

Dustin R. Rubenstein John Alcock

Etologia

Un approccio evolutivo

Quarta edizione italiana condotta sull'undicesima edizione americana

BIOLOGIA **ZANICHELLI**

Dustin R. Rubenstein John Alcock

Etologia

Un approccio evolutivo

Quarta edizione italiana condotta sull'undicesima edizione americana

A cura di Stefania Puce

PER IL COMPUTER E PER IL TABLET



L'ebook
multimediale

1 REGISTRATI A MYZANICHELLI

Vai su my.zanichelli.it e registrati come studente scolastico

2 SCARICA BOOKTAB

- Scarica **Booktab** e installalo
- Lancia l'applicazione e fai login

3 ATTIVA IL TUO LIBRO

- Clicca su **Attiva il tuo libro**
- Inserisci il **codice di attivazione** che trovi sul **bollino argentato** adesivo (qui accanto un esempio di bollino con codice di attivazione)



4 CLICCA SULLA COPERTINA

Scarica il tuo libro per usarlo offline

PER LO SMARTPHONE



LOSAI?

Ripassa
con lo smartphone
prima della verifica

1 SCARICA LA APP DA:



2 AGGIUNGI IL LIBRO

con le tue credenziali **myZanichelli** e con il **codice di attivazione**

3 CLICCA SUL CAPITOLO

4 SCEGLI IL TEST



I video del libro
GUARDA! sul tuo smartphone

Scarica la app da:



1 Sul libro, inquadra l'icona

2 Sullo smartphone, tocca il play

3 Guarda i video



BIOLOGIA ZANICHELLI

Indice generale



SCHEDA 1.1

La selezione naturale e l'infanticidio nei primati **6**

SCHEDA 1.2

Filogenesi e metodo comparativo **9**

SCHEDA 1.3

Benefici dell'alta densità dei nidi di labbo **12**



SCHEDA 2.1

Caratterizzazione dei suoni prodotti dagli animali **18**

SCHEDA 2.2

Apprendimento del canto in uccelli adottati da un'altra specie **25**

1

Introduzione al comportamento animale

■ Selezione naturale ed evoluzione del comportamento **2**

L'approccio costi-benefici alla biologia del comportamento **3**

Livelli di analisi **4**

Lo studio integrato del comportamento animale **5**

■ Approcci allo studio del comportamento **8**

La base adattativa del comportamento: il mobbing nei gabbiani **8**

La scienza del comportamento animale **14**

SOMMARIO **15**

 **VIDEO: 1.1** A colony of black-headed gulls • **1.2** California ground squirrel interacting with a rattlesnake

2

Lo studio integrato del comportamento

■ Lo sviluppo dell'apprendimento del canto **18**

Variazioni intraspecifiche e dialetti **18**

Esperienza sociale e sviluppo del canto **23**

■ Meccanismi di apprendimento del canto **24**

■ La genetica dell'apprendimento del canto **24**

Controllo del sistema del canto negli uccelli **26**

SCHEDA 2.3

I meccanismi prossimi alla base delle preferenze di canto nelle femmine **26**

SCHEDA 2.4

Perché l'apprendimento del canto può far comunicare più efficacemente i maschi con i rivali o con le potenziali compagne? **34**

**SCHEDA 3.1**

Genetica del comportamento: identificare la base genetica delle differenze comportamentali **48**

SCHEDA 3.2

Inquietudine migratoria **55**

SCHEDA 3.3

La genetica del comportamento di foraggiamento nelle api **66**

■ **L'evoluzione dell'apprendimento del canto 28**

Storia evolutiva del canto negli uccelli **29**

Meccanismi di apprendimento del canto e approccio comparativo **30**

Apprendimento vocale dell'uomo e degli uccelli a confronto **31**

■ **Il valore adattativo dell'apprendimento del canto 31**

Adattamento all'ambiente locale **32**

Riconoscimento: amici contro nemici **33**

Selezione sessuale: competizione tra maschi **35**

Selezione sessuale: scelta della femmina e accoppiamento selettivo **38**

■ **Lo studio integrato del canto degli uccelli 42****SOMMARIO 43**

 **AUDIO:** **2.1** White-crowned sparrow • **2.2** Savannah sparrow • **2.3** Zebra finch • **2.4** Galahs and pink cockatoos • **2.5** Sedge warbler • **2.6** Marsh wren • **2.7** Swamp sparrow • **2.8** Great tit • **2.9** Song sparrow • **2.10** Vocalizations of cooperative breeders • **2.11** «Language» producers • **2.12** Sedge wren • **2.13** Cassin's finch • **2.14** European serin

 **VIDEO:** **2.1** White-crowned sparrow

3**Le basi genetiche ed evolutive del comportamento**■ **Il comportamento necessita sia dei geni sia dell'ambiente 46**

La teoria interattiva dello sviluppo **46**

Differenze ambientali possono causare differenze di comportamento **51**

Differenze genetiche possono causare anche differenze comportamentali **53**

■ **Apprendimento e cognizione 57**

L'apprendimento necessita sia dei geni sia dell'ambiente **57**

L'apprendimento in ambienti complessi **58**

Il valore adattativo dell'apprendimento **60**

■ **Lo sviluppo evolutivo del comportamento 64**

L'approccio evo-devo per capire il comportamento **65**

■ **Lo sviluppo durante le fasi precoci di vita 69**

Il ruolo dell'ambiente sociale **70**

Omeostasi dello sviluppo *versus* limitazione dello sviluppo **71**

I meccanismi di cambiamento dello sviluppo **74**

Super geni e poliformismi comportamentali **78**

SOMMARIO 79

 **VIDEO:** **3.1** Chickadee smart feeders • **3.2** Foraging Clark's nutcracker



SCHEDA 4.1

Rilevazione di ultrasuoni da parte dell'organo uditivo di una falena **88**

SCHEDA 4.2

Determinazione di come le femmine di mosche parassitoidi scelgono il grillo maschio ospite **102**

SCHEDA 4.3

Ingrandimento corticale nei mammiferi **104**

SCHEDA 4.4

Le richieste energetiche spiegano perché l'uomo ha un cervello così grande? **106**



SCHEDA 5.1

Risposte ormonali alla luce negli uccelli **123**

SCHEDA 5.2

Misurare gli ormoni negli animali **128**

SCHEDA 5.3

Gli ormoni steroidei modulano il comportamento parentale nei maschi di topo della California? **131**

4

Le basi neurali del comportamento

■ Risposte agli stimoli **81**

Risposte complesse a stimoli semplici **82**
Come le falene evitano i pipistrelli **84**
Percezione degli ultrasuoni in altri insetti **89**

■ Comando e controllo neurale **89**

Il processo decisionale nel cervello **91**
Dagli ultrasuoni alle radiazioni ultraviolette **93**
Trasmissione selettiva di segnali sensoriali **95**
Risposta ai messaggi trasmessi **97**
Le basi prossime della filtrazione degli stimoli **100**

■ L'evoluzione delle abilità cognitive **104**

SOMMARIO **110**



AUDIO: 4.1 Male bush-cricket calls



VIDEO: 4.1 Feeding behavior in gulls • **4.2** Type I male midshipman songs • **4.3** Interacting with puzzle box

5

Le basi fisiologiche del comportamento

■ Ritmi endogeni e cambiamento delle priorità comportamentali **111**

Meccanismi dei cambiamenti delle priorità comportamentali **112**
La neurobiologia del ritmo circadiano **114**
La genetica del ritmo circadiano **115**
La fisiologia del ritmo circadiano **116**
Cicli comportamentali stagionali e annuali **118**

■ Segnali che sincronizzano i cicli comportamentali **119**

Segnali ambientali prevedibili **119**
Segnali ambientali imprevedibili **124**
Contesto sociale e cambiamento delle priorità **127**

■ Meccanismi ormonali alla base dei cambiamenti comportamentali **128**

Effetti ormonali di organizzazione o attivazione su comportamento e sviluppo **128**
Ormoni e riproduzione **132**
Testosterone e comportamento riproduttivo **134**
I costi della regolazione ormonale **135**
Glucocorticoidi e risposta ai cambiamenti ambientali **138**

SOMMARIO **140**



SCHEDA 6.1

Teoria evolutivistica dei giochi **144**

SCHEDA 6.2

Teoria dei giochi e gregge egoista **148**

SCHEDA 6.3

Territorialità e comportamento alimentare delle nettarine ali dorate **160**

SCHEDA 6.4

Foraggiamento ottimale da parte del ciclide luccio **161**



SCHEDA 7.1

Come tracciare le rotte migratorie dei passeriformi **176**

SCHEDA 7.2

Pattern opposti di dispersione differenziale legata al sesso in mammiferi e uccelli **184**

SCHEDA 7.3

Comportamenti per ridurre i costi di volo durante la migrazione **188**

SCHEDA 7.4

Percorsi migratori del tordo di Swainson **196**

6

Evitare i predatori e procurarsi il cibo

■ Evitare i predatori **143**

Difese sociali **144**

Teoria dei giochi e difese sociali **148**

Camuffarsi **150**

Mostrarsi **152**

Teoria dell'ottimizzazione e comportamento antipredatorio **156**

■ Procurarsi il cibo **158**

Teoria dell'ottimizzazione e decisioni sul foraggiamento **159**

Critica della teoria del foraggiamento ottimale **163**

Paesaggi della paura **165**

Teoria dei giochi e comportamento alimentare **166**

SOMMARIO **168**



VIDEO: 6.1 Group nest defense by vespid wasps

7

Territorialità e migrazione

■ Dove vivere **169**

Scelta dell'habitat **169**

Territorialità e potenziale di mantenimento delle risorse **170**

Perché rinunciare velocemente quando si combatte per un territorio? **175**

L'effetto del «caro nemico» **181**

■ Restare o andare **181**

La dispersione **181**

La migrazione **183**

I costi e i benefici della migrazione **188**

Variabilità nel comportamento migratorio **192**

SOMMARIO **196**



VIDEO: 7.1 Foraging red knots •
7.2 Male speckled wood butterflies fighting



SCHEDA 8.1

Ragni che cacciano di notte **209**

SCHEDA 8.2

Perché le femmine di falena si accoppiano con maschi che producono segnali mimetici ultrasonici simili a quelli prodotti dai pipistrelli, loro predatori? **212**

SCHEDA 8.3

Meccanismi e misura della colorazione animale **222**



SCHEDA 9.1

Gli spermatozoi sono sempre economici? **238**

SCHEDA 9.2

Selezione sessuale nel pavone **262**

8

Principi di comunicazione

Comunicazione e segnali animali **200**

Uso dell'informazione e segnali animali **200**

L'evoluzione dei segnali animali **203**

Tratti preesistenti e sviluppo di una esibizione insolita **204**

Il principio del panda e tratti preesistenti **205**

Preferenze preesistenti ed evoluzione dei segnali **208**

Tratti preesistenti *versus* preferenze preesistenti **213**

La funzione dei segnali **215**

La funzione adattativa di una esibizione insolita **215**

Comunicazione onesta ed esibizioni di minaccia **218**

Segnali onesti **220**

Quando più segnali onesti sono meglio di uno **223**

Segnali ingannevoli **225**

Intercettazione di segnali altrui **229**

SOMMARIO **232**



AUDIO: 8.1 Calling male túngara frogs



VIDEO: 8.1 Spotted hyena greeting ceremony • **8.2** Male northern elephant seals fighting • **8.3** Dance of the peacock spider

9

Comportamento riproduttivo

Selezione sessuale ed evoluzione delle differenze tra i sessi **236**

Differenze sessuali nel comportamento riproduttivo **237**

Differenze sessuali e investimento parentale **240**

Inversione delle differenze sessuali **241**

Selezione intrasessuale e competizione per i partner **243**

Competizione e accesso ai partner **243**

Coesistenza di tattiche condizionali di accoppiamento **246**

Coesistenza di tattiche di accoppiamento alternative **249**

Competizione spermatica **250**

Controllo della compagna e certezza della paternità **253**

■ Selezione intersessuale e scelta del partner 255

Scelta del compagno con benefici diretti **256**
 Scelta del compagno con benefici indiretti **260**
 Selezione sessuale *runaway* e *chase-away* **265**
 Scelta femminile criptica **266**

■ Conflitto sessuale 268

La manipolazione della scelta femminile **268**
 Corsa agli armamenti sessuale **270**

SOMMARIO 272



VIDEO: 9.1 Bowerbird reproductive behavior • **9.2** Courtship by male golden-collared manakins • **9.3** Male duck genitalia in action



SCHEDA 10.1

Parassitismo sessuale, maschi nani ed evoluzione di gigolò **282**

SCHEDA 10.2

Paternità extra-coppia e buoni geni negli uccelli **288**

SCHEDA 10.3

Femmine che si esibiscono nel lek: il caso di un pesce ago in cui i ruoli sessuali sono invertiti **306**

10

Sistemi di accoppiamento

■ Monogamia: assenza di accoppiamenti multipli 274

Perché essere monogami? **274**
 Monogamia nelle specie caratterizzate da cure parentali paterne **276**
 Monogamia: quando le cure parentali paterne sono rare **279**

■ Poliandria: accoppiamenti multipli delle femmine 281

Maschi monogami e femmine poliandriche **281**
 Poliandria e benefici genetici indiretti **284**
 Poliandria e benefici diretti **292**

■ La poliginia: accoppiamenti multipli dei maschi 295

Poliginia con difesa delle femmine **295**
 Poliginia con difesa delle risorse **297**
 Poliginia nel lek **300**
 Poliginia con corsa competitiva **306**

■ Poliginandria e promiscuità: accoppiamenti multipli in entrambi i sessi 307

Poliginandria **308**
 Promiscuità **309**

SOMMARIO 310



AUDIO: 10.1 Male hammer-headed bat



VIDEO: 10.1 Male superb fairy-wren in the morning **10.2** White-bearded manakin lek



SCHEDA 11.1

Perché nelle cicadelle sono le femmine a fornire tutte le cure parentali? **324**

SCHEDA 11.2

Reazioni di difesa del nido contro potenziali predatori di uova e avannotti da parte di maschi di pesce persico sole dalle branchie blu sottoposti a due differenti condizioni **327**

SCHEDA 11.3

Perché i genitori di alcune specie adottano conspecifici geneticamente estranei? **335**

11

Cure parentali

■ Valore della prole e investimento parentale **311**

Decisioni sulle cure parentali **312**
 Favoritismo da parte dei genitori nelle cure e nella generazione della prole **315**
 Favoritismo da parte dei genitori nell'uomo **317**
 Conflitti familiari **318**

■ Fornire o non fornire cure parentali **321**

Costi e benefici delle cure parentali **321**
 Conflitto sessuale e cure parentali: chi se ne fa carico? **322**
 Perché le femmine forniscono cure parentali? **325**
 Perché i maschi forniscono cure parentali? **326**

■ Indirizzare le cure parentali **332**

Riconoscere i propri figli **332**
 Parassitismo di cova interspecifico **334**
 Scelta dell'ospite adatto **337**
 Corse agli armamenti coevolutive **338**
 L'evoluzione del parassitismo di cova interspecifico **341**

SOMMARIO **344**



VIDEO: 11.1 Mother cormorant pecking at her chick • 11.2 Siblicide in the cattle egret • 11.3 Common cuckoo tossing great reed warbler eggs • 11.4 Parasitic honeyguides killing host chicks (1-2)



SCHEDA 12.1

Le principali transizioni evolutive **346**

SCHEDA 12.2

Calcolo della parentela genetica **350**

SCHEDA 12.3

L'altruismo nelle amebe **352**

12

Principi di evoluzione sociale

■ L'altruismo e i livelli di selezione **347**

Selezione individuale *versus* selezione di gruppo **347**
 L'altruismo e il ruolo della selezione di parentela **348**

■ La selezione di parentela e la teoria della fitness complessiva **351**

Sfide alla selezione di parentela e alla teoria della fitness complessiva **352**
 L'aplodiploidia e l'evoluzione dell'eusocialità **354**
 La verifica dell'ipotesi dell'aplodiploidia **356**
 La fitness complessiva e la monogamia negli insetti eusociali **357**
 La sterilità e la differenziazione di casta **362**

SCHEDA 12.4

Divisione del lavoro nei vermi piatti trematodi **358**

■ **Conflitti sociali nelle società animali** 364

Conflitto riproduttivo **364**

SOMMARIO 367

 **VIDEO: 12.1** Army ants building a living bridge • **12.2** *Dictyostelium discoideum* developing fruiting bodies



SCHEDA 13.1

Come fanno i gruppi di animali a decidere dove andare? **371**

SCHEDA 13.2

Analisi della rete sociale **374**

SCHEDA 13.3

Mobbing e relazioni di parentela in gruppi di ghiandaie siberiane **383**

SCHEDA 13.4

Perché, nelle specie sociali, sia i maschi sia le femmine presentano tratti elaborati? **394**

13

Comportamento sociale e socialità

■ **L'evoluzione del comportamento sociale** 370

Forme di comportamento sociale **370**

Beneficio reciproco **372**

Altruismo e reciprocità **376**

Comportamenti sociali non cooperativi: egoismo e dispetto **378**

■ **Differenze individuali nel comportamento sociale** 379

Personalità nelle specie sociali **380**

■ **L'evoluzione della riproduzione cooperativa** 380

Cooperazione riproduttiva e selezione di parentela **382**

Benefici riproduttivi e riproduzione cooperativa **383**

Costi riproduttivi e riproduzione cooperativa **387**

■ **Conflitto riproduttivo nella riproduzione cooperativa** 391

Soppressione riproduttiva **391**

Asimmetria riproduttiva, paternità extra-coppia e struttura sociale **393**

SOMMARIO 396

 **AUDIO: 13.1** Greater honeyguide chatter call

 **VIDEO: 13.1** A murmuration of European starlings • **13.2** Baboon trajectories on 3D habitat reconstruction • **13.3** Male long-tailed manakins displaying



SCHEDA 14.1

Studi etici sull'uomo e su altri animali **400**

14

Il comportamento umano

■ **La comunicazione** 398

Lo sviluppo e la storia evolutiva del linguaggio verbale umano **398**

La neurofisiologia del linguaggio verbale **401**

Il valore adattativo del linguaggio verbale **402**

SCHEDA 14.2

Scelta da parte delle donne e caratteristiche degli uomini dominanti rispetto a quelli attraenti **407**

SCHEDA 14.3

Scelta del partner in un mondo virtuale **408**

■ Il comportamento riproduttivo 404

Analisi evolutiva della scelta del partner **404**

Scelta del partner da parte delle donne **405**

Scelta della partner da parte degli uomini **411**

Conflitto riproduttivo e sessuale nell'uomo **414**

Conflitto sessuale estremo nell'uomo: poligamia e relazioni extraconiugali **416**

Sesso coercitivo **418**

■ Applicazioni pratiche della teoria del comportamento 420

Medicina evolucionistica **421**

Il trionfo di un'analisi evolutiva del comportamento umano **422**

SOMMARIO 423**■ Glossario 425****■ Bibliografia 433****■ Indice analitico 481**

Prefazione

Per oltre quarant'anni *Animal Behavior* è stato il principale libro di testo per introdurre gli studenti universitari al tema del comportamento animale. John Alcock ha dato vita alla prima edizione di questo libro nel 1975 e, dopo nove versioni successive, questa quarta edizione italiana, l'undicesima americana, introduce un nuovo prestigioso autore, Dustin Rubenstein. *Etologia* conserva lo stile narrativo e focalizza l'attenzione su approcci sia evolutivisti sia meccanicistici per comprendere come e perché animali tanto diversi, come gli insetti e l'*Homo sapiens*, si comportino in un determinato modo.

Nel tentativo di tenere il passo con la rapida evoluzione degli studi sul comportamento animale, questa nuova edizione offre anche un approccio più integrato allo studio del comportamento, evidenziando il numero crescente di ricerche che collegano il comportamento al cervello, ai geni e agli ormoni, oltre che all'ambiente ecologico e sociale circostante. Temi come l'epigenetica e i comportamenti collettivi sono stati trattati qui per la prima volta.

Inoltre il libro tratta quelle ricerche che, in numero sempre crescente, applicano metodi filogenetici comparativi allo studio del comportamento animale, facendo uso di filogenesi molecolari per sviluppare e testare nuove idee sull'evoluzione del comportamento animale. Il libro conserva il suo principale obiettivo: quello di offrire agli studenti un panorama sui vari livelli di analisi che i ricercatori utilizzano per spiegare perché tutti gli esseri viventi, specie umana compresa, spesso si comportino secondo modalità complesse.

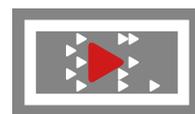
■ Novità di questa edizione

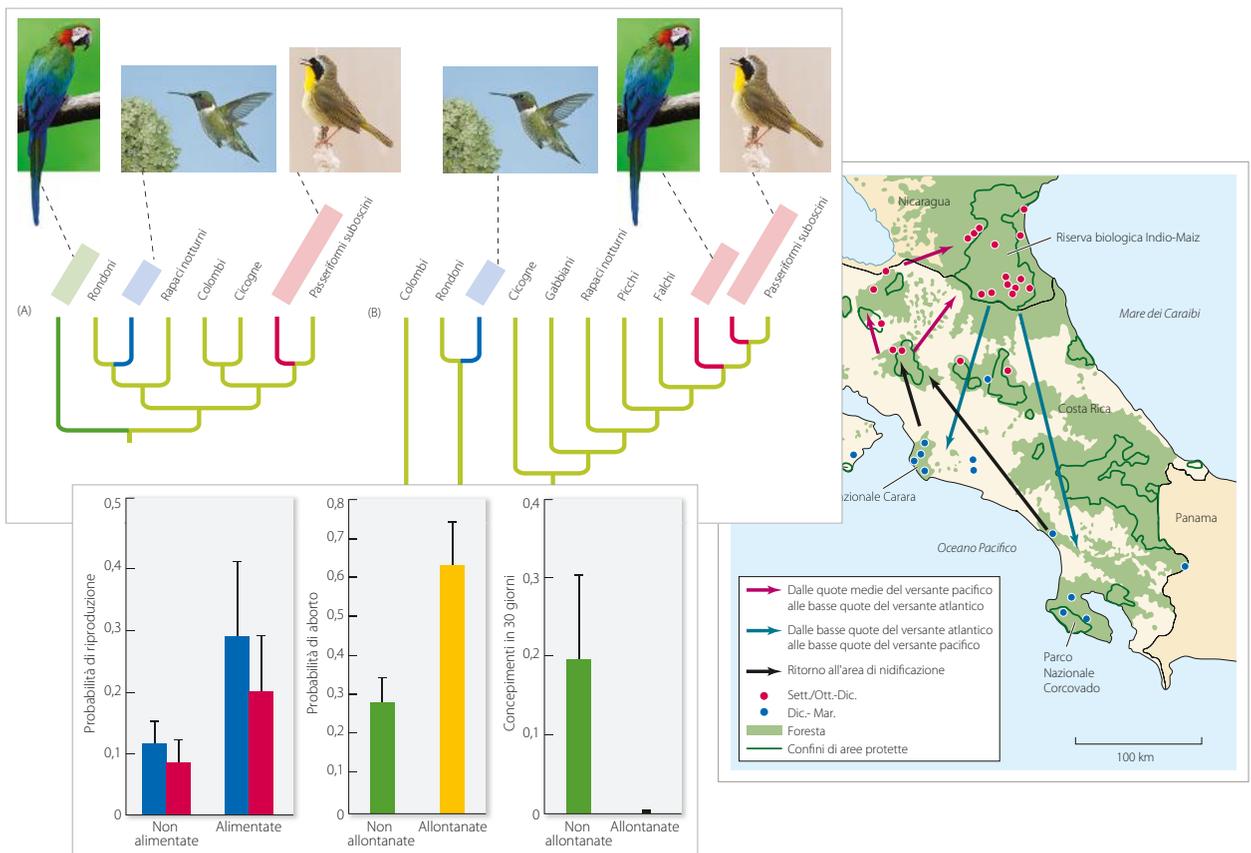
Oltre a un nuovo coautore, questa edizione presenta diverse novità, mirate a facilitare sia l'apprendimento sia l'insegnamento. Dato che ricerche approfondite hanno concluso che la maggior parte dei lettori preferisce la struttura organizzativa classica delle prime edizioni, il libro ritorna alla sua struttura d'origine, con i meccanismi prossimi introdotti all'inizio del libro e prima di un'ampia discussione sui fattori ultimi che stanno alla base del comportamento. Tuttavia, ciascun capitolo tenta di evidenziare sia le spiegazioni prossime sia quelle ultime, illustrando l'attuale natura integrata di questa disciplina.

Inoltre, questa edizione include, all'interno di ogni capitolo, un raffinato impianto organizzativo che rende la materia più fruibile sia agli studenti sia ai docenti. Anche le figure e le foto che lo illustrano sono state aggiornate e riviste, migliorando l'aspetto grafico e, insieme all'aggiunta delle barre di errore nella maggior parte dei grafici, rendendo più semplice agli studenti imparare come si interpretano i dati.

Nuovi strumenti informativi rendono più facile l'apprendimento di concetti complessi, applicando il pensiero comportamentale ed evolutivista a domande e ad argomenti stimolanti. Presenti in ogni capitolo, queste nuove schede e tabelle rimarkano l'importanza della verifica delle ipotesi, dell'interpretazione dei dati e della risoluzione di problemi.

Infine, poiché la maggior parte degli studenti è attratta dal comportamento degli animali perché affascinata da filmati visti in televisione o da situazioni osservate in natura, per ogni capitolo sono disponibili online documenti video e clip audio relativi a comportamenti trattati nel libro. Queste risorse multimediali, evidenziate lungo il testo dalle icone di colore rosso riportate qui a lato, sono disponibili sia sul sito del libro sia inquadrando con lo smartphone l'icona grigia con la freccia rossa, dopo aver scaricato l'apposita app **Guarda!** (icona in basso).

**GUARDA!**



La maggior parte di questi file audio e video sono stati forniti da ricercatori, i cui esempi compaiono nel libro, o dalla Macaulay Library del Cornell Lab of Ornithology, attingendo dalla loro vasta collezione di 7 000 000 di immagini, video e suoni prodotti da animali.

■ Focus sull'integrazione

Il libro offre una visione comparata e integrata del comportamento animale, collegando una varietà di comportamenti e le loro funzioni adattative al cervello, ai geni e agli ormoni, oltre che all'ambiente ecologico e sociale circostante. Poiché molti studi moderni sul comportamento animale sfruttano nuovi approcci neurobiologici o molecolari, il libro illustra ai suoi lettori queste e altre tecniche all'avanguardia, focalizzando gli aspetti teorici in un chiaro contesto di verifica delle ipotesi. In definitiva, il libro sottolinea l'importanza sia degli approcci evolutivistici e meccanicistici allo studio del comportamento animale, sia di quelli interdisciplinari che evidenziano i meccanismi neurali, genetici e fisiologici alla base dei comportamenti adattativi.

Oltre al focus sugli approcci integrati, questa edizione presenta alcuni aggiornamenti su argomenti specifici, come il modo in cui le nuove tecnologie stanno rivoluzionando le modalità di studio degli spostamenti degli animali e l'architettura genetica del comportamento, oltre a ulteriori approfondimenti sul comportamento sociale degli animali, sulla comunicazione animale e sul comportamento dell'*Homo sapiens*. In ogni capitolo sono stati aggiunti nuovi esempi empirici, alcuni dei quali proiettano indagini classiche verso nuove, stimolanti ricerche.

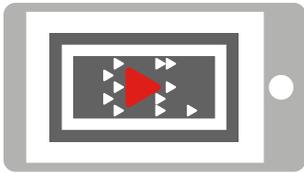
■ Un nuovo approccio pedagogico

Partendo dai ricchi contenuti e dagli argomenti di discussione presenti nelle precedenti edizioni, in questa abbiamo applicato strumenti pedagogici più moderni e aggiunto nuove risorse. Presenti in tutti i capitoli, nuove schede e tabelle rimarcano l'importanza della verifica delle ipotesi, dell'interpretazione dei dati e della risoluzione dei problemi. Queste nuove

1

Introduzione al comportamento animale

Foto duncan1890/E+/Getty Images



Sei mai stato punto dalla femmina di un'ape domestica (*Apis mellifera*)? In tal caso saprai che gli animali a volte sembrano comportarsi in maniera illogica ai nostri occhi. Quella stessa ape, pochi minuti dopo averti punto, muore. Perché mai un essere vivente dovrebbe uccidersi con il solo scopo di procurare un breve fastidio? Anche se non risponderemo in maniera esauriente a questa domanda prima del Capitolo 12, la risposta risiede nella porzione di codice genetico che quell'ape condivide con le sue compagne d'alveare. Come vedremo in questo capitolo, la teoria del comportamento ci fornisce il quadro generale all'interno del quale comprendere questo e altri comportamenti all'apparenza paradossali. Da studente del comportamento animale, utilizzerai questo libro per cominciare a esplorare il mondo naturale e indagare come e perché i diversi animali che lo popolano si comportino in un certo modo.

Lo studio del comportamento animale è una disciplina affascinante e in rapida crescita, grazie alle migliaia di biologi del comportamento che ne studiano ogni aspetto, dalle basi genetiche del canto degli uccelli, al perché le donne si sentano attratte da uomini con un mento prominente. La ragione principale del fatto che questo campo di studi sia così attivo e vasto ha a che fare con un libro pubblicato più di 150 anni fa, *L'origine delle specie*, di Charles Darwin (Darwin 1859). In questo libro, Darwin (**Figura 1.1**) introdusse il concetto di **selezione naturale**, secondo cui le specie viventi sono il prodotto di un processo non guidato e inconsapevole di competizione riproduttiva tra i loro antenati. La teoria della selezione naturale fornisce il principio guida per lo studio del comportamento animale, così come della maggior parte della biologia più in generale. Sapere che il comportamento animale, come ogni altro aspetto degli esseri viventi, ha una storia guidata dalla selezione naturale è di estrema importanza. La comprensione della teoria evolutiva costituisce un punto di partenza scientifico imprescindibile per determinare perché gli animali si com-

portino in un certo modo e perché possiedano i meccanismi genetici, di sviluppo, sensoriali, neurali, fisiologici e ormonali che rendono possibili tutte le loro abilità comportamentali. Per comprendere davvero i motivi per cui un'ape sia disposta a morire per pungere un uomo, dobbiamo accostarci allo studio del comportamento animale da una prospettiva evuzionistica, dalla prospettiva dello

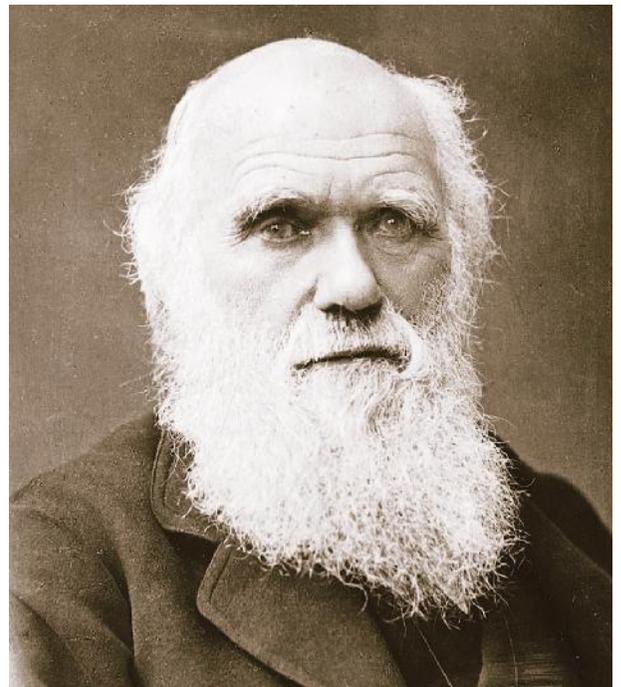


Figura 1.1 Charles Darwin. Si pensa che questa fotografia, scattata nel 1881 da Herbert Rose Barraud (1845-1896), sia l'ultima fotografia di Darwin prima della sua morte. L'originale si trova presso la Huntington Library di San Marino, in California.

stesso Darwin. Come disse una volta il biologo evoluzionista Theodosius Dobzhansky: «Nulla in biologia ha senso se non alla luce dell'evoluzione» (Dobzhansky 1973). Speriamo di convincerti che le parole di Dobzhansky valgono anche per il comportamento animale. Se ci riusciremo, capirai il fascino dell'approccio evolutivo al comportamento animale, perché esso aiuta gli scienziati a identificare gli argomenti interessanti che meritano una spiegazione, li indirizza verso ipotesi atte a essere verificate, e in definitiva produce conclusioni convincenti sulla validità di certe ipotesi.

L'influenza di Darwin continua con vigore ancora oggi, ecco perché abbiamo deciso di intitolare le precedenti edizioni del libro *Il comportamento animale: un approccio evolutivo*. Nelle varie edizioni, abbiamo esplorato la molteplicità dei comportamenti espressi dagli animali e discusso non solo come e perché si siano evoluti, ma perché si siano evoluti in una certa specie e non in un'altra, o in un sesso e non nell'altro. In questa edizione, l'approccio evolutivo enfatizzato dal sottotitolo viene esteso rispetto alle edizioni precedenti e diventa ancora più integrato. Il concetto di evoluzione per selezione naturale continua a essere la nostra guida, ma introdurremo nella nostra discussione anche argomenti quali l'epigenetica, lo sviluppo e l'ecologia, così come strumenti quali la teoria dei giochi e la genetica molecolare. Infatti, come si vedrà nei prossimi capitoli, lo studio stesso del comportamento animale si è evoluto da quando Darwin ha compiuto le sue osservazioni sulla selezione naturale più di 150 anni fa. In effetti, lo studio del comportamento animale è notevolmente cambiato dalla prima edizione di questo testo, pubblicata più di quarant'anni fa. Pertanto, in questa edizione, andremo oltre l'approccio evolutivo nello studio del comportamento animale: considereremo anche l'approccio ecologico, quello meccanicistico e quello relativo allo sviluppo. In poche parole, applicheremo un approccio integrato (Rubenstein e Hofmann 2015, Hofmann et al. 2016), discutendo in che modo l'interazione tra i geni, lo sviluppo e l'ambiente contribuiscano all'evoluzione dei comportamenti animali. Ciò significa che oggi uno studente del comportamento animale sfrutterà sia quanto ha imparato nelle lezioni di biochimica o di biologia molecolare, sia le nozioni di ecologia. Illusteremo, per esempio, come la genomica e la neurobiologia stiano cambiando il modo in cui si studia il comportamento animale, in forme che Darwin non avrebbe mai potuto immaginare. Dimosteremo, inoltre, in che modo i nuovi metodi filogenetici comparativi ci stiano permettendo di utilizzare i dati raccolti su decine di migliaia di specie per testare le ipotesi esistenti, così come per generarne di nuove.

Prima di tutto, però, in questo capitolo vogliamo introdurre il lettore all'affascinante mondo del comportamento animale. Inizieremo con una discussione dettagliata sul modo in cui la selezione naturale governa l'evoluzione del comportamento. Introdurremo il pensiero adattazionista e il punto di vista genetico sull'evoluzione dei tratti comportamentali. Discuteremo l'approccio costi-benefici alla biologia del comportamento, così come il ruolo fondamentale che la verifica delle ipotesi riveste nel metodo scientifico. Infine, discuteremo di quanto sia essenziale un approccio integrato allo studio del comportamento ani-

male per comprendere come e perché i comportamenti evolvano, argomento che sarà poi al centro della trattazione nel Capitolo 2 e nel resto del libro.

Selezione naturale ed evoluzione del comportamento

Quando i biologi si pongono domande sul comportamento animale, sono guidati dalla teoria di Darwin dell'evoluzione per selezione naturale. Darwin rimaneva perplesso di fronte al fatto che gli organismi viventi, pur potendo aumentare in numero secondo una progressione geometrica, non lo facciano. Perfino nei batteri, che potrebbero riprodursi in maniera rapida ed efficiente, ci sono alcuni individui che si riproducono più di altri. E quindi, quali individui si riproducono di più e perché? Come lo stesso Darwin arrivò a capire dopo una vita trascorsa a osservare gli animali nel loro habitat naturale, se in passato alcuni individui avessero generato più discendenti di altri, allora questi individui riproduttivamente di successo avrebbero inevitabilmente e gradualmente rimodellato la loro specie a loro immagine. La logica della selezione naturale prevede che il cambiamento evolutivo sia inevitabile se sono soddisfatte le tre seguenti condizioni:

- 1 **Variazione:** i membri di una popolazione differiscono tra loro in una particolare caratteristica.
- 2 **Differenze nel successo riproduttivo:** alcuni individui, dotati di particolari caratteristiche, hanno una prole più numerosa rispetto agli altri.
- 3 **Eredità:** i genitori sono in grado di trasmettere tali caratteristiche alla progenie.

Se c'è variazione all'interno di una specie (e c'è quasi sempre) e se alcune di queste variazioni sono ereditabili e vengono trasmesse da genitori a progenie, e se alcuni di questi individui si riproducono in modo più efficiente di altri, allora la crescente abbondanza di discendenti dei tipi di maggior successo modificherà gradualmente la specie. Nel tempo, la «vecchia» popolazione – ricordiamo che la selezione naturale agisce su popolazioni di individui – evolve in una i cui membri possiedono le caratteristiche (dette anche **tratti**) associate, in passato, a una riproduzione di successo. La misura di quanto un individuo sia efficiente nel trasmettere i suoi tratti ereditabili alla generazione successiva viene chiamata **fitness**. Come vedremo nel resto del libro, la fitness – che dipende sia dalla sopravvivenza sia dalla riproduzione – costituisce la base per comprendere quali tratti abbiano probabilità di evolvere per selezione naturale diventando più o meno comuni in una popolazione. Dopotutto, per riprodursi e trasmettere i propri tratti alla progenie, un individuo dovrà sopravvivere abbastanza a lungo da accoppiarsi.

Darwin non si limitò a illustrare con chiarezza la logica della sua teoria, fornì anche abbondanti prove del fatto che le variazioni ereditabili nei tratti siano comuni all'interno delle specie e che elevati tassi di mortalità costituiscano la

Scheda 1.1 ROMPICAPO DARWINIANO**La selezione naturale e l'infanticidio nei primati**

Gli entelli delle pianure settentrionali (*Semnopithecus entellus*), detti anche langur di Hanuman, sono scimmie che vivono in gruppi di diverse femmine e i loro piccoli, accompagnate da un solo o pochi maschi adulti (Figura A). Nel corso di un progetto di ricerca a lungo termine svoltosi in India, si osservò che i maschi adulti di entelli attaccavano e a volte addirittura uccidevano i cuccioli delle femmine del loro stesso gruppo. In questo caso, il cosiddetto rompicapo da risolvere è evidente: come può essere adattativo il fatto che un entello maschio attacchi la prole delle femmine del suo stesso gruppo, soprattutto considerando che i maschi che attaccano sono spesso feriti dalle femmine che difendono i loro piccoli (Figura B)? Alcuni primatologi hanno sostenuto che il comportamento infanticida non sia adattativo, ma invece rappresenti una risposta aggressiva aberrante da parte dei maschi ai problemi di sovrappopolazione e affollamento che si verificano quando gli entelli si radunano per essere nutriti dagli indiani dei villaggi dei dintorni. Secondo questi osservatori, il sovrappopolamento determina un comportamento aggressivo anormale, di cui l'infanticidio sarebbe semplicemente un risultato non adattativo (Curtin e Dolhinov 1978).

La biologa del comportamento Sarah Hrdy, invece, applicò la teoria della selezione naturale per risolvere il rompicapo dell'infanticidio in maniera differente, ossia chiedendosi se i maschi killer si comportassero in quel modo per ottenere un qualche vantaggio di tipo riproduttivo (Hrdy 1977). Hrdy sostenne che, commettendo infanticidio, i maschi potessero spingere le femmine che rimanevano senza figli a riprendere l'ovulazione, che altrimenti non si ripresenterebbe per anni nelle femmine che si occupano dei cuccioli e li nutrono. Una volta che le femmine ri-

prendono a ovulare, i maschi possono tornare ad accoppiarsi con loro. Hrdy provò a spiegare in che modo l'infanticidio potrebbe essersi diffuso tra le popolazioni di entelli nel passato come tattica che aumenta la riproduzione di individui maschi. Questa **ipotesi sull'infanticidio** implica alcune previsioni, tra cui la più importante è che i maschi non uccideranno la propria progenie, ma concentreranno i loro attacchi sui piccoli di altri maschi. Questa previsione, a sua volta, comporta la previsione che l'infanticidio sia connesso all'arrivo di uno o più maschi nuovi in un gruppo di femmine, con il corrispondente allontanamento del padre o dei padri degli altri cuccioli nel gruppo. Nei casi di questo turnover dei maschi nei gruppi, i nuovi maschi potrebbero diventare padri di altri cuccioli in modo più rapido se prima uccidessero quelli già esistenti. Le femmine, perdendo i propri figli, riprenderebbero l'ovulazione, permettendo ai nuovi maschi nel gruppo di diventare padri di figli che si aggiungerebbero al gruppo. Poiché queste previsioni si sono dimostrate in effetti vere per questa specie (Borries et al. 1999), così come per altri primati (Beehner e Bergman 2008, Lyon et al. 2011) e per vari carnivori, cavalli, roditori e anche un tipo di pipistrello (Knörnschild et al. 2011), possiamo concludere che l'infanticidio negli entelli sia davvero un adattamento, il prodotto della selezione naturale.

Ipotesi sull'infanticidio

L'infanticidio è una tattica che aumenta la riproduzione, messa in atto dagli individui maschi.

Pensare fuori dagli schemi

Basandoti su ciò che hai letto sulla visione dell'evoluzione per selezione naturale centrata sui geni, riesci a riformulare l'ipotesi sull'infanticidio utilizzando la corrispondente terminologia?

In altre parole, considera l'ipotesi sull'infanticidio da una prospettiva genetica e descrivi perché potrebbe essere un comport-

tamento vantaggioso dal punto di vista di un gene che sta alla base di questo comportamento. Un gene per il comportamento infanticida avrebbe più o meno possibilità di essere trasmesso alle generazioni successive rispetto a quelle di un gene che invece non promuove l'uccisione dei cuccioli?

sertico (Figura 1.3A). Perché lo fanno? Non molto tempo prima della pubblicazione della prima edizione di questo libro, John Alcock cominciò a interessarsi a questo loro comportamento. Egli dimostrò che i maschi scavano alla ricerca di femmine che abbiano completato il loro sviluppo in camere sotterranee che le loro madri hanno costruito e rifornito di cibo per le loro larve femmine (e maschi). In altre parole, i maschi scavano per trovare una compagna e, quando un maschio trova una femmina che sta emergendo dalla propria camera, sale subito sul suo dorso per tentare l'accoppiamento (Figura 1.3B). Un'ape scavatrice maschio riesce a trovare una femmina con cui accoppiarsi in maniera efficiente perché la sua capacità è adattativa, cioè si è evoluta e mantenuta per selezione naturale, ed è stata trasmessa dai genitori ai figli.

Ma come fa un maschio a sapere dove scavare per trovare una compagna che si trova uno o più centimetri sotto il suolo del deserto? Come ha chiarito Tinbergen per primo, dato che i meccanismi immediati del comportamento hanno una base evolutiva, le cause prossime e ultime del comportamento sono connesse e sono entrambe necessarie

per una spiegazione completa di un qualsiasi tratto comportamentale (Alcock e Sherman 1994). Alcock ipotizzò che in qualche modo i maschi potessero sentire con l'olfatto le femmine interrate a poca profondità dalla superficie (Alcock et al. 1976). L'abilità di sentire l'odore delle femmine nascoste – un meccanismo prossimo alla base del comportamento di scavare – permette ai maschi di riprodursi con maggiore successo rispetto ai rivali che ne sono sprovvisti. Questa abilità potrebbe essere in relazione a specifici geni, pertanto la loro identificazione e lo studio della loro espressione ed evoluzione potrebbe rivelarsi molto utile. Questi geni hanno effetti prossimi quando, in combinazione con l'ambiente cellulare nel quale operano e quello ecologico in cui vive l'ape, fanno in modo che l'ape si sviluppi in una certa maniera. I meccanismi di sviluppo prossimi all'interno dell'uovo, della larva, della prepupa e della pupa delle api comportano conseguenze successive, perché influenzano la produzione dei meccanismi sensoriali e motori di cui gli adulti maschi sono dotati. Le cellule sensoriali olfattive nelle antenne dell'ape, insieme alle reti neurali olfattive del suo sistema nervoso, rendono i maschi



Figura A Un gruppo di femmine di entelli con la loro prole. I maschi combattono per monopolizzare l'accesso sessuale alle femmine che vivono in gruppi come quello qui fotografato. (Foto © Heini Wehrle/AGE Fotostock.)



Figura B I maschi di entelli commettono infanticidio. In alto: piccolo lattante di entello che è stato paralizzato da un morso alla colonna vertebrale (si noti la ferita aperta) inferto da un entello adulto maschio. Questo piccolo è stato attaccato ripetutamente per un periodo di settimane, perdendo un occhio e infine morendo all'età di 18 mesi. A sinistra: un entello maschio infanticida fugge da una femmina appartenente al gruppo al quale sta cercando di unirsi. (In alto: foto Carola Borries; a sinistra: foto Volker Sommer, da Sommer 1987.)

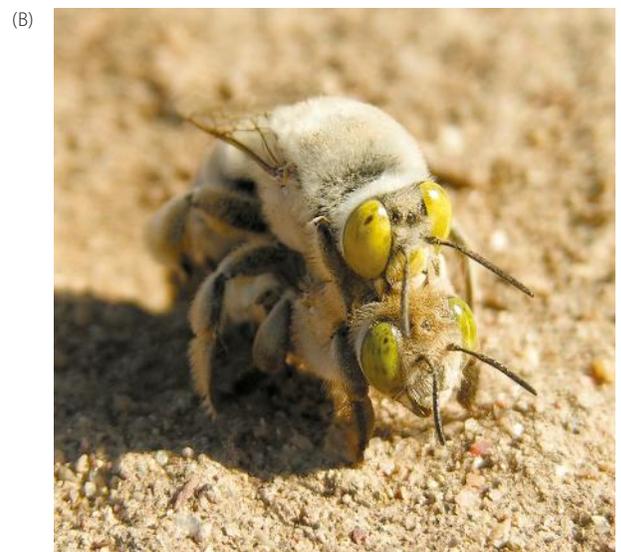
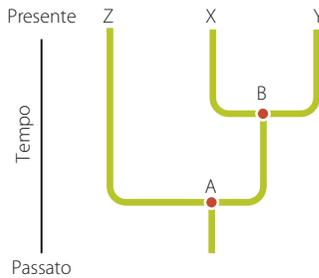


Figura 1.3 Api scavatrici (*Centris pallida*). (A) Un maschio di ape scavatrice alla ricerca di una femmina. (B) Il maschio copula con la femmina, dopo averla individuata prima ancora che esca da sottoterra. (Foto John Alcock.)

Scheda 1.2 **APPROCCI INTEGRATI**

Filogenesi e metodo comparativo

Il diagramma in **figura** è un albero filogenetico che rappresenta la storia evolutiva di tre specie animali esistenti (X, Y e Z) e dei loro legami a due specie ancestrali (A e B). Per creare alberi filogenetici di questo tipo, è necessario determinare quali delle tre specie esistenti



siano più strettamente imparentate tra loro, e in questo modo quali siano discendenti dal più recente antenato comune. Alberi filogenetici possono essere ricostruiti sulla base di comparazioni anatomiche, fisiologiche o perfino comportamentali tra le specie, ma le comparazioni molecolari sono sempre più usate in queste ricostruzioni. La molecola del DNA, per esempio, è molto utile allo scopo perché contiene moltissimi «caratteri» sui quali queste comparazioni possono essere basate, cioè le specifiche sequenze di basi dei nucleotidi che sono unite a formare catene lunghissime. Ognuno dei due filamenti di questa catena ha una sequenza di basi che oggi può essere letta automaticamente da appropriate macchine. Perciò, in teoria e in pratica, è possibile estrarre un segmento specifico di DNA sia dal nucleo sia dai mitocondri presenti nelle cellule di un gruppo di specie e identificare la sequenza di basi di quel particolare segmento.

A fini didattici, sono qui mostrate tre ipotetiche sequenze di basi che formano uno dei due filamenti di DNA corrispondenti a una parte di un particolare gene appartenente a tre ipotetiche specie di animali esistenti.

Posizione	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Specie X	A	T	T	G	C	A	T	A	T	G	T	T	A	A	A
Specie Y	A	T	T	G	C	A	T	A	T	G	G	T	A	A	A
Specie Z	G	T	T	G	T	A	C	A	T	G	T	T	A	A	T

Pensare fuori dagli schemi

Aggiungendo alle tre specie precedenti le due specie indicate qui di seguito, quali sono le due specie meno strettamente imparentate?

Posizione	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Specie Q	G	T	T	G	T	A	C	A	A	C	T	T	A	A	T
Specie R	A	T	T	G	C	A	T	A	T	G	G	T	A	A	Y

Questi dati potrebbero essere usati per sostenere che le specie X e Y sono più strettamente imparentate tra loro di quanto ognuna di esse lo sia con la specie Z. La base per questa affermazione sta nel fatto che le sequenze di basi delle specie X e Y sono quasi identiche (differendo solo per un singolo cambiamento in posizione 11 della catena), mentre la specie Z differisce dalle altre, rispettivamente, per 4 e 5 sostituzioni. La similarità genetica condivisa tra X e Y può essere spiegata in termini della loro storia, che deve aver visto un antenato comune molto recente (B nell'albero filogenetico in figura). La specie B deve essersi suddivisa così recentemente nelle due linee che hanno dato origine alle specie viventi X e Y che non c'è stato tempo sufficiente perché mutazioni multiple fossero incorporate in questo segmento di DNA. La similarità minore, ma pur sempre sostanziale, che comunque c'è tra tutte e tre le specie può essere spiegata in termini di un loro più antico antenato comune, la specie A. L'intervallo di tempo tra il momento in cui A si è suddivisa in due linee e il presente è stato lungo a sufficienza perché si accumulassero vari cambiamenti genetici nelle due diverse linee, con il risultato che la specie Z differisce sostanzialmente da entrambe le specie X e Y.

In questo libro, vedremo (o analizzeremo) diversi alberi filogenetici di varia complessità, da pochi taxa a qualche migliaio di specie. Utilizzeremo questi alberi evolutivi – che sono solo frutto di ipotesi sui rapporti ancestrali tra le specie – per esaminare l'evoluzione di alcuni tratti comportamentali e morfologici. Questi tratti saranno «mappati» nell'albero, il che significa che saranno registrati per ciascun ramo (di specie o di altre unità tassonomiche, che in questo caso sono X, Y e Z). Applicando il metodo comparativo, le relazioni tra i differenti tratti – come quelle tra gli animali sociali e sistemi di accoppiamento (► Capitolo 12) – saranno esaminate e fatte risalire all'antenato comune più recente per determinare in che modo i vari tratti siano in relazione tra loro, così come la sequenza di eventi che ha portato alla loro coevoluzione. Forniremo un altro esempio dettagliato di questo approccio comparativo nel Capitolo 2, dove prenderemo in esame la storia evolutiva del canto degli uccelli.

Ridisegna l'albero filogenetico di prima con l'aggiunta di queste due specie, e poi determina quali siano quelle più strettamente imparentate e quali quelle meno.

le predatore, si avvicina ai nidi – e ai loro pulcini. Se gli assalti da parte dei genitori riuscissero ad allontanare dalla loro prole predatori come noi, allora i gabbiani che attuano il mobbing potrebbero aumentare il proprio successo riproduttivo, riuscendo a trasmettere così le basi ereditarie

per il comportamento di unirsi agli altri nello strillare, defecare e attaccare chi potrebbe mangiare le loro uova o i loro pulcini. Questa possibile spiegazione indusse Hans Kruuk a studiare il mobbing di gruppo in una colonia di gabbiano comune (*Chroicocephalus ridibundus*), una specie



Figura 1.5 Un gabbiano comune che nidifica a terra.

I nidi a terra costruiti dai gabbiani comuni sono esposti ai predatori. (Foto © iStock.com/mauribo.)



Figura 1.6 Perché i gabbiani attuano mobbing contro i predatori?

Hans Kruuk ipotizzò che i costi in termini di fitness per i gabbiani che attuano mobbing contro gli eventuali predatori fossero minori dei benefici. (Foto birdpix/Alamy Stock Photo.)



che nidifica a terra e che si riproduce in gran parte dell'Europa e dell'Asia (**Figura 1.5**) (**Video 1.1**) (Kruuk 1964). Poiché l'interesse di Kruuk era lo studio delle basi adattative del mobbing, fece ciò che fanno i biologi del comportamento per risolvere problemi di questo tipo: considerò costi e benefici di un tale comportamento. La sua ipotesi di lavoro si basava sul concetto che i costi per gli individui che attuano il mobbing (per esempio, tempo ed energia spesi per attaccare i potenziali predatori e il rischio di essere feriti o perfino uccisi) vengano compensati dai benefici in termini di fitness, derivanti dal disturbo sociale effettuato nei confronti dei potenziali predatori (come una maggiore sopravvivenza della progenie).

Per esaminare questa **ipotesi della distrazione del predatore** e l'idea che attuare il mobbing distraga i potenziali predatori dal deprecare i nidi, Kruuk testò una delle sue principali previsioni, cioè che i gabbiani che attuano il mobbing costringano i predatori da loro distratti a impiegare più tempo nello sforzo di ricerca rispetto a quanto non ne impiegherebbero altrimenti. Questa previsione può essere testata mediante la semplice osservazione delle interazioni gabbiano-predatore, applicando un approccio osservativo (Kruuk 1964). Come la maggior parte dei biologi del comportamento che studiano gli animali nel loro habitat naturale, Kruuk trascorse molte ore a osservare gli uccelli e notò che le cornacchie (*Corvus corone*) a caccia di uova dovevano continuamente difendersi dai gabbiani che piombavano loro addosso e, durante questi attacchi, non riuscivano a guardarsi attorno con tranquillità alla ricerca

del loro prossimo pasto (**Figura 1.6**). Dato che le cornacchie così distratte avevano minore probabilità di individuare le loro prede, Kruuk stabilì l'esistenza di un probabile beneficio derivante dal comportamento di mobbing. Inoltre il beneficio del mobbing contro le cornacchie sembra superare i costi, perché le cornacchie non attaccano né feriscono i gabbiani adulti.

Sebbene le osservazioni di Kruuk fossero consistenti con l'ipotesi della distrazione del predatore, tale ipotesi comporta altre previsioni impegnative che richiedono un approccio sperimentale. Poiché gli adattamenti sono migliori dei tratti che vanno a sostituire, possiamo prevedere che il beneficio ricavato dai gabbiani che attuano il mobbing, in termini di protezione delle uova, sia direttamente proporzionale all'entità del mobbing attuato contro i predatori. Per testare questa previsione, Kruuk mise a punto un esperimento in cui dieci uova di gallina venivano utilizzate in sostituzione delle uova di gabbiano e collocate una ogni dieci metri, su una linea che si estendeva dall'esterno all'interno di una colonia di gabbiani comuni in nidificazione (Kruuk 1964). Le uova posizionate all'esterno della colonia, dove la pressione del mobbing era minore, avevano maggiore probabilità di essere individuate e mangiate dalle cornacchie e dai gabbiani reali (*Larus argentatus*) rispetto a quelle all'interno della colonia, dove i predatori erano aggrediti da gruppi di genitori, la cui progenie era minacciata dalla loro presenza (**Figura 1.7**).

Kruuk combinò insieme le evidenze osservative e sperimentali che erano consistenti con l'ipotesi della distrazione del predatore e l'idea che il mobbing rappresenti un adattamento che aiuta i gabbiani comuni adulti a proteggere le loro uova e i pulcini. Esperimenti in campo, insieme ai dati correlativi e osservativi, sono cruciali per decifrare il valore adattativo dei comportamenti animali. Tuttavia, possiamo anche usare l'approccio comparativo per testare la

Ipotesi della distrazione del predatore

Attuare il mobbing contro potenziali predatori li distrae dal deprecare i nidi.

Uno dei nostri scopi principali è incoraggiare i nostri lettori a comprendere come gli scienziati valutino le ipotesi in modi generalmente considerati corretti e logici (almeno dagli altri scienziati). Una scienza di qualità significa che gli scienziati approcciano un problema senza avere risposte preconcepite. Il metodo scientifico permette ai ricercatori di distinguere tra spiegazioni alternative. I casi descritti nei prossimi capitoli sono stati selezionati avendo in mente questo scopo. Dopo la discussione nel Capitolo 2 su come lo studio integrato del comportamento animale possa aiutare a comprendere meglio l'evoluzione dell'apprendimento del canto negli uccelli, il libro proseguirà presentando in primo luogo ulteriori dettagli sul livello di analisi prossimo, e poi su quello ultimo. I Capitoli 3, 4 e 5 saranno rispettivamente dedicati soprattutto alle basi genetiche, neurali e fisiologiche del comportamento. Da lì, cominceremo a esplorare le decisioni adattative compiute dagli animali, con il Capitolo 6 che sottolineerà quelle che riguardano la

sopravvivenza (compreso il modo con cui evitare i predatori e procurarsi il cibo) e il Capitolo 7 che si occuperà delle decisioni relative all'insediamento e allo spostamento (incluse territorialità e migrazioni). Nel Capitolo 8 analizzeremo l'evoluzione della comunicazione e come gli individui trasmettano informazioni che influenzano la propria riproduzione e sopravvivenza. Affronteremo poi una discussione sul comportamento sessuale, esaminando il comportamento riproduttivo nel Capitolo 9 e i sistemi di accoppiamento nel Capitolo 10. Il Capitolo 11 presenterà l'argomento delle cure parentali e ci accompagnerà verso la discussione sul comportamento sociale. Parlando degli insetti eusociali introdurremo i principi dell'evoluzione sociale nel Capitolo 12, seguito poi da un'ampia panoramica sul comportamento sociale e sulla vita di gruppo nei vertebrati nel Capitolo 13. Infine il Capitolo 14 fornirà degli esempi su come quesiti prossimi e ultimi contribuiscano alla comprensione del nostro stesso comportamento.

SOMMARIO

- 1** La teoria evolutiva fornisce il fondamento per lo studio del comportamento animale.
- 2** Charles Darwin comprese che il cambiamento evolutivo può avvenire se si verifica la «selezione naturale». Questo processo si svolge quando gli individui differiscono nella loro capacità di riprodursi con successo, come risultato dei loro attributi ereditati. Se la selezione naturale ha determinato il comportamento animale, allora ci aspettiamo che gli individui posseggano abilità evolute che aumentano le loro possibilità di trasmettere copie dei loro geni alla generazione successiva.
- 3** La maggior parte dei biologi del comportamento ora adottano un punto di vista genetico sull'evoluzione per selezione naturale. Secondo questo approccio, l'evoluzione adattativa si realizza tramite la sopravvivenza differenziale di geni in competizione tra loro, la quale aumenta la frequenza di quegli alleli i cui effetti fenotipici promuovono la loro stessa propagazione.
- 4** I ricercatori che studiano il valore adattativo dei tratti del comportamento applicano la teoria della selezione naturale per sviluppare specifiche ipotesi (spiegazioni preliminari) sul modo in cui un certo comportamento potrebbe rendere gli individui (non i gruppi o le specie nella loro interezza) capaci di raggiungere un maggiore successo riproduttivo rispetto agli individui con i tratti alternativi.
- 5** I tratti comportamentali presentano cause sia ultime (evolutive) sia prossime (immediate) che sono complementari, non mutuamente esclusive. Le indagini sulle cause ultime sono quelle che si concentrano sull'eventuale valore adattativo di un comportamento, così come quelle che investigano il modo in cui un tratto ancestrale si è modificato nel tempo, portando alla caratteristica attuale in esame. Le indagini sulle cause prossime possono essere classificate come quelle che riguardano le basi genico-ontogenetiche e che si occupano del modo in cui i sistemi fisiologici (neurali e ormonali) forniscono le basi per il comportamento.
- 6** L'ipotesi adattazionista può essere verificata secondo le modalità standard con cui vengono trattate tutte le ipotesi scientifiche: si fanno previsioni su quello che dovremmo osservare in natura come risultato di un esperimento oppure attraverso l'indagine comparativa di come i tratti evolvono in un gruppo di organismi. Il fallimento della verifica di queste previsioni costituisce la base per il rigetto delle ipotesi; al contrario, la scoperta di prove a sostegno di quelle previsioni comporta che le ipotesi vengano considerate provvisoriamente vere.
- 7** La bellezza della scienza sta nell'abilità degli scienziati di usare logica ed evidenze per verificare la validità di teorie in competizione e ipotesi alternative.

Dustin R. Rubenstein, John Alcock

Etologia

Un approccio evolutivo

Quarta edizione italiana condotta sull'undicesima edizione americana

La quarta edizione italiana di *Etologia*, l'undicesima americana, vede l'entrata in scena di un nuovo coautore, Dustin R. Rubenstein, accanto a John Alcock, che dal 1975 è stato l'ideatore e autore unico di quello che si può considerare il testo universitario di riferimento per introdurre allo studio del comportamento animale.

Il libro mantiene il suo tono narrativo nel perseguire la comprensione di come e perché animali differenti, come gli insetti e l'*Homo sapiens*, si comportino in un determinato modo. L'approccio ecologico-evoluzionistico, che caratterizza da sempre quest'opera, è portato avanti in modo esplicito e congruente lungo tutto il testo, insieme a quello meccanicistico e all'integrazione con lo studio del comportamento – sono in numero crescente infatti le ricerche che collegano il comportamento al cervello, ai geni e agli ormoni, oltre che all'ambiente ecologico e sociale circostante. Inoltre, *Etologia* include i risultati delle ricerche più recenti che applicano metodi filogenetici comparativi allo studio del comportamento animale, facendo sempre maggior uso della filogenesi molecolare per generare e testare nuove idee sull'evoluzione del comportamento.

Temi come l'epigenetica e i comportamenti collettivi

sono stati introdotti per la prima volta in questa edizione, più ricca anche nella varietà e nel numero di rubriche:

- *Approcci integrati*: focalizzano l'attenzione sugli strumenti più all'avanguardia, impiegati ad esempio per studiare il canto degli uccelli, la colorazione degli animali, la genetica comportamentale, gli ormoni e per effettuare studi etici sulla specie umana;
- *Tabelle delle ipotesi*: presentano l'una accanto all'altra ipotesi alternative e non mutuamente esclusive su comportamenti animali specifici;
- *Analizzare il comportamento interpretando i dati*: forniscono esempi di analisi dei dati, o insegnano a trarre conclusioni e generare nuove ipotesi da dati empirici;
- *Rompicapo darwiniani*: affrontano questioni irrisolte emerse da ricerche di tipo comportamentale.

Chi studia è incoraggiato, inoltre, a *Pensare fuori dagli schemi* attraverso alcuni spunti di riflessione e quesiti che integrano le *Domande per la discussione*.

Nel testo sono richiamati **audio** e **video** che, oltre a essere disponibili sul sito, si possono visualizzare con lo smartphone scaricando l'App **Guarda!**

Dustin R. Rubenstein è professore di Ecologia, Evoluzione e Biologia ambientale alla Columbia University.

John Alcock è professore emerito all'Arizona State University.

Le risorse multimediali



online.universita.zanichelli.it/alcock4e

A questo indirizzo sono disponibili le risorse multimediali di complemento al libro. Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo il codice di attivazione personale contenuto nel libro.

Libro con ebook



Chi acquista il libro può scaricare gratuitamente l'**ebook**, seguendo le istruzioni presenti nel sito. L'ebook si legge con l'applicazione *Booktab Z*, che si scarica gratis da App Store (sistemi operativi Apple) o da Google Play (sistemi operativi Android).