

# Il comportamento alimentare nella classe degli uccelli

DARIO MARTELLI

## Il «valore» del comportamento

Ogni forma di comportamento innato, più comunemente definito «comportamento istintivo» o semplicemente «istinto» ha significato genetico e non solo acquista il valore e le caratteristiche di un qualsiasi altro carattere fenotipico di estrinsecazione genica che si modifica in conformità delle leggi inerenti ai meccanismi evolutivi, ma si presenta in particolare come quella parte del fenotipo che ha maggior probabilità di trasformarsi in seguito a cambiamenti a lunga scadenza che si verificano nell'ambiente, confacendosi quindi come «precursore» dell'evoluzione: «la funzionalità di un organo cambia continuamente nell'arco di molte generazioni in funzione dell'esperienza dell'organismo» (A. DOHRN 1875).

Nei riguardi di quelle attività più strettamente correlate con la sopravvivenza, quali riproduzione, alimentazione, difesa, competizione, ecc., che hanno agito come forze primarie nel determinare le modificazioni delle frequenze geniche finalizzando i processi evolutivi, si sono selezionati dei modelli comportamentali caratteristici atti ad accrescere la fitness dell'individuo. Tali modelli hanno portato spesso allo sviluppo di quelli sociali, anche se in qualche caso tra le più elementari e meno organizzate, a cui sottendono forme di comportamento ritualizzato.

Il trofismo, inteso come il processo con cui ogni vivente ricava energia, è praticato in uno spazio consentito, interno ad un intervallo proposto dalle varianti ambientali, nel quale un individuo si muove sviluppando programmi di comportamento che lo rendano più competitivo in «aumento di efficienza» e «protezione dai predatori».

## Socialità: sviluppo e vantaggi

Dopo che HORN (1968) ha geometricamente dimostrato che le scorte alimentari variano notevolmente nello spazio e nel tempo, l'ecologia comportamentale ci ha fornito gli esempi necessari per poter affermare che quando il cibo è distribuito in maniera pressoché uniforme e disponibile in determinati luoghi permanentemente o ad intervalli prevedibili, le singole specie, ammesso che l'alimento sia concentrato al punto da poter ripagare l'energia spesa per la difesa, difendono territori separati (territori di alimentazione); quando invece le potenziali fonti alimentari si trovano disperse in maniera irregolare e presenti a chiazze imprevedibili, si potenzia lo sviluppo dell'istinto coloniale (stormi di alimentazione) (Fig. 1).

La formazione degli aggregati coloniali nella maggior parte delle specie di uccelli, si presenta qualitativamente con un'organizzazione sociale di tipo piatto (senza ordine gerarchico), più o meno debolmente connessa da archi di informazione che trasmettono segnali diretti a caso ad una frazione qualunque degli individui del gruppo (rete informativa di tipo non strutturato), e si è evoluta in seguito ad un aumento dell'efficienza di alimentazione e ad una superiorità nella difesa contro i predatori.

Alle teorie di Horn si confanno anche i singoli esempi di reversibilità dell'evoluzione sociale, riscontrabili quando la pressione esercitata da fattori anti-sociali prevale in un certo momento dopo che è cominciata l'evoluzione sociale stessa, per riportare la specie nella condizione solitaria: nei ploceini (*Ploceinae*), o uccelli tessitori propriamente detti, le specie che nidificano nei biomi fo-

restali sono soprattutto insettivore e presentano abitudini territoriali avendo a disposizione cibo abbondante e uniformemente distribuito; secondo CROOK (1964) queste specie si sarebbero evolute da altri ploceini che abitano le savane, si nutrono di semi (alimento disperso a chiazze) e nidificano in gruppi coloniali di grandi dimensioni.

La maggior parte degli uccelli marini quali gabbiani (*Larus spp.*), sterne (*Sterna spp.*), alcididi (*Alcidae*), procellariformi (*Procellariiformes*), ecc. si procacciano il cibo in gruppo, andando alla ricerca di branchi mobili di piccoli pesci e di organismi natanti o di qualsiasi altro materiale planctonico disperso; i grifoni (*Gyps fulvus*) si avvalgono della coesione visiva per localizzare le carogne di cui si nutrono. Per altre specie di avvoltoi, un notevole freno allo sviluppo della socialità è stato indubbiamente determinato dall'inerzia filogenetica (pre-adattamento), che per definizione riguarda quelle caratteristiche morfologiche o comportamentali già esistenti in un altro contesto: il capovaccaio (*Neophron percnopterus*) oltre che di semplici carogne si ciba anche di rifiuti organici di altro genere, grossi insetti, uova (ampliando la gamma alimentare il ritrovamento del cibo si fa più prevedibile e regolare anche per un individuo isolato); il gipeto (*Gypaetus barbatus*), considerando la posizione che occupa nella scala trofica ed ammettendo in termini di efficienza ecologica che solo il 10% dell'energia viene trasferita da un livello trofico al successivo, è costretto a spaziare solitario o al limite in numero di 2-3 individui (generalmente un nucleo familiare) su ampi territori in funzione appunto della sua estrema specializzazione alimentare: il midollo contenuto nelle ossa lunghe dei mammiferi (alimento di per sé scarso che, anche se imprevedibile nella dispersione, non risulterebbe sufficiente all'approvvigionamento di un gruppo coloniale).

Le specie capaci di orientamento trofico opportunistico in periodi diversi del loro ciclo biologico, possono modificare la loro attività comportamentale in esclusiva dell'alimentazione. Lo storno (*Sturnus vulgaris*) durante il periodo riproduttivo è specie soprattutto insettivora e territoriale (al limite semicoloniale); nell'inverno invece, come granivoro-frugivoro, si riunisce in giganteschi

storni dove l'unica attività territoriale rimasta evidente si riassume nella difesa di un microterritorio rivolto verso un particolare sito di riposo notturno, avvantaggiandosi nella ricerca di un cibo distribuito ora a chiazze irregolari ed anche più difficilmente reperibile date le più avverse condizioni ambientali (minor ore di luce, terreno coperto da neve, ecc.); in questo caso gli uccelli più esperti presenti nel gruppo che ricordano situazioni vantaggiose, determinano la massima probabilità per lo stormo di localizzare adeguatamente le zone ricche di pastura in un minor intervallo di tempo.

È stata avanzata da KUMMER (1971) la ragionevole ipotesi che la facilitazione sociale nell'alimentazione è tanto più vantaggiosa e ricercata tanto più aumenta la «severità» ambientale alla quale la specie si è dovuta adattare. Nel deserto del Mohave (California), grandi stormi misti di passeriformi, in particolare granivori, pasturano lungo percorsi prestabiliti muovendosi nella bassa vegetazione; in questa maniera gli stormi fanno un impiego più efficiente sia delle risorse non rinnovabili che di quelle rinnovabili: lo stormo infatti, pur agendo come singola unità, consuma più compiutamente ogni chiazza di cibo (ad esempio frutti, se si tratta di risorse non rinnovabili) di quanto non farebbe un individuo isolato, lasciando una configurazione spaziale di aree ben sfruttate rispetto a zone ancora completamente da sfruttare, e potendo così individuare facilmente ed evitare i nuclei di arbusti già foraggiati e dedicare maggior tempo alla ricerca delle aree intatte. Gli eterogenei aggregati invernali di fringillidi (*Fringillidae*) paleartici (*Serinus*, *Fringilla*, *Carduelis*, ecc.) hanno probabilmente la stessa analoga funzione. Per le risorse rinnovabili (semi delle graminacee e insetti) l'organizzazione in stormi di alimentazione risulta ancora vantaggiosa: tra una visita e la successiva, lo stormo lascerà riposare più a lungo le macchie di vegetazione interessate, ottenendo una più alta resa media ad ogni passaggio.

Analizzando le ipotesi in termini statistici e non deterministici, si osserva come gli stormi, non solo si trovano più avvantaggiati nel ritrovamento del cibo, ma presentano anche una maggior probabilità di raccoglierlo con efficienza. L'aumento dell'efficienza alimenta-

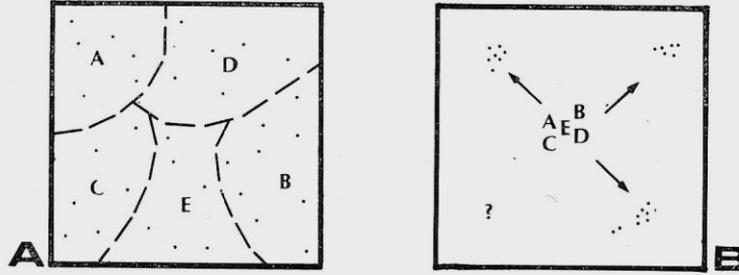


Fig. 1 - La condizione di territorialità si presenta più vantaggiosa, sotto l'aspetto energetico, quando il cibo è distribuito in maniera uniforme (A); quando il cibo si trova invece disperso a chiazze irregolari ed imprevedibili nel ritrovamento, tende ad affermarsi la

condizione coloniale, con territori ristretti ai soli siti di nidificazione o ai luoghi di riposo (B). Le lettere rappresentano i singoli individui, i punti le fonti alimentari. (Da Wilson 1981, modificato).

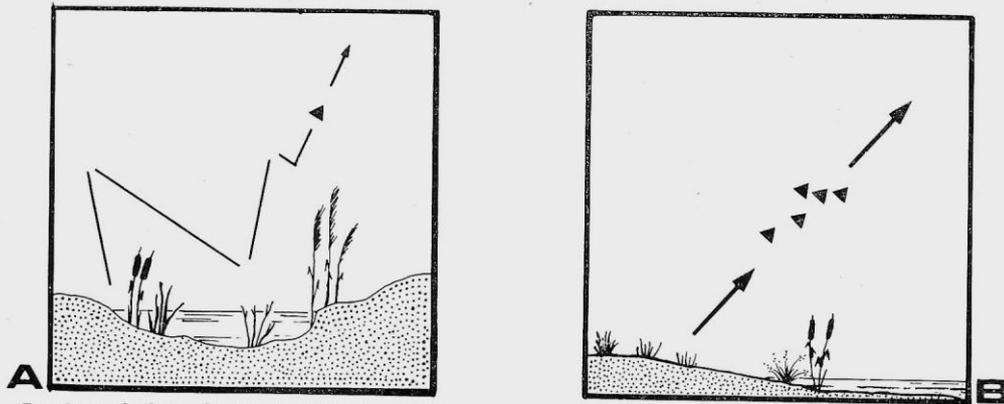
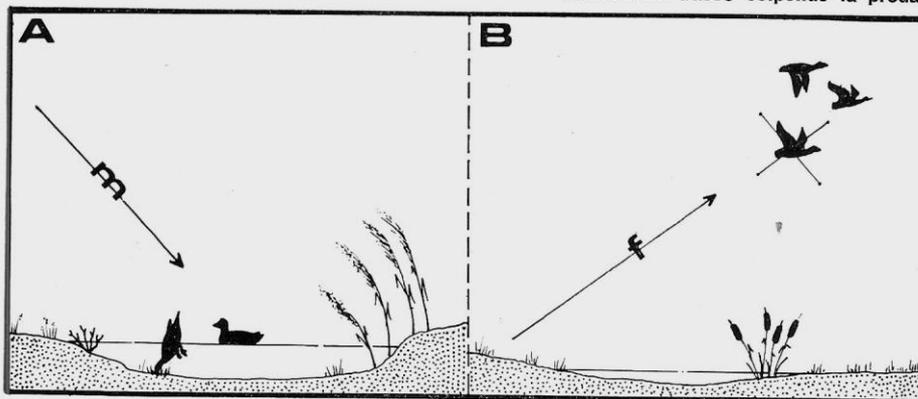


Fig. 2 - Reazione di fuga di specie che sono solite cibarsi individualmente, es. genere *Gallinago* (A), o in gruppo, es. genere *Philomachus* (B). I triangoli rappresentano i singoli individui, le frecce le traiettorie di volo. (Per la spiegazione vedi testo).

Fig. 3 - Approvvigionamento cooperativo nell'aquila imperiale della sottospecie spagnola (*Aquila heliaca adalberti*). Il maschio picchia sulle anatre dall'alto facendole involare (A), mentre la femmina, più grossa, attacca dal basso colpendo la preda (B).



re, intesa come la quantità di cibo che ogni individuo è in grado di assumere nell'unità di tempo, è stata riscontrata anche per specie esclusivamente insettivore quando si alimentano in gruppo: l'airone guardabuoi (*Bubulcus ibis*) riesce a catturare un maggior numero di insetti pasturando in compagnia poiché il compagno vicino, pasturando a sua volta, gli rende visibile l'insetto che indirettamente fa alzare in volo (SHORT ed al. 1961). Esempi simili vengono riportati anche per alcuni rappresentanti della famiglia corvidi (*Corvidae*), ed in particolare per il gracchio corallino (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) che si alimenta sui prati sommitali ed è sostanzialmente insettivoro (LOVARI 1976), ma sono probabilmente validi anche per altre specie di uccelli che catturano organismi viventi e mobili in terreni spogli o interessati da bassa vegetazione. Osservazioni compiute sul colombaccio (*Columba palumbus*) hanno reso evidente la situazione di come l'atto trofico si presenti meno impegnativo e redditizio quando manca il contributo offerto dai congeneri nell'approvvigionamento di gruppo, poiché l'uccello, nella condizione solitaria, è spesso richiamato da un allarmismo «immaginario» per non essere sorpreso da potenziali predatori: sono queste condizioni sicuramente generalizzabili per altri casi evidenti di trofismo collettivo di molte specie di uccelli anche se filogeneticamente distanti come anseriformi (*Anseriformes*), caradriformi (*Caradriformes*), e passeriformi (*Passeriformes*); specie tipicamente solitarie come la beccaccia (*Scolopax rusticola*), si presentano invece con particolari adattamenti morfologici: la posizione degli occhi, molto in alto ed all'indietro, le consente un angolo visivo completo (360°) anche quando l'uccello è completamente impegnato ad alimentarsi.

Aspetti morfologici, situazioni fisiologiche e moduli comportamentali caratteristici, quando possiedono una ereditabilità sufficiente da poter rispondere alle pressioni selettive, si rendono evidenti come mezzi di segnalazione in quelle specie che ricavano vantaggi dalle condizioni sociali: rappresentanti del genere *Tringa*, distolti dall'atto trofico e fatti alzare bruscamente, in volo si mantengono in formazione compatta come risultato di un «movimento centripeto» finalizzato per la difesa, che si rivela come una delle forme di com-

portamento sociale meno organizzate ma più spettacolari. Le colorazioni *faneriche* presenti sulle ali e sui codioni di molte specie di caradridi (*Caradridae*) e scolopacidi (*Scolopacidae*), compresi i vistosi specchi alari delle anatre, hanno probabilmente la funzione di mantenere la coesione dei gruppi in volo prima impegnati in attività trofiche dove l'aggregazione era determinante per rendere oltremodo vantaggiosa l'attività stessa. Specie con tendenze meno gregarie anche fuori dal periodo riproduttivo come il beccaccino (*Gallinago gallinago*) o il croccolone (*Gallinago media*), che sono solite cibarsi singolarmente, in piccoli gruppi o stormi sparsi, non presentano infatti tipiche barre alari od altri contrassegni necessari per facilitare il mantenimento di configurazioni aeree in gruppi serrati; il vantaggio che può derivare dal semplice risultato di azioni seppure egoistiche riscontrabili nel movimento centripeto, è sopperito in questo caso dall'istintivo volo «zigzagato» come manovra difensiva, che si è affermato in «limicoli» i quali, non sfruttando un trofismo significativamente collettivo, hanno evoluto moduli comportamentali diversi come tecniche alternative di difesa (Fig. 2).

Quando si accentua la correlazione tra alimentazione e riproduzione, si rendono necessari speciali requisiti che intervengono con significato adattativo come risultato di avvenuti processi selettivi: molte specie di uccelli di zone desertiche, dove le piogge cadono irregolarmente provocando improvvisi aumenti delle popolazioni di insetti, vivendo in stretta associazione, trovano la possibilità di stimolarsi reciprocamente e di sincronizzare lo sviluppo gonadico ed il comportamento sessuale con ritardi minimi, per poter allevare le successive covate nel ristretto periodo favorevole dettato dalle esigenti condizioni ambientali. Il significato coloniale nella biologia del falco della regina (*Falco eleonorae*), generalmente insettivoro al di fuori del periodo riproduttivo, ma che alimenta la prole quasi esclusivamente con uccelli abbattuti durante l'intervallo di tempo compreso nel passo autunnale, si è sicuramente affermato come condizione vantaggiosa e necessaria sotto la spinta dello stesso tipo di pressione ecologica: in nessun altro rappresentante dell'ordine Falconiformi (*Falconiformes*) si riscontra

una così stretta sincronizzazione dell'atto riproduttivo, ed anche nelle specie più gregarie come il falco cuculo (*Falco vespertinus*), ed il falco grillaio (*Falco naumanni*) la colonialità non acquista l'insito valore di carattere ecologico-evolutivo che deve invece sottendersi nel significato più biologico del termine, e non soltanto per indicare un gruppo di individui riuniti in un determinato spazio fisico, come invece spesso accade nelle descrizioni tecniche di carattere puramente naturalistico.

#### Imitazione e cooperazione nell'atto trofico

Considerando che le caratteristiche comportamentali riassumono generalmente un elevato grado di ereditabilità con un rapporto  $H^2 = \text{Varianza genotipica (Vg) / Varianza fenotipica (Vf)}$ , sempre considerevolmente prossimo all'unità, è spiegabile l'esigenza adattativa di un'alimentazione sociale od, usando un termine meno impegnativo, «di gruppo» in quanto determinante per un aumento in efficienza. Le due principali categorie di alimentazione sociale comprendono: l'approvvigionamento imitativo e l'approvvigionamento cooperativo.

L'approvvigionamento imitativo, che esiste come risultato di azioni sostanzialmente egoistiche da parte di ciascun membro del gruppo, si basa su una serie di risposte che, passando da semplici stimolazioni non orientate del comportamento di ricerca, arrivano all'imitazione più completa dei movimenti di un individuo da parte di un altro, con l'insieme delle forme interagenti riassunte in una classificazione schematica dai lavori sperimentali di THORPE (1963) KLOPPER (1957-1961) e ALCOK (1969):

a) Facilitazione sociale. Comprende gli esempi più vari ed eterogenei, ma che si risolvono sempre negli ordinari moduli comportamentali accresciuti semplicemente nella frequenza o nell'andamento in seguito all'atto, simile nella forma, compiuto da un altro individuo, che agisce come stimolo iniziale per essere continuato più freneticamente in un secondo tempo dalla comunità.

b) Imitazione vera. Ripetizione di un atto nuovo ed altrimenti improbabile. In questo tipo di comportamento sono sempre individui più giovani che «insegnano» alla restante popolazione promuovendo l'attività, in

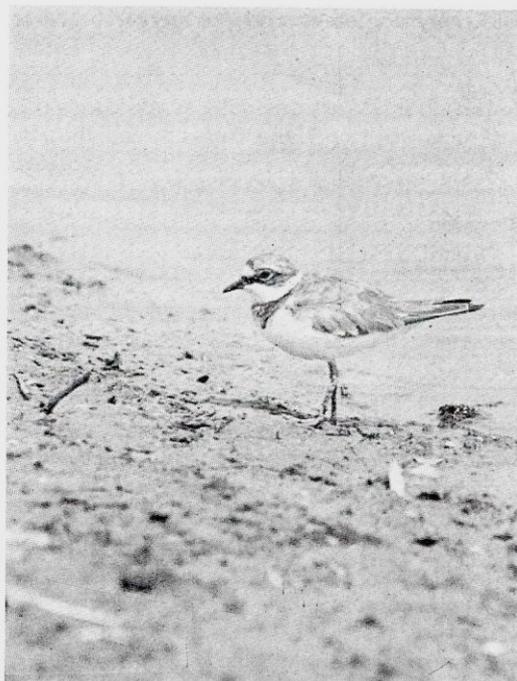


Fig. 4 - Molte specie di caradradi e scolopacidi presentano colorazioni fanceriche necessarie per il mantenimento della coesione dei gruppi (es. stormi di alimentazione); il corriere piccolo (*Charadrius dubius*), nella foto, manca di contrassegni particolarmente vistosi e sfrutta un trofismo più spiccatamente solitario (foto Martelli).

quanto meno diffidenti e capaci saltuariamente di penetrare in nuovi micro-habitats per cercare alimenti sussidiari, come confermato anche da Turner (1964) nei suoi studi sui fringuelli (*Fringilla coelebs*) in libertà. Sfruttando tale forma di apprendimento, in alcune regioni dell'Inghilterra, le cinciarelle (*Parus caeruleus*) hanno imparato a perforare il tappo delle bottiglie di latte lasciate all'aperto per cibarsi della panna.

c) Apprendimento osservazionale o apprendimento empatico. Tutte le volte che l'individuo «ricorda» una situazione vantaggiosa senza aver ricevuto il dovuto compenso durante l'osservazione, ma che sarà ugualmente in grado di ripetere dopo la cessazione dello stimolo. Dal punto di vista pratico tale forma di apprendimento si può ricollegare ad uno dei due esempi precedenti a seconda del tipo di novità appresa.

L'approvvigionamento cooperativo esige una definizione ricavata dalle leggi fondamentali per i diversi livelli gerarchici di organizzazione strutturale della materia: «strutture separate implicano funzioni indipendenti e, per estensione, competizione; strutture unite implicano funzioni congiunte e, per estensione, cooperazione» (P. B. WEISZ 1983).

Organizzazione strutturale e funzionale indica sempre perdita di indipendenza individuale, ma acquisto di maggior efficienza nel contesto delle singole unità così organizzate con risultato terminale notevolmente vantaggioso per tutti i membri, se interagenti e cooperanti. Nell'approvvigionamento cooperativo è quindi indispensabile, per definizione stessa, una limitazione almeno temporanea della libertà d'azione individuale per rispettare e mantenere la propria posizione altruistica che, nell'effetto finale, si dimostrerà comunque vantaggiosa.

Alcune specie di rapaci diurni (*Falconiformes*) come il falco lanario (*Falco biamir-micus*) e l'aquila imperiale (*Aquila haeliaca*), cacciano spesso in coppia: la femmina generalmente fa alzare la preda ed il maschio l'abbatte (nei casi in cui il maschio è però costretto a cibarsi solamente dei resti lasciati dalla femmina, il risultato cooperativo perde di valore fig. 3). I pellicani (*Pelecanus onocrotalus*) perlustrano in stormi le acque stagnanti per localizzare i branchi di pesci e si dedicano ad una pesca di gruppo avvalendosi di sofisticati schemi comportamentali, la cui descrizione puramente fenotipica esula comunque da questa indagine.

- KLOPPER, P. H. (1961): *Observational learning in birds: the establishment of behavioral modes*. Behaviour, 17 (1): 71-80.
- KUMMER, H. (1971): *Primate societies: group techniques of ecological adaptation*. Aldine - Atherton, Chicago 160 pp.
- LOVARI, S. (1976): *Prime osservazioni sulla biologia del Gracchio corallino nel Parco Nazionale d'Abruzzo*. S.O.S. Fauna. W.W.F.
- SHORT, L. (1961): *Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico*. Wilson Bulletin, 73 (4): 341-347.
- THORPE, W. H. (1963): *Learning and instinct in animals*. 2<sup>a</sup> ed. Methuen London, xii+558 pp.
- TURNER, E. R. A. (1964): *Social feeding in birds*. Behaviour. 24 (1, 2): 1-46.
- WEISZ, P. B. (1983): *Zoologia*. II ed. ital. Zanichelli Editore s.p.a., Bologna, Italy.

---

L'Autore:

Dott. Dario Martelli, Via Gobetti, 43  
40129 Bologna.

Testo accettato il 12-3-1984.

---

#### BIBLIOGRAFIA

- ALCOCK, J. (1969): *Observational learning in three species of birds*. Ibis 111 (3): 308-321.
- CROOK, J. H. (1964): *The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae)*. Behaviour, supplement 10, 178 pp.
- HORN, H. S. (1968): *The adaptive significance of colonial nesting in the Euphagus cyanocephalus*. Ecology, 49 (4) 682-694.
- KLOPPER, P. H. (1957): *An experiment on empathic learning in ducks*. American Naturalist, 91 (856): 61-62.