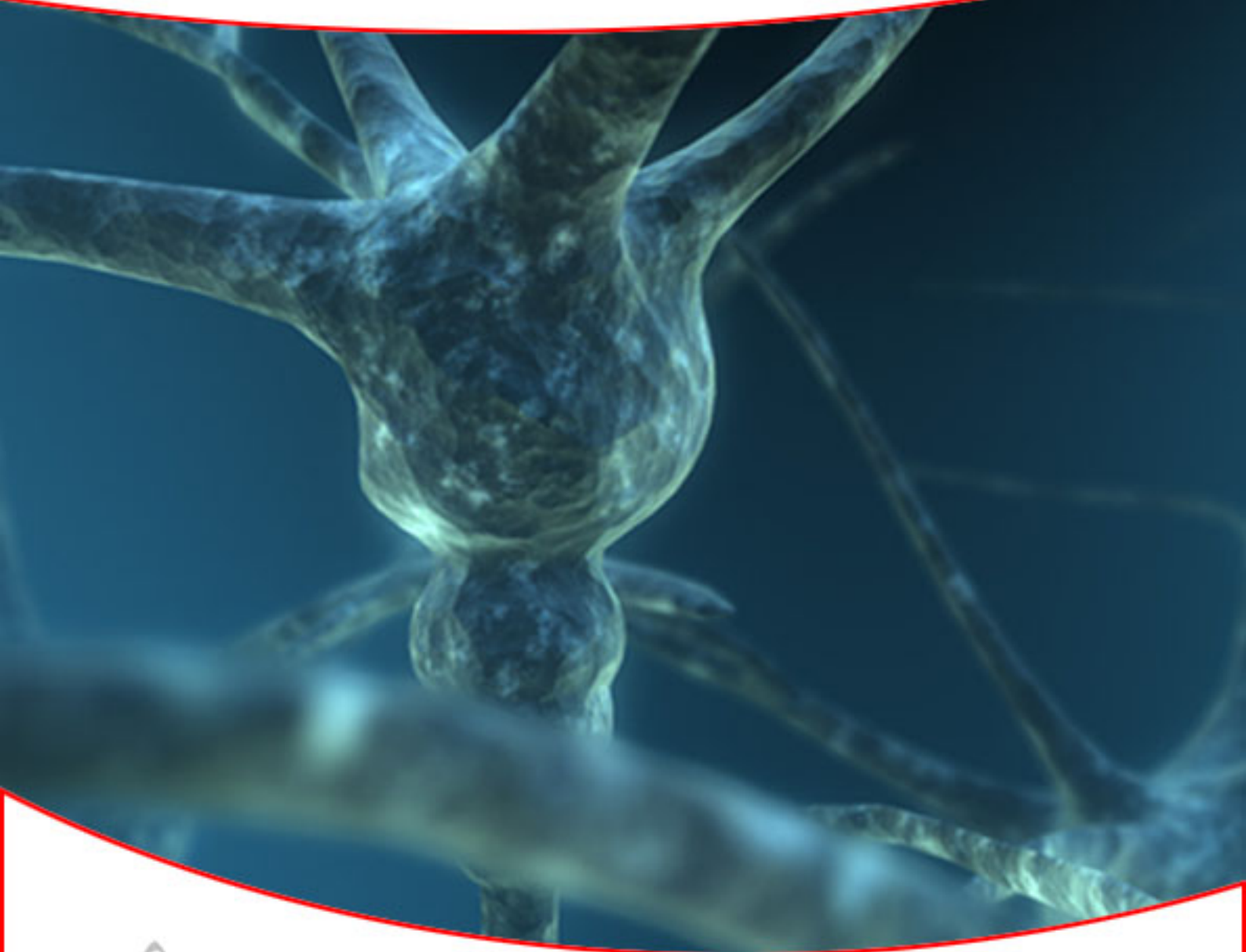


Neuroscienze.net

*Journal of Neuroscience, Psychology
and Cognitive Science*



Principi di Etologia del Comportamento Animale

Elementi di Etologia

di Marcello Andriola

L'interesse umano per gli animali sfuma nella notte dei tempi. Il primo autentico studioso degli animali fu Aristotele, che descrisse fra l'altro il comportamento alimentare delle api ed il comportamento riproduttivo dei Cefalopodi. Ma, ad eccezione dell'approccio naturalistico di Aristotele, gli animali per lunghissimo tempo furono considerati dall'uomo come misteriose entità, assumendo via via il significato di simboli religiosi (p. es. per gli egizi), simboli moralistici (favole di Esopo), espressione della creazione divina (S. Francesco d'Assisi), oggetto di divertimento venatorio (Federico II di Svevia), macchine insensibili (Cartesio e seguaci). Con Darwin, il comportamento viene per la prima volta considerato, al pari delle strutture anatomiche, un carattere della specie che si è affermato a seguito di un processo evolutivo. Darwin fu il primo a dare importanza alle attività psichiche degli animali e ad affrontare scientificamente il problema dell'istinto.

KeyWords: etologia, comportamento animale, condizionamento, motivazione, riflessi, intuito, imprinting, territorialismo, corteggiamento.

Permalink: <http://www.neuroscienze.net/index.asp?pid=idart&cat=2&arid=602>

Indice

Principi di etologia del comportamento animale	1
Introduzione	3
Il metodo comparativo	6
Istinto e apprendimento.....	7
Socialità ed aggressività.....	7
Etologia umana	7
Condizionamento	8
Motivazione	11
I modelli motivazionali	12
Il comportamento animale	14
Comportamenti innati	14
Cinesi e tassie.....	15
Riflessi	15
Fisiologia dei riflessi.....	16
Organizzazione del riflesso nervoso	19
L' esame dei riflessi nella semeiotica medica.....	20
Moduli di azione fissa.....	21
Comportamenti appresi	22
Imprinting.....	22
Condizionamento e apprendimento per prove ed errori.....	24
Assuefazione	25
Intuito	26
Apprendimento per imitazione.....	26
Darwin e l'etologia.....	27
Corteggiamento.....	30
Ruolo del corteggiamento ai fini della riproduzione	31
Differenze comportamentali tra i sessi.....	33
Territorialismo	35
Classificazione dei territori	35
Uccelli e Mammiferi	36
I sistemi di marcatura.....	36
Società animali.....	37
Bibliografia	40

Introduzione

L'etologia è la disciplina che studia il comportamento animale come risultato di un duplice ordine di processi: il primo, connesso a fattori ereditari, si traduce nei comportamenti innati, programmati dai geni e trasmessi di generazione in generazione; il secondo, connesso alla capacità degli organismi di adattare le proprie azioni in funzione dell'esperienza, si traduce in comportamenti appresi.

È la scienza del comportamento animale. L'Etologia studia e descrive i moduli comportamentali e cerca di spiegarli dai punti di vista causale (i meccanismi fisiologici), funzionale (i significati adattativi), ontogenetico (lo sviluppo) e filogenetico (la storia evolutiva). L'Etologia rappresenta oggi un'area interdisciplinare, in cui converge l'interesse di zoologi, ecologi, fisiologi, psicologi, sociologi, genetisti, biochimici, e così via, nonché una delle scienze biologiche di punta, sia per il prestigio delle scoperte effettuate sia per le tante implicazioni relative all'uomo e al suo comportamento.

Scheda 1

Lorenz, Konrad Zacharias

Biologo austriaco (Vienna 1903-Altenberg 1989). Zoologo e psicologo, è uno dei fondatori dell'etologia. Nel 1949 creò ad Altenberg l'Istituto per le ricerche sul comportamento degli animali, quindi ha diretto il Centro di ricerche fisiologiche dell'Istituto Max Planck di Wilhelmshaven; dal 1961 al 1973 è stato direttore del Max Planck Institut für Verhaltenphysiologie. Per le scoperte riguardanti la formazione e la manifestazione dei modelli di comportamento animale, individuale e sociale, è stato insignito del premio Nobel per la fisiologia e la medicina nel 1973 unitamente a K. von Frisch e N. Tinbergen. Oltre che nelle pubblicazioni scientifiche, Lorenz ha divulgato i suoi studi in numerose opere tra cui si ricordano: *Er redete mit dem Vieh den Vögeln und den Fischen* (1949; trad. it., *L'anello di re Salomone*), *Das sogenannte Böse* (1963; *Il cosiddetto male*), *Die acht Todsünden der zivilisierten Menschheit* (1973; *Gli otto peccati capitali della nostra società*) e *Hier bin ich, wo bist du?* (1989; *Io sono qui, tu dove sei?*).

Verso la fine del sec. XIX il comportamento animale comincia a diventare oggetto di studi organici. Per G. H. Fabre, acuto osservatore del comportamento degli Insetti, l'animale in qualsiasi attività è guidato dall'*istinto*, forza vitale innata finalizzata alla conservazione dell'individuo e della specie. Per J. Loeb, studioso dei movimenti orientati di vegetali e di animali e massimo sostenitore del meccanicismo, il comportamento si realizza invece mediante *tropismi*, cioè mediante reazioni meccaniche e involontarie. H. S. Jennings, basandosi su studi effettuati su parameci (Protozoi Ciliofori), cercò di interpretare unitariamente qualsiasi comportamento animale come risultato di un processo di apprendimento, definito «*per tentativi ed errori*» e dipendente esclusivamente dal caso; I. P. Pavlov ricondusse tutto ai *riflessi condizionati*, avviando una nuova scuola, la riflessologia. Si giunse così ad un importante movimento, sviluppato da alcuni psicologi americani, il behaviorismo (o comportamentismo), il cui fondatore e teorico, J. B. Watson, sosteneva che «*ogni comportamento, sia umano che animale, è analizzabile in termini di stimolo e di risposta*» e che «*l'unica differenza tra uomo e animale è la complessità del comportamento*». Il supporto

sperimentale a questa scuola di pensiero fu fornito da E. L. Thorndike e B. F. Skinner, che elaborarono sofisticati dispositivi sperimentali (labirinti, gabbie) atti a studiare i meccanismi di apprendimento negli animali (soprattutto mammiferi e uccelli).



Figura 1. L'etologo K. Lorenz seguito dal corteo delle «sue» oche selvatiche.

A questa impostazione da laboratorio si contrappose un movimento neo-istintivista, di manifesta estrazione zoologica, che, avviato da studiosi quali C. O. Whitman, O. Heinroth e W. Craig, sostenitori dell'idea darwiniana che i moduli comportamentali sono perfettamente utilizzabili per fini tassonomici, trovò il suo massimo epigono in K. Lorenz : questo grande scienziato austriaco, unanimemente riconosciuto come padre dell'Etologia, nel 1973 ricevette il premio Nobel unitamente al suo amico e collaboratore N. Tinbergen e a K. von Frisch, scopritore del linguaggio e dell'orientamento astronomico delle api. L'Etologia nasce dunque dall'esigenza di un ritorno a un approccio naturalistico: il comportamento degli animali va studiato su soggetti liberi di svolgere le loro spontanee attività e nel loro stesso ambiente.

Scheda 2

Tinbergen, Nikolaas

Etologo olandese (L'Aia 1907 - Oxford 1988). Insegnò prima a Leida, poi a Oxford, dove ottenne la cattedra di comportamento animale. Con K. Lorenz è considerato il fondatore della moderna etologia e a lui si devono le definizioni di meccanismo scatenante innato, stimolo percepito e stimolo efficiente, concetti ricavati da studi approfonditi su varie specie di uccelli, pesci e farfalle (Motivazione). Nel 1973 ricevette il premio Nobel per la medicina insieme con Lorenz e K. von Frisch. Fra le opere di Tinbergen ricordiamo l'importante *The Study of Instinct* (Lo studio dell'istinto, 1951); *The Herring Gull's World* (Il mondo del gabbiano, 1953) e *Social Behaviour in Animals* (1953; Il comportamento sociale degli animali, Torino 1969); *Animal Behaviour* (Il comportamento animale, 1965). Tinbergen è stato inoltre autore di diversi film didattici.

La disciplina nacque nel XVIII secolo nell'Europa continentale, in Francia, e il pioniere è considerato Charles- Gorge Leroy (1723- 1789). Responsabile amministrativo dei parchi di Versailles e di Marli, nel libro *Lettere filosofiche sulla perfettibilità e l'intelligenza degli animali* (1764), anticipò le concezioni più moderne dell'etologia osservando che per comprendere il comportamento e l'intelligenza degli animali non si dovesse prestar fede alle speculazioni dei "filosofi da poltrona", ma di quelle persone che avessero contatti diretti e frequenti con gli animali; inoltre affermò che il primo passo per cogliere il comportamento animale fosse quello di formare un catalogo delle sue attività, delle sue azioni condotte nell'ambiente naturale.

Lo sviluppo successivo di questa disciplina è legato alla figura di Jean Baptise Lamarck (1744- 1829), il primo scienziato ad elaborare una teoria sistematica dell'evoluzione. Egli ebbe il merito di ipotizzare che tutte le specie, incluso *Homo sapiens*, discendessero da altre specie. La teoria lamarckiana era costituita sostanzialmente da due affermazioni. La prima è che gli organi degli animali diventano più (o meno) sviluppati in seguito all'uso (o al disuso), e che le caratteristiche dovute all'uso si trasmettono di generazione in generazione. Celebre in questo senso è l'esempio della giraffa che, allungando il collo per raggiungere gli arbusti più alti, vede il proprio collo allungarsi ed è in grado di trasmettere agli eredi il carattere "collo lungo". La seconda affermazione prende spunto dalla concezione aristotelica ed è una sorta di primordiale teoria evolutiva secondo la quale tutti gli organismi, dalle amebe agli organismi più complessi, tendono a raggiungere uno stadio più avanzato della piramide: l'uomo stesso tende continuamente a un maggior grado di perfezione.

Le idee di Lamarck furono oggetto nel 1830 di una polemica che si svolse all'Accademia delle scienze di Parigi e che vide, su fronti opposti, da una parte il barone Gorge Cuvier (1769-1832), lo scienziato più eminente dell'epoca, fondatore della paleontologia e dell'anatomia comparata oltre che funzionalista, sostenitore, cioè, del primato della funzione sulla struttura, dell'idea che la fisiologia dovesse guidare la morfologia. Sull'altro versante, sostenitore dello strutturalismo, si dispose Etienne Geoffroy Saint Hilaire (1772-1844), un aristocratico appassionato dell'osservazione naturalistica del comportamento degli animali, secondo il quale le cause principali dell'organismo, e

del suo mutamento, andavano riconosciute nel piano della struttura e nelle sue complicazioni: non è la funzione che crea la forma, bensì la forma trova una funzione. Nella disputa ebbe la meglio Cuvier, perché dalla sua parte poteva vantare i dati nudi e crudi dell'anatomia comparata piuttosto che le vaghe tendenze trasformistiche che Geoffroy osservava nel comportamento degli animali. Questa discussione diede l'avvio alle due tradizioni di ricerca della disciplina, quella della psicologia comparata di laboratorio e quella relativa al campo zoologico- etologico dell'osservazione del comportamento degli animali in condizioni naturali. In effetti il successore di Cuvier, Pierre Forensi (1794-1867), viene considerato il fondatore della psicologia comparata. Egli condusse una serie di esperimenti sui piccioni: effettuava delle ablazioni nel cervello di questi volatili e osservava gli effetti che queste lesioni producevano sul comportamento.

Invece, a tenere alta la fiaccola della tradizione etologica naturalistica nello studio del comportamento degli animali, fu Isidore Geoffroy Saint Hilaire che, nella sua *Histoire naturelle generale*, utilizzò per la prima volta il termine *etologia*. Questa parola era già in uso nel XVIII secolo ma con un'accezione differente: si riferiva al lavoro del mimo e dell'attore che rappresentavano sulla scena il carattere dei personaggi per il tramite delle loro azioni. Successivamente quest'uso scomparve, nel XIX secolo, e venne sostituito da quello più comune di "studio dell'etica". Sarebbe passato ancora molto tempo prima che il termine etologia si diffondesse.

Nell'Europa continentale due biologi, Alfred Giard (1846-1908) e Jean Henri Fabre (1823-1915), proseguirono la tradizione degli studi naturalistici inaugurata da Saint Hilaire. In particolare Fabre, che Darwin definì un "osservatore inimitabile", era convinto che l'animale in qualsiasi attività fosse guidato dall'istinto, forza vitale innata finalizzata alla conservazione dell'individuo e della specie.

Il metodo comparativo

Ammessa l'esistenza di moduli comportamentali ereditari ed interpretati i comportamenti innati come adattamenti «memorizzati» nel pool genico della specie, diviene per l'etologo di fondamentale importanza cercare di ricostruire in chiave filogenetica l'evoluzione di tali moduli. A tale scopo l'etologo si affida al metodo comparativo: confronta i moduli comportamentali di specie diverse, con differente grado di parentela, e, distinguendo le somiglianze omologhe (ereditate da un progenitore comune) da quelle analoghe (acquisite indipendentemente per convergenza evolutiva), propone un'ipotesi sulla storia evolutiva che ha condotto alle attuali caratteristiche comportamentali delle specie esaminate.

Istinto e apprendimento

La netta contrapposizione fra istinto e apprendimento è stata motivo di accese polemiche fra gli studiosi del comportamento animale. Nonostante lo stesso Lorenz abbia dimostrato con i suoi studi sull'imprinting che i comportamenti innati dipendono in una certa misura da fattori ambientali, solo molto recentemente è stata superata l'atavica reciproca diffidenza tra «istintivisti» e «teorici dell'ambiente», per merito della posizione assunta dalla scuola inglese di Etologia (Tinbergen, Thorpe e soprattutto Hinde): non esiste alcun carattere (comportamentale o altro) che non sia frutto di un'interazione tra fattori genetici e fattori ambientali.

Socialità ed aggressività

Grande importanza nell'ambito del comportamento animale assume l'insieme delle interazioni che si instaurano tra più individui appartenenti alla stessa specie. L'Etologia mette in risalto il fatto che il comportamento sociale, molto diffuso nel mondo animale (e quindi non esclusivo dell'uomo), poggia su basi genetiche e si realizza secondo precise norme che costituiscono una sorta di «codice» della specie. I fenomeni sociali sono assai vari e includono al minimo gli aspetti della riproduzione sessuale (corteggiamento), per arricchirsi nelle specie a socialità più accentuata di molti altri moduli comportamentali relativi al territorialismo, alle attività svolte in cooperazione, al gioco, ecc., per giungere infine a vere e proprie forme di organizzazione sociale, riscontrabili nelle cosiddette società animali. Tra i vari comportamenti sociali quelli aggressivi sono stati oggetto di molte ricerche etologiche. Secondo Lorenz l'aggressività intraspecifica è un istinto e costituisce una delle naturali radici della socialità: le schermaglie, le minacce e persino le lotte sono spesso solo mimate e raramente giungono a conseguenze dannose per i contendenti, in quanto esistono meccanismi frenanti, quali la resa, la pacificazione, la subordinazione che interrompono tempestivamente le ostilità. Secondo altri etologi l'aggressività non è un istinto a sé stante, ma solo una particolare manifestazione dell'istinto riproduttivo, ed avrebbe pur sempre una programmazione interna, ma sarebbe modulabile da fattori esterni: nell'uomo, in particolare, il fenomeno dell'aggressività deve essere visto come qualcosa di potenziale, che può essere contenuto, se non addirittura evitato, mediante adeguate forme di educazione. (G. Costa, 2005)

Etologia umana

Dato che l'uomo è un animale, è evidentemente possibile applicare i metodi di studio etologici al suo comportamento. Dopo le intuizioni di Darwin che suggeriva di comprendere l'espressione delle

emozioni attraverso la storia evolutiva dell'uomo e dei suoi antenati (1872), l'Etologia umana diventa disciplina solo a partire dagli anni '60 del Novecento con gli studi di K. Lorenz e I. Eibl-Eibesfeldt dell'Istituto *Max Planck* in Germania. Le analisi comparative dell'Etologia umana tra le più disparate popolazioni ha permesso di evidenziare schemi fissi d'azione (fixed action patterns), quali, tra gli altri, il sorriso e lo sbadiglio, intesi come meccanismi comportamentali di pacificazione e annullatori di tensione (releasers), o le varie forme di aggressività. Le ricerche di Etologia umana, o biologia del comportamento umano, chiariscono le basi fisiologiche dell'azione umana, le loro funzioni, le spinte e le pressioni selettive all'origine dei comportamenti e, infine, analizzano lo sviluppo del comportamento nell'ontogenesi, filogenesi e storia della cultura umana. Il centro dell'interesse è il programma (e la sua evoluzione) che sottende all'azione umana, sia dell'individuo sia dei gruppi umani, sia di intere culture. (A. Salza, 2005)

Condizionamento

Modalità di apprendimento che consiste nella formazione di riflessi associativi o condizionati. Il termine viene comunemente usato in due accezioni: il classico (o pavloviano, rispondente) e il condizionamento strumentale (od operante, skinneriano). Il primo tipo di condizionamento, scoperto e studiato dal fisiologo russo I. P. Pavlov, si riferisce ai processi che si verificano in un organismo ogni volta che due stimoli dotati di determinate caratteristiche vengono presentati in stretta contiguità temporale. Di tali stimoli, uno (stimolo incondizionato o SI) è in grado di provocare una determinata risposta (risposta incondizionata o RI), mentre l'altro (stimolo condizionale o SC) non è in grado di provocarla di per sé; in seguito all'accoppiamento ripetuto dei due stimoli, anche lo SC acquista la capacità di provocare una risposta (risposta condizionata o RC) assai simile a quella provocata dallo SI. Perché il condizionamento si possa verificare è necessario che lo SC preceda o si sovrapponga allo SI. Il secondo tipo di condizionamento, o condizionamento strumentale, studiato in particolare dalla scuola americana sulla scia di E. L. Thorndike, B. F. Skinner e C. L. Hull, si riferisce ai processi che si verificano in un organismo ogni volta che uno stimolo, che abbia prodotto una risposta avente come effetto una ricompensa o l'allontanamento di una punizione, acquista in seguito a ciò maggiori probabilità di produrre la medesima risposta. La risposta che produce la ricompensa viene detta risposta condizionata (RC) e lo stimolo che la evoca viene detto stimolo condizionato (SC); lo stimolo provocato dalla RC viene definito stimolo incondizionato (SI) o, più frequentemente, rinforzo (Rf).

La situazione sperimentale più comunemente usata nel condizionamento strumentale è la seguente: un animale affamato viene posto in una gabbia speciale, dotata di una leva che possa essere agevolmente premuta dall'animale e di una mangiatoia rifornita da un meccanismo automatico. Se il

soggetto preme la leva (RC) una piccola dose di cibo (Rf) cade nella mangiatoia e l'animale la mangia: ciò rende più probabile l'ulteriore pressione sulla leva che verrà quindi nuovamente premuta provocando ancora la presentazione del Rf e determinando un ulteriore aumento della probabilità di esecuzione della RC. Entrambi i tipi di condizionamento hanno in comune caratteristiche che fanno pensare ad almeno alcuni meccanismi simili. Queste caratteristiche sono: l'*estinzione*, cioè la progressiva diminuzione e la scomparsa della risposta se lo SC in un caso e il Rf nell'altro non vengono più presentati; la *generalizzazione*, fenomeno per cui la RC viene provocata anche da stimoli molto simili allo SC; la *discriminazione*, per cui un animale riesce a distinguere fra due stimoli di caratteristiche sufficientemente differenti. I principi dell'apprendimento e quindi le possibilità del condizionamento sembravano essere universalmente diffusi nel regno animale, tanto da far parlare addirittura di un "principio unico", comune a ogni animale; ma con l'allargarsi degli esperimenti ci si avvide che animali differenti rispondevano a condizioni uguali in maniera qualitativamente diversa. Se, per esempio, veniva cambiata la ricompensa nel corso dell'esperimento, e ne era somministrata una che non piaceva al soggetto, i ratti rispondevano peggiorando la *performance*, mentre i pesci rossi non variavano l'efficacia della risposta al mutare della ricompensa. Si parla di condizionamento avversivo, quando a un ratto viene somministrato un alimento di per sé innocuo, per esempio una soluzione di glucosio, e poi gli viene iniettata una soluzione tossica, per esempio cloruro di litio, il ratto eviterà in futuro di assumere quell'alimento. Il fenomeno viene spiegato con l'instaurazione di un processo associativo che mette in relazione l'alimento ingerito e il malessere sperimentato. Gli animali a dieta piuttosto ampia spesso ingeriscono solo piccole quantità degli alimenti che non conoscono, comportamento adatto a prevenire un eventuale avvelenamento.

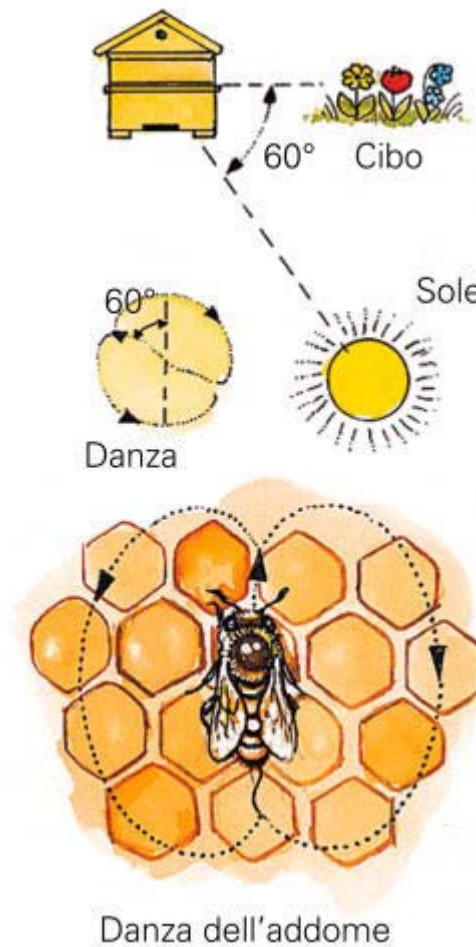


Figura 2. Attraverso la danza dell'addome l'ape fornisce indicazioni sulla posizione del cibo rispetto al sole e all'arnia.

È possibile che attraverso le sensazioni procurate da questi alimenti decidano poi se continuare ad assumerne o meno. Anche variazioni delle caratteristiche dell'estinzione fra ratti, pesci rossi e tartarughe fanno pensare a differenze nei vari processi del condizionamento. Tutti questi studi hanno come fine non solo la scoperta dei processi del condizionamento in quanto tale, ma anche di quelli dell'apprendimento come fenomeno che necessariamente sottostà al condizionamento stesso. Tali studi sono oggi rivolti non tanto a generalizzare i processi di condizionamento dall'animale all'uomo – tra l'altro perché il condizionamento sull'uomo può essere e molto spesso è ben diverso – quanto a scoprire le modalità dell'apprendimento in ogni animale, secondo un'ottica etologica che mira cioè a conoscere il comportamento degli animali dal punto di vista evoluzionistico. Rientra in questo tipo di studi anche il problema dell'innato. Si è infatti notato che esistono processi innati di apprendimento che influiscono sulle *performances* di animali sottoposti a condizionamento in modo da impedire loro di rispondere “normalmente” alle condizioni sperimentali. Questi processi prendono il nome di *malcomportamento* e dipendono probabilmente dai cosiddetti “limiti biologici all'apprendimento” (*constraints on learning*). Accade così che un procione non riesca più dopo

qualche prova a mettere un gettone in una cassetta, proprio perché l'animale in natura manipola il cibo prima di mangiarlo: il gettone non viene più buttato via perché “è” il cibo e il cibo non va certo gettato. Questi e analoghi esperimenti hanno convinto gli etologi che gli animali rispondono a situazioni simili in maniera dettata non solo dal contesto sperimentale, ma anche dai loro stessi metodi di nutrizione o più in generale di comportamento. Si va così facendo strada l'ipotesi che tipi diversi di apprendimento (e quindi di risposta alle condizioni di condizionamento) si siano evoluti separatamente l'uno dall'altro in differenti linee filetiche e che non si possa così generalizzare troppo facilmente ed estrapolare, da processi limitati a poche specie animali, principi generali che possono differire invece moltissimo da animale ad animale. L'ipotesi del “principio unico”, secondo cui l'apprendimento e il condizionamento obbediscono sostanzialmente alle stesse leggi in ogni animale, può così essere respinta. Gli esperimenti vengono effettuati non solo su pochi animali da laboratorio, ma altresì su un gran numero di animali anche filogeneticamente distinti, per poter condurre ricerche comparate sul condizionamento e descrivere una scala di modalità di apprendimento che rispecchi anche la filogenesi. (G. Costa, 2005)

Motivazione

Indica l'insieme dei processi interni di un animale che si traducono in una tendenza più o meno spiccata a manifestare determinati comportamenti. Un animale risponde diversamente ai diversi stimoli dell'ambiente, ma può rispondere in maniera diversa anche di fronte ad uno stesso stimolo. Lo spinarello maschio, p. es., durante la stagione riproduttiva attacca altri maschi che ne invadono il territorio, mentre li ignora in altri periodi dell'anno. Queste differenze comportamentali dipendono da differenti condizioni di Motivazione dell'animale. Ogni specifica Motivazione viene chiamata drive (spinta): fame, sete, paura, sesso, cura della prole, aggressività sono drives principali, dalle cui variazioni dipende il comportamento dell'individuo. Alcuni di essi, p. es. fame e sete, sono presenti sin dalla nascita, altri, come l'impulso sessuale o quello parentale, insorgono più tardi. I drives non sono come comparti separati, ma interagiscono fra di loro: p. es. esistono reciproche influenze tra fame e sete, la paura può alterare le normali risposte alla fame, alla sete o all'impulso sessuale, e così via. Allorquando si verifica nell'animale un equilibrio tra due diversi drives (p. es., tra aggressività e paura), si può originare un modulo comportamentale apparentemente estraneo con la situazione in cui viene effettuato, che viene denominato *attività di sostituzione* e rivela lo stress prodotto dal conflitto tra due tendenze antagoniste. Quando un'attività di sostituzione si stabilizza, essa può assumere il valore di segnale di comunicazione interindividuale attraverso un processo denominato ritualizzazione, e divenire quindi un importante fattore di microevoluzione del

comportamento, poiché determina un incremento del repertorio comportamentale della specie. Lo stato motivazionale spinge l'animale a conseguire un determinato obiettivo.

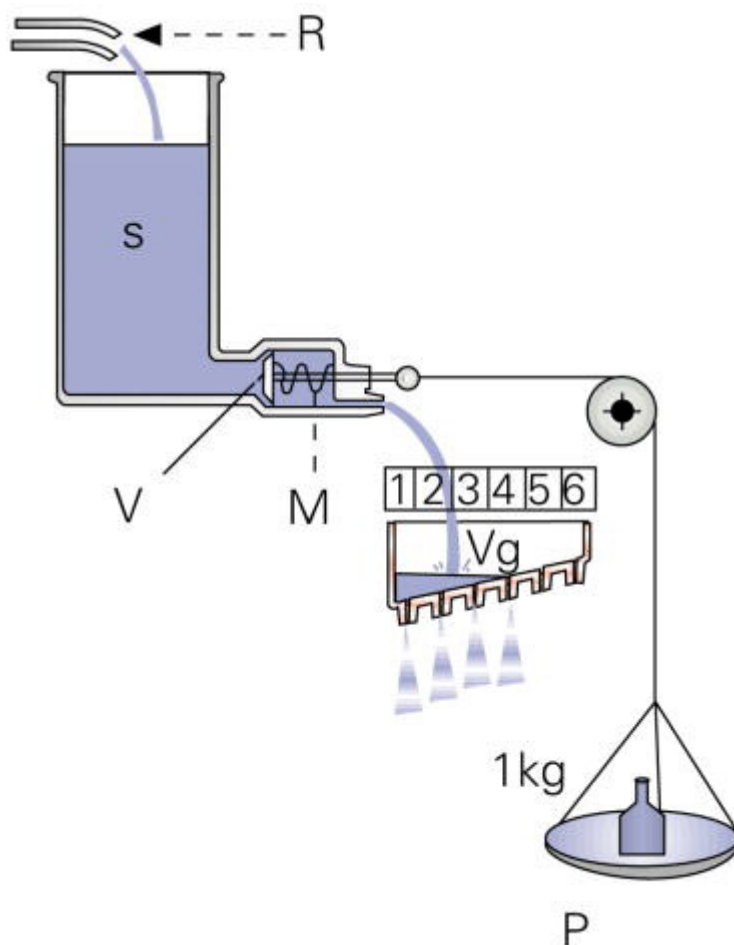


Figura 3. Modello motivazionale "psicoidraulico" di K. Lorenz. S, serbatoio; R, rubinetto; V, valvola; M, molla; P, bilancia, Vg, vasca graduata.

In una prima fase, detta «fase del comportamento appetitivo», l'animale è spinto da uno stato di inquietudine motoria e cerca attivamente l'obiettivo da conseguire (o la «situazione-stimolo» scatenante). Nella seconda fase («fase del comportamento consumatorio») l'animale può soddisfare l'esigenza motivazionale che lo ha posto in movimento. Nella terza fase («di riposo»), quando l'obiettivo è stato conseguito, l'animale non è più recettivo agli stimoli che lo hanno precedentemente condotto alla fase consumatoria.

I modelli motivazionali

Per spiegare i meccanismi che portano un animale a realizzare comportamenti di tipo «finalistico» sono stati formulati alcuni modelli. Konrad Lorenz ha proposto un modello analogico denominato «psicoidraulico» secondo cui, per ogni specifica pulsione vi sarebbe una sorta di serbatoio, entro il quale si va progressivamente accumulando un liquido. La fuoriuscita del liquido dalla base del

serbatoio è controllata da una valvola tenuta chiusa da una molla, a sua volta collegata con una bilancia posta esternamente: l'apertura della valvola è di norma causata dall'apposizione sul piatto della bilancia di un adeguato peso (ovvero, la comparsa dello specifico stimolo-segnale). La stessa pressione idrostatica esercitata dal liquido sul fondo del serbatoio, via via maggiore al passare del tempo, concorre nel determinare l'apertura della valvola e quindi il deflusso del liquido stesso. Se il tempo intercorso dall'ultimo atto consumatorio è notevole, può man mano ridursi la specificità dello stimolo-segnale, e persino uno stimolo improprio, abbinato ad una forte pressione idrostatica, può determinare nell'animale una risposta consumatoria sbagliata. Talvolta addirittura la «carica motivazionale» (quantità di liquido nel serbatoio) è divenuta così elevata che, pur in assenza totale di appropriati stimoli esterni, l'animale effettua un modulo comportamentale assolutamente estraneo al contesto in cui esso si trova; Lorenz in questi casi parla di «attività a vuoto». Spostando l'attenzione sulla fisiologia del comportamento, N. Tinbergen formulò un altro modello motivazionale, basato sull'organizzazione gerarchica del sistema nervoso che controlla il comportamento. Il modello prevede una serie di centri nervosi organizzati gerarchicamente, così che ogni centro riceve impulsi motivazionali dal centro immediatamente superiore e li trasmette a tutti quelli del livello sottostante. La trasmissione degli impulsi motivazionali (ormoni o impulsi endogeni) ai centri inferiori è impedita da un blocco, che può essere rimosso dai fattori esterni «scatenanti» (gli appropriati stimoli-segnale). Il comportamento riproduttivo dello spinarello maschio sembra ben adattarsi al modello motivazionale di Tinbergen. In questo caso il centro superiore sarebbe quello che, sotto l'azione del testosterone, induce in primavera il maschio maturo a migrare verso le acque poco profonde, più calde e ricche di vegetazione. Queste caratteristiche climatico-ambientali funzionano da stimoli-segnale, che rimuovono il blocco del centro immediatamente subordinato e innescano nel maschio un comportamento territoriale. I centri subordinati controllano i comportamenti di difesa del territorio, di nidificazione e di corteggiamento. Infine, quando un maschio convince una femmina a deporre le uova nel suo nido, mette in atto le sequenze comportamentali che si concluderanno con l'inseminazione delle uova e con la loro successiva cura. Un ulteriore modello, che riguarda tutto il comportamento in generale, ed include quindi anche la Motivazione, è quello ideato da J. A. Deutsch. Secondo questo autore, il comportamento di un qualsiasi animale nasce dalla esigenza di mantenersi in uno stato ottimale (omeostasi). Il comportamento ha dunque lo scopo di ripristinare le condizioni di equilibrio. Il sistema agisce secondo un meccanismo di retroazione negativa. Una variazione dell'equilibrio interno agisce su una struttura centrale («connessione»), che a sua volta agisce sul «sistema motorio», responsabile della risposta comportamentale. Il comportamento modifica le condizioni dell'animale, che un «analizzatore» provvede a riscontrare, per inibire l'ulteriore funzionamento

della connessione, e così via. Indagini sperimentali sulla fisiologia della Motivazione hanno fornito risultati che sembrano avvalorare il modello di Deutsch. Per es., cani tenuti a digiuno per prolungati periodi di tempo e successivamente nutriti mediante introduzione diretta di cibo nello stomaco, se posti quindi davanti a del cibo, si rifiutano di mangiare, risultando già sazi: nonostante sia mancata l'attività motoria, l'analizzatore è stato attivato ed inibisce la connessione. Ricerche di neurofisiologia hanno portato ad identificare alcuni centri implicati nel controllo della motivazione. Particolarmente importante è risultato a questo riguardo l'ipotalamo. Nelle aree laterali di questa struttura cerebrale sono state individuate delle cellule, che, in caso di deficienza idrica nel sangue, spingono l'animale a bere, comportandosi come un sistema analizzatore alla Deutsch. Sempre nell'ipotalamo sono stati rilevati analoghi *centri della sazietà e della fame* che sembra agiscano rispettivamente come l'analizzatore e la connessione del modello di Deutsch. Altre importanti acquisizioni sono state ottenute mediante indagini sugli ormoni e sulla loro influenza sul comportamento animale. La prolattina, ormone ipofisario, esplica una serie di attività nell'ambito delle cure parentali: stimola la ventilazione delle uova nei maschi di varie specie di pesci, la cova delle uova in alcune specie di uccelli, la secrezione del latte nei mammiferi, ecc. In molti casi questi ormoni agiscono a livello ipotalamico e mettono in luce il pieno e diretto coinvolgimento di questo organo nel controllo del comportamento riproduttivo e delle cure parentali.

Il comportamento animale

Per comportamento si intende l'insieme dei processi con cui un animale risponde a stimoli interni e ambientali. Il comportamento animale è oggetto di studio dell'etologia.

Il comportamento ha basi biologiche che dipendono, in ultima analisi, dal patrimonio genetico della specie. Infatti ogni stimolo ambientale viene percepito attraverso gli organi di senso e poi vagliato e integrato con altre informazioni dal sistema nervoso. È perciò lecito affermare che la complessità dei comportamenti messi in atto da una specie dipende dalla complessità dell'organizzazione dei suoi apparati, e in particolare del sistema nervoso.

Si usa distinguere i comportamenti in due categorie: quelli innati, cioè determinati dal patrimonio ereditario, e quelli appresi tramite l'esperienza.

Comportamenti innati

I comportamenti innati (o istintivi) sono controllati da fattori genetici e sono tipici della specie. Vengono trasmessi di generazione in generazione e non sono influenzati da esperienze precedenti,

da imitazioni o dall'apprendimento. Sono particolarmente importanti per le specie poco evolute, dotate di un sistema nervoso primitivo non adatto a immagazzinare esperienze.

Si riconoscono quattro forme di comportamento innato: cinesi, tassie, riflessi e moduli di azione fissa (sono considerati comportamenti innati anche gli impulsi a compiere funzioni biologiche, quali nutrirsi, riprodursi, allevare la prole, migrare).

Cinesi e tassie

Cinesi e tassie sono movimenti dell'intero organismo in risposta a uno stimolo ambientale. Le cinesi si manifestano come variazioni di velocità di un movimento casuale. Un esempio di cinesi è rappresentato dagli animali che vivono nel terreno e prediligono luoghi umidi: non essendo in grado di individuare l'ambiente che garantisca loro la sopravvivenza, questi animali accelerano l'andatura in una direzione casuale e si arrestano quando hanno trovato una zona umida.

Le tassie sono movimenti orientati in una precisa direzione (di avvicinamento o di allontanamento dalla sorgente di uno stimolo); un esempio di tassia si riscontra nelle falene, che vengono attratte da un lampione acceso.

Riflessi

I riflessi sono movimenti di una sola parte del corpo, spesso rapidi e che non coinvolgono i centri superiori del sistema nervoso. Riflessi si osservano anche nell'uomo: per esempio, il ritrarsi della mano da un oggetto caldo o pungente, il battito delle ciglia quando vengono sfiorate da un oggetto, il riflesso rotuleo (che consiste nella rapida contrazione del muscolo anteriore della coscia, il quadricipite, atto a estendere la gamba, in seguito alla leggera percussione del legamento patellare, situato nella parte anteriore del ginocchio).

2) In fisiologia, risposta dell'organismo a stimoli esterni o interni che richiede l'intervento del sistema nervoso ma non quello della volontà. Per r. condizionato, v. condizionamento.

Scheda 3

Pavlov, Ivan Petrovič

Fisiologo e medico russo (Rjazan 1849-Leningrado 1936). Professore di fisiologia presso la Università di Pietroburgo, diresse l'Istituto di Medicina Sperimentale dal 1891 al 1936. Nel 1921 fu creato appositamente per i suoi esperimenti l'Istituto biologico di Koltuši dove Pavlov continuò la sua attività coadiuvato da diversi collaboratori. I suoi interessi erano prevalentemente rivolti allo studio delle funzioni digestive, e per le sue ricerche sui succhi gastrici ricevette il premio Nobel per la medicina nel 1904. Il suo nome doveva però rimanere legato a un altro tipo di ricerche, quelle sui riflessi condizionati, che avrebbero avuto una profonda influenza sulla psicologia e sulla psichiatria, campi di cui Pavlov cominciò a occuparsi solo dopo la scoperta del fenomeno del condizionamento. All'inizio del sec. XX, infatti, il fisiologo era impegnato nello studio di un fenomeno scoperto da un altro grande neurofisiologo russo, I. M. Sečenov, fenomeno noto come secrezione psichica; esso consisteva nel fatto che un animale affamato (per esempio, un cane), se posto di fronte al cibo, produceva saliva. Nel corso degli esperimenti, Pavlov si accorse che la salivazione iniziava quando il cane udiva il rumore dei passi dell'inseriente che portava il cibo, ancora prima quindi che questo venisse

presentato. Per sistematizzare tale osservazione egli provò ad associare al cibo (detto *stimolo incondizionato*, o *assoluto* o *naturale*) un altro stimolo, per esempio una luce o il suono di un campanello (detto *stimolo condizionato* o *condizionale*), di per sé inadeguato a produrre la salivazione, a differenza dello stimolo incondizionato. Dopo un certo numero di associazioni, nelle quali lo stimolo condizionato veniva fatto precedere a quello incondizionato, si poteva constatare come fosse sufficiente lo stimolo condizionato per produrre la salivazione, che da risposta *incondizionata* diveniva così *condizionata*. Nasceva così il *condizionamento* detto *classico* o *pavloviano*, che venne per molti anni considerato nell'ambito della psicologia russa e del behaviorismo americano (almeno sino alla scoperta del condizionamento operante) la principale forma di apprendimento, e nello stesso tempo una tecnica sperimentale adeguata a fare della psicologia una scienza oggettiva. Su questa base, Pavlov si occupò anche di teoria della personalità, giungendo a definire una tipologia in quattro tipi (sanguigno, collerico, flemmatico e melanconico) che riprendeva, dandole dignità scientifica, l'antica tipologia ippocratica. Gli allievi di Pavlov, come Teplov, Krasnogarski, Ivanov-Smolenski, estesero le sue ricerche all'uomo, e la dottrina pavloviana, detta anche *reflessologia*, esercitò una profondissima influenza su tutta la psicologia e psichiatria sovietiche, con applicazioni anche nel campo dell'educazione. Fra le sue opere più importanti si ricordano: *Dati sulla fisiologia del sonno* (1915), *Vent'anni di esperienza sullo studio obiettivo dell'attività nervosa superiore degli animali* (1922), *Lezioni sul lavoro dei grandi emisferi cerebrali* (1927). Fra i numerosi articoli per riviste ha particolare rilievo quello sui riflessi condizionati (1935) compilato per la *Grande enciclopedia medica sovietica*.

Fisiologia dei riflessi

I riflessi rappresentano la forma più semplice con cui si attua il controllo nervoso delle funzioni dell'organismo; nelle specie più evolute essi garantiscono il controllo delle funzioni vegetative e la capacità di reagire agli stimoli ambientali senza la partecipazione dei centri nervosi superiori. Nelle specie inferiori, invece, nelle quali i centri nervosi sono relativamente semplici, gran parte del controllo nervoso dell'organismo, anche per quanto concerne la sua vita di relazione, si attua mediante azioni riflesse. Il riflesso, indipendentemente dalla sua natura, è sempre coordinato e rivela un preciso finalismo, nel senso che è inteso a un determinato fine utile per l'economia dell'organismo. Alla sua base vi è l'attivazione dell'arco riflesso, le cui componenti sono: i recettori, la via afferente, la via efferente, l'elemento effettore. I recettori sono strutture adibite a trasformare gli stimoli in impulsi nervosi. La *via afferente* porta l'impulso dai recettori ai centri: essa è costituita da fibre nervose sensitive, che sono il prolungamento periferico di cellule gangliari (cellule a T o cellule bipolari), il cui prolungamento centrale va a raggiungere i centri. In alcuni casi, le fibre sensitive che costituiscono la via afferente sono in connessione diretta, fanno cioè sinapsi, con le cellule nervose da cui parte la via efferente. In questo caso si parla di "riflesso monosinaptico", dato che nell'arco riflesso è disposta una sola sinapsi (p. es. il riflesso rotuleo o patellare nel quale lo stimolo è rappresentato dallo stiramento di un muscolo e la risposta è la contrazione del muscolo stesso). Più frequentemente i riflessi sono di tipo polisinpatico; in essi le terminazioni delle vie afferenti possono connettersi con neuroni intercalari o internucleari, interposti tra i neuroni che costituiscono le vie afferenti e quelli da cui originano le vie efferenti. Nel centro dell'arco riflesso possono esistere inoltre catene più o meno lunghe di neuroni disposte "in parallelo" ad altre più brevi, che formano nel complesso i cosiddetti "circuiti riverberanti". L'organizzazione degli archi riflessi polisinpatici è estremamente varia; la loro complessità è tanto maggiore quanto più elaborata

è la risposta che deve essere data allo stimolo. Nel caso di un riflesso motorio, la *via efferente* comincia con un motoneurone destinato a raggiungere il muscolo; nel caso di un riflesso vegetativo, invece, la via efferente comprende una cellula pregangliare, la relativa fibra pregangliare, una cellula gangliare e la sua fibra postgangliare: la via efferente è cioè formata da due neuroni. In rapporto alla natura del riflesso, l'*elemento effettore* può essere costituito da una ghiandola, da una struttura muscolare liscia o striata. Dal momento in cui uno stimolo colpisce l'apparato recettore al momento in cui si ha la risposta intercorre un certo periodo di tempo che costituisce il *tempo riflesso totale*. Esso comprende il tempo necessario per l'attivazione del recettore, per la conduzione dell'impulso lungo le vie afferente ed efferente, per l'attivazione dell'effettore, nonché il tempo riflesso centrale, cioè il tempo richiesto per l'attivazione dei neuroni. Il tempo riflesso centrale è tanto maggiore quanto più numerosi sono i neuroni che costituiscono l'arco riflesso. Una delle caratteristiche fondamentali dell'eccitamento riflesso è la localizzazione: per ottenere una certa risposta riflessa occorre portare lo stimolo su una zona ben definita (area riflessogena) nella quale sono localizzati i recettori relativi a quel riflesso. Occorre inoltre che lo stimolo sia specifico, cioè sia di natura adatta a eccitare i recettori relativi a quel riflesso. Perché uno stimolo possa dare una risposta occorre che la sua intensità superi un certo valore minimo, o *soglia del riflesso*, al di sotto del quale non si ha risposta; tuttavia, anche uno stimolo di intensità subliminare può ottenere risposta quando sia accompagnato da uno o più stimoli subliminari (fenomeno della sommazione degli stimoli subliminari). Si ha *sommazione temporale* quando la risposta è provocata da due o più stimoli subliminari dati a breve distanza di tempo sulla stessa area riflessogena. Nella *sommazione spaziale*, invece, la risposta si ottiene con due o più stimoli subliminari applicati simultaneamente in aree riflessogene diverse. Nel caso di riflesso che possiedono due vie afferenti, la loro stimolazione genera talvolta risposte inferiori alla somma delle risposte ottenibili con la stimolazione separata delle due vie afferenti. Un fenomeno opposto è la frangia subliminare: in un riflesso che abbia due vie afferenti la stimolazione simultanea di entrambe le vie può dare una risposta superiore alla somma delle risposte ottenibili stimolando le due vie separatamente. Se si applica uno stimolo diretto lungo la via afferente di un r. motorio, si ottiene una contrazione che insorge bruscamente, raggiunge subito il livello massimo e cade bruscamente quando cessa lo stimolo. Al contrario, se si stimola l'arco riflesso lungo la via efferente, si ottiene una contrazione che insorge lentamente, raggiunge in modo graduale il massimo e diminuisce lentamente quando si toglie lo stimolo. Nel secondo caso, l'aumento graduale dell'intensità di risposta si spiega con il cosiddetto "reclutamento", cioè con il fatto che, al perdurare dello stimolo, viene attivato un numero sempre maggiore di motoneuroni e quindi di fibre muscolari, mentre con la stimolazione diretta della via efferente queste fibre vengono attivate tutte assieme. Il fatto che la contrazione si spegne lentamente

dopo che lo stimolo è stato tolto (scarica postuma) si spiega tenendo conto che, anche alla cessazione dello stimolo, sui motoneuroni continuano a piovere impulsi provenienti da circuiti riverberanti. Quando un arco riflesso viene attivato ripetitivamente, l'intensità della risposta tende a diminuire (fenomeno dell'affaticamento dell'arco riflesso). In alcuni casi, tuttavia, la risposta a stimoli intensi e prolungati tende a diventare più complessa rispetto a quella primitiva. Per spiegare quest'ultimo fenomeno si ammette che la via afferente sia in connessione in modo diretto con un gruppo di motoneuroni ai quali è abitualmente affidata la risposta e in modo indiretto con gruppi di motoneuroni che di solito non sono attivati, mentre lo sono quando lo stimolo abbia particolare intensità e durata. Si è finora parlato di riflessi che comportano l'attivazione di motoneuroni e la contrazione di muscoli; esistono tuttavia anche riflessi in cui la risposta è l'inibizione di un motoneurone (o la sua disattivazione), che comporta come conseguenza il rilasciamento del muscolo. Si parla in questo caso di *inibizione riflessa* o di *riflesso inibitorio*. In molti casi, poi, la risposta allo stimolo comporta la contrazione di certi muscoli e il rilasciamento di altri, rappresentati in genere dagli antagonisti. Tale fenomeno costituisce l'*inibizione reciproca* ed è dovuto all'esistenza di interneuroni inibitori che connettono tra loro i neuroni dei muscoli agonisti e quelli dei muscoli antagonisti. L'inibizione reciproca è molto utile ai fini energetici, poiché permette di ridurre le resistenze incontrate da qualsiasi movimento muscolare con conseguente risparmio di energia. In condizioni normali la soglia dei riflessi presenta modeste variazioni nel tempo, dovute a variazioni di eccitabilità dei motoneuroni dai quali parte la via afferente. Si definisce "stato eccitatorio" la situazione nella quale la soglia dei riflessi si abbassa, cosicché uno stimolo subliminare può ottenere una risposta, oppure uno stimolo sopraliminare ottiene una risposta molto più intensa e complessa di quella prevedibile. Lo stato eccitatorio è connesso con i fenomeni di *facilitazione*: uno stimolo subliminare genera nel motoneurone uno stato di lieve depolarizzazione della membrana (potenziale postsinaptico eccitatorio o PEPS), tale da permettere a un secondo stimolo, anche subliminare, di raggiungere la soglia. Accanto alla facilitazione si possono osservare anche fenomeni di *inibizione*, cioè l'innalzamento della soglia di eccitabilità, per cui uno stimolo sopraliminare, che dovrebbe ottenere risposta, non l'ottiene. Attraverso facilitazione e inibizione la soglia di eccitabilità dei neuroni continua a variare sotto l'influenza dei centri nervosi superiori e degli stimoli provenienti dalla periferia. In tal modo la soglia dei riflessi non risulta sempre uguale, ma tende a variare adattandosi alle condizioni dell'organismo. Variazioni della soglia si verificano anche in situazioni patologiche: così, p. es., nel paraplegico la soglia dei riflessi è fortemente abbassata, per cui stimoli anche lievi possono scatenare intense risposte riflesse, specie a livello della sfera vegetativa. I riflessi sono risposte automatiche degli organismi animali agli stimoli

provenienti dall'ambiente o dall'interno degli organismi stessi. Rappresentano, in genere, modelli di reazione piuttosto elementari e, rispetto ad altre risposte, più semplici.

Denominatore comune di tutti i Riflessi è la presenza di uno *stimolo appropriato* e di una *risposta* automatica e invariante nel tempo che è in genere quella rivelatasi più conveniente. In moltissimi casi i Riflessi portano a un atto motorio, semplice come la flessione di arto o complesso come la fuga, altre volte provocano la secrezione di una ghiandola, o la dilatazione o costrizione dei vasi sanguigni. Nel primo caso si parla di Riflessi motori, nel secondo di Riflessi autonomi o vegetativi. Altre volte i Riflessi portano a risposte miste, motorie e vegetative. Il freddo eccessivo, p. es., provoca una vasocostrizione cutanea e dei brividi, ovverossia delle contrazioni dei muscoli scheletrici. In tutti i casi, i Riflessi sono finalizzati alla sopravvivenza dell'organismo, o perché allontanano un pericolo imminente (in particolare i Riflessi motori) o perché, attraverso le regolazioni automatiche delle funzioni vegetative (Riflessi autonomi), mantengono costanti le condizioni fisico-chimiche dell'ambiente interno le cui variazioni eccessive costituirebbero anch'esse un pericolo per la sopravvivenza. Altri Riflessi assicurano la termoregolazione, il controllo della pressione arteriosa, il mantenimento dell'equilibrio idrico-salino e, più in generale, dell'omeostasi dell'organismo. Nonostante i Riflessi siano per definizione fenomeni involontari, non sono tutti equivalenti da questo punto di vista e possono essere variamente condizionati dalla volontà, almeno in certa misura.

Organizzazione del riflesso nervoso

Un tipico Riflessi nervoso è quello che compare in seguito alla percussione del ginocchio con martelletto. La percussione provoca uno stiramento istantaneo del muscolo quadricipite della coscia che, di Riflessi, si contrae provocando l'estensione della gamba. In questo modo si rende manifesto un Riflessi con funzioni antigravitarie, che, cioè, è attivo ogni volta che stiamo in piedi o camminiamo. Questo Riflessi, che rappresenta un tipico *Riflessi miotatico*, originato cioè dal muscolo, è uno dei più elementari e tuttavia esemplifica come siano organizzati i Riflessi nervosi. Comporta la ricezione dello stimolo da parte di recettori, in questo caso i *fusi neuromuscolari* posti all'interno del muscolo, l'invio di segnali sino al midollo spinale attraverso una cellula nervosa sensitiva e la trasmissione dei segnali a una cellula nervosa motoria che provvede a condurli sino al muscolo stimolandolo a contrarsi. Nell'organizzazione del Riflessi nervoso, pertanto, sono presenti un *recettore*, un *neurone sensitivo*, un *neurone motore* e un *organo effettore* (il muscolo nel caso illustrato). In qualche caso le funzioni del recettore vengono svolte dalla stessa cellula sensitiva, così come accade, p. es., per le cellule epiteliali olfattive situate nella mucosa che riveste le cavità nasali e che sono esposte all'ambiente esterno. Il circuito descritto, chiamato *arco Riflessi*,

rappresenta un modello circuitale che troviamo in tutti gli altri riflessi. L'espressione *Riflessi assonale* viene largamente usata in biologia e medicina per indicare il fenomeno responsabile dell'alone rosso che compare sulla pelle in risposta all'applicazione di uno stimolo doloroso. In questo caso gli impulsi generati dalla stimolazione percorrono parte della fibra sensitiva in direzione del midollo spinale per poi invertire direzione e arrivare, in via centrifuga, verso le piccole arterie della zona colpita dove stimolano vasodilatazione e quindi il rossore. Il fenomeno, pertanto, ha più il carattere della risposta che non del Riflessi in quanto non ne è responsabile un circuito ad arco riflesso. Negli animali, pochi Riflessi hanno un'organizzazione semplice, o monosinaptica, cioè a due neuroni, mentre la gran parte sono polisinpatici che prevedono l'intervento di più cellule nervose e quindi di più sinapsi. Il caso della deambulazione si presta a illustrare un principio importante nell'organizzazione dei Riflessi, quello della innervazione reciproca. In base a questo principio lo stiramento di un muscolo estensore comporta, accanto all'attivazione dei neuroni motori dello stesso muscolo, l'invio di segnali a un interneurone inibitore che termina sul neurone motore del muscolo antagonista flessore. Questi circuiti nervosi sono per lo più localizzati all'interno del midollo spinale o nel tronco cerebrale. Un secondo importante principio è quello della *sommazione* degli stimoli, grazie al quale più stimoli subliminari, non in grado cioè di suscitare un Riflessi, possono avere questo risultato sommando i loro effetti. Al contrario, in presenza di stimolazione molto forte si verifica una *diffusione* del Riflessi per cui l'eccitazione si diffonde ai motoneuroni di muscoli non direttamente coinvolti nel riflesso. Molti Riflessi, p. es. quelli flessori di difesa, cioè di allontanamento di o da uno stimolo doloroso, sono presenti in molte specie e sono stati selezionati nel corso dell'evoluzione perché idonei alla sopravvivenza dell'organismo, mentre altri sono caratteristici delle singole specie e compaiono nel corso dello sviluppo. Non tutti questi, tra l'altro, vengono conservati nel corso dell'esistenza e in certi casi lo sviluppo del sistema nervoso coincide appunto con la scomparsa di alcuni Riflessi che, rappresentando modalità elementari di risposta, vengono progressivamente sostituite da altre più integrate.

L'esame dei riflessi nella semeiotica medica

In medicina, l'esame dei Riflessi, in particolare di quelli nervosi, ha grande importanza perché eventuali alterazioni non solo suggeriscono la presenza di danni o lesioni a carico delle vie e centri nervosi interessati, ma in molti casi ne consentono anche la localizzazione. In caso di malattia i Riflessi possono essere più vivaci (*iperreflessia*), attenuati (*iporeflessia*), assenti (*areflessia*) o possono comparirne alcuni normalmente assenti. Condizioni come una polineuropatia o una compressione sulle fibre nervose causata da artrosi possono danneggiare o interrompere l'arco

Riflessi e dunque determinare l'attenuazione o la scomparsa dei riflessi. D'altra parte, poiché diversi centri nervosi nel cervello e nel tronco cerebrale contribuiscono a modulare l'attività dei neuroni motori spinali, in caso di lesioni o danno di questi centri si verifica in genere iperreflessia; i Riflessi sono più vivaci della norma e possono comparire anche dopo stimolazione di zone diverse dalle normali per allargamento dell'area riflessogena. In certi casi si ha anche una normale inversione degli effetti prodotti da un determinato stimolo. Nel caso del *Riflessi di Babinski*, p. es., l'applicazione di uno stimolo doloroso come la puntura di uno spillo sulla pianta del piede, provoca estensione anziché flessione dell'alluce. Il Riflessi in questione, associato o meno a flessione dorsale del piede e del ginocchio, costituisce un *Riflessi di automatismo spinale* e indica la presenza di una lesione che interrompendo l'invio di segnali al midollo spinale dai centri nervosi superiori ha accentuato l'attività dei circuiti di controllo presenti nel midollo spinale. (S. Cagliano, 2005)

Moduli di azione fissa

I moduli di azione fissa si manifestano in presenza di un preciso stimolo (stimolo chiave, o *releaser*) e sono caratterizzati da una rigida sequenza di movimenti, che una volta innescata viene completata anche se lo stimolo cessa. Gli studi sui moduli di azione fissa vengono in genere compiuti su animali isolati dagli altri in età precoce, valutando le loro reazioni a stimoli chiave e comparandole con quelle di animali della stessa specie allevati in condizioni normali.

La scoperta dei moduli di azione fissa ha permesso di constatare che ciascuna specie possiede un repertorio tipico di movimenti più o meno stereotipati. Esempi di moduli di azione fissa sono la modalità di richiesta di cibo dei piccoli e i rituali di corteggiamento, spesso molto complicati (come nell'albatro o nello svasso minore).

Scheda 4

Frisch, Karl Richter von

Zoologo austriaco (Vienna 1886 - Monaco di Baviera 1982). Laureatosi in filosofia, von Frisch si dedicò subito all'insegnamento e alla ricerca, lavorando presso gli istituti di zoologia delle università di Harvard, Tubinga, Rostock, Breslavia, Graz e Monaco di Baviera, dove iniziò e concluse la sua carriera universitaria. Nel 1973, con K. Lorenz e N. Tinbergen, ricevette il premio Nobel per la medicina e la fisiologia per i suoi importanti studi di etologia. Von Frisch ha studiato soprattutto la fisiologia sensoriale delle api: di questi insetti egli ha accuratamente analizzato il linguaggio, scoprendo che comunicano tra loro con vari movimenti di danza mediante i quali segnalano la presenza e l'ubicazione dei fiori per la raccolta del polline.

A questo proposito, sono stati compiuti esperimenti per stabilire lo stimolo chiave che induce il genitore di gabbiano reale a rigurgitare il cibo parzialmente digerito per passarlo al proprio piccolo. Presentando ai piccoli di gabbiano reale nel nido sagome di becchi diverse per la forma e il colore,

gli etologi hanno constatato che questi toccano maggiormente la sagoma allungata e in cui spicca una macchia rossa, analoga a quella realmente presente sugli adulti della loro specie.

Un esperimento simile è stato realizzato per comprendere le interazioni aggressive e il comportamento di corteggiamento di un pesce, lo spinarello. Si è osservato che lo stimolo chiave è uno solo, la colorazione rossa sul ventre: questa innesca aggressività nei maschi rivali e attrazione nelle femmine.

Un caso in cui è evidente che il modulo di azione fissa, una volta iniziato, deve essere completato si osserva nelle oche cinerine, che fanno il nido in depressioni del terreno dalle quali le uova possono rotolare fuori. Per recuperare un uovo, l'oca compie una serie di movimenti con il capo, e anche quando l'uovo le sfugge continua a compiere i movimenti di recupero in direzione del nido, sebbene non ci sia più da spingere l'uovo (che rappresenta lo stimolo chiave).

Comportamenti appresi

L'apprendimento consiste in modificazioni del comportamento prodotte dall'esperienza. Sono quindi escluse da questo fenomeno le modificazioni a breve termine e quelle che derivano da cambiamenti strutturali del sistema nervoso centrale (come la maturazione sessuale, l'invecchiamento, le lesioni). Apprendere significa dunque acquisire, basandosi sulle esperienze precedenti, nuove modalità di risposta per risolvere una situazione problematica o per adattarsi alle pressioni ambientali. Sono comportamenti appresi l'imprinting, il condizionamento, l'apprendimento per prove ed errori, l'assuefazione, l'intuito e l'apprendimento per imitazione.

Imprinting

L'imprinting è una forma di apprendimento caratteristica dei vertebrati, che ha luogo durante le prime fasi di vita (periodo sensibile), quando l'animale può facilmente venire "impressionato" (*imprinting* in inglese significa "impressione") da un oggetto che ha vicino, su cui dirigerà in seguito particolari reazioni istintive. Il termine "imprinting" fu coniato dal suo scopritore, l'etologo tedesco K. Lorenz. Il periodo sensibile, durante il quale l'animale non distingue gli stimoli esterni e subisce l'imprinting (sviluppando un attaccamento irresistibile verso l'oggetto), è in genere molto breve: è limitato ad alcune ore o a qualche giorno, a seconda della specie, dello stadio di sviluppo dell'animale al momento della nascita e della durata di esposizione all'oggetto. Numerosi esperimenti sono stati compiuti su una forma di imprinting, nota come reazione del seguire, su pulcini di varie specie di uccelli che seguono sempre l'oggetto dell'imprinting.

L'imprinting ha effetti che possono perdurare per tutta la vita e in molte specie è responsabile dei legami di un animale con il genitore (imprinting filiale), con l'ambiente in cui vive (imprinting sull'habitat) e delle preferenze di tipo alimentare e sessuale (imprinting alimentare e sessuale). Se ne deduce che l'imprinting serve all'animale per identificare la propria specie (e quindi è un fattore chiave alla base del comportamento sociale).

In etologia, modalità di apprendimento, propria di una quantità di vertebrati, che ha luogo in una fase sensibile, o periodo critico, in cui l'animale è particolarmente “impressionabile” da un oggetto sul quale dirigerà, successivamente, determinate reazioni istintive. Particolarmente studiato negli uccelli nidifugi, il problema dell'imprinting è stato impostato scientificamente da K. Lorenz, ma le prime osservazioni del fenomeno datano dalla fine del sec. XIX. È infatti nota da lungo tempo la reazione di inseguimento di un particolare oggetto da parte dei pulcini, del pollo domestico e delle anatre. Questa reazione è scatenata dall'esposizione del pulcino, anche per breve tempo, purché nelle prime ore di vita, all'oggetto stesso, al quale esso resterà legato per tutta la vita, preferendolo in seguito a qualsiasi altro oggetto. In natura questo è di norma rappresentato dalla madre ed è evidente il significato adattativo della risposta di inseguimento e del legame fra il piccolo e la madre, ma in condizioni sperimentali può essere indotta la formazione di un legame con qualsiasi oggetto anche di forma, dimensione, colore e “suono” molto diversi da quelli della vera madre, incluso l'uomo. La ricaduta di tale processo è che, nella vita adulta, il pulcino rivolgerà il suo comportamento sociale e sessuale all'oggetto appreso per imprinting. In natura, quindi, l'imprinting ha la funzione di permettere al pulcino l'identificazione della propria specie. Periodi critici per l'apprendimento possono essere presenti anche in animali adulti: per esempio, le femmine primipare dei pesci ciclidi *Hemichromis bimaculatus* riconoscono come figli propri i pesciolini nati dalle uova che esse hanno curato e considereranno tali anche i piccoli di un'altra specie, se le loro uova saranno state sostituite con uova estranee e, se ne avranno l'occasione, mangeranno i piccoli della propria specie, invertendo le relazioni naturali; nella capra, la madre attraversa una fase sensibile di circa un'ora, immediatamente dopo il parto, nella quale, se potrà annusare e leccare il figlio per almeno pochi minuti, poi lo accetterà anche dopo una lunga separazione, altrimenti lo rifiuterà. Lorenz ha sottolineato le seguenti caratteristiche dell'imprinting: a) ha sempre luogo in un periodo critico della vita dell'animale, trascorso il quale non è più possibile che l'apprendimento abbia luogo; negli anatroccoli, per esempio, fra la tredicesima e la sedicesima ora dalla nascita; b) è irreversibile, cioè quanto viene appreso viene ricordato per sempre e condiziona la vita dell'animale. Questo non significa necessariamente che un animale che abbia avuto un imprinting su un oggetto innaturale non riesca, da adulto, a corteggiare, o a rispondere al corteggiamento e ad accoppiarsi con un partner giusto, ma in presenza dell'oggetto appreso per imprinting rivolgerà le sue attenzioni su

questo; c) l'oggetto dell'imprinting non viene appreso nei dettagli individuali, ma l'animale opera una sorta di generalizzazione; per esempio, l'anatroccolo che è stato con una certa madre nel periodo sensibile da grande corteggerà tutte le anatre simili alla madre, cioè della stessa specie; d) l'imprinting implica solo una particolare reazione dell'animale all'oggetto; le taccole di Lorenz consideravano il loro allevatore un genitore e un partner sessuale, ma accettavano la compagnia delle altre taccole delle quali imbeccavano le più giovani; e) l'apprendimento per imprinting può aver luogo anche se il comportamento che si manifesterà verso l'oggetto relativo non è ancora maturato; è quindi simile, in questo, all'apprendimento latente; f) il tempo necessario perché si instauri l'imprinting è in genere molto breve, al contrario di quello che occorre per l'apprendimento associativo, ed eventuali stimoli sgradevoli rinforzano l'imprinting invece di inibirlo (gli anatroccoli sottoposti a leggere scosse elettriche seguono ancora più attivamente l'oggetto dell'imprinting). Alcune di queste caratteristiche si trovano anche in altre forme di apprendimento, ma l'imprinting resta unico soprattutto per la sua irreversibilità, mentre in tutte le altre forme di apprendimento si manifesta la tendenza a dimenticare. È rilevante che in natura vengono appresi per imprinting gli oggetti privi o quasi di stimoli capaci di evocare una reazione; nelle anatre, per esempio, la figura femminile, in genere dotata di piumaggio scarsamente colorato, e non quella maschile, dalla livrea assai vistosa. Le anatre femmina, infatti, sono geneticamente predisposte a rispondere al corteggiamento di un maschio della loro specie. Fra gli animali si conoscono anche altri processi di apprendimento riferibili a impressioni precoci. Alcuni uccelli, al fine di sviluppare normalmente il canto della propria specie, devono poter ascoltare il canto degli adulti quando, ancora giovani, essi stessi non sanno ancora cantare (i fringuelli, per esempio, entro i primi tredici mesi) e i giovani allevati artificialmente da genitori di un'altra specie da grandi emetteranno il canto della specie adottiva. Anche le femmine, che normalmente non cantano, possono apprendere per imprinting il canto della propria specie e lo dimostrano quando, sperimentalmente iniettate di ormoni maschili, prendono a cantare. Sebbene l'imprinting sia un fenomeno noto particolarmente negli uccelli, anche i mammiferi possono apprendere in periodi critici precoci: i cani, per esempio, instaurano legami sociali con gli animali, incluso l'uomo, con i quali siano stati allevati fra la quarta e la sesta settimana di vita, a prescindere dal fatto che da essi siano curati e nutriti o, all'estremo opposto, respinti e maltrattati, e molte scimmie sviluppano rapporti sociali normali e si mostrano buone madri soltanto se hanno ricevuto esse stesse cure materne durante l'infanzia.

Condizionamento e apprendimento per prove ed errori

Il processo di apprendimento può essere ricondotto principalmente ai processi di condizionamento, di cui si riconoscono due modelli: il condizionamento classico e il condizionamento operante.

Nel condizionamento classico un animale mette in atto una risposta associata a uno stimolo che normalmente non causa quella risposta. Questo comportamento è detto anche pavloviano dal nome del suo scopritore, il medico russo I. Pavlov (1849-1936). Facendo sentire a un cane affamato il suono di un campanello prima di presentargli della carne, Pavlov riuscì ad addestrare l'animale a salivare al suono del campanello. Il processo di salivazione all'introduzione del cibo in bocca è la risposta incondizionata, mentre la salivazione in rapporto al campanello è la risposta condizionata.

Nel condizionamento operante l'animale impara a eseguire un comportamento per ricevere una ricompensa o evitare una punizione. Per esempio, un ratto introdotto in una gabbia in cui la pressione su una leva provoca la comparsa di una pallina di cibo ben presto apprende a premere regolarmente la leva per ricevere il cibo. Il condizionamento operante è indotto dallo sperimentatore e viene sviluppato nell'ambiente controllato del laboratorio.

Qualora un animale apprenda nel proprio ambiente naturale un certo comportamento grazie a numerosi tentativi, si parla di apprendimento per prove ed errori.

Assuefazione

L'assuefazione è la perdita graduale di reazione a uno stimolo innocuo ripetuto. A differenza delle altre forme di apprendimento, comporta la perdita di risposta a uno stimolo.

Grazie all'assuefazione gli animali non perdono tempo ed energia per rispondere a uno stimolo che non arreca loro né vantaggi né danni. Così, per esempio, gli uccelli imparano a ignorare uno spaventapasseri che inizialmente li dissuadeva dal posarsi su un campo. sf. [sec. XIV; da assuefare].

1) L'assuefare, il prendere un'abitudine: *assuefazione al fumo, al clima*.

2) In farmacologia, fenomeno caratterizzato da una diminuita efficacia dei farmaci sull'organismo; è dovuto a un aumento della soglia di sensibilità cellulare ai farmaci stessi oppure a un aumento della loro metabolizzazione tissutale. Nel soggetto assuefatto a un determinato medicamento quest'ultimo risulta inefficace oppure manifesta l'effetto originario solo a dosi più elevate di quelle terapeutiche. Il fenomeno dell'assuefazione si riscontra frequentemente in soggetti che fanno uso abituale di ipnotici barbiturici, di analgesici pirazolonici, di purganti antrachinonici, ecc.

3) In etologia, è un processo di apprendimento attraverso il quale viene perduta la risposta a uno stimolo ripetuto se a esso non è associato nessun evento sgradito. Generalmente l'assuefazione si manifesta nei confronti di stimoli nuovi e improvvisi che inizialmente determinano una situazione di allarme e una reazione difensiva nell'animale. Per esempio, se si batte sul vetro di un acquario in cui si trovi un pesce, questo potrà guizzare via impaurito. Se si batte di nuovo, il pesce avrà probabilmente la stessa reazione e così per un numero di volte consecutive, ma progressivamente la reazione di paura andrà scemando, fino a che il pesce resterà indifferente ai colpi. L'assuefazione è

importante in natura in quanto permette agli animali di non reagire a quei fenomeni, come per esempio i lampi, i tuoni, ecc. che pur provocando sensazioni intense e sgradevoli non sono connessi a situazioni intrinsecamente pericolose.

4) In psicologia, abitudine a stimoli persistenti o presentati ripetutamente che finiscono per non essere più percepiti e non producono più una risposta.

Intuito

L'intuito consente a un animale di risolvere una situazione nuova applicando le esperienze fatte in passato, senza ricorrere a tentativi preliminari. È la forma più elevata di apprendimento ed è tipica dell'uomo. È stata studiata dal punto di vista etologico inizialmente negli scimpanzé ed è riscontrata in altri animali, quali i piccioni.

L'esperimento che ha dimostrato questa forma di apprendimento chiedeva a uno scimpanzé di trovare il modo per raggiungere delle banane poste sul soffitto di una gabbia. Lo scimpanzé, osservando l'ambiente, veniva attratto da alcune casse situate nella gabbia e grazie all'intuito capiva che se le impilava una sopra l'altra, queste potevano diventare uno strumento per raggiungere le banane.

Apprendimento per imitazione

L'apprendimento per imitazione consiste nell'acquisire nuovi comportamenti osservando e imitando azioni compiute da un animale della propria specie. I casi meglio documentati riguardano una popolazione di macachi e alcune cince.

Per studiare le abitudini alimentari dei macachi che vivono sull'isola giapponese di Koshima, alcuni etologi gettarono loro sulla spiaggia delle patate dolci e videro che, per pulirle, i macachi toglievano i granelli di sabbia uno a uno. Dopo circa due anni, però, essi osservarono che una femmina aveva imparato a lavare le patate; questa abitudine si diffuse nel giro di poco tempo, tanto che in seguito tutti i macachi dell'isola lavavano le patate.

In Inghilterra negli anni '50 l'usanza dei lattai di lasciare davanti alle abitazioni le bottiglie di latte si dimostrò antieconomica: per un caso fortuito, una cincia ruppe con il becco il tappo di una bottiglia e si accorse che sotto questo si trovava della panna. L'abitudine a forare i coperchietti delle bottiglie si è trasmessa di generazione in generazione e oggi è un comportamento tipico di questa specie.

L'imitazione è, come l'imprinting, un'altra modalità basilare del comportamento sociale e inoltre è un importante fattore di trasmissione di ciò che viene chiamato "cultura" (trasmissione, mediante l'apprendimento, di moduli di comportamento acquisiti, in modo da creare "tradizioni").

Darwin e l'etologia

I meccanismi alla base delle dinamiche etologiche sono le stesse che regolano l'evoluzione delle specie viventi. Il contributo più consistente allo sviluppo della moderna teoria evolutiva è senza dubbio alcuno quella del naturalista inglese Charles Darwin. Egli, avviato alla carriera di medico ma disgustato dalle brutali pratiche del tempo, all'età di soli ventidue anni rinunciò a proseguire la sua attività (egli stesso scriverà di essere fuggito da una sala medica in cui si stava operando un bambino di pochi mesi senza anestesia) per avviarsi con poca convinzione alla carriera ecclesiastica. Sebbene poco interessato a questo campo di studi, Darwin era un appassionato cacciatore, amava collezionare molluschi, conchiglie e coleotteri e si interessava attivamente di botanica: per cui, quando il capitano del brigantino Beagle si disse disposto a offrire un passaggio a un giovane naturalista disposto a seguire senza stipendio la sua spedizione verso la costa sudamericana, Darwin accettò con entusiasmo, ignaro che il suo viaggio avrebbe cambiato per sempre la visione della nostra vita e della nostra collocazione all'interno del regno dei viventi. Fino al termine del XVIII secolo, la teoria riconosciuta dalla comunità scientifica come la più accreditata e verosimile era quella della Scala Naturae aristotelica, secondo la quale gli organismi erano classificabili in una piramide ideale: gli animali più semplici stavano alla base della piramide e l'uomo alla sua sommità, mentre tutti gli altri esseri viventi occupavano le posizioni intermedie. Vi era poi un gruppo di biologi più avanguardista, che rifiutava la concezione aristotelica in favore di quella ancor più antropocentrica dell'Antico Testamento, secondo la quale tutti gli esseri viventi erano stati creati per un atto divino, essenzialmente per l'utilità o il piacere degli uomini. A questo si aggiungeva poi una constatazione che appariva incontrovertibile e che era ben radicata nel senso comune, quella cioè che le specie animali fossero eterne e immutabili, create di proposito e con fini specifici. Come si sarebbe potuta spiegare altrimenti la straordinaria varietà degli organismi e il sorprendente adattamento di ogni essere vivente al proprio habitat? Il brigantino Beagle salpò nel mese di dicembre 1831 per arrivare a Bahia, sulle coste brasiliane, alla fine del febbraio 1832. L'imbarcazione riprese poi il viaggio lungo la costa effettuando soste a intervalli più o meno regolari. Darwin ebbe così modo di passare circa tre anni e mezzo lungo le coste del Sud America, esplorandone anche l'interno. La sosta alle isole Galàpagos (dal nome spagnolo per testuggine) durò poco più di un mese e, in questo periodo, egli effettuò numerosissime osservazioni sulla fauna dell'arcipelago. L'oggetto delle sue osservazioni furono principalmente le grandi e singolari testuggini che popolavano questo arcipelago; su ognuna delle numerose isole, queste differivano per alcuni particolari, ad esempio nella conformazione del carapace, mentre per il resto le specie erano sorprendentemente simili. Osservando la vegetazione circostante, Darwin rilevò un carattere ancora

più sorprendente: le diversità tra le varie specie sembravano rispondere alle esigenze che le testuggini avevano sull'isola nella quale risiedevano. Ad esempio, nelle isole ricche di vegetazione le tartarughe avevano un carapace a forma di cupola, atto a proteggere le parti molli dell'animale perché si potesse far strada tra gli arbusti; le tartarughe residenti sulle isole dal clima più arido, invece, avevano un carapace a forma di sella, che permetteva all'animale di allungarsi in modo più efficace in cerca di cibo. Inoltre il viaggio offrì a Darwin ampie opportunità di familiarizzarsi con le più moderne teorie geologiche, tramite i libri che aveva portato con sé; gli divenne chiaro che le condizioni della Terra erano rimaste sostanzialmente costanti per milioni di anni. Altrettanto affascinanti delle rocce e della stratigrafia della parte meridionale del continente si rivelarono per lui le svariate specie esotiche che incontrò; egli fu inoltre colpito in modo particolare dalle straordinarie somiglianze che occasionalmente potette rilevare tra le specie viventi e le creature fossilizzate di cui era divenuto un attento raccoglitore. Fu allora che Darwin cominciò a misurarsi con il problema di comprendere l'origine delle specie. La grande quantità di rilevazioni permisero a Darwin di elaborare una teoria destinata a cambiare per sempre la concezione antropocentrica della scienza del suo tempo. Egli pubblicò nel suo più celebre libro, *Sull'origine delle specie*, le sue conclusioni, che per gli scienziati dell'epoca avevano dello sconcertante. Secondo Darwin, infatti, le variazioni tra individui, presenti in ogni popolazione naturale, sono dovute al caso: non sono prodotte né dall'ambiente, né da una "forza creatrice" superiore, e nemmeno da un ipotetico impulso inconscio dell'organismo. Queste variazioni non presentano né uno scopo preciso né una direzione, ma possono risultare più o meno utili per un certo organismo ai fini della sua sopravvivenza e riproduzione, mentre ne sfavorisce altri che presentano caratteristiche meno idonee all'ambiente in cui l'animale vive. E' questo il celebre principio della selezione naturale, il quale agendo su un grande numero di generazioni dà una direzione certa all'evoluzione degli organismi. Proseguendo nel suo ragionamento, Darwin intuisce poi che, col passare del tempo e delle generazioni, le differenze che intercorrono tra due animali discendenti dallo stesso progenitore ma che grazie al processo di selezione naturale si sono progressivamente adattati ad ambienti o condizioni di vita diversi, possono ampliarsi fino a originare nuove specie. Inoltre era convinto che l'origine della specie umana non facesse eccezione alla regola generale, ossia che l'uomo fosse un prodotto dell'evoluzione biologica come qualsiasi altra specie. Nel 1872 i motivi di tale convinzione vennero esposti in dettaglio ne *L'origine dell'uomo*.

La pubblicazione di quest'opera venne a lungo rimandata a causa della ferma convinzione da parte di Darwin che un'idea rivoluzionaria per essere accolta favorevolmente necessiti di un'accurata preparazione e forse anche dalla preoccupazione di possibili persecuzioni e dal disgusto per le controversie pubbliche che egli sapeva ne sarebbero seguite, date le opinioni religiose prevalenti

nella società inglese del tempo. A quei tempi, sostenere una teoria che poteva sembrare un incoraggiamento alla diffusione dell'ateismo possedeva un effetto dirompente paragonabile a quello che, ai giorni nostri, avrebbe il sostenere una teoria che incoraggiasse la pedofilia. I primi due capitoli di quest'opera sono dedicati all'analisi delle somiglianze fisiche tra l'uomo e gli altri animali e discutono argomenti che ormai erano scarsamente controversi e dati spesso già ben noti. I due capitoli successivi sono interamente dedicati a un confronto tra i processi mentali della nostra specie e quelli degli altri animali: prendendo le mosse dall'ammissione delle grandi differenze esistenti anche tra gli abitanti della Terra del Fuoco e "la scimmia più progredita", Darwin si propose di dimostrare che nonostante tutto non esisteva alcuna differenza fondamentale tra le capacità mentali dell'uomo e quelle degli animali più evoluti.

Egli prese in esame in primo luogo l'obiezione che tra l'uomo e gli altri animali esiste una differenza qualitativa esprimibile con l'affermazione che mentre il comportamento degli altri animali è completamente guidato dagli istinti, quello dell'uomo è guidato dalla ragione; cominciò quindi con l'argomentare che in quasi tutte le specie il comportamento di un singolo individuo in parte è istintivo e in parte dipende dalle sue personali esperienze passate; inoltre, gli sembrava chiaro che istinto e apprendimento non sono inversamente correlati nelle varie specie. Secondo Darwin, era chiaro che vi sono delle differenze quantitative nelle capacità intellettive tra le varie specie e che in certe di esse, in particolare nelle scimmie antropoidi, il comportamento dimostra a volte capacità intellettive quasi umane: come esempi a questo proposito egli citava vari resoconti di scimpanzé ed orang-utan che utilizzavano attrezzi, come delle pietre, per rompere il guscio delle noci oppure usavano dei bastoni a mo' di leve. A suo parere, la mente umana poteva essere considerata come un ulteriore gradino, anche se indubbiamente di notevole entità, in quello sviluppo evolutivo delle funzioni intellettive che già era osservabile negli animali.

Un'ulteriore importante obiezione era basata sulle caratteristiche e sulla presenza stessa del linguaggio. Alcuni dei critici di Darwin ritenevano lapalissiano che il linguaggio umano fosse così profondamente differente da qualsiasi forma di comunicazione animale da non poter essere il prodotto di un processo evolutivo; la risposta di Darwin a questa obiezione consistette nel sottolineare come svariati elementi fondamentali del linguaggio esistano già a livello infraumano (ad esempio lo sviluppo del canto negli uccelli che dipende sia dall'apprendimento che da una tendenza istintiva, il mimetismo vocale nei pappagalli e in altri uccelli, i repertori di vocalizzazioni nei primati che indicano vari stati affettivi) e che tali elementi, combinati con un forte sviluppo delle capacità mentali, potevano essere le basi da cui si era sviluppato il linguaggio umano. I parallelismi che sembravano esistere tra l'evoluzione biologica e i dati allora noti a proposito dello sviluppo storico del linguaggio contribuivano a rafforzare queste argomentazioni. Infine, Darwin

ammetteva che la caratteristica distintiva più importante della mente umana fosse costituita dal senso morale o dalla coscienza. E' necessario notare l'importanza centrale che in queste argomentazioni viene attribuita all'intelligenza, intesa come capacità di risolvere i problemi pratici. Darwin si pose il problema dell'origine della differenza delle superiori capacità mentali umane rispetto a quelle degli altri animali. A tal riguardo ipotizzò due spiegazioni: la prima è legata all'ereditarietà dei caratteri acquisiti, ossia all'idea lamarckiana (sin dai tempi del viaggio sulla Beagle sembra che Darwin non avesse mai messo seriamente in discussione la propria convinzione che le capacità, le abitudini e gli stili di pensiero che un determinato individuo sviluppa nel corso della propria vita vengano in qualche modesta misura trasmessi alla sua prole come parte dell'eredità biologica) e la seconda legata alla selezione sessuale, all'idea cioè, che lo sviluppo del grande cervello nella nostra specie e delle notevoli capacità intellettuali dell'uomo, potrebbero essere simili allo sviluppo della coda del pavone o del palco di corna del cervo, caratteri apparentemente pleonastici che sono il risultato dei processi della selezione sessuale. Se nel 1859 l'obiettivo di Darwin era quello di modificare la concezione della natura generalmente accettata, trasformandola da quella di un mondo armonioso contenente forme di vita collegate ma distinte, nel 1871 egli si propose invece di distruggere una diversa ed ulteriore barriera, quella tra la mente umana e quella degli altri animali. Per Darwin era sufficiente poter concludere che "per quanto grandi possano essere, le differenze nelle capacità mentali dell'uomo e degli animali più elevati sono indubbiamente di tipo quantitativo e non qualitativo"; il suo tono generale nel fare questa affermazione non era tuttavia quello di chi enuncia le parole finali su un argomento sviscerato a fondo, ma quello di chi indica la via che un nuovo campo di ricerca potrà sviluppare.

Corteggiamento

Nelle specie animali con riproduzione anfignonica il Corteggiamento è l'insieme dei comportamenti che precedono e accompagnano l'atto sessuale e che consentono l'incontro del gamete maschile con quello femminile (singamia).



Figura 4. Il cerimoniale di corteggiamento in una coppia di biacchi (*Coluber viridiflavus*).

Le funzioni primarie del Corteggiamento sono quindi quelle di permettere il riconoscimento e di facilitare l'incontro tra maschi e femmine della stessa specie. In molti casi, inoltre, le parate di Corteggiamento, generalmente attuate dai maschi, consentono alla femmina di valutare la motivazione e le qualità del maschio e diventano quindi un importante criterio di selezione sessuale.

Ruolo del corteggiamento ai fini della riproduzione

I segnali impiegati per attrarre individui di sesso opposto disponibili a riprodursi possono essere di varia natura: quelli chimici o acustici sono impiegati generalmente sulle lunghe distanze, quelli visivi su distanze più brevi. Quando l'incontro tra i due individui si è ottenuto, sono i segnali tattili a diventare quelli determinanti. Nel loro complesso, questi segnali permettono il riconoscimento specie-specifico e evitano l'incrocio interspecifico (che conduce nella maggior parte dei casi a ibridi non vitali o sterili).



Figura 5. Il cerimoniale di corteggiamento in una coppia di pinguini reali (*Aptenodytes patagonicus*).

Essi inoltre consentono il riconoscimento dei due sessi. Nelle specie gonocoriche a facilitare questo compito interviene il dimorfismo sessuale, consistente in un insieme di caratteri propri del sesso maschile o di quello femminile (caratteri sessuali secondari). Tanto meno vistose sono le differenze somatiche tra i due sessi, tanto maggiormente assumono rilevanza le differenze comportamentali. E sono proprio tali differenze quelle che nel corso del Corteggiamento consentono agli animali il reciproco riconoscimento sessuale. Perché si realizzi l'accoppiamento è necessaria una cooperazione tra i due elementi della coppia; ma questa può aversi solo se maschio e femmina sono perfettamente sincronizzati. Un ruolo determinante da questo punto di vista è svolto dal Corteggiamento, che guida passo passo i due partners attraverso la successione di segnali propria della specie fino alla copula, che deve avvenire al momento giusto e nella posizione corretta. In specie ad organizzazione sociale esiste anche la possibilità di una sincronizzazione multipla indotta (*effetto Fraser Darling*): p. es. in vari Uccelli il Corteggiamento che si realizza all'interno della prima coppia stimola gli altri individui del gruppo, rendendoli tutti sessualmente sincronizzati.

Il Corteggiamento assolve anche l'importante ruolo di cerimoniale di convincimento e/o acquietamento del partner. Le strategie adottate dal maschio per conquistare la disponibilità ad accoppiarsi della femmina, vincendo la sua naturale riluttanza per i contatti fisici, sono estremamente varie nel mondo animale. Se il maschio dispone di particolari attrattive somatiche, ne fa ampio uso esibendole alla femmina a mo' di invito sessuale (p. es., le grosse chele dei granchi

violinisti del genere *Uca* ; la lunga coda dei pavoni e dei tacchini, ecc.). Altre volte il maschio per convincere la femmina può emettere canti (Insetti, Anfibi Anuri, Uccelli), compiere danze (come nello spinarello o negli scorpioni), o somministrare odori afrodisiaci (p. es. nei Roditori). In alcuni casi il maschio offre alla femmina un dono nuziale: a volte si tratta di cibo (p. es. una mosca nel caso del ragno *Pisaura mirabilis* o un pesce nel caso della sterna, *Sterna hirundo*), a volte di materiale utilizzabile nel corso delle successive cure parentali (p. es. fucelli per la costruzione del nido nel caso della colomba *Geopelia cuneata*).



Figura 6. Il cerimoniale di corteggiamento in una coppia di sule (*Morus bassanus*).

Spesso però l'omaggio ha valore solo simbolico (p. es. negli uccelli giardinieri il dono è una delle decorazioni della capanna). Infine, il Corteggiamento assume un ruolo fondamentale quale meccanismo di selezione sessuale, poiché saranno gli individui meglio dotati e capaci di esibire meglio le parate di Corteggiamento ad avere il massimo successo riproduttivo e a tramandare le loro caratteristiche somatiche e etologiche alla successiva generazione.

Differenze comportamentali tra i sessi

Maschi e femmine svolgono spesso ruoli diversi nel corteggiamento. Nella maggior parte dei casi è il maschio quello che corteggia di più, investe più energia e si sottopone a più elevati rischi di predazione per attirare la femmina, che mostra comportamenti più furtivi e meno dispendiosi e appariscenti.



Figura 7. Il maschio di fregata (*Fregata magnificens*) (a sinistra) gonfia il sacco golare durante il corteggiamento.

La sociobiologia interpreta questa asimmetria tra i sessi come l'effetto del loro differente investimento riproduttivo. La femmina produce uova, ovvero gameti energeticamente costosi in quanto ricchi di sostanze nutrienti per lo zigote. Il maschio produce spermatozoi che non forniscono significativi contributi energetici allo zigote. Per questa ragione, il maschio produce un maggior numero di gameti della femmina e può quindi fecondare tutte le sue uova e quelle di altre femmine ancora. La femmina diventa quindi il fattore limitante e il maschio compete con altri maschi per accoppiarsi con essa. La selezione favorirà il maschio capace di attrarre e accoppiarsi con il maggior numero di femmine, mentre favorirà le femmine capaci di selezionare i maschi che offrono le migliori garanzie per la loro prole. Questa interpretazione adattativa delle differenze dei comportamenti di Corteggiamento tra i sessi vale solo per quelle specie in cui il contributo riproduttivo maschile si limita alla cessione di spermatozoi. In molte specie, però, i maschi aiutano la compagna nella cura della prole. Il tempo e l'energia che il maschio spende in questa attività rientrano nel bilancio generale dell'investimento riproduttivo e colmano l'asimmetria esistente tra i sessi. In alcune specie (p. es. tra gli Uccelli, nei falaropi e nei Tinamiformi, e tra i pesci, nei cavallucci marini) sono solo i maschi a curare la prole e l'investimento maschile per singolo zigote supera quello femminile. Poiché in queste specie il maschio diventa il fattore limitante, la

competizione tra femmine sarà più intensa e la selezione che ne scaturisce è responsabile dell'inversione dei ruoli sessuali, cioè dell'evoluzione, nelle femmine, di livree sgargianti e comportamenti appariscenti, prerogative del sesso maschile. (G. Costa, 2005)

Territorialismo

In etologia viene definito Territorialismo il comportamento che induce un animale a difendere attivamente una porzione di spazio o le risorse in essa contenute da altri individui, generalmente della stessa specie. Il Territorialismo è un fenomeno molto diffuso, sia nei Vertebrati sia negli invertebrati, dai primitivi Cnidari ai più evoluti Artropodi (Aracnidi, Crostacei, Insetti). L'acquisizione e la difesa di un territorio determinano inevitabilmente situazioni di conflittualità intraspecifica, che, con la duplice potenzialità dell'attacco e della fuga, si traducono in quello che è stato definito *comportamento agonistico*. Non sempre in una specie territoriale tutti gli individui riescono ad impadronirsi di un territorio. Spesso, soprattutto quando la finalità principale di un'area protetta è quella di consentire la riproduzione, è solo uno dei due sessi (di norma il maschile) ad occuparsi della ricerca, conquista e difesa dell'area idonea. Ma, anche in questo caso, non tutti i maschi riescono ad occupare un territorio dai requisiti ottimali, limitando quindi le proprie possibilità di riprodursi: il comportamento territoriale può quindi agire da determinante fattore di selezione sessuale.

Classificazione dei territori

Esistono vari criteri per classificare i territori: di solito si tiene conto della loro funzione, del numero degli utenti o della durata del possesso. I territori di riproduzione possono servire per il corteggiamento e l'accoppiamento o per le cure parentali o per entrambe le attività. Le *arene* (o *lek*) sono territori di corteggiamento, spesso con una estensione molto limitata. Ciascun maschio si impossessa di un territorio, contiguo con quello degli altri rivali, e cerca di attirarvi le femmine. Queste visitano, attraversandoli, i vari territori, corteggiate dai rispettivi proprietari; esse si accoppieranno con i maschi più attivi, più abili o insediatisi nella porzione più centrale dell'arena; dopo l'accoppiamento, esse si allontaneranno per nidificare altrove ed allevare la nidiata da sole. I *lek* sono noti tra gli Insetti (Odonati e Ditteri), pesci, Anfibi Anuri, Uccelli e Mammiferi. Tipici territori per le cure parentali sono i *territori di cova* di vari Uccelli marini, che nidificano in grandi gruppi («colonie») e si allontanano dal nido per andare alla ricerca del cibo in mare aperto. Territori e finalità alimentari sono riscontrabili in pesci,

Uccelli e Mammiferi

In particolare molti Uccelli migratori utilizzano i cosiddetti *territori invernali* proprio per soddisfare le esigenze alimentari dei vari individui in periodi diversi da quello riproduttivo. Esempi di territori con finalità autoprotettive sono quelli adoperati per il reperimento di rifugi o nascondigli, per lo svernamento, per il pernottamento o come raduni collettivi in vista di una migrazione. Relativamente al numero degli utenti, possiamo distinguere i territori in individuali, di coppia (o famigliari) e di gruppo. Questi ultimi si osservano in specie con organizzazione sociale complessa. Questi raggruppamenti di individui sono di norma di origine familiare, nel senso che si costituiscono per il fatto che la nuova generazione rimane legata ai genitori anche dopo il raggiungimento dell'autosufficienza. Tanto gli adulti dei due sessi quanto gli stessi giovani possono cooperare per la difesa del territorio comunitario. Per quanto attiene alla durata del possesso, i territori possono essere distinti in permanenti e temporanei. I territori permanenti sono alquanto rari: nelle zone temperate sono pochissime le specie che rimangono ininterrottamente nello stesso territorio (p. es. le volpi e i tassi); nelle zone tropicali questo fenomeno è più diffuso e si trova in vari Uccelli e Mammiferi. In parecchi casi il territorio viene mantenuto per un breve periodo di tempo. Sono descritti *territori ad orario* per alcuni Carnivori, quali il ghepardo ed il gatto: più individui, in orari diversi, possono sfruttare uno stesso territorio senza la necessità di comportamenti agonistici. (G. Costa, 2005)

I sistemi di marcatura.

Allo scopo di contrassegnare i confini di un territorio possono essere adoperati vari sistemi di *marcatura*, differenti sulla base dei segnali emessi. La *marcatura visiva* consiste solitamente nella stessa messa in mostra dell'individuo occupante. La *marcatura acustica*, tipica degli Ortotteri e degli Uccelli, ma presente un po' in tutti gli altri gruppi animali, ha quasi sempre il significato ambivalente di tenere lontani i maschi rivali e di attrarre le femmine. Essa ha un raggio di azione sensibilmente maggiore di quella basata sull'emissione di segnali visivi, ma ne presenta gli stessi limiti relativamente al dispendio energetico ed al pericolo della predazione. La *marcatura olfattiva*, molto diffusa nei Mammiferi, è basata sull'emissione di sostanze odorose, prodotte dall'animale residente e contenute nell'urina, nella saliva, nelle feci o secrete da apposite ghiandole. In molti casi gli animali fanno ricorso ad una segnalazione mista. Spesso infatti vengono abbinati segnali acustici e visivi; anche la marcatura olfattiva può essere «rinforzata» dall'assunzione di particolari atteggiamenti posturali o dalla effettuazione di movimenti vistosi.

Società animali

Nel quadro dei fenomeni di interazione tra più individui della stessa specie, le Società animali costituiscono le situazioni di maggiore complessità, sia per la dimensione del gruppo e per le svariate forme di cooperazione e divisione dei compiti, sia per la precisa regolamentazione della vita collettiva e per le elaborate tecniche di comunicazione intraspecifica. La Società animale rappresenta un gruppo stabile, la cui composizione supera generalmente il livello strutturale familiare per raggiungere, nel caso della formica africana *Dorylus wilverthi*, la compresenza organizzata di 22 milioni di individui. I vantaggi offerti dalla vita in Società si evidenziano in tutte le sfere di attività degli animali. Nell'ambito delle esigenze di protezione dai predatori, è chiaro che ciascun individuo incrementa enormemente le proprie possibilità di salvezza. Nel caso di arrivo del predatore è inoltre possibile raggrupparsi in schieramenti compatti, che rendono più gravoso l'onere dell'aggressore, il quale spesso deve desistere o fare ricorso ad elaborate tecniche di isolamento di singoli individui dal gruppo. Anche nell'attività di reperimento del cibo l'organizzazione sociale può risultare molto vantaggiosa: p. es. la caccia in gruppo, che si riscontra in leoni, lupi, orche ecc., è basata su forme di cooperazione che si traducono nell'effettiva possibilità di catturare un ben maggiore numero di prede di quello ottenibile individualmente. Pure nell'ambito riproduttivo, molteplici sono gli aspetti favorevoli della vita in gruppi sociali: maggiore tranquillità nell'accoppiamento, facilitazione e maggiore frequenza dell'incontro eterosessuale, stimolazione collettiva e sincronizzazione di più coppie, cooperazione nelle cure parentali, e così via. Naturalmente, la vita sociale non potrebbe avere luogo senza limitazioni della libertà di azione individuale, né senza un'ottimale gestione delle risorse alimentari, spaziali e riproduttive, ovvero senza una ferrea regolamentazione di tutte le interazioni interindividuali. Riguardo alla composizione del gruppo esistono strutture sociali *chiuse*, entro le quali vigono meccanismi di riconoscimento che consentono l'individuazione e la conseguente emarginazione di eventuali conspecifici intrusi. Tali associazioni possono essere *anonime*, come nel caso degli Insetti sociali e di molte specie di Roditori, che dispongono di una forma di riconoscimento basata sull'identificazione di sostanze odorose, prodotte dagli stessi animali od assunte dall'ambiente, comuni a tutti i membri del gruppo. Le Società animali più evolute, riscontrabili nelle classi superiori dei Vertebrati, ed in particolare, tra i Mammiferi, nei Carnivori e nei Primati, sono dette *individualizzate*, in quanto esiste un riconoscimento «personale» di ciascun membro dell'associazione. Nell'ambito degli invertebrati, è riconosciuta l'esistenza di vere Società, con distinte *caste* di individui, negli Insetti Imenotteri (api, vespe, formiche), negli Isotteri (termiti) e negli Emitteri (afidi). Questi Insetti sono detti *eusociali*, presentando nella loro struttura

organizzativa tre comuni peculiarità: a) sono presenti caste sterili; b) alle cure parentali concorrono individui diversi dalla madre; c) si ha una sovrapposizione di generazioni. Nel caso delle termiti, la Società è fondata da una coppia (il re e la regina); i maschi sono presenti in tutte le caste e prendono parte a tutte le attività sociali, incluse le cure parentali. In tutti gli altri Insetti eusociali i maschi intervengono solo al momento riproduttivo; in seguito essi vengono emarginati e le caste presenti nella struttura sociale sono costituite solo da femmine sterili. Le caste delle *operaie* sono presenti in tutti i casi, ad esse si aggiungono spesso le caste dei soldati, di solito di mole maggiore, nonché dotati di mandibole particolarmente sviluppate o di ghiandole che secernono sostanze di difesa. L'appartenenza di un individuo ad una data casta dipende dalla dieta di cui esso si avvale nella fase larvale. Nel caso delle api, p. es., è la quantità di «pappa reale» (Gelatina reale) somministrata inizialmente a tutte le larve, a discriminare quelle di esse che diventeranno regine, essendo le uniche a beneficiare del prezioso alimento fino al compimento della maturazione. Negli Imenotteri, le femmine derivano da uova fecondate ed hanno corredo cromosomico diploide. I maschi, invece, derivano da uova non fecondate, sviluppatasi per partenogenesi, e sono aploidi. Questa particolare condizione di aplo-diploidia si ritiene abbia svolto un ruolo determinante nell'evoluzione della eusocialità: essa infatti può dare una valida spiegazione al fenomeno dell'altruismo delle operaie, che dedicano tutto il loro tempo all'allevamento delle sorelle, mentre, essendo sterili, non possono generare propri figli. In effetti, come e W. D. Hamilton per primo notò, il peculiare tipo di determinazione del sesso in questi animali fa sì che tra sorelle vi sia un'affinità genetica del 75% rispetto a quella del 50% che si ha tra figlia e madre: le sorelle, infatti, hanno in comune la totalità dei geni paterni e metà di quelli materni, cioè $(1/2 \times 1) + (1/2 \times 1/2) = 3/4$, mentre ciascuna figlia eredita appunto solo metà dei geni della madre. L'organizzazione delle Società degli Insetti poggia su perfezionati meccanismi di comunicazione interindividuale. Nelle formiche, p. es., per informare della presenza di una grossa preda in movimento vengono reclutate varie compagne mediante una traccia odorosa di breve durata, che può essere facilmente riproposta in punti diversi del tragitto effettuato dalla potenziale vittima; quando invece bisogna comunicare la presenza di una carcassa o di alimenti vegetali, viene adoperata una sostanza poco volatile, che funziona da segnale chimico duraturo. I segnali visivi e tattili più noti sono quelli cui ricorrono le api da miele, che tramite opportune «danze» riescono ad informare con assoluta precisione le compagne sull'ubicazione di un'area da bottinare. Le Società dei Vertebrati sono organizzate in maniera meno rigida di quella degli Insetti eusociali. Non v'è l'appartenenza degli individui a caste prefissate ed immutabili, mentre diventa essenziale per ciascun membro della Società il rispetto di un'organizzazione gerarchica della dominanza. L'appartenenza di un individuo ad un dato rango ne definisce, senza la necessità di uno scontro continuato e generalizzato, l'esatto ordine di accesso alle varie risorse

disponibili, dal cibo, ai siti di riposo, al partner sessuale. La struttura sociale viene così stabilizzata: le dispute vengono limitate ai brevi periodi di assestamento dei ranghi, come si verifica di solito allorquando, p. es. con l'invecchiamento degli individui dominanti e/o con l'ingresso nel gruppo di nuovi individui neo-adulti, nasce l'esigenza di una ridefinizione della scala gerarchica. Nei Vertebrati il nucleo sociale di base è quello familiare: per molte specie è costituito dalla coppia con la prole da accudire. In alcuni casi, a questo nucleo si aggiungono altri individui, di norma altri figli, che fungono da *aiutanti* nelle cure parentali. In tutti questi gruppi sociali lo stretto grado di parentela con la coppia di riproduttori può giustificare l'altruismo degli aiutanti sulla base della sopra citata teoria di Hamilton. Tuttavia, in un buon numero di casi è stata dimostrata la cooperazione di aiutanti non imparentati. In queste specie il vantaggio conferito agli aiutanti dal loro altruismo potrebbe consistere nella successiva opportunità di riprodursi e nella stessa possibilità di sopravvivere in caso di carenza di territori idonei. Una diversa situazione, basata su una *nidificazione comunitaria*, si ha nello struzzo (*Struthio camelus*), in cui più femmine («femmine minori») depongono le loro uova a ridosso di quelle già deposte e covate da un'altra femmina («femmina principale»), senza più curarsene. La femmina principale accoglie ben volentieri le uova altrui, ma ne fa rotolare una buona quantità verso il bordo del nido, esponendole alla eventuale predazione o all'eccesso della radiazione solare. In molte specie di Mammiferi, il gruppo sociale supera, quantitativamente e qualitativamente, il livello della coppia con prole: esso diventa un insieme stabile di più adulti e piccoli. Talvolta il gruppo è di tipo *poliginico*, con un maschio adulto e più femmine che costituiscono il suo *harem*. Più frequentemente i gruppi sono di tipo misto; in queste specie si evidenzia notevolmente il fenomeno della dominanza: è un maschio a fungere da capobranco ed a gestire tutto il buon funzionamento della società. Anche tra le femmine del gruppo si instaura una gerarchia, con una femmina dominante che, comunque, resta subordinata al capobranco. Esistono, naturalmente, altre forme di organizzazione sociale. Nei cervi, p. es., la Società è di tipo matriarcale: piccoli e giovani convivono con un gruppo di femmine, tra cui la loro madre, una delle quali, alquanto anziana, è l'individuo dominante che guida il branco negli spostamenti e governa tutta l'attività sociale. I maschi adulti intervengono solo nel periodo degli accoppiamenti, con irruzioni nel gruppo matriarcale, che risulta provvisoriamente articolato in harem. Alla fine della stagione degli amori la Società «femminile» dei cervi si ricostituisce e si dedica alla cura dei nuovi nati.

Bibliografia

- Andriola M., (2003). *“I Fondamenti antropologici della creatività”*, Angelo Pontecorboli Editore, Firenze;
- (2004). *“Motivazione al successo”*, Angelo Pontecorboli Editore, Firenze;
 - (2006). *Aggressività umana, risvolti in etologia e in antropologia*, “Antropos & Iatria”, Gennaio-marzo, Nova Scripta, Genova;
 - (2006). *“Le origini neurobiologiche dell’ansia”*, Angelo Pontecorboli Editore, Firenze;
 - (2006). *The anthropological principles of creativity*, “International Journal of Anthropology”, Pontecorboli, Florens January-Dicember n. 1-4 pp. 215-220;
 - (2007) *Prime culture della regione mediterranea*, “Ceglie Plurale”, Ceglie M. (BR) dal n. 56 al 60 Gennaio- Maggio;
 - (2008). *Quoziente Emotivo (Qe) e Qi*, PsicoLAB, Laboratorio di Ricerca e Sviluppo in Psicologia, 27.03., www.psicolab.net;
 - (2008). *L’Istinto costruttivo: come l’Uomo ha modificato la Natura e se stesso*, Pontecorboli, Firenze;
 - (2008). *Radiazione di fondo e coscienza, una storia in parallelo*, Pontecorboli, Firenze, in stampa;
 - (2008). *Manuale per animatore di comunità*, Pontecorboli, Firenze, in stampa;
 - (2008). *Psicodramma in azione: un percorso verso la guarigione*, Pontecorboli, Firenze, in stampa;
 - (2008). *Il sacro nell’Antico Egitto*, “Quaderni di Etnologia e Archeologia del Sacro”, Alinea Editrice, Firenze;
 - (2008). *Aggressività e Mobbing*. Firenze: PsicoLAB, 19.06 www.psicolab.net ;
 - (2009). *Neurobiologia dei Processi Cognitivi Legati alla Memoria*, 05.08 www.psicolab.net;
 - (2009). *Reti neurali e Intelligenza Artificiale (IA)* PsicoLAB, 29.09 www.psicolab.net;
 - (2009). *Neurofisiologia del sistema fonatorio umano*, Edizioni Altravista, Pavia;
 - (2009). *Neuroscienze e Antropologia cognitiva*, PsicoLab, 13.01. www.psicolab.net.
- Alcock J.,1992. *Etologia, un approccio evolutivo*, Zanichelli, Bologna.
- Alvarez F., Arias L., 1977. *Il comportamento animale*, Istituto geografico De Agostini, Novara.
- Astrup C., 1965. *Pavlovian Psychiatry: a New Synthesis*, Springfield.
- Autori Vari, 1953. *Introduction à la lecture de Pavlov*, Parigi.
- Babkin B. B., 1981. *Pavlov*, Armando, Roma.
- Beritoff I. S., 1965. *Neural Mechanisms of Higher Vertebrate Behavior*, Boston.
- Bonuzzi G.1964. *Questa, la civiltà degli animali*, Zanichelli, Bologna.
- Carlson Neil R., 2002. *Fisiologia del comportamento*, Piccin, Padova.
- Carthy J.D., 1965. *Tutto su...istinto e apprendimento. Il comportamento animale*, Mondadori, Milano.
- Cuny H., 1962. *Van Pavlov et les réflexes conditionnés*, Parigi.
- Darwin C., 1972. *L’origine dell’uomo*, Newton Compton, Roma;
- 1973. *L’origine delle specie*, Newton Compton, Roma.
- Freud S., 1976. *Al di là del principio di piacere*, Newton Compton, Roma.
- Frolov I., 1951. *Gli esperimenti di Pavlov*, Milano.
- Fromm E. 1973. *Anatomia della distruttività umana*, Mondadori, Milano.
- Fromm E., 1975. *Anatomia della distruttività umana*, Mondadori, Milano.
- Goodenough J, McGuire B&Wallace R 1993. *Perspectives on animal behavior*. Wiley &So, New York.
- Guillaume P. 1961. *Psicologia animale*, Sansoni, Firenze.
- Huntingford F. 1984. *The study of animal behaviour*. Chapman & Hall,London.
- Immelmann K 1988. *Introduzione all’etologia*. Bollati Boringhieri, Torino.
- Krebs J.R., Davies N,B, 1987. *Ecologia e comportamento animale*, Boringhieri Torino.
- 1993. *An introduction to behavioural ecology*, Blackwell Sci.Publ. Oxford 3rd ed.

pp.420.

Laget P., 1970. *Relations synaptiques et non synaptiques entre les éléments nerveux*, vol. II.

Lange K. A., 1968. *Očerki istorii Instituta fiziologii Ivan Petrovič Pavlova*, Leningrado.

Levi-Strauss C., 1978 - *Myth and meaning*. Routledge and Kegan Paul, London.

Lorenz K., 1966 - *On Aggression*. Methuen, London (trad. ital. *L'Aggressività*, Il Saggiatore, 1976);

Lorenz K., 1974 - *Civilized man's eight deadly sins*. Methuen, London (trad. ital. *Gli otto peccati capitali della nostra civiltà*, Adelphi 1974);

Lorenz K., 1963. *Il cosiddetto male*, Garzanti, Milano;

Lorenz K., 1978. *Natura e destino*, Mondadori, Milano;

Lorenz K., 1978. *L'Etologia*, Boringhieri, Torino;

Lorenz K., 1988. *Io sono qui tu dove sei*, Mondadori, Milano;

Lorenz K., 1967. *L'anello di re Salomone*, Adelphi, Milano.

MacFarland D 1999. *Animal behaviour*, Longman Publ.3rd ed. pp.585.

Manning A., Dawkins M.S. 1998. *An introduction to animal behaviour*, Cambridge U.P., 5th ed. pp. 450.

Morin G., 1955. *Physiologie du système nerveux central*, Parigi.

Nuova IperText, 2005 Utet, Torino.

Oliverio A. 1999. *Esplorare la mente. Il cervello tra filosofia e biologia*, Raffaello Cortina, Milano.

Oliverio Ferraris A., Oliverio A. 2003. *Psicologia. I motivi del comportamento umano*, Zanichelli, Bologna.

Parmigiani S., P. Palanza, 2006. *Biologia del comportamento, un approccio evoluzionistico*, Santa Croce, Parma.

Robert B., 1986. *Da Darwin al comportamentismo*, Franco Angeli, Milano.

Structure et fonctions du système nerveux, Parigi,.

Townsend C. R., Harper J. L., Begon M., 2001. *L'essenziale di ecologia*, Zanichelli, Bologna.

Wartemberg R., 1945. *The Examination of Reflexes*, New York.

Wells H., 1956. *Pavlov and Freud. Towards a Scientific Psychology and Psychiatry*, New York.

Wilson E. O., 1978 - *On human nature*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

www.sapere.it