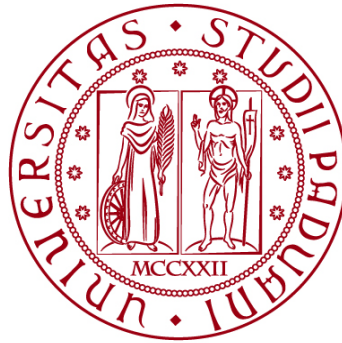


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

***Il canto degli uccelli:
come il sesso femminile si è distinto nel processo evolutivo***

Tutor: Prof.ssa Maria Elena Miletto Petrazzini

Dipartimento di Psicologia Generale

Laureanda: Eleonora Noale

Matricola 2000481

ANNO ACCADEMICO 2022/2023

Sommario

ABSTRACT	3
CAPITOLO 1: Introduzione	5
1.1 Lateralizzazione: l'importanza del modello aviario.....	5
1.2 Definizione.....	6
CAPITOLO 2: Cause prossime: causazione e ontogenesi	9
2.1 Basi neurali: il sistema del canto.....	9
2.2 Dimorfismo sessuale nell'anatomia dei circuiti.....	11
2.3 Apprendimento per imitazione.....	14
2.4 Meccanismi neurali della memoria del canto nelle femmine.....	15
CAPITOLO 3: Cause remote: funzione e filogenesi	17
3.1 Funzionalità del canto femminile nella riproduzione.....	17
3.2 Il duetto aviario nella difesa del territorio.....	19
3.3 Filogenesi.....	20
3.4 Filogenesi del canto femminile.....	22
CONCLUSIONI	25
RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI	27

ABSTRACT

Il canto degli uccelli è stato definito per molti anni come “*vocalizzazione lunga e complessa prodotta dai maschi nella stagione riproduttiva*”, tuttavia nell’ultimo decennio è cresciuta la consapevolezza che anche le femmine producono emissioni canore funzionali e adattative. I primi anni di studi circa questo tratto comportamentale, infatti, sono stati condotti presso regioni temperate settentrionali dell’Europa e del Nord America, dove il canto femminile è relativamente raro. Questa generalizzazione è stata ben presto corretta: numerose ricerche dimostrano la diffusione del canto femminile grazie a evidenze non solo anatomiche, ma anche filogenetiche. Si tratta perciò di un vero e proprio carattere soggetto a pressioni evolutive quali migrazione, latitudine di accoppiamento e abitudini di nidificazione, al pari di qualsiasi altro tratto fenotipico.

1. Introduzione

La ricerca sul canto degli uccelli è iniziata attorno agli anni 70 e ha fin da subito contribuito a rispondere a numerosi interrogativi nell'ambito delle neuroscienze, fornendo un modello di encefalo che, sebbene sia stato tradizionalmente considerato una struttura primitiva rispetto a quello dei mammiferi, è invece complesso e simile. A seguito di alcune ricerche, infatti, si scoprì che i due sessi non presentano cervelli anatomicamente identici, ma anche che le dimensioni di alcuni nuclei cerebrali non rimangono stabili nel corso del tempo, essendo invece suscettibili a variazioni ormonali e stagionali. Studi su modelli aviari hanno anche rovesciato l'idea che le cellule cerebrali non potessero essere sostituite una volta perse, ma anche che l'apprendimento di una qualsiasi abilità fosse a carico di ampie strutture cerebrali, evidenziando invece come l'apprendimento della funzione canora fosse a carico di pochi nuclei (Nottebohm, 2005).

Lo studio dei meccanismi neurali dell'apprendimento e della memoria del canto degli uccelli risulta dunque fondamentale per comprendere l'origine filogenetica di tali funzioni cerebrali ed eventuali somiglianze o differenze tra i due sessi.

1.1 Lateralizzazione: l'importanza del modello aviario

Lo studio del funzionamento del cervello in riferimento al comportamento animale ha messo in evidenza somiglianze con quello umano a livello funzionale.

L'ipotesi di Aristotele, secondo cui l'uomo si trovava alla sommità della *Scala Naturae*, fu messa in discussione da C. Darwin nella "Teoria dell'Evoluzione" (*Sull'origine delle specie*, 1859), che confutava l'idea che l'evoluzione avvenisse in maniera lineare e che le specie fossero ordinate secondo una gerarchia di crescente complessità.

Ciononostante, risultava difficile comprendere come funzioni cerebrali complesse tipiche dell'uomo, derivate dall'elevato sviluppo raggiunto a livello della neocorteccia, potessero caratterizzare anche altre specie animali.

Una scoperta fondamentale riguarda la lateralizzazione animale, ovvero la specializzazione emisferica che per molti anni è stata considerata prerogativa esclusivamente umana.

Nel 1971 il neurobiologo Fernando Nottebohm rovesciò questa visione e pubblicò i risultati delle sue ricerche sulle basi neurali del canto, evidenziando come una lesione al nervo ipoglosso sinistro nel maschio di fringuello comportava una quasi completa inibizione del canto, mentre arrecando gli stessi danni al nervo ipoglosso destro gli effetti erano trascurabili.

A partire da questa importante scoperta si è aperto un filone di ricerche sulla lateralizzazione cerebrale che hanno permesso di riconoscere le funzioni principali di ciascun emisfero.

Nel 1979 Rogers e Anson hanno sottoposto pulcini di pollo domestico (*Gallus gallus*) all'esperimento denominato "pebble floor task", in cui i soggetti sperimentali dovevano discriminare tra granelli di cibo e sassolini in condizioni di visione monoculare, alternando l'occhio destro e sinistro. È emerso che la funzione di riconoscimento del cibo era associata all'emisfero sinistro: se veniva coperto l'occhio destro, infatti, i pulcini non distinguevano il cibo dal non-cibo. Se veniva coperto l'occhio sinistro, invece, il problema non si presentava.

Nel 1983 Hamilton e Vermeire hanno ricondotto la capacità di identificare il volto di un conspecifico all'emisfero destro a seguito dell'applicazione della tecnica "split brain" a individui di scimmie rhesus (*Macaca mulatta*), che consiste nella recisione delle commessure tra i due emisferi.

Nel 1993 Bauer associò all'emisfero sinistro il controllo dell'emissione di vocalizzi nel maschio di rana (*Rana pipiens*), in quanto lesionando l'area pretrigemiale sinistra tale attività si riduceva drasticamente.

Le ricerche sulla lateralizzazione animale hanno visto la partecipazione di numerosi modelli animali, fra cui invertebrati e vertebrati privi di arti (*Thamnophis sirtalis*) per i quali una suddivisione del controllo motorio fra i due emisferi sembrava poco rilevante. Grazie a queste scoperte è stato possibile integrare le conoscenze sull'encefalo umano non solo da un punto di vista funzionale, ma anche evolutivo.

1.2 Definizione

Il canto degli uccelli viene definito come un lungo vocalizzo melodioso, emesso in particolar modo dai maschi durante la stagione riproduttiva.

Questo tratto comportamentale è tipico del raggruppamento degli Oscini (*Linnaeus*, 1758), comunemente chiamati “passeri” o “uccelli canori”, i quali costituiscono il sottordine più numeroso dell’ordine dei Passeriformi, contando oltre 4700 specie viventi e circa la metà degli uccelli esistenti.

Tuttavia, recenti studi hanno dimostrato che il canto non è un tratto esclusivamente maschile, evidenziando una differenziazione del canto femminile non solo a livello fisiologico, ma anche dal punto di vista dell’apprendimento, della funzionalità e delle pressioni selettive che l’hanno modellato.

Data la notevole diffusione di questo fenomeno, non è difficile comprendere come abbia destato l’attenzione di numerosi ricercatori, che hanno indirizzato i loro studi per spiegarne le cause prossime (causazione ed ontogenesi) e remote (funzione ed evoluzione).

Fu infatti proprio Niko Tinbergen, padre dell’etologia, a formulare quattro domande indispensabili per definire in modo esaustivo un determinato comportamento:

1. Quali sono i meccanismi fisiologici che ne scatenano l’emissione?
Questa domanda mira a spiegare la causazione e quindi il motivo che determina la messa in atto del comportamento a vari livelli di complessità dell’organismo.
2. Come e quando si manifesta durante lo sviluppo? È innato o appreso?
Attraverso questo interrogativo viene illustrata l’ontogenesi, e quindi l’origine genetica, ma anche tutti quei fattori che influenzano il comportamento durante la vita dell’organismo.
3. Qual è il suo significato adattativo? Quali vantaggi apporta?
La funzione di un determinato comportamento è essenziale per comprendere perché esso si è conservato nel corso dell’evoluzione.
4. Qual è la sua storia evolutiva? Come si è modificato nell’arco delle generazioni?
Comprendere quali sono le pressioni selettive che hanno plasmato tale comportamento è determinante per definirne un profilo completo.

In questo elaborato verrà quindi fornita una definizione del canto femminile conforme al modello etologico.

2. Cause prossime: causazione e ontogenesi

2.1 Basi neurali: il sistema del canto

Gli uccelli canori presentano una singolare rete di nuclei del cervello anteriore specializzata per la percezione, l'apprendimento e l'emissione del canto, che viene definita "sistema del canto".

Si compone di due strutture separate dal punto di vista anatomico e funzionale:

- un circuito motorio, essenziale per la pratica del canto;
- un circuito anteriore del proencefalo, necessario per l'apprendimento.

La via motoria del canto comprende il centro vocale alto (HVC) e il relativo bersaglio, il nucleo robusto dell'arcopallio (RA), che vengono comunemente associati nella sigla HVC_{RA} . L'RA a sua volta proietta alla rete vocale-respiratoria del tronco encefalico, che controlla direttamente la produzione del canto attraverso la siringe, un organo vocale bipartito situato alla giunzione della trachea con i polmoni (Figura 1).

La via anteriore del proencefalo (AFP) riceve l'input dall'HVC, invia l'output all'RA e contiene i gangli della base (BG) e alcuni componenti talamici e palliali. Data l'impressionante somiglianza con i circuiti cortico-basali dei mammiferi, questo circuito è stato rinominato "sCBG" ("song Cortico-Basal Ganglia), e risulta coinvolto solo nelle funzioni vocali (Mooney, 2022).

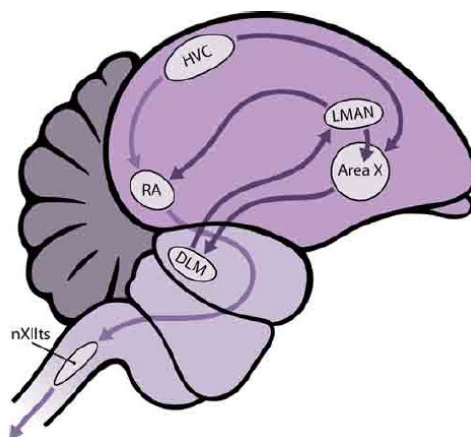


Fig. 1 Il sistema del canto degli oscini: RA: nucleo robusto dell'arcopallio; HVC: centro vocale alto; LMAN: nucleo magnocellulare laterale del nidopallio; DLM: nucleo talamico anteriore dorsolaterale; nXIIIts: neuroni della metà tracheosiringea del nucleo ipoglosso (Nottebohm, 2005).

Gli oscini cantano modulando precisamente l'attività dei muscoli siringi e respiratori, dettando alla perfezione le caratteristiche spettrali, temporali e sequenziali delle sillabe cantate. Ciò è stato studiato nel fringuello zebrato (*Taeniopygia guttata*), modello aviario per lo studio del canto, in cui il gruppo HVC_{RA} genera una breve (10 msec) ma singola sequenza di potenziali d'azione che rispettano con ritmo calzante il modulo della canzone in riproduzione. A questo scopo vengono attivati diversi neuroni in diversi momenti della canzone, evidenziando un vero e proprio orologio fisiologico per la funzione canora.

Se il circuito HVC_{RA} viene esposto a basse temperature, la canzone rallenta senza che vengano condizionati gli altri parametri, quale il volume, confermando come il gruppo HVC_{RA} sia protagonista del timing.

Le possibili spiegazioni per una sincronizzazione così eccellente possono essere due. La prima sostiene che i neuroni HVC_{RA} siano collegati l'un l'altro formando una catena di cellule eccitatorie che si attivano sequenzialmente. L' HVC sembrerebbe quindi iniziare la segnalazione top-down che riesce a sovrintendere il circuito vocale-respiratorio del tronco encefalico dettando il ritmo della canzone.

La seconda spiegazione contraddice quest'ipotesi ed è supportata da studi effettuati nel canarino (*Serinus canaria*), il quale canta una canzone più complessa del fringuello. Per questo motivo, si ipotizza che nella funzione canora intervengano altre regioni encefaliche che integrino l'azione di HVC e permettano l'emissione di una canzone più articolata. Se l'ipotesi risultasse vera, HVC non potrebbe più essere considerato il responsabile assoluto del timing.

In questo esemplare il complesso HVC sembra essere particolarmente attivo nella scansione dell'inizio e del termine di ciascuna sillaba, assumendo quindi un ruolo di definizione della transizione fra specifiche sillabe più che di orologio della canzone.

Inoltre, il raffreddamento focale di HVC rallenta le sillabe solo fino a 8°C in meno rispetto alla temperatura fisiologica; in tal caso le sillabe vengono spezzate da una pausa respiratoria e questo dimostra come una richiesta fisiologica di questo tipo, necessaria per una produzione prolungata di canto, debba in qualche modo prevalere sui circuiti HVC . Questa evidenza indica un'influenza bottom-up nel sistema del canto, e può presumere che il circuito HVC_{RA} e i circuiti vocali-

respiratori del tronco encefalico siano componenti di un'unica rete neuronale che detta il ritmo della canzone nel suo intero (Mooney, 2022).

Come precedentemente accennato, il ruolo dell'AFP risulta particolarmente rilevante nell'acquisizione del canto. Infatti, danni al nucleo magnocellulare laterale del nidopallio (LMAN), una componente essenziale dell'AFP, si traducono in una riduzione drastica della variabilità che caratterizza il canto di giovani uccelli in via di apprendimento. È stato infatti dimostrato in uno studio condotto nel 2005 da Ölveczy e colleghi, che i neuroni del LMAN che proiettano all'RA si attivano in uno schema praticamente casuale durante la produzione del canto, ed è questo circuito che induce la mutevolezza dell'output motorio essenziale per l'imitazione di un modello di canzone. Se infatti questo percorso viene silenziato, il canto produce un pattern stereotipato dettato da HVC_{RA} .

Riepilogando, mentre il circuito HVC_{RA} governa la produzione della canzone appresa, il circuito $LMAN_{RA}$ ne domina la variabilità durante l'apprendimento.

2.2 Dimorfismo sessuale nell'anatomia dei circuiti

Il sistema del canto degli uccelli canori presenta differenze dimensionali fra i due sessi, anche se il grado di dimorfismo è un carattere specie-specifico. Il nucleo HVC dei canarini (*Serinus canaria*) è tre volte più grande nei maschi che nelle femmine; nei fringuelli zebra questo rapporto raggiunge addirittura il valore di 8:1. Generalmente nelle specie in cui il canto è una prerogativa esclusivamente maschile, il dimorfismo dimensionale viene esasperato, mentre in quelle che presentano attività canora in entrambi i sessi le differenze si riducono.

Questo è in parte dovuto ai valori ormonali, in quanto molti nuclei sono sensibili ad ormoni steroidei quali androgeni ed estrogeni, come dimostrato trattando il nucleo HVC di femmine di canarino con testosterone. In questo caso, l'HVC raddoppia il suo volume e le canzoni che cantano i soggetti sperimentali presentano pattern prettamente maschili (Nottebohm, 2005).

Tuttavia, questa considerazione può risultare veritiera per specie che abitano regioni temperate settentrionali, dove il canto viene utilizzato soltanto nella stagione

riproduttiva. Le femmine che cantano presentano infatti alti livelli di androgeni plasmatici e dimensioni dei nuclei del sistema del canto maggiori rispetto alle femmine che non cantano. Nelle specie tropicali, invece, che presentano attività canora annuale, queste condizioni non sembrano verificarsi (Langmore, 2020).

Questa ipotesi è stata sostenuta da uno studio condotto da Schwabl e colleghi (2015) sullo scricciolo rosso (*Malurus melanocephalus*).

I maschi presentano tre diversi fenotipi che si distinguono per colorazione del piumaggio e comportamento riproduttivo; si denotano quindi un maschio riproduttore rosso/nero, un maschio riproduttore marrone e un maschio aiutante marrone. Gli esemplari maschi acquisiscono questo piumaggio con una muta prematrimoniale che è determinata proprio dalla concentrazione di androgeni, e inizia molte settimane prima per durare tutta la stagione riproduttiva.

L'ipotesi avanzata sostiene che la variabilità inter-sessuale delle canzoni abbia come causa prima una diversa concentrazione di androgeni che si riflette in differenze anatomiche e quindi prestazionali. È stata quindi testata l'idea che l'elevata frequenza del canto (ovvero il tono alto delle note) tipica della femmina, con tutte le caratteristiche che ne derivano quali la struttura e la complessità, richieda alti livelli di androgeni.

I soggetti sperimentali sono stati osservati in tre diversi momenti: fase prematrimoniale, periodo fertile e post accoppiamento.

Sono state analizzate sia le canzoni nella loro complessità (tempo e frequenza) che le note nella loro struttura. Non sono state notate differenze rilevanti né a livello intra-sessuale né inter-sessuale. Tuttavia, i maschi riproduttori marroni e gli helper evidenziano tassi di canto (intesi come canzoni all'ora) maggiori rispetto agli altri soggetti (Figura 2).

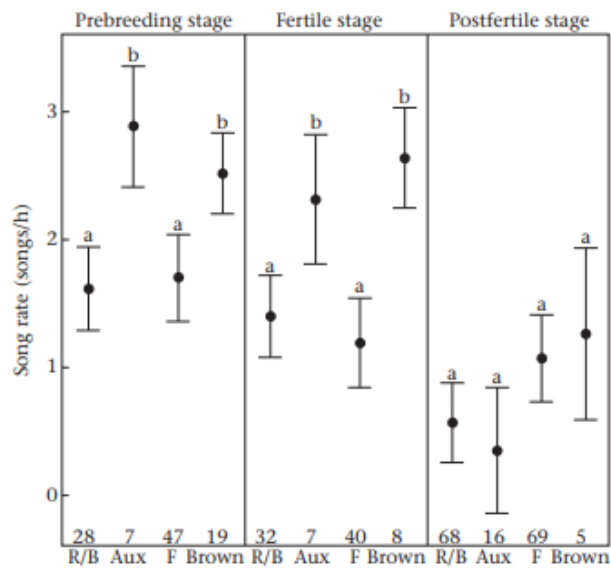


Fig. 2. Tassi di canto per fenotipi maschili e femminili in tre fasi riproduttive (Schwabl e al., 2015).

A livello di nuclei del sistema della canzone, si sottolineano variazioni significative nella dimensione (volume rapportato alla massa) sia nel confronto femmina-maschio, che maschio-maschio. Ciononostante, il volume di HVC e la distribuzione (intesa come densità e valore assoluto) di piccole e grandi cellule in RA non differiscono fra i fenotipi maschili e nessuna chiara dipendenza dai livelli di androgeni plasmatici è emersa. A supportare questa osservazione, è stato dimostrato in precedenti studi che sebbene i nuclei del sistema del canto dei maschi presentino attività recettoriale per gli androgeni, è altrettanto vero che possono rimanere anatomicamente stabili nonostante le variazioni stagionali dei livelli ormonali (Schwabl e al., 2015).

Analisi degli androgeni plasmatici hanno però presentato concentrazioni significativamente diverse nei fenotipi maschili, maggiori nel maschio riproduttore rosso/nero e minori via via nel riproduttore marrone e nell'helper. Nelle femmine i valori erano superiori rispetto ai maschi aiutanti.

In definitiva, la frequenza delle canzoni mostra un andamento inversamente proporzionale alla concentrazione di androgeni plasmatici, contrariamente a quanto inizialmente ipotizzato.

Perciò, se il livello di androgeni modella numerosi caratteri morfologici associati ai fenotipi riproduttivi (colore del piumaggio e del becco, lunghezza delle piume,

protuberanza cloacale e investimento energetico nell'accoppiamento piuttosto che nelle cure parentali), il sistema di controllo del canto non rientra a far parte di questi. Gli attuali dati empirici suggeriscono che il dimorfismo dimensionale dei nuclei del sistema del canto comporti un diverso repertorio di canzoni apprese nonché sillabe diverse fra i due sessi. Le differenze nel tono delle note vengono quindi spiegate dalla dimensione dei soggetti sperimentali, in quanto le femmine pesavano significativamente meno dei maschi. Come già ampiamente dimostrato, infatti, le dimensioni dell'organismo correlano con il tono del verso emesso, rinforzando così l'onestà del carattere.

2.3 Apprendimento per imitazione

Per lungo tempo il canto aviario è stato paragonato al linguaggio umano a seguito di numerosi studi nell'ambito dell'apprendimento.

Gli uccelli canori imparano il canto imitando i membri adulti della loro specie, memorizzando modelli più o meno articolati e modificando l'output vocale fino a quando il feedback uditivo non è completamente sovrapponibile alla sequenza fissata in memoria.

Questo processo inizia con la fase del "sottocanto", che viene equiparata al balbettio infantile. Durante questi primi tentativi vengono prodotti suoni estremamente variabili e di bassa ampiezza a scopo non comunicativo che rappresentano la base da cui verranno perfezionate le imitazioni (Figura 3, spettrogramma sonoro 2).

Quando le sequenze prodotte perdono la casualità e diventano più ordinate e riconoscibili, vengono chiamate "canzoni plastiche". Sono emesse consapevolmente, a differenza del sottocanto che viene generato in condizioni di non intenzionalità quando i pulcini sono a riposo (Figura 3, spettrogramma sonoro 3).

A seguito di un lungo periodo di esercizio e perfezionamento che può durare anche molte settimane, le canzoni si cristallizzano e la piena padronanza del modello di canzone viene raggiunta con la maturità sessuale (Figura 3, spettrogramma sonoro 4). In questa tappa della vita dell'organismo, infatti, il canto diventa essenziale per la stagione riproduttiva, assumendo la funzione non solo di difesa del territorio ma anche di attrazione del partner. Il successo dell'accoppiamento dipende in larga

parte dalla capacità di riprodurre adeguatamente il modello L'evoluzione ha dunque favorito la conversione di ampi territori cerebrali in circuiti del canto deputati all'emissione e all'apprendimento (Mooney, 2022).

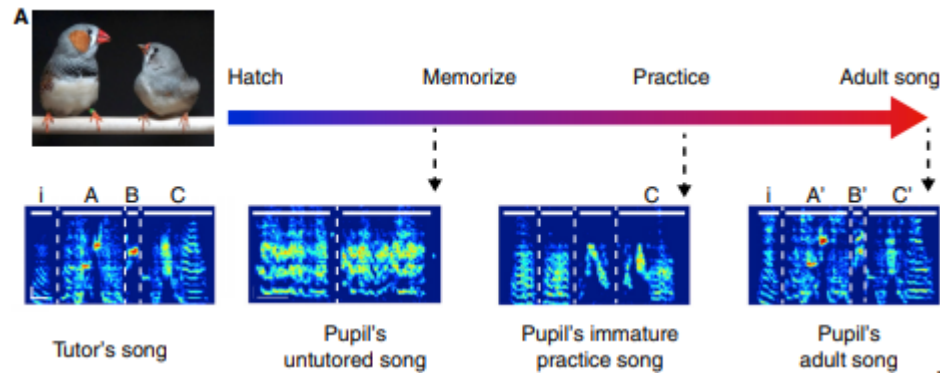


Fig. 3. Gli uccelli canori giovanili imparano a cantare copiando la canzone di un tutor (Mooney, 2022).

Talvolta l'apprendimento vocale può sperimentare e affermare delle leggere seppur nette differenze che definiscono dialetti locali facilmente distinguibili. Infatti, come nei neonati umani, il processo di imitazione del modello adulto tipico degli uccelli canori può intraprendere percorsi molto personali, quasi si trattasse di un esercizio di problem solving per il quale non esiste un'unica soluzione (Nottebohm, 2005). Ciò risulta avere riscontri utili: le differenze individuali aiutano infatti a distinguere i compagni dagli estranei o dai nemici (Mooney, 2022).

2.4 Meccanismi neurali della memoria del canto nelle femmine

Sebbene molte femmine di specie aviarie si siano evolute per cantare vere e proprie canzoni, in molte altre esse emettono esclusivamente dei richiami sessuali. Sorprendentemente, anche quest'ultime sembrano aver sviluppato una preferenza per il canto paterno rispetto che per quello di un altro conspecifico, evidenziando perciò la presenza di meccanismi di discriminazione che prescinde dalla capacità di cantare.

Ciò è stato dimostrato nei fringuelli zebra (*Taeniopygia guttata*) in un test in cui giovani maschi e femmine che erano stati cresciuti con il padre mostravano una

significativa preferenza per il canto paterno. Questa predilezione veniva espressa in due modalità differenti: i maschi utilizzavano il canto paterno come modello principale durante l'apprendimento, mentre le femmine se ne servivano nel momento della scelta del partner (Bolhuis e Gahr, 2006).

Il vantaggio di studiare tali meccanismi nelle femmine che non cantano rappresenta l'opportunità di scindere il processo di riconoscimento e memorizzazione delle specifiche caratteristiche del canto di un tutor dall'apprendimento motorio.

La percezione e il riconoscimento del canto di individui conspecifici è un'attività che può essere svolta da diverse componenti neurali a seconda della specie.

Nei canarini di sesso femminile, ad esempio, lesioni bilaterali dell'HVC hanno causato la perdita della capacità di distinzione del canto di particolari conspecifici non solo fra altri conspecifici ma anche fra eterospecifici.

Nelle femmine di parrocchetto ondulato (*Melopsittacus undulatus*) è la regione caudale del nidopallio mediale (NCM) a esprimere elevata attività neuronale nei processi percettivi del canto.

Nelle femmine di fringuelli zebra, invece, lesioni alla regione caudale del mesopallio mediale (CMM) le rendono incapaci di riconoscere il canto dei conspecifici, dimostrando come questo circuito sia essenziale in questa abilità.

Inoltre, femmine di fringuelli zebra che sono state cresciute con i loro padri e che in fase di esperimento sono state esposte nuovamente alle canzoni del padre, hanno mostrato attività neuronale nel CMM significativamente maggiore rispetto alle femmine che sono state esposte al canto di maschi adulti conspecifici. Pertanto, il CMM sembra ricoprire un ruolo centrale in particolare nel riconoscimento della canzone paterna (Bolhuis e Gahr, 2006).

Tutte queste strutture neurali possono essere autonome o rappresentare solo parte del substrato neurale deputato al ricordo del canto, sia esso paterno o di un altro maschio adulto.

Quale sia precisamente l'identità di questo circuito di memoria è senz'altro un interrogativo a cui stanno ancora cercando di trovare risposta numerose indagini.

3. Cause remote: funzione e filogenesi

3.1 Funzionalità del canto femminile nella riproduzione

Il canto femminile ha importanti funzioni che ne hanno permesso la conservazione durante il processo evolutivo.

In primo luogo, questo comportamento risulta essere centrale non solo per stimolare la disponibilità del partner, ma anche per semplificare il riconoscimento intra-specifico nella stagione riproduttiva, prevenendo in questo modo casi di ibridazione che sterilizzerebbero la prole (nel raro caso in cui essa sopravviva). Pertanto, l'isolamento riproduttivo è una pressione selettiva che ha preservato il canto femminile (Mooney, 2022).

Queste osservazioni giustificano la presenza di tale tratto comportamentale, in quanto esso risulta essere una segnalazione onesta di buona qualità, permettendone così la trasmissione alla figliata e quindi la conservazione. Infatti, partendo dal presupposto che il canto correla con altre qualità che incrementano la probabilità di sopravvivenza, ogni soggetto in grado di cantare possiede anche quegli specifici attributi e la prole che li eredita nasce sana e con buone probabilità di sopravvivenza.

Se fosse invece un segnale disonesto, utilizzato come strategia che consente la riproduzione a individui “deboli” che altrimenti non ne avrebbero occasione, essi avrebbero effettivamente successo nell'atto della copulazione ingannando il partner, ma non riuscirebbero di fatto a tramandare i propri geni. Conseguentemente, questo meccanismo andrebbe perso nell'arco di poche generazioni.

Il canto femminile ricopre una funzione rilevante anche nella competizione intra-sessuale. Uno studio condotto da Arcese e colleghi nel 1988 sulla *Melospiza melodia*, una specie di passero canoro in cui il canto femminile risulta essere molto raro, ha mostrato che le femmine cantano per difendere il proprio territorio esclusivamente di fronte a femmine intruse, rimanendo invece indifferenti a tentativi di stabilimento maschile. Questa tesi è stata confermata da ulteriori analisi più recenti in esemplari quali la silvia gialla (*Dendroica petechia*), il passero dalla

corona bianca (*Zonotrichia leucophrys*), il cannareccione (*Acrocephalus arundinaceus*) e lo storno comune (*Sturnus vulgaris*).

Tutte queste specie presentano poliginia, un sistema nuziale che risulta costoso per le femmine in quanto il maschio è genitore di più figliate e deve pertanto suddividere le cure parentali fra più nidi. È infatti ormai ben assodato che sebbene il budget energetico che maschio e femmina investono nella riproduzione sia uguale, essi abbiano adottato strategie riproduttive diverse: il maschio produce molti piccoli gameti, la femmina pochi e grandi. Perciò, nell'ottica di massimizzare il numero di figli in grado di sopravvivere e dunque di tramandare il patrimonio genetico, questa asimmetria ha generato nel corso dell'evoluzione una diversa attitudine durante la ricerca del partner. Mentre il maschio tenta di accoppiarsi con ogni femmina che incontra, la femmina è impegnata in una accurata scelta del partner, in quanto atti riproduttivi casuali comporterebbero lo spreco di preziosi gameti.

In definitiva, è logico pensare come un sistema poliginico sia estremamente costoso e rischioso per le femmine, in quanto se il maschio con cui condividono la prole deve ripartire le energie investite nelle cure parentali fra più nidi, la probabilità che esse hanno di vedere la loro prole sopravvivere si riduce drasticamente. Il canto come arma nella competizione femminile può quindi limitare non solo l'invasione del territorio difeso per costruirvi il nido, ma anche la probabilità che il partner sia coinvolto nella cura di altre figliate.

In specie territoriali con sistemi nuziali non monogami, come il sordone (*Prunella collaris*), le femmine possono produrre il canto anche per attrarre un compagno, in quanto questo diminuisce la possibilità di perdere il proprio territorio. Si tratta di una strategia alternativa alla repulsione di intruse femminili precedentemente illustrata, che come quest'ultima sfrutta il canto come mezzo di competizione intra-sessuale (Langmore, 1998).

Infine, un'ultima funzione del canto femminile è la coordinazione delle cure parentali e la localizzazione dei pulcini dopo che questi si sono involati. Come è stato dimostrato da Yasukawa (1989), i maschi di merlo dalle ali rosse (*Agelaius feniceo*) tendono a fornire più cure parentali nei confronti della prole se vengono richiamati dalla femmina. Nel setup sperimentale sono stati preparati nidi con uova

in gesso e sono stati riprodotti vicino ad alcuni di essi i richiami, definiti appunto “Chit”, solitamente emessi dalle femmine. I risultati hanno evidenziato come i maschi difendano con più vigore il nido nelle cui prossimità erano stati riprodotti i richiami femminili rispetto che i nidi di controllo.

Risulta quindi chiaro che il canto femminile non è un comportamento casuale come si è ritenuto per lungo tempo, ma anzi, ha funzionalità ben definite plasmate dall'azione congiunta della selezione sessuale e naturale.

3.2 Il duetto aviario nella difesa del territorio

Oltre al canto in assolo, in alcune specie di uccelli canori le femmine possono anche duettare con il proprio partner o cantare in coro con il proprio gruppo sociale. Il canto cooperativo si rivela necessario nelle specie in cui gli individui non riuscirebbero ad ottenere lo stesso vantaggio se agissero singolarmente. Inoltre, è ormai riconosciuto che la cooperazione sociale e matrimoniale è sostenuta solo in specie che presentano relazioni a lunga durata, pertanto è ragionevole pensare che avvenimenti che interrompono le relazioni, quale la migrazione, determinino la scomparsa degli atti cooperativi (Logue e Hall, 2014).

In uno studio condotto da Logue e Hall (2014) è stato dimostrato come il duetto e il coro abbiano principalmente funzione di difesa del territorio e dei compagni. Data inoltre la correlazione fra la migrazione, la latitudine di accoppiamento e il dicromatismo sessuale, questo studio mirava a comprendere come questi fattori potessero influenzare il canto cooperativo. È emerso che il duetto è negativamente associato alla migrazione e gli autori forniscono diverse ipotesi per giustificare questa constatazione.

Una di queste sostiene come la migrazione aumenti la probabilità di separazione di coppie stabili, riducendo non solo la durata del legame, ma anche la cooperazione fra gli individui interessati. In effetti, se la durata del legame diminuisce, gli individui hanno meno opportunità di interagire e di condividere obiettivi, come la crescita di una figliata comune, pertanto la frequenza di azioni cooperative, fra cui il duetto, sarà limitata. Ciò è ulteriormente sostenuto da analisi comparative che

mostrano come i tassi di separazione siano maggiori nelle specie migranti piuttosto che in quelle che non effettuano spostamenti.

Una seconda ipotesi sostiene invece che la migrazione favorisca la divergenza dei ruoli sessuali all'interno della coppia. Il maschio, per esempio, investirebbe gran parte delle sue energie nella difesa del territorio e della prole e ciò sarebbe sostenuto dagli alti livelli di testosterone che lo caratterizzano. La cooperazione per la difesa della nidata non sarebbe più necessaria e pertanto, nel corso dell'evoluzione, sarebbe andata persa.

La latitudine di accoppiamento e il dicromatismo sessuale non sembrano fattori significativamente correlati con il duetto, ma gli autori incoraggiano ricerche che mirino ad approfondire questi aspetti prima di escluderli definitivamente dalla sfera d'influenza del canto.

3.3 Filogenesi

Nella formulazione della teoria della selezione sessuale, Charles Darwin aveva reputato il canto aviario come una peculiarità del sesso maschile. Questo comportamento forniva un perfetto esempio di come la selezione sessuale svolgesse un ruolo fondamentale nella differenziazione neurologica e comportamentale dei due sessi.

A partire dalle osservazioni di Darwin, sono stati identificati numerosi tratti morfologici ed etologici che manifestano un pronunciato dimorfismo sessuale in molte specie, in particolare negli uccelli. Generalmente questi attributi sono a carico del sesso maschile, in quanto sono necessari per attrarre le femmine, particolarmente selettive per natura. Essi possono quindi presentare colorazioni iridescenti o accessori quali creste, bargigli e protuberanze, ma possono anche eseguire richiami e danze di corteggiamento estremamente singolari, al punto da diventare fattori tassonomici.

Nonostante la teoria della selezione sessuale sia stata riconosciuta e approvata dalla comunità scientifica, recenti ricerche hanno dimostrato come il canto aviario non possa essere considerato una prova in suo favore.

Numerose analisi filogenetiche dimostrano come il canto sia sorto in entrambi i sessi, nonostante esso venga utilizzato dagli individui maschili, fra gli altri scopi, per richiamare l'attenzione dell'audience femminile.

Un sondaggio mondiale condotto nel 2013 da Odom e colleghi, ha analizzato 1141 specie di uccelli e rilevato la presenza indubbia di canto in 323 di queste. È stato dimostrato che il canto femminile è presente in 229 specie e quindi 32 delle 34 famiglie di oscini indagate, che rappresentano il 71% del campione utilizzato (Figura 4).

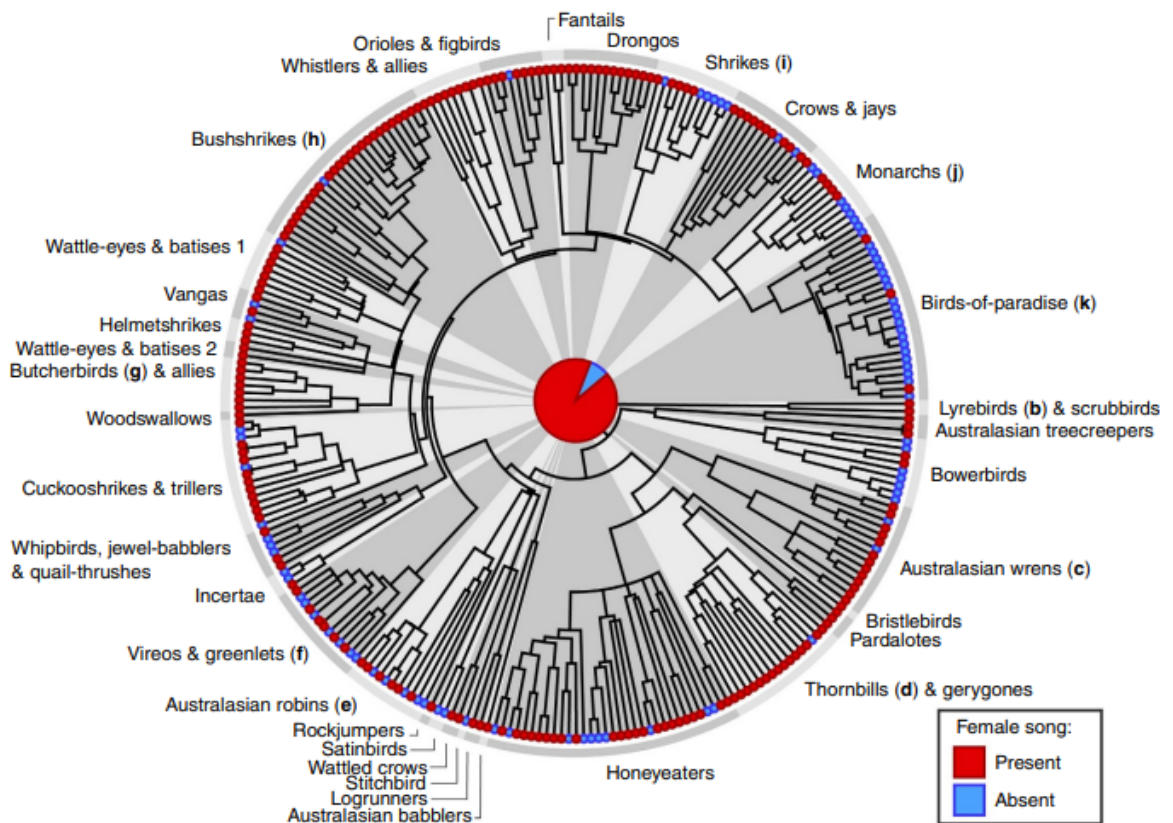


Fig. 4. Ricostruzione dello stato ancestrale del canto femminile su un albero filogenetico dei passeriformi oscini (Odom e al., 2013).

Gli autori condividono l'ipotesi che nell'antenato comune alle specie di oscini fosse presente il canto femminile, affermando quindi che sono le specie che ad oggi non lo manifestano ad averlo perso durante l'evoluzione, e non le specie che invece lo presentano ad averlo sviluppato partendo dal modello maschile.

Questa conclusione viene supportata da studi neuroanatomici che hanno documentato come a livello embrionale il sistema del canto si sviluppi in entrambi i sessi delle specie di uccelli canori, e solo dopo la nascita esso si atrofizza nelle femmine che poi da adulte non manifestano questo comportamento. Se infatti il cervello di queste ultime viene esposto a ormoni steroidei, esso subisce un processo di mascolinizzazione con conseguente ripresa di funzionalità del sistema del canto.

In definitiva, l'idea che il canto delle femmine sia ancestrale è da considerarsi ormai solida anche a livello filogenetico.

3.4 Filogenesi del canto femminile

Le zone temperate sono caratterizzate da regimi climatici rigidi che si riflettono in ambienti più ostili rispetto alle regioni tropicali; per questo motivo, all'alba della stagione fredda numerose specie di uccelli sono impegnate in attività migratorie verso territori più miti in vista della stagione riproduttiva. Come precedentemente esposto, la migrazione è una forza che limita la durata di relazioni matrimoniali e sociali, riducendo pertanto anche la necessità di comunicare con i compagni per gli scopi più vari. Effettivamente, il canto aviario è maggiormente diffuso nelle regioni tropicali, dove temperature più stabili e ambienti ospitali anche nei riguardi delle fragili condizioni di sopravvivenza dei neonati, hanno consentito la territorialità (Price, 2009).

Inoltre, un'ipotesi avanzata in uno studio (Garamszegi e colleghi, 2007), prevede che se il canto femminile viene sfruttato nella scelta del partner per particolari attributi, il sesso maschile deve offrire un ampio panorama di sfumature di tali qualità. Ad esempio, nelle regioni tropicali la colorazione del piumaggio dei maschi presenta notevoli differenze inter-individuali e il canto femminile diventa dunque un mezzo nella competizione intra-sessuale per la scelta del partner.

Ad ogni modo, il canto femminile è presente anche nelle regioni temperate benché sia molto meno espresso, ed è pertanto necessario approfondire questo aspetto. Secondo Price (2009) il modello chiave per questa indagine sono i merli del Nuovo Mondo (famiglia *Icteridae*), in quanto questa famiglia propone un vasto orizzonte di sfumature comportamentali. Le specie che ne fanno parte presentano non solo

sistemi nuziali molto diversi e addirittura estremi, ma anche differenti abitudini di nidificazione, mostrando fenomeni di parassitismo di cova, oltre a covate disperse piuttosto che in dense colonie.

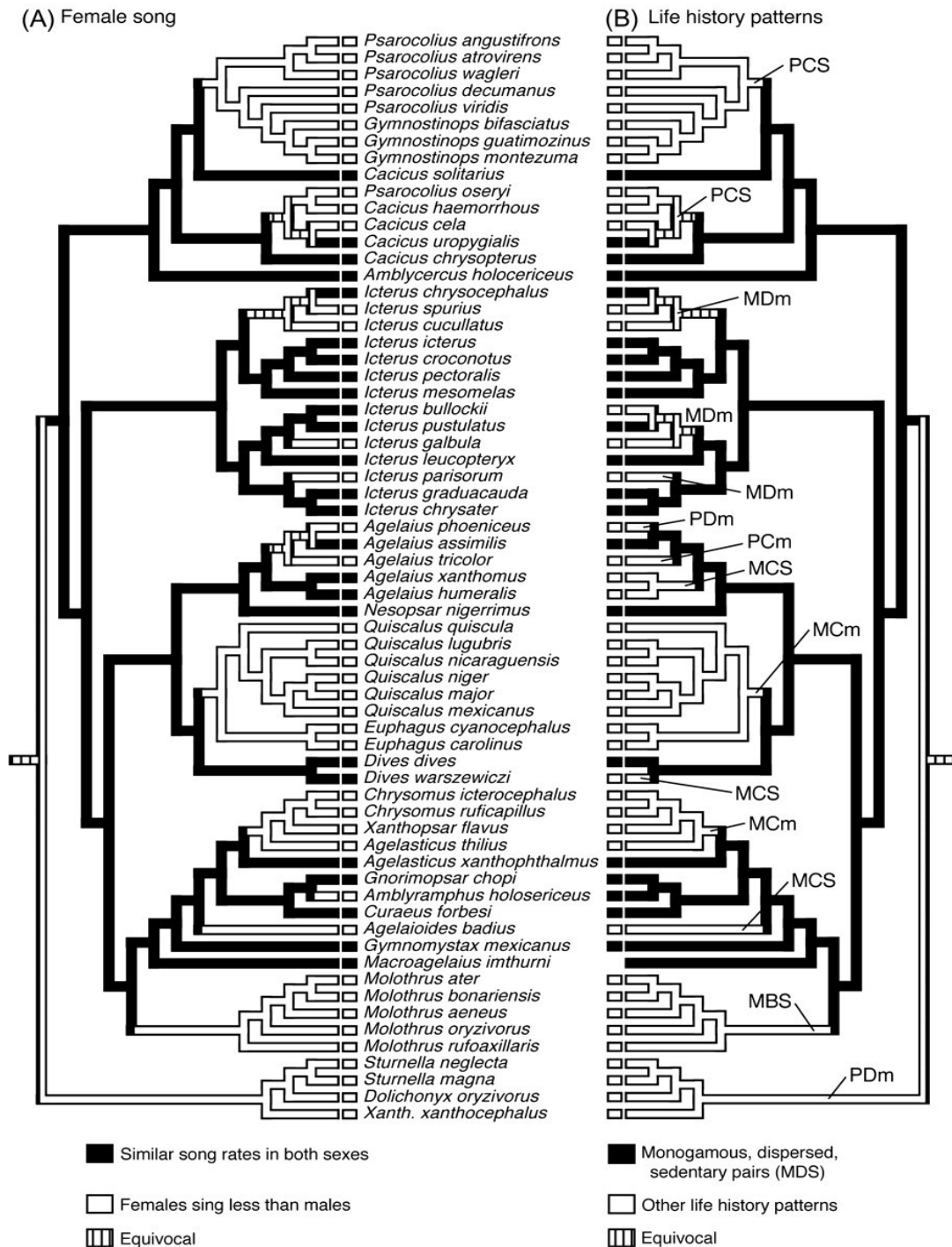


Fig. 5. Albero filogenetico che illustra la manifestazione di canto femminile in relazione alle abitudini di vita. Sistema nuziale: M= monogamo o P= poligamo; sistema di nidificazione: D= disperso o C= coloniale o B= parassita; stato: S= sedentario o M= migratore. (Price; 2009).

Un'analisi filogenetica ha confermato la constatazione che la sedentarietà, la monogamia e la nidificazione dispersa sono fattori determinanti per la presenza di canto femminile anche nelle specie che abitano regioni temperate (Figura 5).

La perdita del canto femminile in alcune specie dipende quindi dall'adozione di sistemi poliginici e/o dalla necessità di migrazione.

Percorsi evolutivi esemplari sono ad esempio quello del clade dei Rigogoli (*Icterus sp.*) e di Oropendole e Cacicchi (nell'albero, da *Psarocolius angustifrons* a *Amblycercus holocericeus*). Nei Rigogoli, le femmine hanno perso attività canora in risposta all'assunzione di abitudini migratorie, nonostante le specie di questo clade siano monogame e costruiscano il nido separatamente dagli altri conspecifici. Il clade di Oropendole e Cacicchi, al contrario, sebbene sia territoriale non presenta canto femminile a causa di un'evoluzione verso la poliginia e sistemi di allevamento coloniale dei piccoli.

Conclusioni

Grazie a tutte le osservazioni condotte sia in natura che in laboratorio, è possibile affermare che il canto degli uccelli è un fenomeno che si è evoluto secondo chiare linee filogenetiche per ricoprire funzioni ben precise in entrambi i sessi.

Questa straordinaria scoperta incita a rivedere gli studi sulla comunicazione animale; al pari del canto, altre strategie comunicative tradizionalmente attribuite al sesso maschile per scopi riproduttivi possono risultare funzionali anche per il sesso femminile se indagato opportunamente. Conseguentemente, nell'ottica in cui la comunicazione non si limita più alle relazioni maschio-maschio, le dinamiche sociali possono complicarsi ulteriormente attraverso fenomeni di conflitto e cooperazione a livello sia intra che inter-sessuale.

Inoltre, molti degli autori menzionati in questa tesi incoraggiano ad approfondire questo argomento in quanto le correlazioni del canto femminile e del duetto con i fattori ambientali e con altri attributi morfologici, quali il dicromatismo sessuale, sembrano evidenti benché non siano ancora stati dimostrati sperimentalmente.

Di fronte a tutti questi interrogativi, il panorama di ricerca non può che offrire numerosi aspetti da esaminare.

Un primo aspetto che necessita approfondimento è la correlazione fra i livelli ormonali e le caratteristiche del canto, in quanto entrambi ricoprono un ruolo centrale nella funzione riproduttiva. Come esposto in questa tesi, tale correlazione sembra impalpabile, tuttavia non è corretto escluderla senza prima effettuare ulteriori studi su specie insediate in ambienti diversi. Lo stato fisiologico di qualsiasi essere vivente è infatti strettamente correlato all'ambiente in cui esso si trova. Differenze di temperatura, siano esse causate dai cicli stagionali o dalla latitudine di insediamento, potrebbero rispecchiarsi in variazioni ormonali e quindi dei parametri della canzone, giustificando così la sorprendente varietà di questo comportamento.

Riferimenti bibliografici

Bolhuis J. J. & Gahr M. (2007) Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature Reviews* 7: 347-357

Garamszegi L. Z., Pavlova D. Z., Eens M. e Møller A. P. (2006) The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology* 18: 86-96

Langmore N. E. (1998) Functions of duets and solo song of female birds. *TREE* 13: 136-140

Langmore N. E. (2020) Female birdsong. *Current biology* 30: 789-790

Logue D. M. & Hall M. L. (2014) Migration and the evolution of duetting in songbirds. *Proceeding of the Royal Society B* 281: (1782), 20140103

Mooney R. (2022) Birdsong. *Current biology* 32: 1090-1094

Nottebohm F. (2005) The neural basis of birdsong. *PLoS Biology* 3: 759-761

Odom K. J., Hall M. L., Riebel K., Omland K. E. e Langmore N. E. (2014) Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications* 5: 3379

Price J. J. (2009) Evolution and life history correlates of female song in the New World blackbirds. *Behavioral Ecology* 20: 967-977

Riebel K., Odom K. J., Langmore N. E. e Hall M. L. (2019) New insights from female birdsong: towards an integrated approach to studying male and female communication roles. *Biology letters* 15: 1-7

Schwabl H., Dowling J., Baldassarre D. T., Gahr M., Lindsay W. R. e Webster M. S. (2015) Variation in song system anatomy and androgen levels does not correspond to song characteristics in a tropical songbird. *Animal Behaviour* 34: 39-50

Piacentini L. (2023) Influenza dell'arricchimento ambientale sullo sviluppo della lateralizzazione cerebrale. Tesi di laurea in Scienze e tecniche psicologiche, Università degli studi di Padova, a.a 2022-2023

