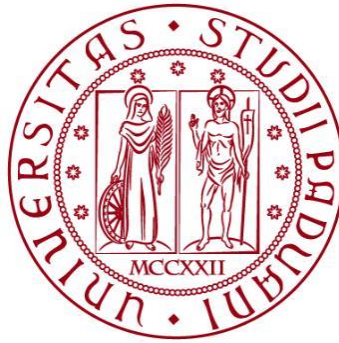


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea magistrale in Biologia Evoluzionistica



TESI DI LAUREA

Risposte scototassiche e colorazione corporea: uno studio interspecifico su pesci (*Kryptopterus bicirrhis*, *Hyphessobrycon megalopterus*, *Paracheirodon axelrodi*, *Corydoras albini*) e una medusa (*Aurelia aurita*)

Relatore: Prof. Christian Agrillo

Dipartimento di Psicologia Generale

Laureanda: Elena Aleotti

2062878

ANNO ACCADEMICO 2023/2024

Sommario

Introduzione generale	4
Struttura del testo	4
Abstract	5
<i>Prima parte</i>	6
1. Introduzione	6
1.1 Cinesi e tassie	6
1.2 Fototassia	11
Fototassia positiva	11
Fototassia positiva e inquinamento luminoso	11
Fototassia negativa (o scototassia)	13
1.3 Scototassie e preferenze naturali dei pesci	15
1.4 Test di scototassia	16
1.5 Mimetismo e strategie antipredatorie	18
1.6 Comportamento sociale e scototassia	20
1.7 Filogenesi delle specie studiate	22
Ordine Characiformes	23
Ordine Siluriformes	24
Albero Filogenetico	25
2. Metodi	27
2.1 Soggetti sperimentali	27
2.2 Apparecchi sperimentali	28
2.3 Procedura sperimentale	30
Esperimento 1: Valutazione individuale	30
Esperimento 2: Valutazione in gruppo	30
3. Risultati	31
3.1 Esperimento 1: Risposta scototassica individuale	31
3.2 Esperimento 2: Risposta scototassica in gruppo	33
3.3 Analisi statistica e conclusione dei risultati	34

4. Discussione	36
4.1 Limiti dello studio	40
Seconda parte	42
1. Introduzione	42
1.1 Biologia, comportamento e tassi nelle meduse	44
1.2 Filogenesi di Aurelia aurita	46
1.3 Albero filogenetico	46
2. Metodi	48
2.1 Soggetti	48
2.2 Apparato sperimentale	49
2.3 Procedura sperimentale	50
3. Risultati	51
3.1 Analisi statistiche	51
4. Discussione	54
5. Confronto Finale tra Pesci e Meduse: Strategie di Risposta alla Luce	57
6. Fototassia, inquinamento luminoso e prospettive future	60
BIBLIOGRAFIA	63

Introduzione generale

Questa tesi ha come obiettivo principale l'esplorazione del comportamento scototassico in due gruppi distinti di organismi acquatici: pesci e meduse.

Il focus della ricerca è rivolto a organismi con caratteristiche corporee ed evolutive molto diverse.

Da un lato, i pesci studiati (*Hyphessobrycon megalopterus*, *Kryptopterus bicirrhis*, *Paracheirodon axelrodi*, *Corydoras albini*) rappresentano vertebrati con un interessante spettro di colorazioni corporee, che possono influenzare la loro risposta agli ambienti luminosi o oscuri.

Dall'altro, le meduse, organismi invertebrati trasparenti, pongono un'interessante domanda per quanto riguarda l'interpretazione del loro comportamento scototassico, date le poche sperimentazioni che le riguardano.

La tesi, quindi, mira a comprendere come queste differenze morfologiche ed evolutive permettano di modificare il comportamento scototassico di ciascun gruppo.

Struttura del testo

La tesi è strutturata in due parti principali.

Nella prima parte, verrà trattato lo studio sui pesci, focalizzandosi sull'influenza della colorazione corporea e, in secondo luogo, del comportamento sociale sull'esposizione tra ambienti luminosi e oscuri. Verranno analizzate diverse specie di pesci, con l'obiettivo di comprendere come queste variabili influenzano la scototassia a livello individuale e di gruppo.

Nella seconda parte, verrà presentato lo studio sulle meduse, con particolare riferimento alla specie *Aurelia aurita*. Questo gruppo è di particolare interesse per la loro trasparenza corporea, che introduce interrogativi sulla loro risposta

agli ambienti luminosi. Data la diversità evolutiva tra pesci e meduse, il confronto tra questi due gruppi permetterà di ottenere una visione più ampia e comparativa delle risposte di preferenza per ambienti illuminati luce o bui negli organismi acquatici.

Abstract

Il test di scototassia è un test utilizzato frequentemente da neuroscienziati comportamentali per valutare la preferenza degli animali da laboratorio tra ambienti luminosi e bui.

Questo test è stato ampiamente applicato alle specie ittiche, le quali mostrano generalmente una preferenza per l'ambiente scuro. Tuttavia, la maggior parte delle specie studiate presenta un colore di corpo scuro, creando un netto contrasto con uno sfondo chiaro. Inoltre, mentre in natura i pesci tendono a essere altamente sociali, la letteratura sulla scototassia ha prevalentemente esaminato esemplari singoli. Tuttavia, il comportamento individuale rispetto a quello di gruppo potrebbe influenzare la risposta di scototassia.

Nel primo esperimento, abbiamo valutato la risposta individuale per sottoporre a test l'ipotesi che i diversi colori del corpo potessero modulare la preferenza tra luce e buio. Abbiamo riscontrato che le specie con un corpo scuro (*Hyphessobrycon megalopterus*) e un corpo in gran parte trasparente (*Kryptopterus bicirrhis*) preferiscono fortemente un ambiente più scuro. Al contrario, la preferenza per l'oscurità di una specie con una parte bioluminescente del corpo (*Paracheirodon axelrodi*) è meno pronunciata. Infine, una specie con un corpo di colore bianco (*Corydoras albini*) non mostra preferenza né per il settore luminoso né per quello scuro.

Nel secondo esperimento, abbiamo esplorato il comportamento di queste specie quando inserite in gruppi di 20 individui all'interno dell'apparato sperimentale. Mentre *H. megalopterus* e *K. bicirrhis* hanno confermato la loro forte preferenza per ambienti scuri, le altre due specie hanno cambiato le loro preferenze. Complessivamente, questi risultati suggeriscono che la risposta di scototassia sia dipendente dal contesto, poiché appare modulata dal colore del corpo e dalla presenza o assenza di altri conspecifici nell'ambiente circostante.

Nella seconda parte del progetto abbiamo sottoposto lo stesso test alla medusa *Aurelia aurita*. I risultati sembrano suggerire una risposta di fototassia positiva, ovvero in direzione dello stimolo luminoso. Questi risultati vengono poi discussi e analizzati sia indipendentemente che comparati ai risultati ottenuti riguardanti i pesci.

Prima parte

1. Introduzione

1.1 Cinesi e tassie

Lo studio presentato in questa tesi si fonda su un dato biologico fondamentale: gli organismi viventi sono sensibili agli stimoli ambientali, come luce,

temperatura, gravità e numerosi altri fattori fisici e chimici. Questi stimoli, che influenzano profondamente il comportamento e lo sviluppo degli organismi, vengono percepiti attraverso recettori o organi specializzati (come occhi, statoliti, orecchie). La capacità di rispondere a tali stimoli è essenziale per l'adattamento e la sopravvivenza degli esseri viventi in ambienti in costante cambiamento.

Essi possono quindi orientarsi per passare da condizioni sfavorevoli come temperature, umidità o intensità luminosa estreme a condizioni più favorevoli. Questi movimenti si sono evoluti come risposte adattative fondamentali per molte specie, che le utilizzano inoltre per esplorare l'ambiente, sfuggire ai predatori e trovare nutrimento.

Il ventaglio di comportamenti che possono essere messi in atto dai vari organismi di varie specie come risposta a questi stimoli può essere classificato in base a direzionalità e complessità dei movimenti: cinesi e tassie.

Questa distinzione è cruciale per comprendere come specie acquatiche come pesci e meduse rispondano a stimoli quali luce, temperatura, umidità o gradiente chimico.

Le cinesi sono movimenti non direzionali in risposta a uno stimolo, caratterizzati da variazioni nella velocità o nella frequenza dei movimenti.

In questo caso la direzione del movimento è casuale, e non è relativa alla direzione di provenienza dello stimolo esterno.

Inoltre, quando si parla di ortocinesi si intende che l'intensità dello stimolo determina la velocità del movimento, mentre klinocinesi implica un aumento della rotazione proporzionalmente all'aumento degli stimoli. Un esempio interessante riguarda alcuni plattelminti che tendono a ruotare più velocemente e

con più frequenza quando sono esposti alla luce, aumentando così la possibilità di ritornare in zone d'ombra.

Alcuni tipi di cinesi sono:

- **Fotocinesi:** è un tipo di risposta comportamentale in cui la velocità o l'intensità del movimento di un organismo dipende dalla presenza o dall'intensità della luce. Questo tipo di movimento non è direzionale, ma piuttosto influenzato dalla quantità di luce, che determina l'attività dell'animale. La fotocinesi può essere osservata in molte specie di insetti, pesci e invertebrati, che reagiscono alla luce modificando la loro velocità o direzione di movimento.
- **Termocinesi:** è un movimento che dipende dalla temperatura. Gli organismi che vivono in ambienti variabili, come molti invertebrati, possono aumentare o rallentare la loro attività in base alla temperatura. Ad esempio, alcuni insetti possono accelerare il movimento quando la temperatura aumenta, cercando di uscire da ambienti troppo caldi, mentre rallentano quando la temperatura scende troppo.
- **Geocinesi:** in questo caso, l'organismo risponde a stimoli gravitazionali, come la forza di gravità stessa. Gli insetti o i crostacei che vivono in ambienti terrestri o acquatici possono mostrare geocinesi, come nel caso di alcune specie di insetti escavatori, che modificano la loro velocità di movimento in risposta alla forza di gravità per ottimizzare il loro comportamento di scavo e ricerca di cibo.
- **Idrocinesi:** si intende la risposta degli organismi viventi alle percentuali di umidità. Questo comportamento si può osservare in alcuni isopodi, come *A. vulgaris*, che si muove rapidamente quando si trova in un terreno secco, ma rallenta o si ferma quando l'umidità nell'ambiente aumenta. In

questo caso la velocità del movimento è direttamente proporzionale allo stimolo, ovvero l'umidità.

- Chemocinesi: in questo caso si tratta di un comportamento in risposta a stimoli chimici: alcune specie di pesci e cnidari sfruttano la chemocinesi per modulare il proprio comportamento alimentare o evitare acque tossiche, un comportamento studiato in contesti sperimentali per analizzare la reattività agli stimoli chimici in ambienti naturali o in laboratorio.

Quando si parla di tassie invece si fa riferimento a movimenti direzionali dell'intero organismo, verso o lontano da uno stimolo. Viene definita positiva una tassia che implica lo spostamento verso lo stimolo, e negativa una tassia che prevede invece l'allontanamento dallo esso.

La precisione della risposta inoltre dipende dal tipo e dalla posizione degli organi di senso.

Si parla di tropotassia se l'animale ha due organi di senso (come gli occhi) e può simultaneamente comparare gli impulsi e muoversi in direzione o allontanarsi dallo stimolo; la klinotassia invece riguarda organismi che hanno singoli organi di senso, in questo caso devono muoversi per poter ottenere maggiori informazioni.

In base allo stimolo si parla di:

- Termotassia: movimento verso o lontano da una fonte di calore. Quando la temperatura è ottimale, gli organismi mostrano una risposta positiva nei suoi confronti. Amoeba e Paramecium, ad esempio, mostrano una termotassia positiva nella temperatura che varia tra 20 e 25 gradi centigradi. D'altro canto, se la temperatura è superiore o inferiore alla

temperatura ottimale, gli organismi mostreranno una termotassia negativa.

Nelle meduse, ad esempio, la termotassia ha un ruolo importante nella migrazione stagionale verso zone a temperature favorevoli (Sullivan et al 2018).

- Igrotassia: orientamento basato sull'umidità, rilevante per organismi che ne prediligono specifici livelli. Ad esempio, alcune specie di cnidari come le meduse richiedono ambienti stabili in termini di umidità per evitare disidratazione, il che le porta a muoversi verso zone umide e stabili come quelle costiere o lagunari (Arkett & Spencer, 1986a).
- Fototassia: riguarda gli stimoli luminosi e l'eventuale allontanamento o avvicinamento di un organismo ad essi. Ad esempio, *Paramecium* e *Amoeba* prediligono la completa oscurità ed evitano la luce solare, ma entrambi questi organismi rispondono positivamente a condizioni di luce a moderata o bassa intensità.

In particolare, negli insetti, la fototassia si è evoluta come meccanismo per l'orientamento spaziale in relazione alla luce naturale, che in ambienti notturni svolge un ruolo fondamentale per la navigazione.

- Chemiotassia: movimento verso o lontano da un gradiente chimico. Specie marine come *Aurelia aurita* e *Danio rerio* (zebrafish) utilizzano la chemiotassia per rilevare cibo o composti pericolosi. La capacità di rilevare e muoversi lungo gradienti chimici è stata osservata in esperimenti su larve di zebrafish, che rispondono a composti chimici specifici spostandosi verso concentrazioni maggiori di nutrienti (Champagne, 2010).

1.2 Fototassia

Tra le varie tassie, la fototassia è una delle più studiate e si riferisce alla risposta degli animali alla luce, essa può essere positiva o negativa.

Fototassia positiva

Per fototassia positiva si intende il movimento direzionale verso una fonte di luce, frequente nei pesci e in molti invertebrati marini. Ad esempio, il plancton mostra una fototassia positiva verso la luce diurna, che li guida verso la superficie, dove trovano le maggiori concentrazioni di nutrienti grazie alla fotosintesi.

Nei pesci come *Danio rerio*, questa risposta può essere modulata dal ciclo circadiano, e i pesci tendono a muoversi verso la luce durante il giorno per attività come la ricerca di cibo (Maximino et al , 2010).

Fototassia positiva e inquinamento luminoso

Questo comportamento si osserva in molti insetti notturni, come le falene, che utilizzano la luce della luna come punto di riferimento per volare in linea retta.

Dal punto di vista evolutivo, tale adattamento si è rivelato vantaggioso per millenni, poiché ha permesso agli insetti di mantenere traiettorie costanti, facilitando la ricerca di cibo e compagni senza disorientarsi in assenza di punti di riferimento fissi (Sotthibandhu & Baker, 1979; Yack, 2004).

Tuttavia, in ambiente urbano, l'introduzione di fonti di illuminazione artificiale ha generato un'interferenza significativa in questo comportamento adattativo. Le luci artificiali, come lampioni e fari, emettono una luminosità molto più intensa e in posizioni più vicine rispetto alla luna, causando un effetto disorientante sugli insetti notturni. A causa della loro attrazione istintiva per le fonti luminose, molte specie, come le falene, manifestano una forte fototassia positiva verso le luci

artificiali, attratte da queste in modo controproducente per la loro sopravvivenza. Questo fenomeno, noto come "inquinamento luminoso", provoca numerosi danni alla fauna notturna: le falene spesso si avvicinano pericolosamente alle fonti di luce, volando in cerchi sempre più stretti fino a esaurirsi, o addirittura collidendo con la fonte stessa e bruciandosi (Frank, 1988; Eisenbeis, 2006). L'effetto disorientante della fototassia positiva ha anche conseguenze sull'intero ecosistema. Le falene svolgono ruoli ecologici cruciali, come l'impollinazione e il trasferimento di nutrienti attraverso la catena alimentare, poiché rappresentano una fonte di cibo per molti predatori. La loro perdita o riduzione, causata dall'inquinamento luminoso, può dunque generare impatti negativi su scala più ampia. Ad esempio, gli uccelli insettivori e i pipistrelli, che si nutrono di falene, vedono ridotte le proprie risorse alimentari, mentre le piante notturne dipendenti dall'impollinazione di questi insetti rischiano di soffrire una diminuzione nella riproduzione (Longcore & Rich, 2004). In risposta a questo fenomeno, alcuni studiosi hanno suggerito che l'inquinamento luminoso stia innescando una pressione selettiva su alcune popolazioni di insetti. Le specie che riescono a evitare l'attrazione per le luci artificiali o che mostrano una tendenza meno pronunciata alla fototassia positiva potrebbero avere maggiori possibilità di sopravvivere e riprodursi. Studi recenti indicano infatti che, in alcune aree urbane, si potrebbe osservare una graduale selezione per individui che manifestano una fototassia attenuata o addirittura negativa rispetto a quelli attratti fortemente dalla luce (Altermatt & Ebert, 2016). Tuttavia, è ancora incerto se questo adattamento evolutivo sarà sufficiente a compensare le perdite di biodiversità già osservate in molti habitat urbani e periurbani.

L'inquinamento luminoso sta alterando significativamente questo equilibrio anche in ambienti acquatici. La presenza crescente di fonti di luce artificiale

lungo le coste, nei porti e nelle aree urbane costiere crea un'interferenza nei cicli naturali di fototassia, richiamando organismi marini verso luci che interrompono i loro schemi di movimento naturale.

Ad esempio, per il plancton e altre specie che mostrano fototassia positiva, le luci artificiali possono alterare i loro normali cicli circadiani e portarli a migrare verso la superficie in orari inconsueti, esponendoli a rischi come la predazione e le variazioni di temperatura. Inoltre, queste alterazioni si ripercuotono a cascata sull'intero ecosistema acquatico: i predatori che dipendono da questi organismi possono risentire della loro distribuzione irregolare, mentre i ritmi di fotosintesi e la concentrazione di nutrienti subiscono cambiamenti che influenzano la biodiversità. In questo contesto, l'inquinamento luminoso rappresenta una minaccia ambientale sottovalutata ma che richiede attenzione crescente, poiché rischia di ridurre la resilienza delle popolazioni marine e la biodiversità negli ecosistemi acquatici. Strategie per ridurre l'impatto dell'illuminazione artificiale sulle aree costiere potrebbero mitigare questi effetti, proteggendo l'equilibrio naturale tra organismi marini e il loro habitat (Davies et al, 2014; Longcore et al, 2004; Gaston et al, 2013; Hölker et al, 2010).

Fototassia negativa (o scototassia)

Per fototassia negativa o scototassia, si intende la risposta verso aree meno illuminate o scure, che riflette una strategia anti-predatoria, comune nei pesci e in alcuni anfibi.

La scototassia è stata dimostrata negli studi sui pesci zebra (*Danio rerio*), nei quali, al di fuori del comportamento alimentare, gli individui mostrano una forte preferenza per ambienti scuri, comportamento interpretato come risposta ansiosa nei confronti di ambienti nuovi o aperti (Blaser et al, 2012). Anche nelle specie di pesci tropicali come *Poecilia reticulata*, la scototassia è legata al bisogno

di mimetizzarsi in zone meno esposte per ridurre il rischio di predazione (Maximino et al, 2007).

All'opposto di molte specie attratte dalla luce, alcuni insetti, in particolare scarabei e coleotteri notturni, mostrano una risposta fototassica negativa, evitando intenzionalmente le aree illuminate. Questo comportamento si osserva soprattutto nelle specie che abitano ambienti terrestri ombrosi o sotterranei, come alcuni membri delle famiglie Scarabaeidae e Tenebrionidae, i cui membri prediligono spazi bui o sotterranei, ricchi di detriti e humus, che garantiscono una maggiore protezione dai predatori visivi (Papi, 1955; Sowig, 1995). In questi habitat, la fototassia negativa si manifesta come una strategia evolutiva primaria per evitare l'esposizione alla luce e i rischi ambientali che essa comporta, inclusi la predazione e l'eccessiva disidratazione. La scelta di evitare la luce è dunque anche funzionale alla conservazione dell'umidità corporea, poiché molte specie di scarabei vivono in climi aridi o semi-aridi, dove la luce solare intensa e il calore potrebbero causare una rapida perdita di acqua. Evitando le aree esposte, questi insetti quindi riducono la possibilità di disidratazione, un adattamento che risulta cruciale per la loro sopravvivenza in habitat estremi (Crawford, 1981).

Inoltre, le specie che adottano strategie di fototassia negativa si sono evolute in risposta a pressioni selettive multiple. Non solo l'evitamento della luce riduce il rischio di predazione e disidratazione, ma consente anche di competere in nicchie ecologiche non sfruttate da specie diurne. L'uso di zone ombrose, letti di foglie e tane non solo offre protezione, ma riduce anche la competizione con specie diurne per le risorse. Negli ambienti forestali, per esempio, gli scarabei coprofagi come *Aphodius* prediligono zone umide e ombreggiate in cui possono decomporre e nutrirsi di materiale organico, lontano dalla luce diretta e dall'interazione con altri insetti scavatori (Sowig, 1995).

Studi recenti hanno inoltre dimostrato che la fototassia negativa può essere regolata in base alle condizioni ambientali, suggerendo che in alcune specie essa non sia un comportamento fisso ma una risposta flessibile che può essere modulata in funzione delle esigenze. In condizioni di estrema necessità, come la scarsità di cibo o l'incremento di umidità, alcune specie di scarabei modificano temporaneamente il loro comportamento, riducendo l'evitamento della luce per esplorare aree meno ombreggiate alla ricerca di risorse (Kamimura & Yoshida, 2005).

La distinzione tra fototassia positiva e negativa mostra quindi come le risposte alla luce abbiano significati evolutivi differenti: se nei pesci la scototassia, quindi la preferenza per zona buie, costituisce una risposta legata alla sopravvivenza e alla difesa, nelle meduse la fototassia riflette in alcuni casi un comportamento relativo all'alimentazione. Infatti, in un recente studio condotto su alcune cubomeduse è emerso che anche alcuni cnidari tendono a spostarsi verso la luce come risposta adattativa per seguire le concentrazioni di plancton, che costituiscono la loro principale fonte di cibo (Adam Greer, 2017). Questo comportamento è particolarmente visibile nei cicli di migrazione verticale, dove le meduse si muovono verso la superficie durante il giorno per alimentarsi e si spostano verso acque più profonde di notte, quando la luce è assente e il rischio di predazione minore (Pamela Moriarty et al, 2012).

1.3 Scototassie e preferenze naturali dei pesci

La scototassia nei pesci è un comportamento complesso e multifattoriale, influenzato da condizioni ambientali, interazioni sociali e adattamenti morfologici specifici. Questo comportamento, che porta molte specie a preferire aree scure o ombreggiate, risponde non solo alla necessità di proteggersi dai predatori, ma anche a esigenze fisiologiche e a dinamiche sociali. La scototassia può variare

sensibilmente in funzione della struttura e della disponibilità di rifugi nell'habitat, così come della composizione del gruppo sociale in cui gli individui si trovano (Ferrari et al., 2015; Miller & Gerlai, 2011).

La presenza di strutture complesse nell'ambiente, come rocce, piante acquatiche o zone d'ombra, può modulare la scototassia nei pesci. In habitat con vegetazione fitta, i pesci mostrano una preferenza marcata per le aree scure, probabilmente perché queste offrono rifugi naturali contro i predatori e riducono la loro visibilità. Alcuni studi hanno infatti dimostrato che in ambienti sperimentali privi di nascondigli, l'animale tende a permanere più frequentemente in aree aperte o a spostarsi continuamente, questo comportamento è stato interpretato come segno di ansia e forte stress (Manuel et al., 2014).

La variabilità della scototassia in risposta all'ambiente è stata osservata anche in pesci come il tetra del Congo (*Phenacogrammus interruptus*), una specie che in condizioni naturali si rifugia nelle ombre generate dalla vegetazione fluviale, ma in laboratorio mostra comportamenti meno spiccati di evitamento della luce, specialmente in assenza di elementi strutturali che creino contrasto o zone d'ombra (Brown & Braithwaite, 2005).

1.4 Test di scototassia

Il test più comune per studiare la scototassia prevede la divisione di un ambiente sperimentale in due aree, una scura e una chiara. Questo setup, ampiamente utilizzato negli studi comportamentali (fig1), permette di osservare se gli animali mostrano una preferenza per il comparto scuro, considerata un indicatore di un comportamento legato all'ansia o al timore di esplorare ambienti sconosciuti (Maximino et al, 2010).

Quando un animale trascorre più tempo nell'area scura, si interpreta genericamente come una tendenza a evitare le novità o i potenziali rischi associati all'area chiara.

Questo tipo di test è particolarmente efficace nei pesci, poiché permette di studiare risposte simili a stati d'ansia senza la necessità di interventi invasivi.

La loro preferenza per le aree scure è considerata quindi una strategia anti-predatoria: gli ambienti chiari possono esporre gli animali a predatori visivi, mentre quelli scuri offrono un rifugio sicuro.

Alcuni studi su zebrafish (*Danio rerio*) e altre specie mostrano che l'area chiara può anche rappresentare novità positive, come la possibilità di esplorazione o nutrizione (Blaser et al, 2012).

Per illustrare l'efficacia di questo tipo di test, si può fare riferimento a studi recenti che utilizzano la suddivisione dell'ambiente in bianco e nero per valutare la scototassia in diverse specie di pesci (Mansur, 2014; Maximino, 2007).

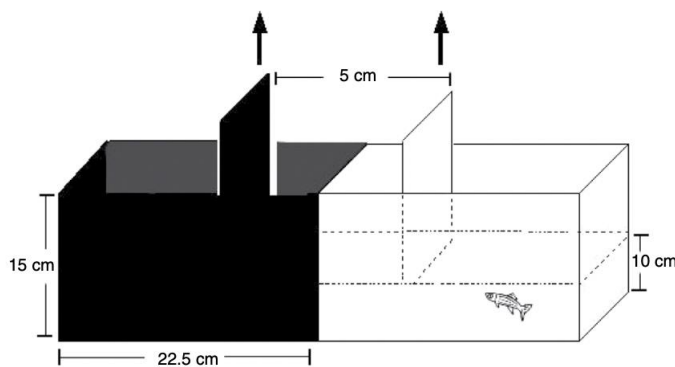


Figura 1: tipico apparato usato per test di scototassia.

Queste preferenze legate alla luce e all'ombra sono osservabili non solo in contesti naturali, ma anche in ambienti sperimentali. È stato infatti ampiamente dimostrato che molte specie di pesci, quando poste in un ambiente diviso tra

aree illuminate e scure, tendono a preferire quelle scure. Gli studi su questo comportamento sono stati condotti su molte specie di pesci in laboratorio, dove viene valutata la risposta di ansia o stress in situazioni sperimentali, in cui gli animali devono scegliere tra esplorare un'area illuminata o rifugiarsi in una zona d'ombra (Mansur, 2014, Maximino, 2007).

Uno dei vantaggi dello studio della scototassia in laboratorio è la sua semplicità e il basso costo, oltre alla facilità di applicazione su diverse specie. Tuttavia, nonostante la vasta applicazione di questo metodo, vi è una limitazione cruciale negli studi esistenti: la maggior parte delle specie testate presenta un corpo con colorazione scura.

1.5 Mimetismo e strategie antipredatorie

Il mimetismo rappresenta una strategia di sopravvivenza evolutiva diffusa, che permette a molte specie di aumentare le proprie probabilità di sopravvivenza eludendo i predatori o migliorando le proprie capacità di nutrimento e riproduzione (Endler, 1981). Il mimetismo si manifesta in diverse forme, tra cui mimetismo batesiano e mimetismo mülleriano.

Nel mimetismo batesiano, specie innocue imitano l'aspetto di organismi pericolosi o poco appetibili per scoraggiare i predatori. Un esempio di mimetismo batesiano riguarda *Limenitis archippus*: questa farfalla, innocua per i predatori, imita l'aspetto della farfalla Monarca (*Danaus plexippus*), che è tossica grazie alle sostanze chimiche accumulate dalle piante di cui si nutre. I predatori evitano entrambe le specie, ingannati dall'apparenza simile.

Al contrario, nel mimetismo mülleriano, specie con difese simili e pericolose sviluppano caratteristiche estetiche comuni per intensificare il segnale di avvertimento trasmesso ai predatori (Ruxton et al., 2004). Un esempio di mimetismo mülleriano riguarda diverse specie del genere *Heliconius*, tutte

tossiche per i predatori, che condividono colori vivaci e pattern simili sulle ali, come bande nere e arancioni. Questa somiglianza rafforza il segnale di avvertimento e rende più facile per i predatori imparare ad evitare tutte le specie simili.

Nell'ambiente acquatico, il mimetismo cromatico costituisce una risposta chiave per diverse specie di pesci che utilizzano colorazioni e pattern per ridurre la propria visibilità nelle acque torbide o scure. Questo adattamento viene rafforzato da comportamenti scototassici, attraverso i quali molte specie prediligono zone ombreggiate o scure per aumentare ulteriormente l'efficacia del mimetismo (Broom e Ruxton, 2005).

La morfologia e la colorazione corporea dei pesci giocano dunque un ruolo significativo nel comportamento scototassico. Specie con colorazioni scure o neutre, come quelle tipiche dei pesci abituati a vivere in ambienti ombreggiati o in profondità, tendono a mostrare una scototassia più pronunciata rispetto a specie con colorazioni vivaci o iridescenti (Stevens e Merilaita, 2011). Questo perché la colorazione scura consente loro di mimetizzarsi efficacemente nelle aree d'ombra. (Endler, 1983). Questa differenza cromatica rappresenta un importante fattore che dovrebbe essere considerato per una comprensione più completa del fenomeno. Infatti, alcuni ricercatori hanno ipotizzato che pesci con colorazione più chiara o trasparente potrebbero mostrare una risposta meno marcata alla scototassia, poiché la loro capacità di camuffarsi in ambienti più luminosi potrebbe ridurre la necessità di rifugiarsi nelle aree scure (Maximino et al, 2007).

Per esempio, i pesci con un corpo bianco o trasparente, come il *Corydoras aeneus albinus* o il *Kryptopterus bicirrhis*, potrebbero essere in grado di mimetizzarsi efficacemente in ambienti illuminati, a differenza di specie con

colorazione scura come *Hyphessobrycon megalopterus*, che hanno una preferenza più spiccata per le aree d'ombra.

Inoltre, specie con parti del corpo iridescenti o bioluminescenti, come *Paracheirodon axelrodi*, possono avere difficoltà a nascondersi in ambienti scuri a causa della loro elevata visibilità anche in assenza di luce diretta. Questa caratteristica cromatica unica potrebbe influenzare la loro scelta ambientale, suggerendo che la risposta scototassica sia modulata non solo dalla necessità di evitare predatori, ma anche dalle caratteristiche fisiche intrinseche della specie.

Ad esempio, pesci come *Danio rerio*, noti per il corpo iridescente, mostrano preferenze ambientali variabili in base alla presenza di predatori. Questi animali tendono a rimanere in aree scure o ombreggiate quando la presenza di predatori è elevata, sfruttando il mimetismo e il comportamento scototassico per ridurre il rischio di attacco (Pitcher e Parrish, 1993).

La differenza di comportamento osservata tra specie con diverse colorazioni corporee sottolinea l'importanza di prendere in considerazione la colorazione come fattore modulante nel comportamento scototassico.

Il comportamento scototassico nelle specie di pesci non è unicamente una reazione alla luce, ma una strategia modulata dalla morfologia e dalla colorazione del corpo.

1.6 Comportamento sociale e scototassia

Oltre alla colorazione corporea, un altro importante fattore che viene raramente considerato nello studio della scototassia è il comportamento sociale dei pesci.

In natura, molte specie di pesci tendono a vivere e muoversi in banchi, un comportamento che offre vantaggi sia per la difesa dai predatori sia per la ricerca di cibo (Mansur, 2014).

Tuttavia, la maggior parte degli studi di scototassia condotti fino ad oggi ha valutato il comportamento di pesci singoli, ignorando il fatto che i pesci, in contesti sociali, potrebbero rispondere in modo diverso agli stessi stimoli ambientali. Il comportamento di gruppo nei pesci, noto come shoaling o schooling, è un fenomeno di grande rilevanza ecologica (Mansur, 2014).

Quando i pesci si muovono in gruppo, possono sfruttare diversi vantaggi evolutivi, come l'"effetto diluizione" e l'"effetto confusione", che riducono il rischio di predazione per i singoli individui (Roberts, 1986). Di conseguenza, quando si muovono in gruppo, i pesci potrebbero essere meno inclini a nascondersi nelle zone d'ombra, confidando nel fatto che la presenza di molti altri individui riduce le loro possibilità di essere individuati da un predatore.

Questo comportamento suggerisce che l'analisi della scototassia su singoli individui potrebbe non riflettere pienamente la risposta naturale dei pesci in un ambiente sociale.

Alcuni studi recenti hanno iniziato a considerare il comportamento di gruppo nella valutazione della scototassia, mostrando che specie come il *Hyphessobrycon herbertaxelrodi* tendono a rafforzare la loro attrazione per le aree scure quando sono in gruppo (Gimeno et al, 2016). Ciò potrebbe indicare che il comportamento scototassico viene amplificato in un contesto sociale, probabilmente per massimizzare la protezione collettiva in ambienti rischiosi (Doran et al, 2022; Bisazza et al, 2014).

Al contrario, specie come il *Corydoras aeneus albinus*, che in condizioni di isolamento non mostrano una chiara preferenza per le aree d'ombra, possono modificare il loro comportamento quando sono in gruppo, preferendo ambienti più illuminati. Questa variazione del comportamento nei contesti sociali sottolinea la complessità della risposta scototassica nei pesci e suggerisce che

l'interazione tra fattori come la colorazione corporea e il comportamento di gruppo debbano essere ulteriormente indagati (Wallace & Hofmann, 2021).

Un esempio interessante è quello osservato nei pesci zebra (*Danio rerio*), una specie gregaria che mostra un comportamento fortemente scototassico in isolamento, ma riduce l'attrazione per le aree scure quando si trova in gruppi numerosi. Questo fenomeno suggerisce che la scototassia non può essere considerata una risposta universale e rigida, ma piuttosto un fenomeno dinamico influenzato da molteplici fattori ecologici e comportamentali, regolata in parte dalle interazioni sociali e dal contesto ambientale (Wright et al, 2003; Gimeno et al, 2016).

In conclusione, lo studio della scototassia offre importanti spunti per comprendere le risposte che in ambito accademico vengono definite *anxiety-like* per la loro somiglianza con risposte d'ansia propriamente studiate nell'uomo, ma deve essere integrato da una maggiore attenzione verso variabili come la colorazione corporea e il comportamento sociale. Questi fattori non solo modulano la preferenza per ambienti scuri o luminosi, ma riflettono anche le strategie di sopravvivenza adottate da diverse specie in risposta ai rischi ambientali. Il presente lavoro mira a esplorare come tali variabili possano influenzare il comportamento scototassico, contribuendo a una comprensione più completa del fenomeno sia in contesti individuali che sociali.

1.7 Filogenesi delle specie studiate

L'analisi filogenetica delle specie studiate è importante per comprendere le relazioni evolutive e l'origine dei tratti comportamentali osservati, come la scototassia. Le specie prese in esame appartengono a due ordini principali: i Characiformes, che includono *Hyphessobrycon megalopterus* e *Paracheirodon axelrodi*, e i Siluriformes, di cui fanno parte *Kryptopterus bicirrhis* e *Corydoras*

aeneus albinus. Questi due ordini divergono da circa 100 milioni di anni ma condividono adattamenti significativi agli ambienti acquatici di acqua dolce (Chen & Mayden, 2013).

Ordine Characiformes

L'ordine *Characiformes* comprende oltre 2.000 specie, prevalentemente distribuite nelle acque dolci del Sud America e dell'Africa, che si sono adattate a una vasta gamma di ambienti acquatici (Gery, 1977) (Nelson, 2016). Queste specie mostrano una vasta diversità morfologica e comportamentale, includendo sia specie con forti adattamenti alla vita in banchi che specie con comportamenti più solitari. *Hyphessobrycon megalopterus* e *Paracheirodon axelrodi* appartengono entrambi a questa famiglia, noti per la loro colorazione vivace e la tendenza a vivere in banchi, caratteristica che offre vantaggi difensivi contro i predatori. L'origine filogenetica di queste specie suggerisce che la socialità sia un tratto evolutivamente conservato, utile per la sopravvivenza in ambienti acquatici ricchi di predatori.

- *Hyphessobrycon megalopterus*: Questa specie appartiene alla famiglia Characidae, caratterizzata da piccoli pesci di acqua dolce che abitano principalmente le regioni tropicali del Sud America. La sua colorazione scura può essere vista come un adattamento a evitare la predazione in habitat ombreggiati (Froese, 2024).
- *Paracheirodon axelrodi*: Anch'esso parte della famiglia Characidae, *P. axelrodi* è una specie nota per la sua caratteristica striscia iridescente, che potrebbe svolgere un ruolo nella comunicazione intra-specifica all'interno dei banchi. Le specie di questo genere tendono a formare grandi gruppi per protezione, ma la loro capacità di nascondersi potrebbe essere limitata dalla loro visibilità elevata anche in ambienti scuri (Froese, 2024).

Ordine Siluriformes

Le prime divergenze evolutive dei Siluriformes risalgono a circa 90 milioni di anni fa. Questa lunga evoluzione ha contribuito allo sviluppo di tratti specifici come le scaglie pesantemente corazzate, adatte a vivere in ambienti di acqua dolce spesso torbida (Lundberg, 1993).

L'ordine *Siluriformes* include un'ampia gamma di specie conosciute come pesci gatto, caratterizzate da una grande diversità di forme e dimensioni. Sono distribuiti con una forte presenza in ambienti di acqua dolce (Nelson, 2016).

Kryptopterus bicirrhis e *Corydoras aeneus albinus* appartengono a questo ordine e condividono alcune caratteristiche comuni, come la tendenza a vivere in acque torbide e a formare gruppi per difesa dai predatori.

- *Kryptopterus bicirrhis*: Questa specie appartiene alla famiglia *Siluridae* e si distingue per il corpo trasparente, che le consente di mimetizzarsi in acque torbide. Si tratta di una delle specie di pesce gatto più insolite, con adattamenti evolutivi unici che le permettono di evitare i predatori attraverso una mimetizzazione ottica piuttosto che nascondendosi in ambienti bui (Froese, 2024).
- *Corydoras aeneus albinus*: Parte della famiglia *Callichthyidae*, i *Corydoras* sono noti per la loro resistenza e la capacità di adattarsi a diversi tipi di habitat. Le specie albina come *Corydoras aeneus* sono il risultato di un adattamento evolutivo che ha ridotto la pigmentazione, offrendo potenzialmente vantaggi in termini di mimetizzazione su fondali chiari (Froese, 2024).

Albero Filogenetico

Dal punto di vista filogenetico, i Characiformes condividono con i Cypriniformes e i Siluriformes un antenato comune risalente a circa 100 milioni di anni fa, e si ritiene che abbiano sviluppato tratti specifici come i pattern cromatici vivaci per comunicare tra loro e per proteggersi dai predatori grazie alla mimetizzazione sociale (Berra, 2007).

L'albero filogenetico (fig2) che segue mostra la relazione evolutiva tra le quattro specie esaminate, evidenziando la loro divergenza e le famiglie a cui appartengono:

- Characiformes: *Hyphessobrycon megalopterus*, *Paracheirodon axelrodi*
- Siluriformes: *Kryptopterus bicirrhis*, *Corydoras aeneus albinus* (Betancur et al, 2017).

Questo albero rappresenta la divergenza evolutiva tra le specie basata su studi genetici e morfologici, confermando la separazione tra i due ordini principali (*Characiformes* e *Siluriformes*) avvenuta milioni di anni fa (Betancur et al, 2017).

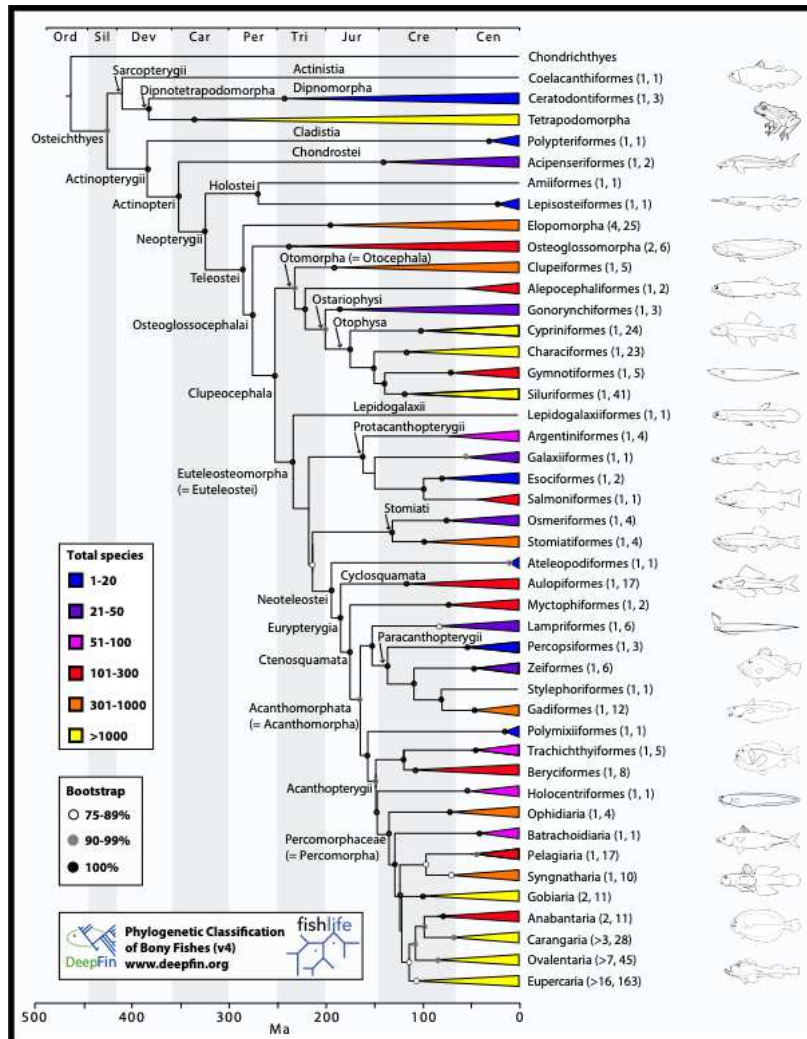


Figura 2: l'albero completo è basato su 1990 specie di pesci ossei. I numeri tra parentesi indicano il numero di ordini e famiglie inclusi in ciascun clade principale.

2. Metodi

2.1 Soggetti sperimentali

Lo studio ha coinvolto un totale di 96 pesci d'acqua dolce adulti, sessualmente maturi, suddivisi equamente tra quattro specie (fig3): *Hyphessobrycon megalopterus* (24 individui), *Kryptopterus bicirrhis* (24 individui), *Paracheirodon axelrodi* (24 individui) e *Corydoras aeneus albinus* (24 individui). Gli individui selezionati erano in buone condizioni di salute e rappresentavano un mix di esemplari maschi e femmine.

I pesci sono stati mantenuti presso il Laboratorio di Psicologia Comparata dell'Università di Padova in vasche da 150 litri, contenenti ciascun gruppo di 26 pesci, con condizioni ambientali standardizzate. La temperatura dell'acqua è stata mantenuta costante a 26 ± 1 °C, con un ciclo di illuminazione di 14 ore di luce e 10 ore di buio. L'ossigenazione delle vasche era garantita da filtri biologici e le vasche erano decorate con ghiaia naturale e piante vive per imitare un ambiente naturale. I pesci sono stati alimentati due volte al giorno con fiocchi commerciali al mattino e *Artemia salina* al pomeriggio.

Figura 3: specie prese in esame



2.2 Apparecchi sperimentali

Per la valutazione della risposta scototassica individuale è stato utilizzato un apparato automatizzato, il sistema Zantiks AD, appositamente progettato per esperimenti di comportamento animale (fig. 4). La vasca sperimentale misurava $14 \times 20 \times 15$ cm ed era dotata di pareti nere in plastica e un fondo trasparente. Il dispositivo era connesso a un computer che permetteva di gestire e monitorare l'esperimento, registrando la posizione dei pesci attraverso una telecamera a infrarossi situata sopra la vasca. Una sorgente di infrarossi posizionata sotto la vasca illuminava il fondo, permettendo al sistema di tracciare automaticamente i movimenti degli individui.

La vasca era divisa in due settori (uno scuro e uno chiaro) mediante la proiezione di due colori distinti sul fondo trasparente della vasca: nero (RGB: 0, 0, 0) e bianco (RGB: 255, 255, 255). Questa disposizione permetteva di monitorare le preferenze dei pesci per ciascun settore in condizioni controllate.

Per la seconda fase dell'esperimento è stata utilizzata una versione più grande dell'apparato, con dimensioni adatte per ospitare più pesci (40 × 60 × 40 cm). Il volume era infatti 20 volte più grande del volume della camera sperimentale utilizzata nell'esperimento 1, per mantenere costante la densità di popolazione (1:20). Per creare un ambiente in bianco e nero, materiale plastico bianco e nero (poliplack©) ha rivestito sia le quattro pareti che il pavimento. Metà della vasca era ricoperta da materiale bianco, mentre l'altra metà era ricoperta da materiale nero. Inoltre, in corrispondenza del vano bianco è stata posta una lampada (18 W) per illuminare la zona bianca. La vasca è stata riempita con 16 cm di acqua.

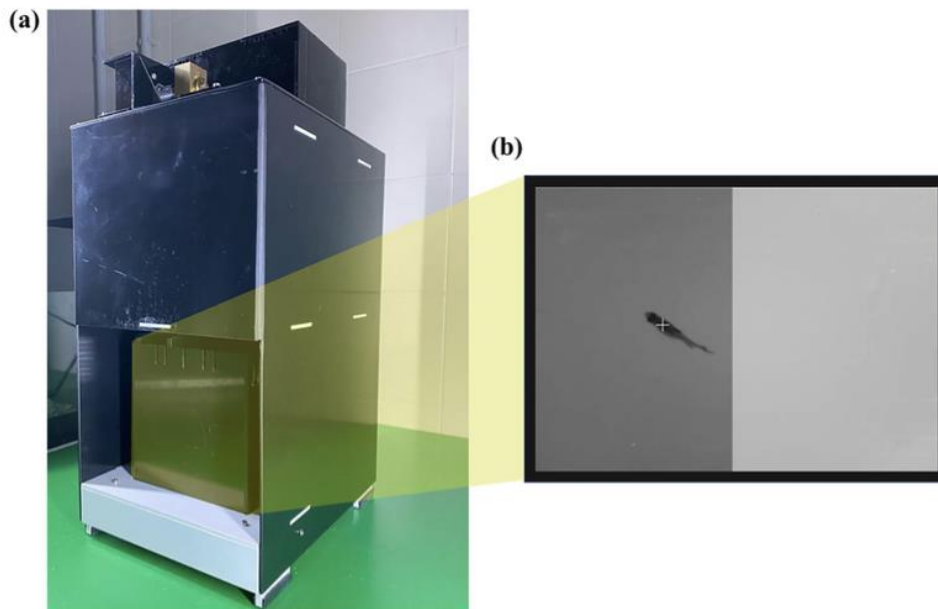


Figura 4: apparato usato per esperimento 1.

2.3 Procedura sperimentale

Esperimento 1: Valutazione individuale

Ogni pesce è stato osservato singolarmente. Gli individui sono stati delicatamente trasferiti dalla vasca di mantenimento alla vasca sperimentale utilizzando una rete per pesci. Dopo un periodo di acclimatazione di 5 minuti, in cui il fondo della vasca rimaneva trasparente, è iniziata la fase di test. Per i primi 5 minuti, metà del fondo della vasca veniva illuminato con il colore nero e l'altra metà con il bianco. Successivamente, le posizioni dei colori sono state invertite per evitare possibili artefatti dovuti a preferenze verso uno dei lati della vasca. Ogni sessione sperimentale ha una durata di 10 minuti complessivi.

Durante il test, il sistema automatizzato ha registrato il tempo trascorso dai pesci in ciascuna metà della vasca (scura o chiara). L'obiettivo era annotare la valutazione per il settore scuro, considerando un'indicazione di comportamento di tipo *anxiety-like*.

Esperimento 2: Valutazione in gruppo

Nella seconda fase dell'esperimento, i pesci sono stati osservati in gruppi di 20 individui per specie.

I soggetti di ciascuna specie sono stati inseriti insieme al centro della vasca sperimentale. Dopo 5 minuti di acclimatazione, abbiamo registrato un video del comportamento dei pesci per 10 minuti con una telecamera posizionata un metro sopra la vasca degli esperimenti. Dopo ogni test, la vasca sperimentale è stata ruotata di 180° per eliminare che qualche artefatto spaziale potesse inficiare i dati. I video sono stati analizzati da due osservatori indipendenti ciechi rispetto alle ipotesi principali del lavoro. Ogni cinque secondi contavano il

numero di pesci negli scomparti chiaro e scuro (per un totale di 120 misure per ogni video). La correlazione di affidabilità (*inter-rater reliability*) tra i due osservatori è stata pari a 1.

3. Risultati

3.1 Esperimento 1: Risposta scototassica individuale

I dati sono distribuiti normalmente (Kolmogorov-Smirnov sulla proporzione complessiva del tempo trascorso nello scompartimento più buio, tutti $p > 0.200$), dunque viene eseguita un'analisi parametrica.

Innanzitutto, per ciascuna specie, abbiamo analizzato se i pesci mostravano una preferenza significativa per il compartimento più scuro nel primo e nel secondo blocco eseguendo t-test a campione unico con un livello di probabilità di H_0 fissato a 0.5.

I risultati (fig. 5) mostrano differenze significative tra le specie nel tempo trascorso dentro al comparto scuro:

- *Hyphessobrycon megalopterus* (colore del corpo scuro) ha trascorso più tempo nel compartimento più scuro durante l'intero esperimento (prima parte del test, blocco 1, $t(22) = 6.661$, $p < 0.001$, d di Cohen = 1.389; seconda parte del test, blocco 2: $t(22) = 4.335$, $p < 0.001$, $d = 0.904$; complessivo $t(22) = 7.124$, $p < 0.001$, $d = 1.485$). La loro preferenza per le aree scure è coerente con la letteratura e può essere attribuita alla loro colorazione scura, che facilita il mimetismo.
- *Kryptopterus bicirrhis*: anche i pesci trasparenti di questa specie hanno mostrato una preferenza marcata per l'area scura (blocco 1, $t(22) =$

17.691, $p < 0.001$, $d = 3.689$; blocco 2: $t(22) = 4.267$, $p < 0.001$, $d = 0.890$;
 t complessivo (22) = 11.099, $p < 0.001$, $d = 2.314$).

- *Paracheirodon axelrodi* (striscia iridescente): questa specie ha mostrato una preferenza meno marcata per l'area scura, che è emersa solo nel secondo blocco di tempo (blocco 1, $t(22) = -1.031$, $p = 0.314$, $d = -0.215$; blocco 2: $t(22) = 5.194$, $p < 0.001$, $d = 1.083$; $t(22)$ complessivo = 2.338, $p = 0.029$, $d = 0.488$), suggerendo una risposta più lenta alla situazione di conflitto tra esplorazione e ansia.
- *Corydoras aeneus albinus*: I pesci albini non hanno mostrato una preferenza significativa per nessuno dei due comparti (blocco 1, $t(22) = 3.762$, $p = 0.001$, $d = 0.785$; blocco 2: $t(22) = -0.220$, $p = 0.828$, $d = -0.046$ complessivamente, $t(22) = 2.012$, $p = 0.057$, $d = 0.420$), indicando che la loro colorazione chiara potrebbe facilitare il mimetismo anche in aree illuminate.

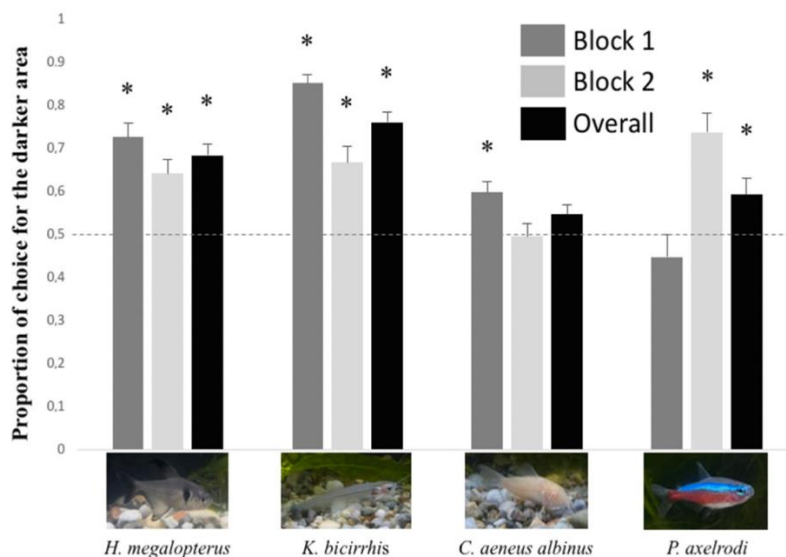


Figura 5: risultati esperimento 1

3.2 Esperimento 2: Risposta scototassica in gruppo

Nel test di gruppo, le differenze tra le specie sembrano ulteriormente amplificate (fig. 6):

- *Hyphessobrycon megalopterus* e *Kryptopterus bicirrhis* hanno mantenuto una preferenza molto marcata per l'area scura, con quasi tutti gli individui che trascorrevano la maggior parte del tempo nel comparto scuro durante l'intero esperimento.
- *Corydoras aeneus albinus* ha mostrato un comportamento inverso rispetto all'esperimento individuale, trascorrendo più tempo nell'area chiara. Questo suggerisce che la presenza del gruppo abbia fornito una sicurezza sufficiente per esplorare l'area illuminata.
- *Paracheirodon axelrodi* ha mostrato un comportamento più variabile, con un'iniziale preferenza per l'area chiara, seguita da un aumento del tempo trascorso nella zona scura verso la fine del test.

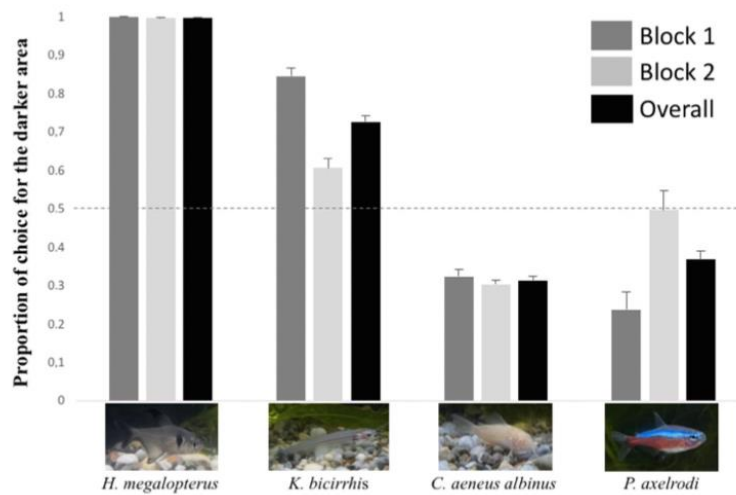


Figura 6: risultati esperimento 2

Species	Block 1 (1–60 intervals) Significant departure from chance	Block 2 (61–120 intervals) Significant departure from chance
<i>H. megalopterus</i>	60 times out of 60, $p < 0.05$	60 times out of 60, $p < 0.05$
<i>K. bicirrhis</i>	45 times out of 60, $p < 0.05$	19 times out of 60, $p < 0.05$
<i>C. aeneus albinus</i>	21 times out of 60, $p < 0.05$	28 times out of 60, $p < 0.05$
<i>P. axelrodi</i>	55 times out of 60, $p < 0.05$	46 times out of 60, $p < 0.05$

Figura 7: test binomiali sulla frequenza dei soggetti osservati nelle due metà della vasca sperimentale (esperimento 2)

3.3 Analisi statistica e conclusione dei risultati

Al di là della esplorazione visiva dei dati descrittivi, ho condotto delle statistiche inferenziali per analizzare la risposta scototassica in questo esperimento.

È stato utilizzato il test di Kolmogorov-Smirnov per verificare la distribuzione normale dei dati (tutti $p_s > 0.200$).

Successivamente, per ciascuna specie, sono stati eseguiti *t*-test a campione unico per valutare se i pesci passavano un tempo significativamente maggiore del 50% nel comparto scuro:

- *Hyphessobrycon megalopterus*: prima parte del test, blocco 1, $t(22) = 6.661$; $p < 0.001$; seconda parte del test, blocco 2: $t(22) = 4.335$, $p < 0.001$; complessivo $t(22) = 7.124$, $p < 0.001$;
- *Kryptopterus bicirrhis*: blocco 1, $t(22) = 17.691$, $p < 0.001$; blocco 2: $t(22) = 4.267$, $p < 0.001$; t complessivo (22) = 11.099, $p < 0.001$;
- *Paracheirodon axelrodi*: blocco 1, $t(22) = -1.031$, $p = 0.314$; blocco 2: $t(22) = 5.194$, $p < 0.001$, $d = 1.083$; complessivo = 2.338, $p = 0.029$;
- *Corydoras aeneus albinus*: blocco 1, $t(22) = 3.762$, $p = 0.001$; blocco 2: $t(22) = -0.220$, $p = 0.828$; complessivamente, $t(22) = 2.012$, $p = 0.057$.

Per valutare se la preferenza per il compartimento più scuro differiva in funzione della specie ed era modulata dal tempo trascorso nell'apparato, abbiamo eseguito un'ANOVA a misure ripetute con Specie (quattro specie) come fattore tra soggetti Blocco (blocco 1: min 1–5/blocco 2: min 6–10) come fattore entro i soggetti. L'effetto principale della Specie ($F(3,88) = 11.235$, $p < 0.001$, partial eta squared $\eta^2_p = 0.277$) è stato riscontrato rivelando un diverso grado di preferenza per il compartimento più scuro tra le specie.

Il blocco non era significativo ($F(1,88) = 0.887$, $p = 0.349$, $\eta^2_p = 0.010$). Tuttavia, è stata trovata un'interazione significativa Specie \times Blocco ($F(3,88) = 22.837$, $p < 0.001$, $\eta^2_p = 0.438$), il che significa che la tendenza a rimanere nel compartimento più scuro è cambiata nel tempo in modo diverso per le specie in esame.

Il test della differenza meno significativa di Fisher (analisi post-hoc LSD) ha mostrato una differenza significativa tra *Hyphessobrycon megalopterus* e *Corydoras aeneus albinus* ($p < 0.001$) e tra *Hyphessobrycon megalopterus* e *Paracheirodon axelrodi* ($p = 0.025$) mentre non è riportata alcuna differenza tra *Hyphessobrycon megalopterus* e *Kryptopterus bicirrhis* ($p = 0.062$). D'altra parte, *Kryptopterus bicirrhis* differiva da *Corydoras aeneus albinus* ($p < 0.001$) e *Paracheirodon axelrodi* ($p < 0.001$). Non è stata trovata alcuna differenza tra *Corydoras aeneus albinus* e *Paracheirodon axelrodi* ($p = 0.252$).

I risultati suggeriscono che la risposta scototassica è modulata non solo dalla colorazione corporea delle specie, ma anche dalla presenza di conspecifici. Le specie con colorazione scura o trasparente mantengono una forte attrazione per le aree scure, mentre le specie con colorazione chiara o iridescente mostrano comportamenti più variabili, particolarmente influenzati dalla socialità.

4. Discussione

Il presente studio mirava a verificare se la preferenza spontanea per le aree più scure esibite dai pesci in nuovi ambienti è modulata dal colore del corpo (esperimento 1) e ad esplorare se la presenza/assenza di altri conspecifici nell'ambiente influisce su questa risposta scototassica (esperimento 2).

Per quanto riguarda il primo esperimento, i risultati sono stati in linea con la maggior parte delle nostre aspettative.

In linea con la letteratura precedente su altre specie, i pesci con un colore del corpo scuro (*Hyphessobrycon megalopterus*) preferivano largamente il compartimento più scuro. Questa tendenza è chiara per tutto il tempo di osservazione, rafforzando l'idea che questa sia una strategia antipredatoria di grande valore in questa specie. Analisi post-hoc hanno mostrato che i pesci con un colore del corpo simile al bianco (*Corydoras aeneus albinus*) avevano una preferenza minore per l'ambiente più scuro. Questa preferenza si è verificata solo nella prima metà del test (blocco 1) ed è scomparsa analizzando l'intero tempo di osservazione. Nascondersi in ambienti bui può offrire benefici anche alle specie di colore bianco, poiché solo una piccola quantità di luce può essere riflessa dal loro corpo e raggiungere la retina dei predatori.

Ritengo però che il vantaggio di stare in un ambiente buio nel caso del *Corydoras aeneus albinus* sia controbilanciato dal mimetismo con il pavimento bianco, portando così ad una scelta complessivamente non significativa per entrambi i compartimenti. Per quanto riguarda i pesci dal corpo largamente trasparente (*Kryptopterus bichirris*), ci aspettavamo una ridotta preferenza per la zona più scura rispetto all'*Hyphessobrycon megalopterus* in quanto anche su uno sfondo bianco un corpo largamente trasparente potrebbe nascondersi parzialmente.

Non abbiamo però trovato questo risultato: mostravano una preferenza costante per il nuoto nell'area più scura e non mostravano alcuna differenza significativa rispetto all'*Hyphessobrycon megalopterus*. Infine, la specie dalla luce iridescente (*Paracheirodon axelrodi*) che rappresenta il caso più impegnativo. In accordo con le nostre aspettative, le analisi post-hoc hanno mostrato che la loro ampiezza di scelta per l'area più scura è inferiore a quella dell'*Hyphessobrycon megalopterus*. Hanno trascorso più tempo nello scompartimento più buio, anche se questa preferenza è emersa solo più tardi, nella seconda parte del tempo di osservazione. L'osservazione del loro comportamento nel nostro apparato

sperimentale suggerisce che questa specie esibisce inizialmente un comportamento tigmotattico. Chiamato anche “abbracciare il muro”, è una risposta di tipo ansioso caratterizzata dalla tendenza a evitare il centro di un ambiente non familiare e a rimanere vicino ai confini (Schnörr, 2012; Treit et al, 1988).

Tale comportamento sembra diventare meno frequente nel corso del tempo di osservazione e nella seconda parte dell'esperimento i pesci iniziano a nuotare preferenzialmente nella zona più scura. In breve, questa specie potrebbe mostrare due comportamenti alternativi quando esplora un ambiente sconosciuto: un comportamento tigmotattico (anche se richiediamo indagini future per testarlo direttamente) e uno scototattico.

Nel secondo esperimento è stato osservato il numero di pesci in gruppo nell'area chiara e in quella buia e sono emerse importanti differenze nel comportamento dei pesci rispetto a quando vengono osservati uno alla volta, un fatto che, a nostra conoscenza, è stato testato solo una volta con il pesce zebra.

L'Hyphessobrycon megalopterus sembrava aumentare la tendenza a rimanere nell'area più buia quando nuotava in un banco, poiché il 99% dei pesci rimaneva nel compartimento più buio per tutto il periodo di osservazione. Data la loro colorazione scura, appare particolarmente adattivo evitare sfondi bianchi, in questo senso il comportamento dei soggetti testati in gruppo potrebbe rappresentare una strategia anti-predatore più efficace. Il comportamento più funzionale osservato all'interno del banco può rappresentare un altro caso del vantaggio del comportamento collettivo nel regno animale. Per spiegare i vantaggi associati alle scelte di gruppo, sono stati proposti due modelli di processo decisionale collettivo. Il primo modello è il cosiddetto principio dei “many wrongs”. (Galton, 1907; Simons, 2004).

Secondo questo modello, un individuo effettua una stima che si avvicina molto a quella corretta. Se gli errori individuali si distribuiscono in modo casuale attorno alla media vera, si annulleranno a vicenda e la performance collettiva sarà più precisa di quella dei singoli membri. Nel caso della risposta scototassia, gli “errori” potrebbero essere rappresentati dalla scelta del compartimento luminoso.

Il secondo modello si chiama “Meritocratic leadership” e si applica se alcuni membri sono più accurati di altri nel portare a termine il compito (Seeley, 1991). Nel nostro contesto sperimentale, il banco godrebbe di un vantaggio a condizione che le decisioni collettive fossero guidate dai suoi membri più performanti (cioè individui in grado di selezionare l’ambiente più oscuro in modo più tempestivo/coerente). Qui non è possibile distinguere tra i due scenari, ma non è da escludere che il comportamento collettivo possa portare vantaggi anche in *Hyphessobrycon megalopterus*, in particolare nel caso dello sfondo più funzionale all'esplorazione di un ambiente non familiare.

Kryptopterus bichirris ha confermato la sua forte tendenza a nuotare nello scompartimento più buio, mostrando un comportamento comparabile sia quando testato individualmente che quando osservato in gruppo. *Corydoras aeneus albinus*, al contrario, si sono distribuiti più spesso nello scompartimento luminoso, a differenza dell'esperimento 1 dove i soggetti non hanno mostrato una preferenza generale ma tendevano comunque a nuotare nello scompartimento più scuro non appena immessi nell'ambiente non familiare. Poiché la differenza principale tra i due esperimenti è l’assenza/presenza di altri compagni sociali, possiamo ipotizzare che la tendenza di *Corydoras aeneus albinus* a nascondersi in un’area più buia sia legata alla presenza di compagni sociali e possa diminuire in funzione della dimensione del gruppo. Esiste la

possibilità che, all'interno di un banco, il mimetismo con il fondo sia più efficace nella zona luminosa, in quanto ogni conspecifico potrebbe contribuire con il suo colore/tessitura a creare un effetto tipo pavimento dove i singoli individui possono mimetizzarsi più efficacemente. Un singolo pesce sullo stesso fondo bianco può essere identificato più facilmente e, quindi, *Corydoras aeneus albinus* potrebbe preferire un'area buia per nascondersi dai predatori.

Analogamente a *Corydoras aeneus albinus*, *Paracheirodon axelrodi* sembrano ridurre la loro preferenza per il compartimento più scuro quando osservati all'interno di un banco. Nella prima parte del tempo di osservazione occupavano chiaramente la zona luminosa mentre, nella seconda parte, cominciavano a manifestare il comportamento stigmatotattico descritto nell'esperimento 1 nuotando lungo i bordi e quindi rimanendo equamente nei due settori. Possiamo supporre che la striscia iridescente lungo il corpo possa essere scarsamente visibile quando un singolo pesce entra in una grotta, ma potrebbe raggiungere una soglia di percezione che può essere percepita dai predatori se più strisce iridescenti si muovono nella stessa grotta. In questo senso, potremmo aspettarci che quanto più numeroso è il gruppo di *Paracheirodon axelrodi*, tanto minore sia la preferenza per le aree più scure.

4.1 Limiti dello studio

In questo lavoro ci siamo riferiti generalmente al 'colore del corpo' ma non abbiamo identificato l'esatta caratteristica percettiva (luminosità, tonalità e saturazione) alla base del comportamento dei pesci né abbiamo distinto se la performance si basa sul colore assoluto della specie o sul contrasto tra colore del corpo e dello sfondo. Inoltre, siamo consapevoli che, nel tentativo di testare il ruolo del colore del corpo/contrasto con lo sfondo, abbiamo selezionato diverse specie, un approccio comunemente utilizzato negli studi sui colori del corpo degli

animali (Bókony, et al; Kenyon et al.) Tuttavia, questo approccio comparativo non può escludere che le differenze tra queste specie siano il risultato della selezione su altri tratti piuttosto che sul colore. Abbiamo selezionato specie appartenenti a due diversi ordini: caraciformi (*Paracheirodon axelrodi* e *Hyphessobrycon megalopterus*) e siluroformi (*Corydoras aeneus albinus* e *Kryptopterus bichirris*). I due ordini divergevano circa 90-100 milioni di anni fa³⁶ ed è facile aspettarsi differenze interspecifiche diverse dal colore del corpo. Detto questo, anche se le quattro specie condividono alcuni colori, sono anche chiari esempi rappresentativi delle quattro categorie cromatiche oggetto di indagine. Non abbiamo potuto testare le ipotesi di questi colori/contrasti con lo sfondo all'interno della stessa specie o di specie strettamente imparentate nel tentativo di limitare le differenze interspecie. Chiediamo che studi futuri estendano l'indagine a più specie all'interno di queste quattro categorie (corpo più scuro, più luminoso, trasparente e iridescente) per confermare se le differenze trovate qui sono il risultato solo del colore/contrasto.

Un altro importante limite dello studio è la difficoltà di confrontare i risultati dei due esperimenti. Poiché il tracciamento automatico dei pesci non era possibile con più pesci nascosti nell'oscurità (Esperimento 2), e dunque, inoltre, abbiamo dovuto registrare una diversa variabile dipendente, la proporzione di pesci trovati nell'area più scura a intervalli costanti (piuttosto che la proporzione del tempo di singolo pesce nel compartimento più scuro della vasca dell'esperimento 1). Questo ci ha impedito di effettuare un confronto diretto (statistico) tra i due esperimenti. Inoltre, l'apparato dell'Esperimento 2 non era una semplice versione in scala di quello utilizzato nell'Esperimento 1 ma differiva rispetto ad alcuni dettagli metodologici. Ad esempio, il diverso livello dell'acqua era necessario per includere più soggetti nella vasca senza alcuno stress significativo per l'animale e per controllare la densità della popolazione. Tuttavia,

non possiamo escludere che questo diverso livello di acqua tra i due esperimenti possa aver influenzato il comportamento esplorativo dei nostri soggetti.

Detto questo, riteniamo che le preferenze dei pesci per i due settori nell'Esperimento 2 fossero inequivocabili per almeno tre specie (*Hyphessobrycon megalopterus* e *Kryptopterus bichirris* e *Corydoras aeneus albinus*) indipendentemente dalla variabile dipendente adottata. Questo studio punta chiaramente all'idea che la risposta scototassica dei pesci (e presumibilmente di altri animali) è lungi dall'essere universale ma dipendente dal contesto ed è influenzata dal colore/contrasto della specie e, presumibilmente, dalla presenza/assenza di altri conspecifici nello stesso ambiente. Le specie che possono anche nascondersi (in gran parte o parzialmente) in un ambiente luminoso possono comunque mostrare una preferenza per l'area più scura, anche se in misura minore.

Inoltre, i pesci possono invertire la loro preferenza quando nuotano in gruppo, probabilmente perché i vantaggi di entrare in aree buie sono controbilanciati da altri vantaggi derivanti dal nascondersi in un banco. Poiché la maggior parte delle specie ittiche sono sociali e nuotano in banchi, il comportamento osservato qui nel contesto sociale può effettivamente riflettere il comportamento esibito da queste specie nel loro ambiente naturale.

Seconda parte

1. Introduzione

Nei pesci, la scototassia si è evoluta principalmente come risposta anti-predatoria, mentre nelle meduse, le risposte luminose sembrano essere più strettamente legate alla selezione di habitat e alla ricerca di cibo, fattori che

possono guidare il comportamento di nuoto verticale e orizzontale in modo flessibile (Hartwick, 1991).

Contrariamente a molte specie di pesci, che si dirigono verso l'ombra per rifugiarsi, alcune meduse sembrano usare la luce, che parrebbe anche influenzare il comportamento migratorio stagionale delle meduse stesse, specialmente in zone costiere ricche di nutrienti, permettendo loro di seguire le concentrazioni di plancton, fondamentali per la loro alimentazione. (Custance, 1964; Parker et al., 2021).

Sebbene però ciò non fornisca alcuna informazione su una preferenza delle meduse per le aree più scure o più chiare.

Per riempire questo divario, noi abbiamo testato la risposta scototassica della medusa *Aurelia aurita*.

A. aurita è una specie cosmopolita, diffusa in particolar modo nell'oceano Atlantico e Pacifico (Michael N. Dawson and David K. Jacobs). In uno studio condotto su una popolazione di *A. aurita* diffusa a Saanich Inlet, un fiordo orientato da nord a sud nella British Columbia, è emerso che, questa popolazione si sposta passivamente principalmente verso nord e sud di notte, ma che durante il giorno nuota attivamente verso sud-est, con il risultato netto che entro la fine dell'estate l'intera popolazione si concentra in due sottogruppi, uno nella baia di Brentwood e l'altro nel braccio di Finlayson (Hamner et al., 1994). Ciò dimostra che queste meduse sono in grado almeno di localizzare una sorgente puntiforme.

Nelle larve di cnidari fototattici, le funzioni fotosensoriali, di ombreggiatura e di guida possono anche essere combinate in una cellula. Nei fotorecettori multifunzionali delle larve della medusa cuboide *Tripedalia cystophora*, un ciglio guida cambia presumibilmente anche il suo angolo di curvatura in caso di illuminazione (Nordström et al. 2003). Questi studi suggeriscono che negli

cnidari, le risposte alla luce coinvolgono meccanismi simili, anche se differenziati: nelle larve della medusa cuboide *Tripedalia*, i fotorecettori multifunzionali si adattano alla luce cambiando la curvatura di un ciglio guida, mentre nelle idromeduse come *Sarsia*, variazioni nell'intensità luminosa influenzano la velocità delle contrazioni natatorie. Da quando Romanes scoprì infatti, che la luce può influenzare la velocità delle contrazioni natatorie in *Sarsia*, questo comportamento è stato studiato più in dettaglio in altre idromeduse (Arkett, 1985; Arkett e Spencer, 1986a,b; Yoshida e Ohtsu, 1973). Questi studi hanno portato alla definizione di una "risposta ombra" o "riflesso ombra", in cui un'improvvisa diminuzione dell'intensità luminosa induce la medusa a compiere alcune rapide contrazioni natatorie.

1.1 Biologia, comportamento e tassie nelle meduse

Le meduse, appartenenti al phylum Cnidaria, sono organismi marini caratterizzati da una struttura anatomica semplice ma dotati di un comportamento complesso.

Rispondono agli stimoli ambientali attraverso movimenti e decisioni che riflettono strategie evolutive sofisticate. Tra queste, la tassia, e in particolare la fototassia, è il meccanismo attraverso cui le meduse si orientano verso o lontano dalle fonti luminose. Alcune specie manifestano una fototassia positiva, spostandosi verso la luce, mentre altre mostrano una fototassia negativa (o scototassia), preferendo aree meno illuminate.

Dal punto di vista anatomico, le meduse hanno un corpo gelatinoso sostenuto dalla mesoglea, una struttura che contiene cellule nervose e muscolari. Questa composizione permette movimenti coordinati e risposte rapide agli stimoli esterni. Le cellule fotorecettive, presenti negli ocelli o in altre strutture sensoriali, sono fondamentali per la percezione della luce. Sensibili a varie lunghezze

d'onda, queste cellule permettono alle meduse di adattarsi alle condizioni luminose dell'ambiente marino (Parker et al., 2021).

Alcune cubomeduse, come *Tripedalia cystophora*, dimostrano comportamenti fototattici complessi che le portano verso aree illuminate, facilitando la caccia in ambienti come le radici delle mangrovie (Hartwick, 1991; Hamner et al., 1995). Questo suggerisce una stretta correlazione tra fototassia, strategie alimentari e selezione dell'habitat.

La fototassia, in effetti, gioca un ruolo cruciale nella regolazione delle attività vitali delle meduse, variando sensibilmente tra le specie. Le cubomeduse, con i loro occhi complessi, non solo percepiscono la luce ma sono anche in grado di distinguere oggetti e direzioni, una capacità fondamentale per la sopravvivenza e la scelta dell'habitat (Hartwick, 1991; Hamner et al., 1995). D'altra parte, molte idromeduse, come *Polyorchis penicillatus*, mostrano scototassia, evitando la luce per sfuggire ai predatori e regolando i movimenti verticali in funzione dei cicli di luce e oscurità, migrando spesso verso acque più profonde durante il giorno (Yoshida e Ohtsu, 1973; Arkett e Spencer, 1986a; Arkett e Spencer, 1986b).

Anche in *Aurelia aurita*, le cellule fotosensibili presenti negli ocelli pigmentati indicano una certa sensibilità alla luce, sebbene non ci siano dati conclusivi sulle sue preferenze luminose. È possibile che questa fotosensibilità influenzi anche i comportamenti migratori, guidando la specie verso aree più illuminate o ombreggiate a seconda delle condizioni ambientali.

Infine, le risposte fototattiche variano a seconda dello stadio del ciclo vitale delle meduse. Nelle larve planule, queste reazioni sono più pronunciate, mentre negli adulti possono essere modulate da fattori ambientali o comportamentali (Nordström et al. 2003). Ciò suggerisce che la luce non sia solo fondamentale per

la navigazione e la migrazione, ma giochi anche un ruolo chiave nella regolazione dello sviluppo precoce delle meduse.

1.2 Filogenesi di *Aurelia aurita*

Forse a causa della sua ubiquità, *A.aurita* è diventato un popolare organismo di ricerca per studi diversi come la chimica delle proteine, lo sviluppo, l'ecologia, l'etologia e l'idrodinamica (Arai, 1997).

A.aurita è familiare anche a non specialisti in quanto è una delle meduse più comunemente esposte negli acquari pubblici.

La sistematica di *A.aurita*, *pertanto*, è di notevole interesse scientifico, economico e generale.

La filogenesi di *Aurelia aurita*, comunemente conosciuta come medusa luna, si colloca nel phylum Cnidaria, uno dei gruppi di animali marini più antichi e diversificati, con origini risalenti a oltre 600 milioni di anni fa. All'interno di questo phylum, *Aurelia aurita* appartiene alla classe Scyphozoa, che include le meduse a vita libera, caratterizzate da un ciclo di vita complesso comprendente fasi sia sessuali che asessuali. Questo ciclo include la formazione di polipi che possono riprodursi asessualmente, generando nuove meduse, un adattamento che aumenta la loro capacità di colonizzare nuovi habitat. (Daly, 2007; Ruppert et al, 2004).

1.3 Albero filogenetico

L'albero filogenetico di *Aurelia aurita* (fig 8) illustra le relazioni evolutive tra diverse classi di Cnidaria. Le meduse luna sono più strettamente correlate ad altre meduse della classe Scyphozoa, ma mostrano anche legami con membri delle classi Hydrozoa e Anthozoa.

Nel contesto dell'albero filogenetico, *Aurelia aurita* si trova in una posizione strategica che dimostra l'evoluzione degli organismi marini dalla forma polipo a quella medusoide. Questa transizione è un aspetto chiave della sua biologia e del suo ciclo di vita, che, come specificato, include fasi sia sessuali che asessuali.

In particolare, la filogenesi di *Aurelia aurita* riflette la sua capacità di adattarsi a vari ambienti marini, dalla zona pelagica a quella costiera.

(Collins et al, 2006).

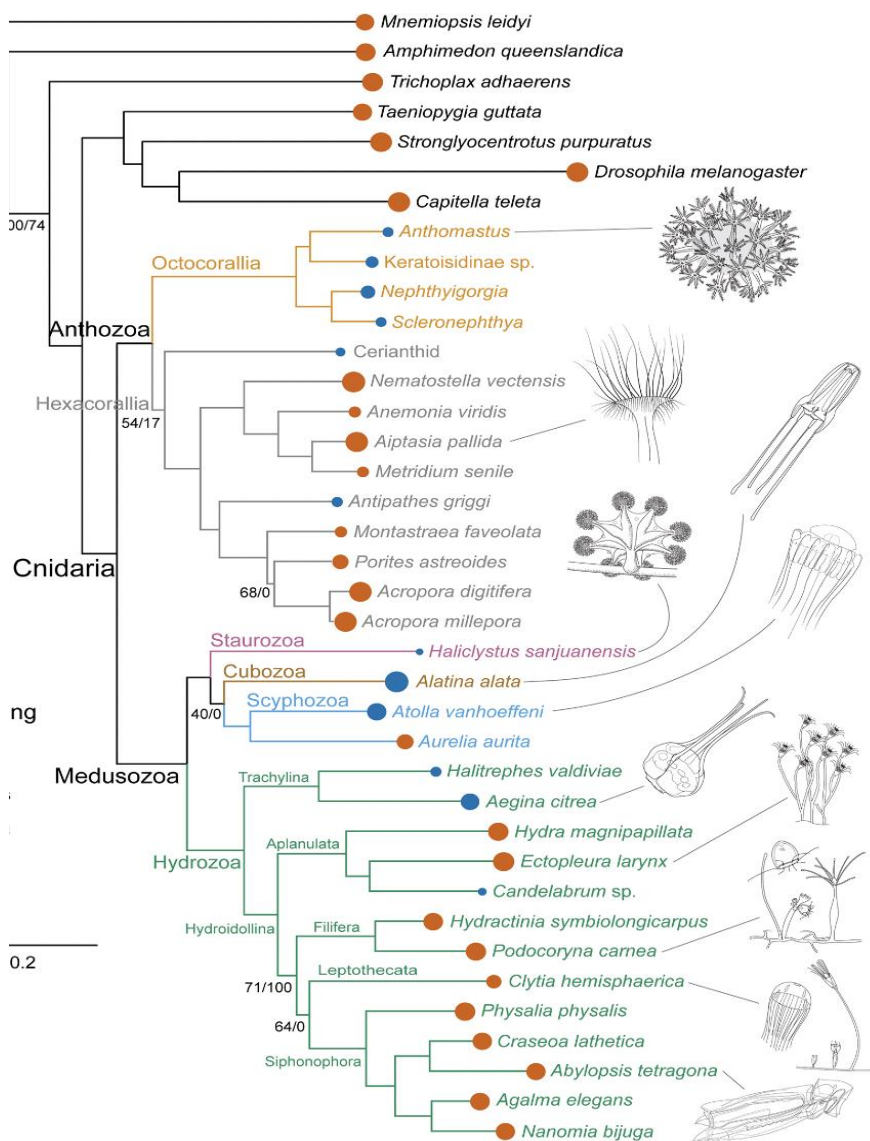


Figura 8: albero filogenetico *Aurelia aurita*

2. Metodi

2.1 Soggetti

Lo studio ha coinvolto un totale di 17 esemplari adulti di meduse appartenenti alla specie *Aurelia aurita*.

I soggetti selezionati per l'esperimento erano individui in stadio medusoide, sessualmente maturi, con un'età stimata tra i 4 e i 12 mesi. Gli esemplari sono stati suddivisi in tre gruppi, ciascuno composto da sei individui. Per l'allevamento, è stata utilizzata una vasca rotonda di tipo "Jellyfish Aquarium O16" (dimensioni: 38 cm x 21 cm), dotata di un sistema di filtraggio biologico integrato. La vasca disponeva inoltre di un sistema di illuminazione a LED multicolore, controllabile tramite telecomando. Le meduse sono state alimentate due volte al giorno con naupli vivi di *Artemia salina*, garantendo un ambiente adeguato al mantenimento delle loro condizioni fisiologiche. L'acqua marina utilizzata per il mantenimento degli esemplari presentava i seguenti parametri: salinità compresa tra 30 e 34 ppt, pH tra 8.0 e 8.3 e una temperatura costante di 20°C.

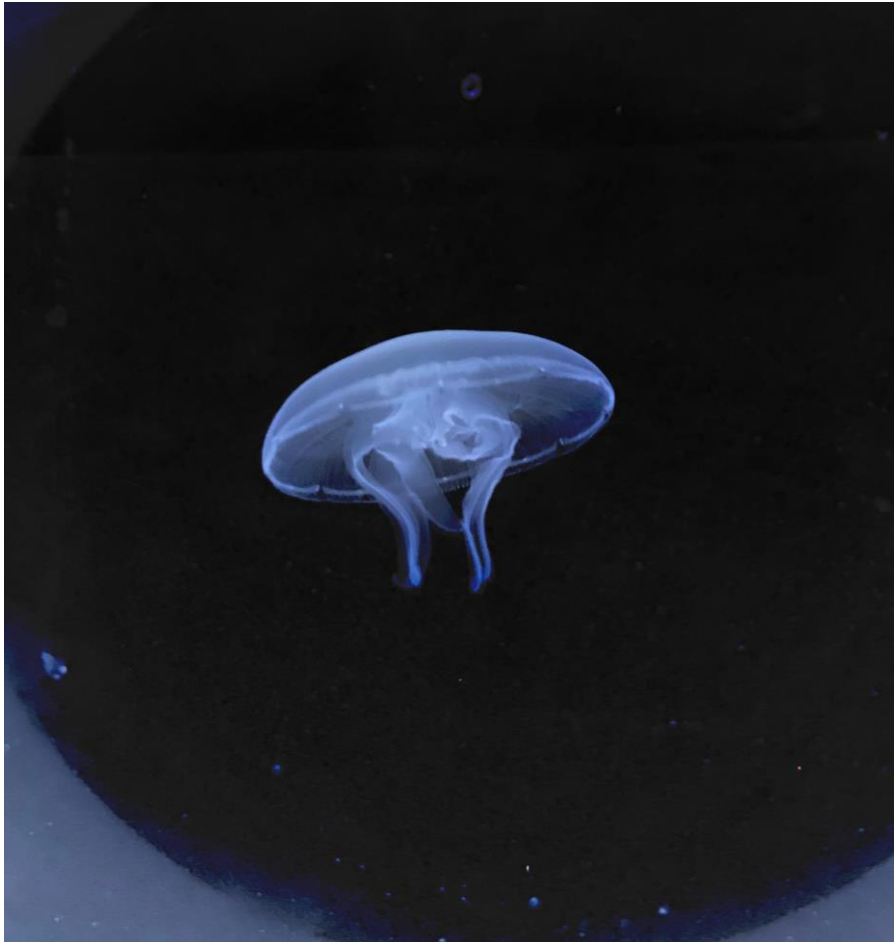


Figura 9: uno degli esemplari di A. aurita osservati in questo studio

2.2 Apparato sperimentale

L'apparato utilizzato nello studio aveva dimensioni di 50x29x32 cm e, come per lo studio sui pesci, è stato suddiviso in due ambienti distinti: uno illuminato e uno scuro. La separazione tra i due ambienti è stata realizzata utilizzando materiale plastico bianco e nero (Poliplack ©), che ha rivestito sia le quattro pareti laterali sia il pavimento della vasca. Metà dell'apparato, corrispondente all'ambiente illuminato, è stata ricoperta con materiale bianco, mentre l'altra metà, destinata all'ambiente scuro, è stata rivestita con materiale nero.

Per garantire un'illuminazione adeguata nella porzione bianca della vasca, è stata posizionata una lampada da 18 W in corrispondenza del vano illuminato, creando così una netta distinzione tra le due aree. L'apparato è stato riempito con 16 cm di acqua marina, mantenuta agli stessi parametri della vasca di riserva, ovvero: salinità compresa tra 30 e 34 ppt, pH tra 8.0 e 8.3 e una temperatura di 20°C.

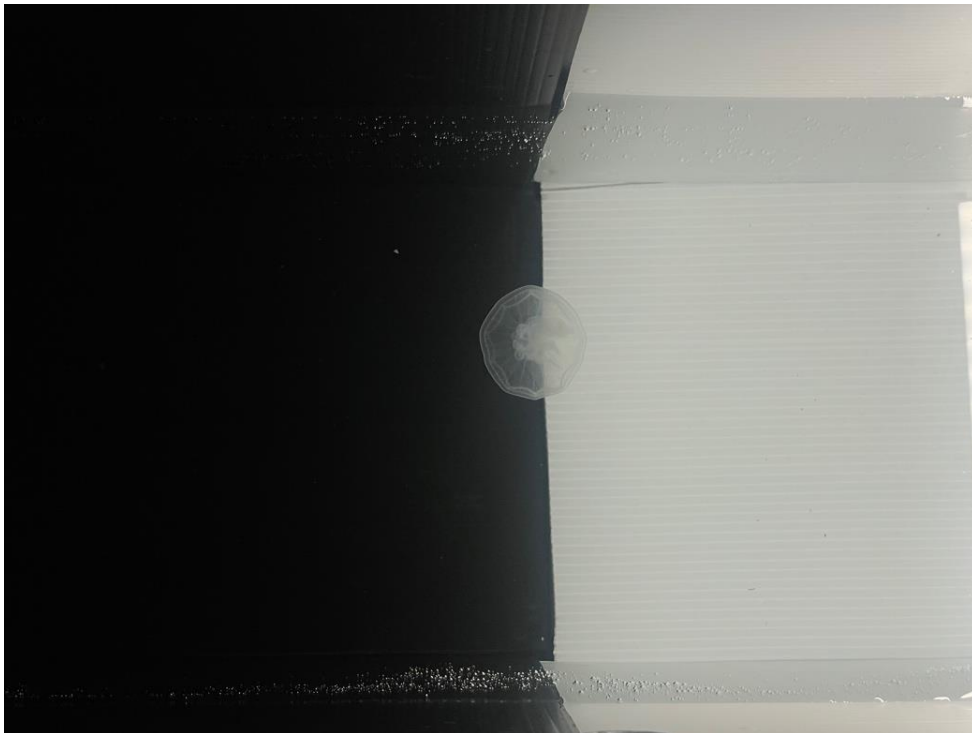


Figura 10: uno degli esemplari di A. aurita durante il test

2.3 Procedura sperimentale

All'inizio di ogni sessione sperimentale, le meduse sono state prelevate singolarmente dalla vasca di stoccaggio utilizzando un mestolo da cucina di plastica e trasferite al centro dell'apparato sperimentale. La posizione dei soggetti all'interno della vasca è stata monitorata per un periodo di 30 minuti da due osservatori indipendenti. Metà delle prove ha previsto l'ambiente più scuro

posizionato a destra, mentre nell'altra metà l'ambiente scuro era situato a sinistra.

Al termine di ogni prova, ogni medusa è stata trasferita in una vasca individuale per garantire l'identificazione precisa degli individui in preparazione per la seconda prova.

La seconda prova è stata condotta dopo un intervallo di 3 ore dalla prima, seguendo la stessa procedura della prova precedente. Tuttavia, in questa seconda sessione, la posizione delle aree luminosa e scura è stata invertita per ciascun soggetto (ad esempio, se nella prima prova l'area scura si trovava a sinistra, nella seconda prova era a destra). Questo accorgimento ha permesso di verificare se il comportamento dei soggetti fosse determinato da una qualche preferenza per un lato dell'apparato (destra-sinistra) indipendentemente dalla posizione dell'ambiente scuro e luminoso.

3. Risultati

3.1 Analisi statistiche

I dati raccolti sono stati sottoposti al test di Shapiro-Wilk per valutare la loro distribuzione. I risultati di questo test hanno indicato una distribuzione normale ($p = 0.393$). Questa condizione di normalità ha giustificato l'adozione di tecniche di analisi parametriche per l'interpretazione dei dati. L'analisi parametrica viene utilizzata in contesti in cui le assunzioni di normalità e omogeneità della varianza sono soddisfatte, poiché in questi casi consente di effettuare inferenze statistiche più robuste e affidabili.

ANOVA

Per esaminare l'influenza di variabili indipendenti sul comportamento delle meduse, è stata condotta un'ANOVA a misure ripetute. Questa analisi ha considerato due fattori principali: **Trial** (primo e secondo trial) e **Tempo** (sei livelli, ognuno rappresentante un intervallo di cinque minuti, per un totale di 6 livelli della variabile).

Effetti principali:

- **Trial:** Non è emerso alcun effetto principale significativo associato ai Trial ($F(1,16) = 0.006$, $p = 0.941$, $\eta^2 < 0.001$). Questi risultati suggeriscono che non ci sono differenze significative nel comportamento delle meduse tra il primo e il secondo trial, indicando una coerenza nel loro comportamento in condizioni sperimentali replicate.
- **Tempo:** L'analisi ha anche mostrato che non vi era un effetto principale significativo in relazione al Tempo ($F(5,80) = 0.259$, $p = 0.934$, $\eta^2 = 0.016$). Questo risultato indica che le meduse hanno mantenuto un comportamento costante attraverso i vari intervalli di tempo considerati, evidenziando una stabilità delle loro risposte in un contesto sperimentale dinamico.

Interazione: Non è stata osservata alcuna interazione significativa tra i fattori Trial e Tempo ($F(5,80) = 0.909$, $p = 0.019$). Questo risultato implica che il comportamento delle meduse non ha mostrato variazioni significative che potessero essere attribuite alla combinazione di questi due fattori. Tale risultato rafforza l'ipotesi di un comportamento omogeneo e ripetibile nel corso degli esperimenti.

Un'altra analisi è stata condotta sulla percentuale complessiva di tempo trascorso dalle meduse in prossimità dell'ambiente più buio. I risultati di un t-test a campione unico hanno rivelato una scelta significativa ($t(16) = -2.340$, $p = 0.033$, d di Cohen = -0.567). Questo risultato indica una preferenza marcata da parte delle meduse per nuotare nell'area più luminosa dell'ambiente sperimentale.

L'effetto osservato può indicare che la luminosità gioca un ruolo cruciale nel comportamento delle meduse, influenzando le loro scelte di habitat. Le implicazioni di questa preferenza sono significative, in quanto confermano i dati osservati in natura (Arkett, 1985; Arkett e Spencer, 1986a,b; Yoshida e Ohtsu, 1973. Parker et al, 2021 Hartwick, 1991; Hamner et al, 1995) secondo cui le meduse sarebbero influenzate da fattori ambientali visivi nei comportamenti, un aspetto che merita ulteriori indagini. La preferenza per ambienti più luminosi può anche avere rilevanza ecologica, influenzando le interazioni con altre specie e la loro distribuzione in habitat naturali.

In sintesi, i risultati dell'analisi hanno dimostrato che il comportamento delle meduse è coerente e stabile nel tempo e tra i trial, con una chiara preferenza per nuotare in ambienti più luminosi. Questi risultati (fig. 11) contribuiscono a una comprensione più profonda dei fattori ambientali che influenzano il comportamento delle meduse e suggeriscono direzioni future per la ricerca in questo ambito. Ulteriori studi potrebbero esplorare i meccanismi biologici alla base di tali preferenze e le implicazioni ecologiche in scenari naturali.

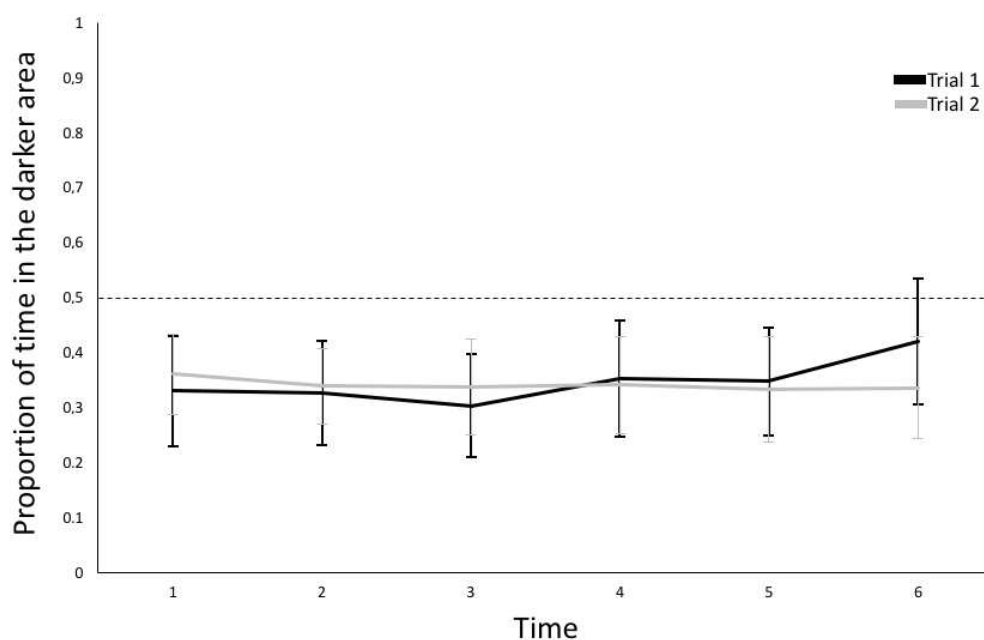


Figura 11: proporzione della scelta per la zona più scura in funzione del tempo. Ogni punto sull'asse X rappresenta blocchi di cinque minuti (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-30). Le linee nere indicano il comportamento delle meduse nella prima prova; la linea grigia indica il loro comportamento nella seconda prova.

4. Discussione

L'analisi dei test fatti su *Aurelia aurita* ci suggeriscono una fototassia positiva, ovvero una preferenza per le zone illuminate, rispetto a quelle meno illuminate/al buio.

In questo caso la fototassia nelle meduse come *Aurelia aurita* parrebbe assumere un ruolo esplorativo e di ricerca alimentare. Questo comportamento le guiderebbe verso aree più illuminate, favorendo l'accesso a zone ricche di nutrienti. Di fatti, diversi studi hanno dimostrato che le meduse tendono a spostarsi verso la superficie durante il giorno, quando la luce solare rende più visibile il plancton e, quindi, accessibili le risorse alimentari (Parker et al., 2021).

La luce non rappresenta quindi per le meduse un segnale di pericolo, come accade invece per molte specie ittiche, bensì una guida ambientale che consente loro di localizzare più facilmente le concentrazioni di plancton sia orizzontalmente che verticalmente nella colonna d'acqua (Sullivan et al., 2018).

Quindi, le meduse sfruttano la luce come una guida ecologica, ottimizzando il proprio posizionamento senza ricorrere a comportamenti evasivi, diversamente da quanto fanno molte specie ittiche. Infatti, dal punto di vista evolutivo, la fototassia nelle meduse appare legata a pressioni selettive differenti rispetto a quelle che hanno portato i pesci a sviluppare la scototassia.

In *Aurelia aurita* e altre meduse, che presentano una trasparenza corporea che funge da mimetismo passivo, un'ambiente più illuminato le rende meno visibili ai predatori.

Infatti, grazie a questa trasparenza, le meduse non necessitano di spostarsi in aree d'ombra per evitare i predatori, il che potrebbe giustificare anche in parte la loro preferenza per le aree illuminate.

In tal modo, la fototassia si traduce in un comportamento vantaggioso, consentendo a queste specie di esplorare e alimentarsi in ambienti superficiali senza aumentare la propria esposizione al rischio predatorio (Hartwick, 1991).

Alcune specie, come le cubomeduse (*Tripedalia cystophora*), sfruttano questa sensibilità luminosa in modo più specifico per orientarsi e cacciare nelle radici delle mangrovie, un ambiente dove il plancton si raccoglie abbondantemente. Queste meduse, dotate di occhi complessi, utilizzano la fototassia non solo per localizzare le risorse alimentari, ma anche per evitare ambienti potenzialmente sfavorevoli, dimostrando così come la risposta alla luce nelle meduse possa assumere ruoli adattativi diversi e molto specifici (Hamner et al., 1995).

Cioè dimostra che la fototassia viene adoperata in modi differenti con un adattamento ecologico che varia tra specie diverse in base alle loro esigenze alimentari e di habitat (Hamner et al., 1995; Parker et al., 2021).

Anche se la fototassia di *Aurelia aurita* appare strettamente legata alla ricerca alimentare, questo comportamento potrebbe avere implicazioni più ampie, influenzando potenzialmente anche i fenomeni migratori delle meduse in risposta ai cicli diurni e stagionali.

È stato osservato che le meduse tendono a spostarsi verticalmente in base alla disponibilità di luce: verso la superficie durante le prime ore del giorno, per sfruttare la presenza di plancton, e verso acque più profonde di notte, dove possono ridurre l'esposizione a predatori. Questo tipo di migrazione verticale, che risponde alle variazioni naturali della luce, può anche supportare le meduse nella regolazione della loro posizione all'interno della colonna d'acqua e nell'ottimizzazione delle risorse trofiche stagionali (Sullivan et al., 2018; Hartwick, 1991).

In conclusione, la fototassia nelle meduse rappresenta un adattamento esplorativo e alimentare che risponde a pressioni ecologiche diverse ed il comportamento fototassico di *Aurelia aurita* rivela una gamma di risposte adattative che si estendono ben oltre la semplice attrazione per la luce, incorporando un insieme complesso di strategie di sopravvivenza e alimentazione legate alla posizione e alla disponibilità delle risorse nell'ambiente marino.

Per migliorare ulteriormente la comprensione della fototassia nelle meduse, futuri studi potrebbero approfondire come *Aurelia aurita* risponde a variabili luminose più complesse e come queste risposte influiscono sulla sua interazione con altre specie e sulla dinamica ecologica.

Infine, le meduse, ed in particolare la specie *Aurelia aurita*, stanno attirando sempre più l'attenzione della comunità scientifica nell'ambito della neurobiologia. Grazie alla loro struttura nervosa semplice, è possibile studiare i neuroni in modo più immediato rispetto ad organismi più complessi. Questo approccio offre un'opportunità unica per esplorare i correlati neurali del comportamento.

Un aspetto interessante è che le meduse possiedono un sistema nervoso diffuso, costituito da una rete di neuroni che consente loro di rispondere agli stimoli ambientali in modo relativamente semplice. Le ricerche in questo campo, come evidenziato in studi recenti suggeriscono che l'approfondimento del comportamento di questi animali potrebbe avere importanti implicazioni per comprendere i meccanismi neurali che sottendono comportamenti più complessi (Pallasdies et al 2019).

Approfondire quest'ambito in questo contesto non solo amplia la nostra comprensione del funzionamento dei sistemi nervosi, ma potrebbe anche essere importante per lo sviluppo di modelli sperimentali innovativi nel campo della neurobiologia.

5. Confronto Finale tra Pesci e Meduse: Strategie di Risposta alla Luce

Come abbiamo visto, l'analisi del comportamento di *Aurelia aurita* evidenzia una forte risposta fototassica positiva, cioè un'attrazione verso la luce, che differisce in modo significativo dai comportamenti osservati nei pesci.

Questo contrasto evidenzia l'importanza degli stimoli luminosi nell'ambiente acquatico e dimostra come specie con ecologie e morfologie distinte abbiano evoluto risposte luminose adattative per massimizzare la propria sopravvivenza e le opportunità ecologiche (Sullivan et al., 2018; Parker et al., 2021).

I pesci, soprattutto quelli con colorazioni corporee scure o evidenti, tendono a utilizzare la scototassia per ridurre l'esposizione ai predatori, sfruttando l'ombra come una protezione naturale nei confronti di potenziali minacce visive. Questo comportamento scototassico risulta più accentuato in contesti sociali o in ambienti in cui la presenza di rifugi e nascondigli è limitata, come si osserva nelle specie che vivono in banchi, dove la socialità amplifica la tendenza a nascondersi (Maximino et al., 2010 Sullivan et al., 2018).

In particolare, specie come *Hyphessobrycon megalopterus*, caratterizzate da colori scuri, sfruttano l'ombra come una strategia di camuffamento, proteggendosi efficacemente dai predatori e riducendo il bisogno di ulteriori meccanismi di difesa. Al contrario, specie con colorazioni più chiare o trasparenti, come *Kryptopterus bicirrhis*, sono meno dipendenti dalla scototassia per la propria sopravvivenza, poiché la loro trasparenza permette di mimetizzarsi naturalmente anche in ambienti più illuminati e torbidi. Di conseguenza, questi pesci riescono a ridurre il rischio di essere individuati dai predatori anche senza ricorrere alla preferenza per le aree ombreggiate, dimostrando come la scototassia non sia un comportamento strettamente universale ma piuttosto una risposta che varia in base alla colorazione e alle necessità specifiche della specie.

Dunque, possiamo notare che, mentre la scototassia nei pesci si manifesta come una strategia prevalentemente anti-predatoria modulata dalla colorazione e dal comportamento sociale, nelle meduse, come *Aurelia aurita*, il comportamento fototassico sembra soddisfare principalmente bisogni di orientamento e alimentazione, riflettendo esigenze diverse da quelle dei pesci.

La fototassia positiva osservata in queste meduse le aiuta a muoversi verso superfici più illuminate, dove le concentrazioni di plancton sono maggiori durante il giorno. La capacità di localizzare le risorse trofiche sfruttando i segnali luminosi

si rivela essenziale per la sopravvivenza delle meduse, poiché consente loro di ottimizzare la raccolta di nutrienti senza dover investire energie in strategie di fuga (Hamner et al., 1994).

Un ulteriore aspetto distintivo analizzato riguardante le meduse è la trasparenza corporea, che fornisce una forma di mimetismo passivo e riduce il bisogno di evitare ambienti luminosi per nascondersi dai predatori.

Un confronto interessante è quello tra la trasparenza corporea di *Aurelia aurita* e quella della specie di pesci trasparenti studiata, *Kryptopterus bicirrhis*, che mette in luce adattamenti ecologici distinti, sebbene entrambi sfruttino la trasparenza per scopi di mimetizzazione. *Kryptopterus bicirrhis*, sono meno dipendenti dalla scototassia per la propria sopravvivenza, poiché la loro trasparenza permette di mimetizzarsi naturalmente anche in ambienti più illuminati e limpidi. Di conseguenza, questi pesci riescono a ridurre il rischio di essere individuati dai predatori anche senza ricorrere alla preferenza per le aree ombreggiate. Tuttavia, rispetto alla medusa, il pesce fantasma è più incline alla scototassia per evitare i predatori. Preferisce quindi ambienti più ombrosi rispetto alla luce diretta, usando la trasparenza per ridurre il rischio di essere individuato, ma con un comportamento meno esplorativo e più legato alla protezione. Questo approccio è particolarmente rilevante per pesci con interazioni sociali complesse, poiché la scototassia può essere influenzata anche dalla presenza di altri conspecifici, come mostrano gli esperimenti in cui *Kryptopterus bicirrhis* in gruppo conferma la sua preferenza per ambienti più scuri.

Questo confronto evidenzia come l'evoluzione abbia portato a strategie adattative altamente specifiche e differenziate tra pesci e meduse per rispondere alla presenza di luce negli ambienti acquatici.

Queste osservazioni sottolineano che, sebbene entrambe le risposte alla luce siano adattamenti evolutivi importanti, esse riflettono diverse pressioni selettive e priorità ecologiche.

6. Fototassia, inquinamento luminoso e prospettive future

L'inquinamento luminoso rappresenta una minaccia antropogenica rilevante per gli ecosistemi acquatici, rendendo essenziale indagarne gli effetti per comprendere a fondo le conseguenze su tali habitat e identificare soluzioni sostenibili (Davies et al, 2014; Longcore & Rich, 2004).

Per inquinamento luminoso si intende l'introduzione artificiale e non naturale di fonti di luce nelle ore notturne, che altera in modo significativo i cicli ecologici di molti organismi (Hölker et al, 2010). In particolare, le specie acquatiche risentono di queste modifiche artificiali attraverso la disgregazione dei loro ritmi circadiani, la compromissione di processi vitali e la modifica dei loro meccanismi di orientamento e difesa, soprattutto per quelle specie che usano la luce come guida (Kyba et al, 2011).

In questo contesto, i risultati della presente ricerca offrono una prospettiva dettagliata sulle risposte fototassiche in specie acquatiche con caratteristiche morfologiche e comportamentali distinte, evidenziando come la fototassia e la scototassia possano agire come adattamenti fondamentali per la sopravvivenza (Maximino et al., 2010; Blaser et al., 2012).

Aurelia aurita, una medusa che presenta una marcata fototassia positiva, risulta attratta dalla luce, un comportamento che, in presenza di illuminazione artificiale, può diventare disorientante e dannoso.

L'inquinamento luminoso si rivela particolarmente invasivo nelle aree costiere e nei porti, in cui la presenza di luce artificiale continua provoca alterazioni nei comportamenti di molte specie acquatiche (Davies et al., 2014). Ad esempio, le specie che seguono una fototassia positiva, come i plancton e le meduse, subiscono alterazioni nella migrazione verticale giornaliera, fenomeno cruciale per il mantenimento delle catene trofiche e degli equilibri dell'ecosistema (Frank, 1988; Longcore & Rich, 2004). La migrazione verticale, che consente a questi organismi di risalire verso la superficie durante il giorno per poi ridiscendere nelle acque profonde di notte, è regolata dalla disponibilità di luce e consente di accedere alle risorse alimentari minimizzando il rischio di predazione (Champagne, 2010). L'illuminazione artificiale altera questo ciclo naturale, riducendo la funzionalità della catena alimentare e la dinamica dei nutrienti nelle acque superficiali, con effetti destabilizzanti per l'intero ecosistema.

La ricerca mette in evidenza anche come la modulazione delle preferenze luminose sia fortemente influenzata dal colore corporeo e dal comportamento sociale delle specie studiate, suggerendo che gli effetti dell'inquinamento luminoso possano variare notevolmente in base alle caratteristiche morfologiche delle specie coinvolte. Specie con colorazioni scure o trasparenti mostrano una tendenza più elevata verso la scototassia come meccanismo difensivo. Tuttavia, in presenza di luce artificiale costante, tali preferenze possono essere compromesse, rendendo il comportamento difensivo meno efficace.

Inoltre, la compromissione della scototassia nei contesti sociali, in cui le specie si muovono in banchi, altera le dinamiche di mimetismo e protezione, riducendo le capacità anti-predatorie in habitat costantemente illuminati.

Un possibile contributo che questo studio offre consiste nella capacità di analizzare e comprendere questi meccanismi comportamentali, permettendo di mitigare gli effetti dell'inquinamento luminoso.

È infatti essenziale identificare le specie particolarmente vulnerabili a tali alterazioni e analizzare le condizioni di illuminazione ottimali per limitare il danno agli ecosistemi acquatici.

In sintesi, l'inquinamento luminoso rappresenta una sfida urgente e complessa per le specie acquatiche e i loro ecosistemi. La ricerca svolta, evidenziando la varietà di risposte luminose nelle specie studiate e l'importanza di tali risposte per la loro sopravvivenza, fornisce un potenziale contributo alla comprensione dei comportamenti fototassici e scototassici e come questi possono essere influenzati da fattori antropogenici, con l'obiettivo di preservare la resilienza degli ecosistemi acquatici attraverso una gestione consapevole e sostenibile dell'illuminazione artificiale.

BIBLIOGRAFIA

1. Adam T. Greer, Luciano M. Chiaverano et al. (2017). *Ecology and behaviour of holoplanktonic scyphomedusae and their interactions with larval and juvenile fishes in the northern Gulf of Mexico.*
2. Altermatt, F., & Ebert, D. (2016). *Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution.* *Biology Letters*, 12(4), 20160111.
3. Arkett, S.A. & Spencer, A.N. (1986a). *Neural control of swimming in medusae: phototaxis in hydromedusae.*
4. Arkett, S.A. & Spencer, A.N. (1986b). *The effect of light on the behavior of the hydromedusa, Polyorchis penicillatus.*
5. Arai, M.N., Chapman & Hall (1997). *A Functional Biology of Scyphozoa.*
6. Betancur-R, R., et al. (2017). *Phylogenetic classification of bony fishes.*
7. Bisazza, A., et al. (2014). *Collective enhancement of numerical acuity by meritocratic leadership in fish.*
8. Bókony, V., Gáramszegi, L. Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A. *Testosterone and melanin-based black plumage coloration: A comparative study.*
9. Blaser, R. E., & Rosemberg, D. B. (2012). *Measures of anxiety in zebrafish (Danio rerio): Dissociation of black/white preference and novel tank test.*
10. Broom, M., & Ruxton, G. D. (2005). *Evolution of antipredator strategies.*
11. Brown, C., & Braithwaite, V. A. (2005). *Effects of predation pressure on the cognitive performance of fish.*
12. Champagne, D. L., Hoefnagels, C. C., De Kloet, R. E., & Richardson, M. K. (2010). *Translating rodent behavioral repertoire to zebrafish (Danio rerio): Relevance for stress research.*
13. Chen, W. J., Lavoué, S., & Mayden, R. L. (2013). *Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei).*

14. Collins, A. G., McFadden, C. S., & McClintock, J. B. (2006). *Evolution of the Cnidaria and the Origin of the Medusozoa: New Insights from Molecular Data.*
15. Crawford, C. S. (1981). *Biology of Desert Invertebrates.*
16. Custance, D. (1964). *Studies on the strobilation of Aurelia aurita under light conditions.*
17. Daly, M., Brugler et al. (2007). *The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus.*
18. Doran, C., et al. (2022). *Fish waves as emergent collective antipredator behavior.*
19. Davies, T.W., Duffy, J.P., Bennie, J., & Gaston, K.J. (2014) - *The nature, extent, and ecological implications of marine light pollution. Frontiers in Ecology and the Environment.*
20. Eisenbeis, G. (2006). *Artificial night lighting and insects: Attraction of insects to streetlamps in a rural setting in Germany.* Ecological Consequences of Artificial Night Lighting.
21. Endler, J. A. (1981). *Natural selection and color patterns in poeciliid fishes.*
22. Endler, J. A. (1983). *Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes.*
23. Fabian Pallasdies (2019) *From single neurons to behavior in the jellyfish Aurelia aurita.*
24. Ferrari, M. C., Manek, A. K., & Chivers, D. P. (2015). *Temporal variability in predation risk: Antipredator responses under the threat of predation.*
25. Felipe Zapata et al. (2015). *Phylogenomic Analyses Support Traditional Relationships within Cnidaria.*
26. Frank, K. D. (1988). *Impact of outdoor lighting on moths: An assessment.*
27. Froese, R., & Pauly, D. (2024). *FishBase. World Wide Web electronic publication.*

28. Galton, F. *Voxpopuli*. (1907), Nature.
29. Gaston, K.J., Bennie, J., Davies, T.W., & Hopkins, J. (2013) - *The ecological impacts of nighttime light pollution: A mechanistic appraisal*.
30. Gimeno, E., Quera, V., Beltran, F. S., & Dolado, R. (2016). *Differences in shoaling behavior in two species of freshwater fish (Danio rerio and Hyphessobrycon herbertaxelrodi)*.
31. Hamner, W.M. et al. (1994). *Sun-compass migration by Aurelia aurita (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia*.
32. Hartwick, R. (1991). *Observations on the behavior of cubomedusae in response to light stimuli*.
33. Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E.K., & Tockner, K. (2010) - *Light pollution as a biodiversity threat*.
34. Kamimura, T., & Yoshida, T. (2005). *Orientation and phototaxis in adult dung beetles, Aphodius ater (Scarabaeidae)*.
35. Kenyon, H. L. & Martin, P.R. *Color as an inter specific badge of status: A comparative test*.
36. Lundberg, J. G. (1993). *African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm*.
37. Longcore, T., & Rich, C. (2004). *Ecological light pollution*.
38. Maximino, C., Marques de Brito, T., Dias, C. A. G. D. M., Gouveia Jr, A., & Morato, S. (2010). *Scototaxis as anxiety-like behavior in fish*.
39. Maximino, C., Silva, R. X., Lima, M. G., & Morato, S. (2007). *A comparative analysis of the preference for dark environments in five teleosts*.
40. Michael N. Dawson and David K. Jacobs *Molecular Evidence for Cryptic Species of Aurelia aurita, Cnidaria, Scyphozoa*.
41. Miller, N., & Gerlai, R. (2011). *Shoaling in zebrafish: what we don't know*.

42. MN Dawson, DK Jacobs (2001). *Molecular Evidence for Cryptic Species of Aurelia aurita.*
43. Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World.*
44. Nordström et al. (2003). *A simple visual system without neurons in jellyfish larvae.*
45. Papi, F. (1955). *The behaviour of certain beetles attracted to light.*
46. Parker, L. C., Allen, R. M., & Gage, J. D. (2021). *The roles of light and chemical cues in the foraging behavior of jellyfish.*
47. Pamela E. Moriarty et al. (2012). *Vertical and horizontal movement patterns of scyphozoan jellyfish in a fjord-like estuary.*
48. Pitcher, T. J., & Parrish, J. K. (1993). *Functions of shoaling behaviour in teleosts.*
49. Roberts, G. (1986). *Why individual vigilance declines as group size increases.*
50. Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry.*
51. Ruppert, E.E., Fox, R.S., & Barnes, R.D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach (7th Edition).*
52. Schnörr, S.J., Steenbergen, P.J., Richardson, M.K., & Champagne, D. (2017). *Measuring thigmotaxis in larval zebrafish.*
53. Seeley, T., Camazine, S., & Sneyd, J. (1991). *Collective decision-making in honey bees: How colonies choose among nectar sources.*
54. Simons, A.M. (2004). *Many wrongs: The advantage of group navigation.*
55. Sowig, P. (1995). *Habitat selection and competition in coprophagous beetles: The effect of soil type on the coexistence of two species of Aphodius.*
56. Stevens, M., & Merilaita, S. (2011). *Animal camouflage: Mechanisms and function.*
- Sullivan, J. P., Hargis, T. H., & Rouse, G. W. (2018). *Sensory biology of jellyfish: the role of light detection in the behavior and ecology of medusae.*

57. Treit, D. & Fundytus, M. (1988). *Thigmotaxis as a test for anxiolytic activity in rats.*
58. Wallace, K. J., & Hofmann, H. A. (2021). *Decision-making in a social world: Integrating cognitive ecology and social neuroscience.*
59. Wright, D., Rimmer, L. B., & Butlin, R. K. (2003). *Mate choice, multiple cues, and genetic isolation between populations of *Gasterosteus aculeatus* in different habitats.*
60. Yoshida, M. & Ohtsu, K. (1973). *Photoreception in hydromedusae.*
61. Yack, J. E. (2004). *The structure and function of auditory chordotonal organs in insects.*