da superare i costi → disequazione di Hamilton: $r b > c$

NB. non conta solo il grado di parentela ma anche il numero di parenti aiutato.
Ormai r è relativamente facile da calcolare, più difficile per c e b

- Insetti sociali: presentano comportamento di aiuto estremo. Colonie con una femmina riproduttrice ed operai che rinunciano alla riproduzione (sterili).
 - Imenotteri (formiche, api, vespe): presentano il fenomeno dell'aplodiplidia, con maschi aploidi e femmine diploidi che genera un coefficiente di parentela $r=0,75$. Una femmina di imenottero è quindi più imparentata con le sorelle che con le sue potenziali figlie → disequazione a favore del comportamento di helping.
 - Isotteri (termiti): operai sia maschi che femmine, tutti diploidi. Il re e la regina sono monogami, quindi il coefficiente di parentela $r=0,5$. A causa delle condizioni in cui vivono (es. nel deserto il microambiente della colonia gli permette di sopravvivere) la probabilità di successo è maggiore all'interno della colonia piuttosto che allontanandosene.
- Mammiferi: *Eterocefalo glabro* vive in colonie numerose con una femmina e massimo tre maschi riproduttivi. La monogamia più l'alto tasso di inbreeding generano un coefficiente di parentela elevato $r=0,81$ che sposta la disequazione di Hamilton a favore dell'altruismo.
Una specie affine che vive in colonie meno numerose e in condizioni meno difficili ha una probabilità maggiore che gli individui lascino la colonia, poiché la disequazione è a favore dell'altruismo a in modo meno netto.
- Uccelli: in nessun caso gli individui si spingono fino alla sterilità ma esistono casi di helping at nest, in cui gli individui posticipano la riproduzione per aiutare i genitori nella crescita dei fratelli. La natura monogama dei genitori e il vantaggio di poter ricavare una parte del territorio da quello parentale rendono vantaggioso questo comportamento (es. ghiandaia della florida).

RICONOSCIMENTO DI PARENTELA

Affinchè questi meccanismi possano funzionare gli animali devono essere dotati di meccanismi tramite cui riconoscere gli individui con cui sono imparentati.

Es. vicinanza fisica, confronto fenotipico (dipende spesso dalla localizzazione) con la possibilità che gli individui si servano di modelli di se stessi (es. odore simile al proprio → riconoscimento tramite complesso maggiore di istocompatibilità nei topi, proteine sulla superficie cellulare si ritrovano nelle urine)

Evidenze: citelli meno aggressivi con fratelli biologici piuttosto che con quelli adottivi (ma minore verso gli adottivi rispetto agli estranei) anche se separati subito dopo la nascita → riconoscimento basato su diversi meccanismi.

CONFLITTO E INFANTICIDIO

Poiché figli e genitori non sono completamente identici, a volte i loro interessi non sempre coincidono.

Es. gufi depongono più uova di quante ne possono allevare

Es. airone bianco maggiore pratica spesso infanticidio, ma una specie affine, l'airone azzurro maggiore molto raramente → probabilmente la differenza è correlata alle dimensioni del cibo che i genitori portano al nido (maggiori nell'airone azzurro).

Il conflitto è ben evidente al momento dello svezzamento in cui i piccoli continuano a chiedere cibo, mentre i genitori hanno l'interesse a conservare le proprie energie.

In alcune occasioni i maschi/femmine uccidono la prole di altri per potersi riprodurre (es. leoni maschi, jacane femmine).

COOPERAZIONE FRA INDIVIDUI NON IMPARENTATI

Esistono diversi esempi di cooperazione ed aiuto fra individui non imparentati. Una forma interessante è l'altruismo reciproco in cui un individuo aiuta un altro dal quale sarà contraccambiato a distanza di tempo. Poiché potenzialmente soggetto ad inganno evolve in particolari situazioni:

- interazioni ripetute: gli individui sono associati per lunghi periodi.

- gli atti sleali possono essere riconosciuti: animali in grado di ricordare chi restituisce il favore e chi no.

La difficoltà nello spiegare l'evoluzione di questi atti sta nel ritardo temporale fra il comportamento cooperativo e ricambio del beneficio.

Molto più comune è la modalità in cui la cooperazione genera benefici reciproci e immediati.

SESSO E SELEZIONE SESSUALE

Riproduzione sessuale → problema legato a vantaggi/svantaggi.

In ogni caso ha implicazioni importanti ai fini del comportamento, in quanto dà luogo ad evoluzione diversa per i due sessi (per aspetto e comportamento) e può spingere per l'evoluzione di elementi elaborati e vistosi dal punto di vista morfologico (**ornamenti**) e comportamentale (**esibizioni**).

Darwin: propose che gli ornamenti fossero un risultato del processo di selezione sessuale (caso particolare della selezione naturale), basato sulla competizione fra maschi per le femmine e sulla preferenza di queste ultime.

Fisher sosteneva che gli ornamenti fossero evoluti direttamente dalla scelta delle femmine → sexual runway selection

Zahavi: ha avanzato l'idea della teoria dell'handicap secondo cui gli ornamenti fossero una prova delle qualità fisiche dell'individuo

Hamilton e Zuk: hanno proposto l'idea che gli ornamenti servissero a testimoniare la salute del maschio, senza però rappresentare un handicap → studi sulle rondini hanno correlato la presenza di acari con la lunghezza delle penne e hanno dimostrato la componente genetica della sensibilità ai parassiti.

Sulle origini evolutive della preferenza delle femmine si è parlato di "inclinazione sensoriale" considerandola una tendenza ereditaria → es. negli xifofori le femmine preferiscono i maschi con pinne caudali più lunghe, la stessa preferenza sembra presente in una specie affine, il platy rosso, nonostante l'ornamento sia assente nei maschi (è raro che le due specie si incontrino)

A volte i maschi sfruttano le inclinazioni sensoriali preesistenti nelle femmine es. istinto predatorio.

ORNAMENTI E RISORSE

Riguardo gli ornamenti Darwin aveva proposto l'idea che il bersaglio potessero essere anche altri maschi in modo da consentire una reciproca valutazione e che in seguito le femmine operino la loro scelta sulla base dell'abilità di vincere i combattimenti/essere dominanti (femmine di elefante marino possono allertare altri maschi se vengono approcciate, garantendosi di accoppiarsi con il più forte).

È stato dimostrato che in alcuni casi, più che il maschio, le femmine scelgono il territorio in base alle sue qualità e conseguentemente in alcuni casi questo influenza il sistema accoppiamento, es. se la distribuzione delle risorse è altamente disomogenea può diventare più vantaggioso accoppiarsi con un maschio già accoppiato ma con un territorio migliore piuttosto che con un maschio detentore di un territorio di scarsa qualità.

Questo portò allo sviluppo del modello della soglia per la poligamia secondo cui le femmine scelgono il sistema monogamo/poligamo a seconda delle condizioni. NB nelle specie in cui il maschio non partecipa alla cura della prole il costo della condivisione del maschio è minore.

ISOLAMENTO DELLE SPECIE

Importante il riconoscimento, soprattutto per le femmine, di un individuo della propria specie, in quanto gli ibridi si presentano poco vitali e sterili. In questo processo il comportamento ed i segnali sessuali giocano un ruolo fondamentale.

(in melospiza le femmine sono molto più discriminanti dei maschi nel riconoscere i canti della propria specie)

Spesso riscontriamo coevoluzione fra il segnale e la risposta, es. nelle lucciole vi è buona corrispondenza fra il colore della luce emessa dal maschio e la sensibilità cromatica dell'occhio della femmina/ nella raganella vi è una differenza fra frequenze emesse dal maschio e sistema uditivo delle femmine fra due diverse popolazioni!!)

FILOGENESI DEL COMPORTAMENTO

La materia prima è la modificazione genetica sotto forma di mutazione, amplificata da riproduzione sessuale e crossing over.

Le nuove specie che si originano possono differire per comportamento e morfologia, tuttavia è possibile riconoscere delle somiglianze in caso di separazione in tempi recenti.

Difficile studio della filogenesi del comportamento a causa dell'assenza di documentazione fossile, ma con le nuove tecniche molecolari si è generata una spinta sul quarto interrogativo di Tinbergen.

Es. Lucertole del genere Sceloporus → ogni specie ha movimenti della testa caratteristici in funzione delle modificazioni avvenute a carico dei due gruppi muscolari che controllano i movimenti della testa.

Es. inclinazione sensoriale → alcuni studi suggeriscono che la preferenza delle femmine evolse prima delle strutture ornamentali maschili, altri il contrario.

Comunque, lo studio della filogenesi è utile sia allo studio del comportamento stesso che dei meccanismi dell'evoluzione.

7. ORGANIZZAZIONE SOCIALE

In particolari contesti la tendenza genetica a raggrupparsi con altri individui e ad interagire con determinate modalità può apportare vantaggi tali da divenire comuni nella popolazione. A quel punto l'ambiente sociale stesso può esercitare nuove pressioni selettive sugli individui.

Il termine "organizzazione sociale" si riferisce ad un'ampia gamma di fenomeni definiti come modalità di interazione reciproca fra i vari membri di una specie, senza esser limitato agli animali definiti altamente sociali.

VANTAGGI/SVANTAGGI DERIVANTI DAL RAGGRUPPAMENTO

Scoprire i vantaggi può significare assemblare evidenze di diverso tipo

- Evidenze sperimentali
- Osservare la variazione presente in natura
- Compiere confronti fra specie

Vantaggi:

- Condizioni migliori (Es. sciame di pulci d'acqua creano microambiente, drosophile)
- Protezione dalla predazione tramite avvistamento (più veloce in gruppo, permette di nutrirsi per più tempo), meccanismi di evasione o contrattacco (es. mobbing)
- Sfruttamento di fonti di cibo (es. cince, rondini, sule, carnivori, iene in cui la dimensione del gruppo è determinata dal tipo di preda)

NB non implica che gli animali stiano cooperando.

Svantaggi:

- Competizione
- Maggiore visibilità ai predatori
- Trasmissione di malattie
- Ibridazione

TIPI DI GRUPPI SOCIALI

EUSOCIALITA': DIVISIONE IN CASTE

Caratterizzata dal fatto che alcuni individui perdono le capacità riproduttive e divengono membri di una casta di operai, aiutando ad aumentare l'output riproduttivo complessivo della colonia. Abbiamo visto che è associata ad un alto grado di parentela ed è presente in isotteri, imenotteri, nel mammifero eterocefalo glabro ed in un gamberetto afelide che colonizza le spugne, sebbene alcuni suoi elementi si ritrovano in animali diversi (es. helper at nest in uccelli e mammiferi, sovrapposizione delle generazioni e la cura cooperativa della prole in altri insetti es. scarafaggi e dermatteri).

Uno dei fattori determinanti la casta degli individui è il tipo di alimentazione ricevuta nelle fasi giovanili ed i feromoni: nelle termiti, prodotti da re e regina, nelle api prodotti dalla regina, impediscono lo sviluppo delle ovaie delle operaie, se il livello cala vengono costruite celle di emergenza nelle quali vengono portate alcune delle larve più giovani per essere nutrite con la pappa reale in modo da diventare regine. Mentre nelle api le colonie vengono riprodotte per sciamatura, nella maggior parte degli altri insetti una regina alleva da sola le prime operaie che poi la aiuteranno.

I compiti eseguiti dalle operaie variano moltissimo, es. vita di un'ape: comincia pulendo le cellette, alimentazione delle larve più mature, somministrazione della pappa reale (secreta dalle ghiandole faringee), costruzione delle cellette (cera secreta dalle ghiandole addominali) ed in seguito diventerà bottinatrice. Sebbene la sequenza sia generalmente questa, grazie ai sofisticati metodi di comunicazione possono essere messe in atto delle correzioni in base alle esigenze della colonia (entro un certo limite).

IL TERRITORIO NELL'ORGANIZZAZIONE SOCIALE DEI VERTEBRATI

L'organizzazione sociale dei vertebrati non è rigidamente specie-specifica, ma risente di numerosi fattori.

Alcuni animali sono territoriali/gregari a seconda del periodo dell'anno (es. cinciallegre si raggruppano solo d'inverno, il resto dell'anno territoriali).

La difesa territoriale viene attuata mediante canti ed esibizioni dagli uccelli e tramite segnali odorosi dai mammiferi. Poiché questo è un comportamento dispendioso, viene attuato a seconda che le condizioni lo rendano vantaggioso (es. nettarina difende fiori che quindi producono più nettare/ballerina bianca permette a satelliti di stare nel territorio se le risorse sono abbondanti).

Un altro tipo di territorio è il lek (gallo della salvia, combattente) che non è associato a nessuna risorsa alimentare ma sembra avere un ruolo nella riproduzione in animali in cui le femmine sono molto disperse: le femmine vengono attratte in questo territorio dove possono valutare le capacità di combattimento dei maschi (infatti in queste specie le femmine copulano con un solo maschio)

SISTEMI NUZIALI E ORGANIZZAZIONE SOCIALE

Un importante fattore che determina l'organizzazione sociale è il ruolo dei due sessi nella riproduzione. Si è scoperto che la maggior parte degli uccelli che si pensavano essere monogami (correlatamente all'entità delle cure parentali) sono in realtà "socialmente monogami".

Esistono molti sistemi che i maschi adottano per assicurarsi l'esclusiva sulla fecondazione di una femmina (es. libellule, competizione spermatica).

In particolare il sistema nuziale adottato in ogni condizione rifletterà l'esito del conflitto fra gli interessi del maschio e della femmina: nelle specie in cui entrambi si prendono cura della prole l'evoluzione spinge per un sistema socialmente monogamo (es. negli uccelli, in cui la ricerca del cibo è molto dispendiosa) mentre se a prendersi cura della prole è solo uno dei due facilmente l'altro cercherà nuovamente di riprodursi (es. nei mammiferi in cui il piccolo cresce all'interno della femmina).

DOMINANZA SOCIALE

Non sempre gli animali combattono, numerosi sistemi permettono la valutazione delle reciproche capacità (segnali onesti sono strategia evolutivamente stabile). Principalmente esistono due modi:

- Se gli individui interagiscono abbastanza spesso da conoscere le capacità di combattimento reciproche si stabilisce una gerarchia di dominanza (es. dominanza lineare nei polli domestici/ gerarchie nei primati) le quali rimangono stabili in quanto costanti sono le capacità di combattimento degli individui. In seguito si registra una caduta dell'aggressività.
- Quando gli animali incontrano troppi individui per poter conoscere le capacità di combattimento di ognuno la gerarchia di dominanza viene stabilita da "segnali di rango", i quali, anche se apparentemente non sembra così hanno un loro costo (es. essere sfidato da molti maschi)

CIO' CHE CHIAMIAMO ORGANIZZAZIONE SOCIALE NON PUO' ESSERE RIGIDAMENTE CATEGORIZZATA: SISTEMI NUZIALI E INTERAZIONI FRA GLI INDIVIDUI ASSUMONO MOLTE FORME SOTTO L'INFLUENZA DI VARI FATTORI CHE POSSONO FLUTTUARE NEL TEMPO

(es. raggruppamenti stagionali nel cervo nobile, anche se ad es. lupi hanno struttura sociale molto stabile non influenzata dalle variazioni stagionali in modo così netto)

