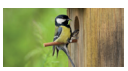
INDICE

IX **Prefazione**

3 

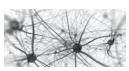
Capitolo 1
Introduzione

3 **1.1 Storia dell'etologia**
7 **1.2 L'Etologia in Italia**
7 **1.3 Studiare il comportamento animale**
8 **1.4 I quattro "perché" di Tinbergen**
9 **1.5 Progettare e condurre ricerche sul comportamento animale**
11 **1.6 Come si lavora?**
12 **1.7 Cosa osservare e misurare?**
13 Box 1.1: Tipi di misura e analisi dei dati
Leonardo Dapporto (Università di Firenze)
15 Box 1.2: Un approccio evolutivo al comportamento umano
Enrico Alleva (Istituto Superiore di Sanità, Roma)

19

Capitolo 2
Come, dove, quando: i concetti fondamentali dell'etologia

19 **2.1 I comportamenti riflessi**
20 **2.2 I comportamenti complessi (motivati)**
2.2.1 Modelli di motivazione, p. 21 – 2.2.2 Principali sistemi motivazionali, p. 25 – 2.2.3 Comportamenti spontanei, p. 26 – 2.2.4 Misurare la motivazione, p. 27
29 **2.3 Gli stimoli**
2.3.1 Filtrazioni delle informazioni: stimoli e stimoli chiave, p. 29 – 2.3.2 Gli effetti della filtrazione periferica: i mondi sensoriali degli animali, p. 29 – 2.3.3 Gli effetti della filtrazione centrale: gli stimoli chiave in azione, p. 31 – 2.3.4 Gli stimoli chiave in natura: zimbelli naturali, p. 35 – 2.3.5 Stimoli supernormali, p. 38
42 **2.4 L'organizzazione temporale del comportamento**
2.4.1 Competizione e inibizione tra motivazioni, p. 42 – 2.4.2 Conflitti comportamentali, p. 44 – 2.4.3 Organizzazione temporale a grande scala dei comportamenti: routine e ritmi biologici, p. 46
51 Bibliografia essenziale
51 Box 2.1: La percezione umana dei segnali degli animali
Paolo Luschi (Università di Pisa)
53 Box 2.2: Correlati neuroanatomici della ritmicità
Cristiano Bertolucci (Università di Ferrara)

55 

Capitolo 3
Hardware: il controllo del comportamento

55 **3.1 Il controllo prossimo del comportamento**
56 **3.2 Omeostasi**
57 **3.3 Il sistema neuroendocrino e le azioni ormonali costituiscono la base della variabilità comportamentale**
3.3.1 Neuroendocrinologia del comportamento: esempi, p. 62
66 **3.4 Basi neurali del comportamento**
3.4.1 Esempi di neuroetologia: le basi neurali del canto degli uccelli e del comportamento di food storing, p. 72
73 Bibliografia essenziale
74 Box 3.1: Ormoni e comportamento: costi e benefici del testosterone
Francesco Dessì-Fulgheri (Università di Firenze)

76 Box 3.2: Neurobiologia dell'aggressivita e del comportamento aggressivo intraspecifico
Stefano Parmigiani e Paola Palanza (Università di Parma)
78 Box 3.3: L'asimmetria tra la parte destra e sinistra del cervello
Giorgio Vallortigara (Università di Trento)
81 Box 3.4: Il cervello dei cefalopodi
Graziano Fiorito e Giovanna Ponte (Stazione Zoologica Anton Dohrn, Napoli)
83 Box 3.5: L'hardware degli insetti
David Baracchi (Università di Firenze)

85 Capitolo 4
Sviluppo e plasticità del comportamento
85 4.1 Introduzione e cenni storici
86 4.2 Influenza reciproca fra geni e ambiente durante lo sviluppo: correlazioni e interazioni
87 4.3 Norme di reazione e plasticità fenotipica
88 4.4 Maturazione, finestre temporali e periodi sensibili
90 4.5 Studi sperimentali: modificazioni di fattori ambientali durante lo sviluppo
93 4.6 Meccanismi molecolari: modificazioni epigenetiche
94 4.7 Significato funzionale della plasticità fenotipica
96 Bibliografia essenziale
97 Box 4.1: Sviluppo dell'apprendimento canoro negli uccelli
Claudio Carere (Università della Tuscia)
98 Box 4.2: Plasticità comportamentale, epigenetica ed evoluzione
Claudio Carere (Università della Tuscia)

101 Capitolo 5
Apprendimento e culture
102 5.1 L'apprendimento non-associativo
103 5.2 L'apprendimento associativo
110 5.3 L'apprendimento latente
111 5.4 L'apprendimento per intuizione
112 5.5 L'imprinting
116 5.6 L'apprendimento sociale
120 5.7 La cultura negli animali
121 Bibliografia essenziale
122 Box 5.1: Cognizione animale
Christian Agrillo (Università di Padova)
124 Box 5.2: Apprendimento associativo in api e formiche
Patrizia d'Ettorre (Université Sorbonne Paris Nord, Francia)
126 Box 5.3: Le capacità numeriche degli animali
Angelo Bisazza e Christian Agrillo (Università di Padova)
128 Box 5.4: Uso di strumenti negli animali
Claudio Carere (Università della Tuscia)
130 Box 5.5: Il gioco negli animali
Elisabetta Palagi (Università di Pisa)
132 Box 5.6: Lo sbadiglio e il contagio... che fa bene!
Elisabetta Palagi (Università di Pisa)

135 Capitolo 6
La comunicazione negli animali
136 6.1 Definizione e principi generali
138 6.2 Il costo della comunicazione e l'onestà dei segnali
142 6.3 Il ruolo e le caratteristiche dei segnali
146 6.4 Origine ed evoluzione dei segnali. La ritualizzazione
149 6.5 Precursori dei segnali: il ruolo degli emettitori
155 6.6 Precursori dei segnali: il ruolo dei riceventi
156 6.7 Comunicare con gli odori
6.7.1 Classifichiamo i segnali chimici, p. 157 – 6.7.2 Molecole come segnali: caratteristiche strutturali, p. 158 – 6.7.3 Dalla produzione alla percezione, p. 160
164 6.8 Comunicare con suoni e vibrazioni
6.8.1 Dallo stridio degli insetti al canto melodioso degli uccelli 166 – 6.8.2 La trasmissione dei suoni, p. 168
170 6.9 Segnali visivi e i colori
6.9.1 La trasmissione dei segnali visivi, p. 174
175 6.10 Segnali tattili: comunicare da vicino
177 6.11 Studiare la comunicazione animale
178 Bibliografia essenziale
179 Box 6.1: Metodi analitici nello studio dei feromoni
Francesca Romana Dani (Università di Firenze)
182 Box 6.2: Gli strumenti della bioacustica e della biotremologia
Valerio Mazzoni (Fondazione Edmund Mach, S. Michele all'Adige, Trento) e Rachele Nieri (Università di Trento)
184 Box 6.3: Comunicazione acustica: due casi studio
Livio Favaro con il contributo di Marco Gamba (Università di Torino); Cristina Giacoma e Marco Gamba (Università di Torino)
186 Box 6.4: La comunicazione simbolica: La danza delle api
Rita Cervo (Università di Firenze)

189 Capitolo 7
Valore adattativo ed ecologia del comportamento
191 7.1 Come valutare l'adattamento
193 7.2 Altri esempi di adattamenti: i comportamenti degli uccelli che riducono la predazione dei nidi
197 7.3 Non tutti i comportamenti possono essere spiegati in termini di adattamento
199 7.4 A quale livello agisce la selezione naturale? Selezione individuale, per linee di parentela e di gruppo

200 7.5 Ottimizzazione: il caso del foraggiamento
203 7.6 Competizione e difesa di una risorsa
204 7.7 Il territorio
204 7.8 Le conseguenze ecologiche del comportamento territoriale
206 7.9 I fattori ecologici e demografici che influenzano l'estensione del territorio
7.9.1 La disponibilità di cibo, p. 206 – 7.9.2 La pressione sui confini del territorio, p. 206 – 7.9.3 1 grado di parentela o la familiarità con i vicini possono influenzare il comportamento territoriale, p. 208
210 7.10 Il vantaggio di chi ha già un territorio
211 7.11 Le variazioni intraspecifiche del comportamento sociale e territoriale
212 7.12 Evolvere assieme: coevoluzione, coadattamento e corsa alle armi
219 Bibliografia essenziale
220 Box 7.1: Tipi di territorio
Giuseppe Bogliani (Università di Pavia)
221 Box 7.2: Il conflitto fra genitori e figli
Andrea Romano (Università di Milano)
223 Box 7.3: Strategie riproduttive
Giuseppe Bogliani (Università di Pavia)

225
Capitolo 8
Ecologia del comportamento riproduttivo
225 8.1 I sistemi riproduttivi e le cure parentali
226 8.2 Le cure parentali
8.2.1 L'esempio dei sistemi riproduttivi e delle cure parentali dei mammiferi, P. 229
231 8.3 Famiglie e famiglie estese nei vertebrati
8.3.1 Tipi di famiglie estese nei vertebrati,p. 231 – 8.3.2 Il ruolo degli aiutanti, p. 233 – 8.3.3 Perché gli aiutanti non si riproducono per conto proprio?, p. 235 – 8.3.4 Perché gli aiutanti aiutano?, p. 238 – 8.3.5 Come può evolversi il comportamento di aiuto al nido?, p. 239
241 8.4 Riproduzione, sesso e selezione sessuale
8.4.1 Selezione intrasessuale, p. 242 – 8.4.2 Selezione intersessuale, p. 243 – 8.4.3 Benefici diretti della scelta sessuale, p. 248
250 8.5 Le strategie alternative
252 8.6 Strategie riproduttive da parassiti
252 Bibliografia essenziale
253 Box 8.1: Gli effetti materni mediati da androgeni e la modulazione del comportamento
Diego Rubolini (Università di Milano)
254 Box 8.2: Competizione spermatica nei pesci
Andrea Pilastro (Università di Padova)
256 Box 8.3: Gli aiutanti al nido del martin pescatore bianco e nero
Giuseppe Bogliani (Università di Pavia)
257 Box 8.4: Quando il parassita "burattinaio" manipola il comportamento dell'ospite
Laura Beani (Università di Firenze)

259
Capitolo 9
Comportamento sociale e vita di gruppo
259 9.1 La socialità e i motori della sua evoluzione
263 9.2 Vivere in gruppo
267 9.3 Comunicazione, riconoscimento e vita sociale
9.3.1 Meccanismi di riconoscimento sociale, p. 268 – 9.3.2 Tipi di riconoscimento sociale, p. 269
274 9.4 Benefici e costi della vita di gruppo
9.4.1 Benefici e costi nella difesa da predatori e parassiti, p. 275 – 9.4.2 Benefici e costi nel procacciarsi il cibo, p. 285 – 9.4.3 Altri benefici e costi della vita di gruppo, p. 289
291 Bibliografia essenziale
291 Box 9.1: L'analisi delle reti sociali in Etologia
Alessandro Cini (Università di Pisa)

293
Capitolo 10
Cooperazione e conflitto nei gruppi sociali
293 10.1 Teoria dei Giochi e relazioni sociali
294 10.2 Cooperazione e altruismo
10.2.1 Altruismo, p. 295 – 10.2.2 Altre forme di cooperazione, p. 301
305 10.3 Conflitti nei gruppi sociali
10.3.1 Aggressione e vita sociale, p. 306 – 10.3.2 Gerarchie, p. 307 – 10.3.3 Strategie per combattere e valutare, p. 309
312 10.4 Forme complesse di socialità
10.4.1 Eusocialità: dall'individuo al superorganismo, p. 312 – 10.4.2 Comportamenti collettivi e autorganizzazione, p. 323
329 10.5 La cooperazione estorta: manipolatori e parassiti sociali
332 Bibliografia essenziale
333 Box 10.1: Vita sociale dei microbi
Joan E. Strassmann, Tyler J. Larsen, David C. Queller, (Washington University, St. Louis, Missouri)
336 Box 10.2: La vita sociale dei primati non umani
Gabriele Schino ed Elisabetta Visalberghi
(Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma)
338 Box 10.3: Il parassitismo di cova, un modello di coevoluzione
Daniela Campobello (Università di Palermo)
339 Box 10.4: Lo schiavismo nelle formiche
Alessandra Mori (Università di Parma)

343
Capitolo 11
I movimenti e l'orientamento
343 11.1 Definizione e caratterizzazione dei fenomeni di orientamento animale
344 11.2 Orientamento monodirezionale e pluridirezionale

347 **11.3 Le bussole biologiche**
11.3.1 La bussola solare, p. 347 – 11.3.2 Le altre bussole astronomiche: stellare e lunare, p. 350 – 11.3.3 La bussola magnetica, p. 352

355 **11.4 Orientarsi con la sola bussola: esempi di orientamento monodirezionale**

357 **11.5 L'orientamento pluridirezionale: navigazione e *homing***
11.5.1 I sistemi di navigazione più semplici:ricerca casuale e trail-following, p. 358 – 11.5.2 I sistemi basati sul percorso di andata: path integration e meccanismi simili, p. 359 – 11.5.3 Navigare in aree precedentemente frequentate: il pilotaggio, p. 363 – 11.5.4 I sistemi più sofisticati: la navigazione olfattiva del colombo viaggiatore, p. 364 – 11.5.5 Sistemi di vera navigazione nei movimenti a lunga distanza, p. 367

371 **11.6 Una classificazione dei movimenti degli animali: dagli spostamenti locali alle grandi migrazioni**
11.6.1 Definire e caratterizzare la migrazione, p. 371 – 11.6.2 Migrazioni periodiche e dispersioni/emigrazioni, p. 372

374 **11.7 Alcuni casi esemplificativi di migrazione**
11.7.1 Le migrazioni delle farfalle monarca, p. 374 – 11.7.2 Le migrazioni dei pesci, p. 376 – 11.7.3 Le migrazioni delle tartarughe marine, p. 377 – 11.7.4 Le migrazioni degli uccelli, p. 380

386 **Bibliografia essenziale**

388 Box 11.1: La magnetorecezione
Paolo Luschi (Università di Pisa)

389 Box 11.2: I principali esperimenti sulla navigazione olfattiva dei colombi
Paolo Luschi (Università di Pisa)

391 Box 11.3: Navigazione olfattiva a lunga distanza negli uccelli selvatici
Anna Gagliardo (Università di Pisa)

392 Box 11.4: Adattamenti fisiologici e controllo del comportamento migratorio negli uccelli
Leonida Fusani (Università di Vienna)

395
Capitolo 12
Animali architetti

396 **12.1 Perché gli animali costruiscono**

402 **12.2 Materiali edili**

406 **12.3 Forme architettoniche**

410 **12.4 Soluzioni architettoniche a problemi ambientali**

413 **12.5 Animali ingegneri e artisti**

416 **Bibliografia essenziale**

417 Box 12.1: Ragni architetti
Simona Kralj-Fišer (Institute of Biology, Ljubljana)

419 Box 12.2: Progettualità animale e auto-organizzazione negli insetti sociali
Rita Cervo (Università di Firenze)

423 Box 12.3: Nidi come incubatrici
Rita Cervo (Università di Firenze)

425
Capitolo 13
Le personalità degli animali

425 **13.1 Aspetti storici, terminologia, definizioni**

427 **13.2 Il "fenotipo multivariato": cosa si intende esattamente per "differenze individuali nel comportamento"?**

430 **13.3 Casi di studio: cinciallegre esploratrici e topi aggressivi**

431 **13.4 Aspetti ecologici ed evolutivi delle personalità animali**
13.4.1 Mantenimento evolutivo delle personalità animali, p. 431 – 13.4.2 Il ruolo attivo delle personalità animali nei processi evolutivi, p. 433

434 **13.5 Le personalità collettive**

435 **Bibliografia essenziale**

436 Box 13.1: Come si studiano le personalità negli animali?
Claudio Carere (Università della Tuscia)

438 Box 13.2: Personalità, stress e strategie di risposta
David Costantini (Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS)

439 Box 13.3: Personalità invasive
Claudio Carere (Università della Tuscia)

443
Capitolo 14
Etologia applicata

443 **14.1 Dall'etologia di base all'etologia applicata**

444 **14.2 Etologia, cambiamenti globali e conservazione**

445 **14.3 Esempi di etologia applicata**

449 **Bibliografia essenziale**

452 Caso 14.1: L'importanza delle conoscenze sul comportamento animale per la conservazione
Stefano Grignolio (Università di Ferrara)

454 Caso 14.2: I pesticidi e gli effetti subletali sul comportamento dell'ape
Rita Cervo (Università di Firenze)

456 Caso 14.3: Interferenti endocrini
Paola Palanza e Stefano Parmigiani (Università di Parma)

458 Caso 14.4: L'etologia contro gli insetti dannosi
Rita Cervo (Università di Firenze)

461 Caso 14.5: Benessere animale
Augusto Vitale (Istituto Superiore di Sanità, Roma)

463 Caso 14.6: Comportamento e biomedicina
Francesca Zoratto (Istituto Superiore di Sanità, Roma)

466 Caso14.7: Relazione uomo-animale ed effetti sulla salute umana: il caso della *pet therapy*
Marta Borgi e Francesca Cirulli (Istituto Superiore di Sanità, Roma)

468 Caso 14.8: La relazione uomo-cane
Paola Valsecchi (Univesità di Parma)

470 Caso 14.9: Etorobotica: il pesce-robot e il falco-robot
Claudio Carere (Università della Tuscia, Viterbo)

473 **Indice analitico**

485 **Credits**