

UNIVERSITÀ DI PISA

Dipartimento di Biologia

CORSO DI LAUREA MAGISTRALE IN CONSERVAZIONE ED EVOLUZIONE

Orientamento migratorio del piovanello comune
(*Calidris ferruginea*): esperimenti di conflitto tra
riferimenti visivi e magnetici

Relatori:

Dott. Dimitri Giunchi
Dott. Lorenzo Vanni

Candidato:

Sarah Isabelle Formento

Anno accademico 2012/2013

INDICE

Riassunto	1
Abstract	3
1. Introduzione	5
1.1 Le bussole	6
1.1.1 Bussola magnetica	6
1.1.2 Bussola stellare	9
1.1.3 Bussola solare	10
1.1.3.1 Luce polarizzata	12
1.2 Rapporti gerarchici tra le bussole	16
1.3 Esperimenti di orientamento nei Caradriformi	18
1.4 Scopo della tesi	20
2. Materiali e metodi	21
2.1 Specie	21
2.2 Area di studio	25

2.3 Esperimenti	26
2.3.1 Cattura e mantenimento in cattività	26
2.3.2 Protocollo sperimentale	28
2.3.3 Apparato sperimentale	29
2.4 Analisi dei dati	35
2.5 Risultati attesi	37
3. Risultati	39
4. Discussione	47
Letteratura citata	55
Appendice	65

RIASSUNTO

Per determinare e mantenere la rotta di migrazione gli uccelli utilizzano numerose bussole basate su riferimenti di diversa natura, tra cui il campo geomagnetico e i riferimenti di tipo astronomico. L'uso di molteplici informazioni orientanti richiede tuttavia che i diversi sistemi siano calibrati tra loro e probabilmente organizzati secondo un ordine gerarchico. Le relazioni tra le diverse bussole vengono comunemente indagate mediante esperimenti di conflitto (cue-conflict), in cui gli individui sperimentali vengono esposti a informazioni direzionali non coerenti per comprendere quale bussola venga scelta come riferimento primario e se questa scelta sia seguita da una ricalibrazione delle altre bussole. Le conoscenze attuali su questi meccanismi di orientamento sono ad oggi oggetto di dibattito e quasi interamente basate su studi condotti su migratori notturni appartenenti all'ordine dei Passeriformi, mentre sono state relativamente poco indagate in altri ordini.

Gli scopi della presente tesi sono stati: 1) validare una metodologia innovativa per la registrazione dell'orientamento migratorio in cattività tramite strumenti di registrazione video; 2) indagare i rapporti gerarchici tra le informazioni fornite dal campo magnetico terrestre e quelle fornite dalla luce polarizzata su esemplari di piovanello comune (*Calidris ferruginea*), un migratore a lungo raggio appartenente all'ordine dei Charadriiformi e alla famiglia degli Scolopacidi. I soggetti sperimentali sono stati catturati durante la migrazione primaverile 2013 nelle zone umide del Parco Regionale Migliarino San Rossore Massaciuccoli (Pisa) mediante l'utilizzo di reti verticali (mist-nets) e l'ausilio di richiami acustici. Dopo le procedure standard di inanellamento e rilievo dei dati biometrici gli animali sono stati trasportati ai laboratori di Arnino dell'Università di Pisa, dove sono stati collocati in apposite gabbie di legno ed alimentati con larve della farina (*Tenebrio molitor*) ed acqua *ad libitum*. Le gabbie sono state posizionate all'interno di una stanza illuminata artificialmente seguendo il fotoperiodo naturale, senza alcun tipo di accesso agli stimoli astronomici.

Dopo un minimo di tre giorni di cattività, i piovanelli sono stati saggiati al tramonto in assenza di stimoli visivi per verificarne l'orientamento basato sul campo geomagnetico; a questo scopo sono stati utilizzati imbuti di Emlen opportunamente modificati con l'installazione di videocamere ad infrarossi in modo da poter registrare in dettaglio il pattern di inquietudine migratoria dei soggetti sperimentali. Gli animali che hanno esibito una chiara preferenza direzionale sono stati in seguito sottoposti ad una situazione di conflitto, in cui le informazioni derivate dal campo magnetico locale non coincidevano con quelle indicate dalle informazioni visive. Tale conflitto è stato ottenuto ponendo i soggetti sperimentali in una gabbia situata all'interno di un'arena provvista di filtri polarizzanti, orientati in maniera tale da realizzare una banda di massima polarizzazione del cielo al tramonto deviata di $\pm 90^\circ$ rispetto a quella naturale. L'orientamento di questi animali è stato nuovamente saggiato nelle medesime condizioni del 1° test, in modo da valutare la coerenza delle scelte direzionali esibite prima e dopo l'esposizione al conflitto. I filmati ottenuti nei vari test sono stati esaminati in modo da valutare la distribuzione dei movimenti dei piovanelli e la loro variabilità è stata analizzata mediante tecniche di statistica circolare. Nel complesso i nostri risultati dimostrano che i piovanelli hanno esibito un'attività orientata in condizioni di cattività e che, come è stato precedentemente dimostrato per altre specie di limicoli, sono in grado di percepire il campo geomagnetico e di orientarsi in presenza di cielo coperto. A seguito del conflitto i piovanelli non hanno mostrato una ricalibrazione della bussola magnetica; questo risultato non conferma alcune recenti evidenze in cui è emersa una ricalibrazione della bussola magnetica sul pattern di luce polarizzata in animali esposti a conflitto durante il periodo migratorio. Tuttavia, normalizzando a 180° le differenze individuali tra 2° e 1° test, non si può escludere una sorta di influenza della luce polarizzata sulle scelte direzionali degli animali. I dati ottenuti rappresentano una delle pochissime evidenze sperimentali raccolte sull'orientamento migratorio dei Caradriformi e, in particolare, sui rapporti gerarchici tra le varie bussole usate da questi animali durante i loro estesi spostamenti migratori.

ABSTRACT

Migratory orientation of Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*): cue-conflict experiments between visual and magnetic cues

Migratory birds use different compass information based on different references, as geomagnetic and astronomic cues, to select and keep the migratory direction. These different compasses have to be organized in a hierarchical order and maybe must be calibrated with respect to a common reference system. The relationships between the different compasses are traditionally investigated by cue-conflict experiment, in which individuals are exposed to conflicting directional information in order to understand which cue is chosen as the primary reference and if this choice is followed by a recalibration of other compasses. The present knowledge of these migratory orientation mechanisms is still the subject of a debate and is largely based on cage experiments with nocturnally migrating passerines, while the investigation in the other orders is rather less substantial.

The aims of this thesis were: 1) to validate an innovative methodology to study birds' migratory orientation in captivity through video recording instruments ; 2) to investigate the hierarchical relationships between the information provided by the earth's magnetic field and the one given by the polarization pattern of the sky in the Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*), a migratory long-distance species belonging to the order of Charadriiformes and the family of Scolopacidae.

Experimental subjects were mist-netted during spring migration 2013 in the Migliarino San Rossore Massaciuccoli Regional Park (Pisa), kept in captivity in wooden cages and fed with meal worms (*Tenebrio molitor*) and water *ad libitum*. The cages were placed in a room with artificial light following the natural photoperiod, without any kind of access to astronomic cues.

After a minimum of three days of captivity the curlew sandpipers were tested for orientation at sunset under simulated overcast conditions in order to check the orientation based on the geomagnetic field. We used modified Emlen funnels

with the installation of infrared cameras to record bird's migratory restlessness movements. The animals which exhibited a clear directional preference were subsequently exposed to a conflicting situation, in which the information derived from the local magnetic field did not coincide with those indicated by the visual cues. Such conflict has been carried out using a cage provided with polarizing filters, oriented in such a way to realize a band of maximum polarization of the sky at sunset deviated by $\pm 90^\circ$ with respect to the natural one. The orientation of the animals was tested again in the same conditions of the first test, in order to evaluate the consistency of the directional choices exhibited both before and after the exposure to conflict. The videos obtained from all tests were analyzed in order to evaluate the distribution of the movements of the curlew sandpipers and their variability was analyzed using circular statistical techniques.

Our results demonstrate that the sandpipers showed a good oriented activity in captivity conditions and that, as it has been previously demonstrated for other species of waders, they are able to feel the geomagnetic field and to orient themselves under an overcast sky. The sandpipers did not show a recalibration of the magnetic compass; this result does not confirm some recent evidence that showed a recalibration of the magnetic compass on the skylight polarization pattern.

However, normalizing at 180° individual differences between the 2nd and the 1st test, we cannot exclude a certain kind of influence of the polarized light on the animals' directional choices. These data represent one of the few experimental evidence gathered about the migratory orientation of Charadriiformes and, in particular, on the hierarchical relationships between the different compasses used by these animals during their extensive migratory movements.

1. INTRODUZIONE

A causa della diversità delle innumerevoli forme di spostamento degli animali non è facile formulare definizioni univoche dei fenomeni migratori. La descrizione più generale proviene da Baker (1978), che definisce la migrazione come "l'atto del movimento da un'unità spaziale ad un'altra". Questa definizione ha il vantaggio di non escludere alcuna forma di spostamento; vengono, infatti, inclusi molti movimenti locali e quotidiani, come ad esempio le escursioni sul territorio alla ricerca del cibo, che molti ornitologi esiterebbero ad inserire nella definizione di migrazione. In ambito ornitologico per migrazione si intende usualmente il movimento regolare e stagionale controllato da un ritmo endogeno tra aree riproduttive e aree non riproduttive (Salewski and Bruderer, 2007).

Un aspetto molto importante relativo alla migrazione riguarda le problematiche legate all'orientamento e alla navigazione, intesa come la capacità di raggiungere una meta spazialmente definita e circoscritta pur non avendo contatti sensoriali con essa (Schöne, 1984; Papi, 1991; Able, 2000).

E' stato dimostrato che esiste una differenza nella modalità di navigazione tra individui giovani e adulti (Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007). I giovani alla prima migrazione, che non hanno mai avuto esperienza né del sito da raggiungere né della rotta da intraprendere, si avvalgono di un sistema navigazione vettoriale (*vector navigation*), sono cioè in possesso di informazioni genetiche che specificano la durata e la direzione del volo migratorio (Berthold, 1991). Gli adulti, che invece hanno già acquisito esperienza dagli spostamenti migratori precedenti, utilizzano un sistema chiamato vera navigazione (*true-navigation*; Papi, 1992; Bingman and Cheng, 2005). Come proposto dal modello "map and compass" di Kramer (1953), questo meccanismo di navigazione implica una prima fase (fase di mappa) in cui l'animale stabilisce la propria posizione rispetto alla meta, e una successiva fase (fase di bussola) in cui viene determinata e assunta la direzione migratoria.

1.1 Le bussole

Le bussole biologiche sono dei sistemi utilizzati dagli animali per assumere e mantenere una determinata direzione nello spazio in assenza di riferimenti geografici. Gli uccelli, durante le loro migrazioni, utilizzano diverse bussole basate su riferimenti di diversa natura, tra cui il campo geomagnetico e i riferimenti di tipo astronomico (Kramer, 1953; Sauer, 1957; Wiltschko, 1968; Emlen, 1975; Able, 1982; Moore, 1987; Schmidt-Koenig, 1990; Phillips and Moore, 1992; Wiltschko and Wiltschko, 1996).

1.1.1 Bussola magnetica

La bussola magnetica si basa sulle informazioni provenienti dal campo magnetico terrestre. La terra è paragonabile ad un grande dipolo magnetico, le cui linee di forza escono dalla superficie terrestre a livello del polo Sud magnetico e rientrano a livello del polo Nord magnetico, mostrando caratteristici angoli di inclinazione (angolo tra il vettore magnetico e la sua componente orizzontale). Tale inclinazione cambia alle diverse latitudini: valori minimi (0°) all'equatore, dove le linee di campo corrono in modo parallelo alla superficie terrestre, e valori massimi (90°) ai poli, dove le linee intersecano verticalmente la superficie terrestre (da Wiltschko and Wiltschko, 1996); (Figura 1.1). La declinazione, angolo formato tra i poli magnetici e quelli geografici, presenta valori significativi a livello dei poli e diventa trascurabile a latitudini più basse. L'intensità totale del campo magnetico decresce gradualmente, in maniera simmetrica nei due emisferi, da valori massimi di circa 60.000 nT ai poli a valori minimi di circa 30.000 nT all'equatore magnetico. Questo pattern generale può essere alterato da un certo numero di irregolarità spaziali; ad esempio, la presenza di rocce magnetiche può creare zone di anomalia magnetica dove il campo assume valori che si discostano dal suo normale andamento (da Wiltschko and Wiltschko, 1996).

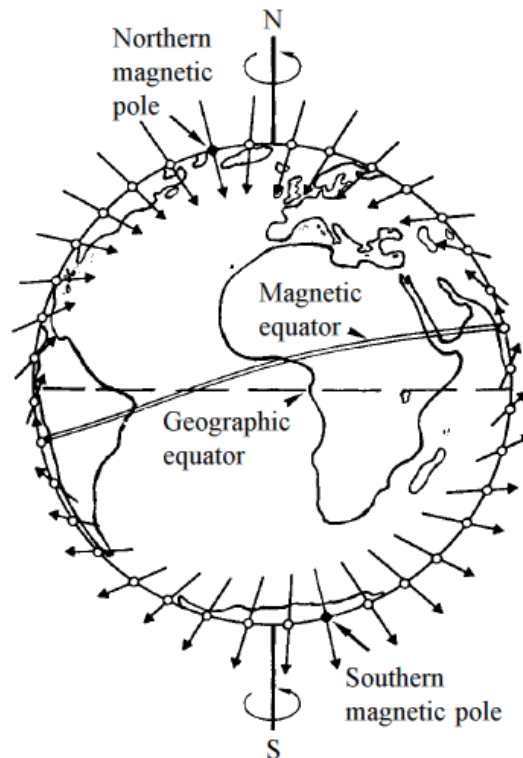


Figura 1.1 Rappresentazione schematica della terra e del suo campo magnetico (da Wiltschko e Wiltschko, 1996)

L'utilizzo di una bussola magnetica è stato dimostrato per la prima volta in esperimenti condotti su esemplari di pettirosso (*Erithacus rubecula*). Questi animali testati in presenza di un campo magnetico di intensità uguale a quella normale, ma con il Nord magnetico ruotato di $\pm 90^\circ$, hanno mostrato un orientamento coerente con lo sfasamento del campo magnetico (Wiltschko, 1968).

La bussola magnetica risulta funzionare come una "bussola ad inclinazione", in cui la direzione dei poli non è determinata in base alla polarità, ma in base all'inclinazione delle linee del campo magnetico. Per mezzo di tale bussola gli uccelli non distinguono tra Nord e Sud, ma tra direzione "verso il polo" quando seguono l'inclinazione delle linee di forza e direzione "verso l'equatore" quando seguono la direzione opposta (Wiltschko and Wiltschko, 1996); (Figura 1.2).

All'equatore magnetico l'inclinazione del campo magnetico è nulla; per questo motivo le specie che migrano tra emisfero boreale e quello australe non possono utilizzare questo tipo di bussola in tale zona. Per mantenere lo stesso orientamento devono ricorrere a qualche riferimento di tipo visivo per poi rovesciare, dopo l'attraversamento dell'equatore, la reazione all'angolo delle linee di forza del campo magnetico (Beason, 1992; Wiltschko and Wiltschko, 1992).

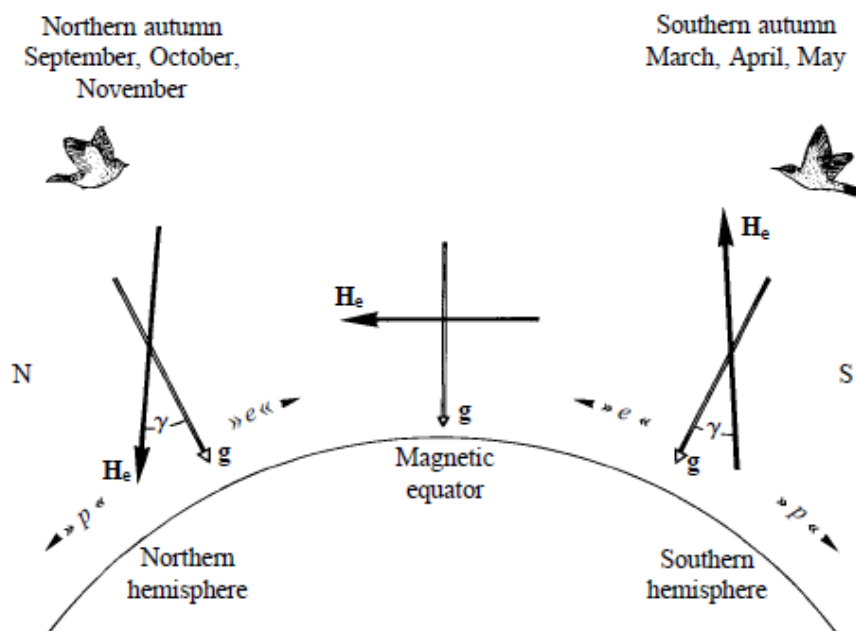


Figura 1.2 Utilizzo della "bussola ad inclinazione". **N**, **S**: Nord e Sud magnetico; **H_e**: vettore del campo magnetico; **g**: vettore gravità; **>>p<<**: direzione "verso il polo"; **>>e<<**: direzione "verso l'equatore" (da Wiltschko and Wiltschko, 1996)

1.1.2 Bussola stellare

I meccanismi di orientamento basati sulle stelle svolgono un ruolo rilevante in animali che migrano di notte, come ad esempio molte specie di Passeriformi. La scoperta di tale bussola è da attribuire a Franz Sauer (1957), che per primo ha valutato l'orientamento degli uccelli sotto il cielo stellato di un planetario in cui è stato modificato l'aspetto della volta celeste.

Gli esperimenti più conclusivi sono stati condotti da Stephen T. Emlen su esemplari giovani di ministro (*Passerina cyanea*) allevati in cattività. Se tenuti all'aperto o in planetari che riproducevano un cielo artificiale corrispondente a quello reale, questi uccelli hanno mostrato, una volta testati durante la migrazione autunnale, una direzione preferenziale corretta rivolta verso Sud. Invece, allevati in planetari che riproducevano un cielo ruotato di 180° rispetto a quello naturale, la loro direzione di orientamento è stata ruotata in maniera corrispondente (Emlen, 1967); (Figura 1.3).

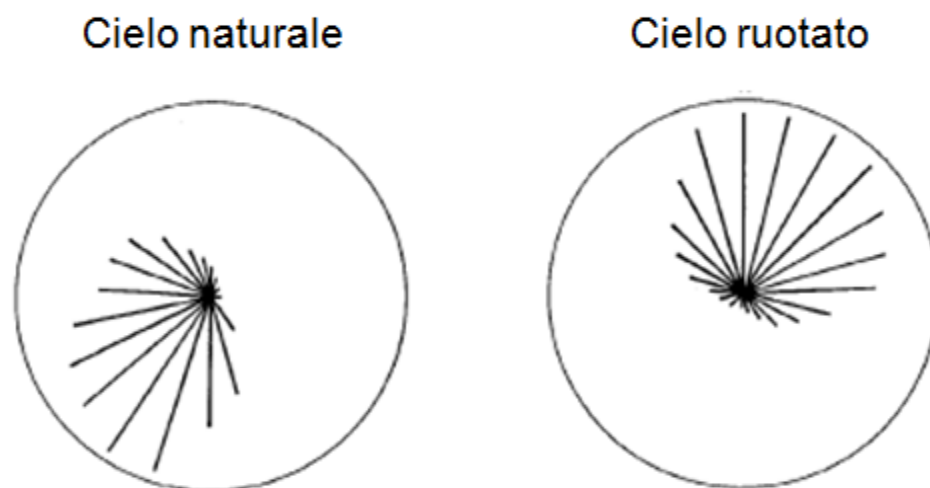


Figura 1.3 Orientamento dei giovani di ministro in presenza di un cielo corrispondente a quello naturale (a sinistra) e orientamento in presenza di un cielo ruotato di 180° (a destra) (da Emlen, 1967)

Attraverso ulteriori studi (Emlen, 1970) è stato dimostrato che, pur essendoci una conoscenza innata del pattern stellare, la posizione del centro di rotazione (posizione del Nord) è appresa; questo apprendimento avviene osservando il pattern di rotazione apparente della volta celeste quando gli animali sono ancora nel nido. È stato inoltre dimostrato che il vero sistema di riferimento per l'orientamento con la bussola stellare non è tanto un preciso pattern di stelle, ma la percezione di un movimento rotatorio apparente della volta del cielo intorno ad un centro indicante il Nord geografico (Emlen, 1970). Questi risultati sperimentali hanno ricevuto conferma da esperimenti condotti sui beccafichi (*Sylvia borin*) saggiati sotto un cielo artificiale semplificato composto da sole 16 sorgenti luminose disposte lungo una circonferenza che ruotava attorno al proprio centro. Gli individui sperimentali hanno mostrato un angolo di orientamento coerente con quello atteso, dimostrando che l'assenza delle normali costellazioni era del tutto irrilevante (Wiltschko et al., 1987). Questo meccanismo di orientamento basato sulle stelle non sembra avere natura cronometrica, ovvero non sembra richiedere una compensazione delle variazioni di azimuth delle stelle.

1.1.3 Bussola solare

Il Sole costituisce un importante punto di riferimento per gli uccelli in migrazione durante le ore diurne. I primi studi in questo campo sono stati compiuti negli anni '50 da Gustav Kramer su esemplari di storno (*Sturnus vulgaris*): egli ha dimostrato che questi animali mantenuti in cattività durante il periodo migratorio, con libero accesso alla vista del sole, esibivano un orientamento coerente con quello atteso per la stagione migratoria. Questo orientamento, invece, non era mantenuto in assenza di riferimenti di tipo astronomico (Kramer, 1949). In un altro esperimento (Kramer, 1951) la vista diretta del sole è stata oscurata e, mediante l'utilizzo di uno specchio, è stata simulata una posizione azimutale

del sole diversa da quella reale. Testati per l'orientamento, gli storni hanno mostrato una deviazione coerente con la rotazione del sole data con lo specchio. Questi risultati dimostrano come l'informazione fondamentale per l'orientamento migratorio non sia tanto l'altezza del sole (zenith), ma piuttosto l'azimuth, cioè la proiezione del sole sull'orizzonte. E' corretto quindi parlare di bussola solare-azimutale per indicare questo meccanismo di orientamento.

La bussola solare funziona con un meccanismo cronometrico; gli uccelli, infatti, percepiscono il moto apparente del sole e riescono a cambiare il proprio angolo rispetto ad esso. Gli animali sono in grado di mantenere in qualunque momento la corretta direzione, grazie ad un orologio interno in fase con l'alternanza luce/buio dovuta alla rotazione terrestre (Hoffmann, 1960; Schmidt-Koenig et al., 1991). Se il ritmo endogeno viene sfasato mediante esperimenti di clock-shift, sottoponendo gli animali ad un fotoperiodo artificiale, essi mostrano una deviazione corrispondente all'entità dello sfasamento (Schmidt-Koenig, 1960, 1961); (Figura 1.4).

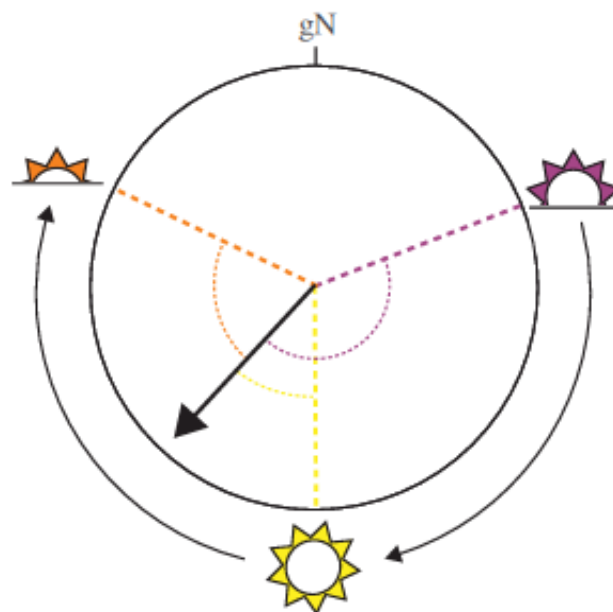


Figura 1.4 Meccanismo cronometrico della bussola solare. Nell'immagine sono rappresentate tre posizioni del sole nell'arco di una giornata (alba in viola, mezzogiorno in giallo e tramonto in arancione) e i rispettivi angoli che gli uccelli devono mantenere per raggiungere la loro meta (da Muheim, 2011)

1.1.3.1 Pattern di luce polarizzata

Il sole sembra avere un ruolo importante nell'orientamento anche come fonte di luce polarizzata. La luce solare, che in origine è depolarizzata, assume un certo grado di polarizzazione lineare a seguito dell'interazione con le molecole che compongono l'atmosfera (Figura 1.5).

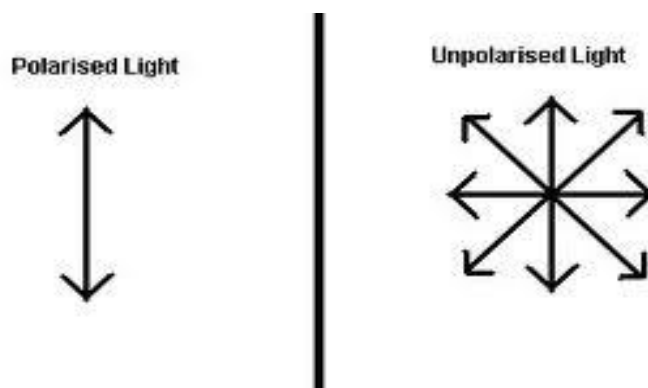


Figura 1.5 A destra: luce polarizzata verticalmente; a sinistra: luce non polarizzata. In seguito alla polarizzazione le componenti luminose non vibrano più nelle infinite direzioni dello spazio, ma assumono una direzione di vibrazione preferenziale

Tale processo, chiamato “polarizzazione per scattering”, genera un complesso pattern in cui ad ogni punto del cielo è associato un vettore E (E-Vector: componente elettrica del vettore elettromagnetico costituente l'onda luminosa) caratterizzato da un certo angolo (angolo di polarizzazione) e modulo (grado di polarizzazione della luce).

Il pattern di polarizzazione del cielo non è uniforme: la percentuale di luce polarizzata (grado di polarizzazione) è minima in prossimità del sole ed aumenta gradualmente in corrispondenza della Banda di Massima Polarizzazione (BMP), che si trova perpendicolarmente al piano che contiene l'azimuth solare. Essendo il pattern di polarizzazione solidale con il sole durante il suo moto apparente, a mezzogiorno la BMP forma un anello attorno

all'orizzonte, mentre all'alba e al tramonto lo interseca ortogonalmente formando un anello che attraversa lo zenith (Brines and Gould, 1982; Horv rth and Varj , 2003), risultando massimamente visibile da parte degli animali, grazie alla massima intensit  di polarizzazione durante questi due momenti del giorno (Figura 1.6).

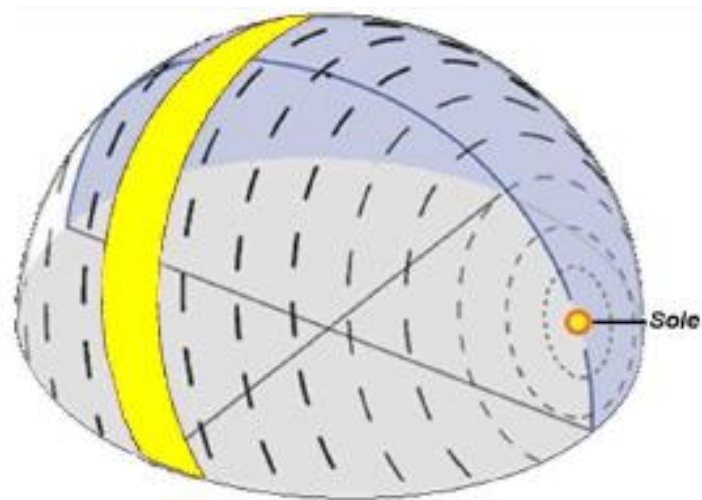


Figura 1.6 Pattern di polarizzazione del cielo. In giallo: BMP all'alba

Il meccanismo di orientamento che utilizza il pattern naturale di luce polarizzata, definito "Bussola a Polarizzazione" (von Frisch, 1949),   stato ben studiato e dimostrato solamente in due gruppi di invertebrati, le api (von Frisch, 1949) e le formiche del deserto (Wehner, 1992), mentre la comprensione del fenomeno   ancora particolarmente incompleta per quanto riguarda i vertebrati (Freake, 1999). Per quanto concerne gli uccelli, studi recenti hanno ipotizzato che le informazioni provenienti dalla zona in cui la BMP interseca verticalmente l'orizzonte svolgano un ruolo importante nella calibrazione della bussola magnetica in situazioni in cui le informazioni visive e magnetiche non sono coerenti (Moore and Phillips, 1988; Muheim et al., 2006b, 2007).

Contrariamente alla posizione del sole, l'intersezione della BMP con l'orizzonte fornisce un'informazione indipendente dalla topografia del luogo (per esempio l'altezza dell'orizzonte). In aggiunta, essendo la BMP allineata verticalmente solo all'alba e al tramonto, il suo uso come sistema di riferimento non necessiterebbe di un meccanismo di compensazione del tempo (Phillips and Waldvogel, 1988).

Inoltre, la luce polarizzata rappresenta un riferimento importante con cui gli animali possono ricavare la posizione del Nord geografico. Sono stati suggeriti due meccanismi: il primo si riferisce al pattern dinamico di polarizzazione, mediante cui gli animali localizzano l'asse di rotazione della sfera celeste osservando il cambiamento del pattern di polarizzazione nel corso di un'intera giornata (Brines, 1980). Il secondo fa riferimento al pattern statico di polarizzazione; tranne nei giorni di equinozio, momenti in cui la BMP è allineata geograficamente con l'asse Nord-Sud, le BMP dell'alba e del tramonto sono disposte simmetricamente rispetto al meridiano solare, quindi gli animali potrebbero ricavare la posizione del Nord semplicemente calcolando la media tra le due BMP dei due momenti del giorno (Able and Able, 1995b); (Figura 1.7).

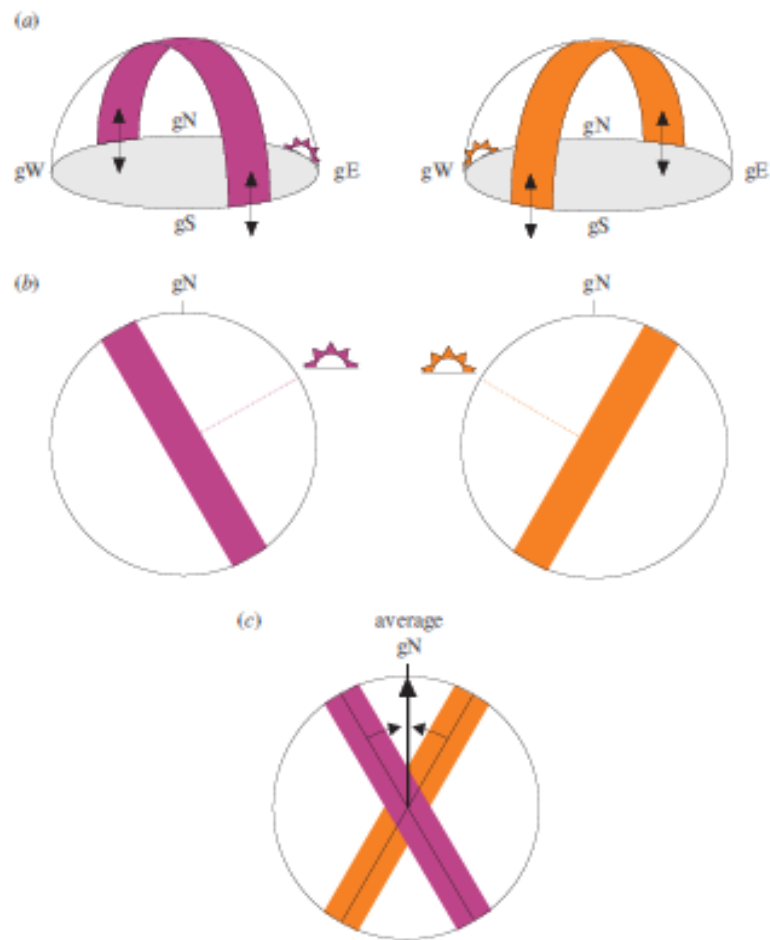


Figura 1.7 Rappresentazione tridimensionale (prima riga) e bidimensionale (seconda riga) della BMP all'alba (viola) e al tramonto (arancione). L'immagine in basso rappresenta il meccanismo con cui gli animali possono ricavare la posizione del Nord geografico, come media tra le due BMP in questi due momenti del giorno

1.2 Rapporti gerarchici tra le bussole

Diversi studi hanno affrontato il problema dell'importanza relativa dei diversi sistemi di bussole e delle eventuali ricalibrature reciproche. Durante la migrazione il mantenimento della direzione appropriata deve essere possibile anche quando le informazioni direzionali raccolte non sono coerenti, per esempio durante l'attraversamento di zone di anomalia magnetica oppure quando l'accesso ai riferimenti astronomici è impedito da condizioni meteorologiche avverse. Per fare ciò non è sufficiente possedere semplicemente diverse bussole, ma queste devono essere organizzate secondo un ordine gerarchico, che permetta di affidarsi ad un riferimento primario sul quale ricalibrare le altre bussole.

Le relazioni tra le diverse bussole vengono comunemente indagate mediante esperimenti di conflitto (*cue-conflict*), in cui gli individui sperimentali sono esposti a informazioni direzionali non coerenti per comprendere quale bussola venga scelta come riferimento primario e se questa scelta sia seguita da una ricalibratura delle altre bussole.

Questi tipi di esperimenti, condotti per la maggior parte su esemplari appartenenti all'ordine dei Passeriformi, hanno prodotto risultati discordanti e sono ad oggi oggetto di dibattito. Alla fine degli anni '90 è stato suggerito da diversi autori (Wiltschko et al., 1998a,1998b; Wiltschko and Wiltschko,1999b) che l'eterogeneità dei risultati ottenuti dipendesse dal periodo in cui i soggetti sperimentali sono sottoposti al conflitto, cioè che ci fosse una differenza nella gerarchia degli stimoli orientanti tra periodo pre-migratorio (*preM*) e quello migratorio (*M*). Se esposti al conflitto nel periodo *preM*, durante i test di orientamento gli animali hanno dimostrato, nella maggior parte dei casi, una dominanza delle informazioni visive (Prinz and Wiltschko, 1992; Weindler and Liepa, 1999). Per quanto concerne invece il periodo *M*, gli esperimenti hanno dimostrato un ruolo primario degli stimoli geomagnetici. (Wiltschko et al., 1999a; Sandberg et al., 2000). Ad esempio gli animali che, dopo essere stati esposti ad un campo magnetico ruotato, sono stati testati per l'orientamento in presenza di

solli stimoli celesti, hanno mantenuto la direzione sfasata, suggerendo una ricalibrazione delle bussole astronomiche sugli stimoli geomagnetici (Sandberg et al., 1991, 2000; Wiltschko et al., 1998b, 1999b, 2001). Un numero minore di esperimenti, pur essendo stato condotto durante il periodo *M*, ha però dimostrato una calibrazione della bussola magnetica sugli elementi visivi, evidenziando così un ruolo primario degli stimoli astronomici (Able and Able, 1995a, Cochran et al., 2004) e contraddicendo l'ipotesi di un ruolo primario del campo magnetico.

Una recente revisione (Muheim et al., 2006a) ha suggerito che la variabilità dei risultati potrebbe dipendere, più che dal periodo in cui gli animali sono esposti al conflitto, dal tipo di accesso agli stimoli celesti. Nella maggior parte degli esperimenti *preM* i soggetti sperimentali hanno avuto piena vista dell'orizzonte, condizione che non è stata rispettata nella grande maggioranza degli esperimenti *M*, ma soltanto negli studi in cui è stata dimostrata una ricalibrazione della bussola magnetica (Able and Able 1995a, Cochran et al. 2004). Questi autori suggeriscono che una piena visibilità della banda di massima polarizzazione del cielo all'alba o al tramonto, cioè quando questa interseca perpendicolarmente l'orizzonte, potrebbe essere una condizione necessaria affinché avvenga calibrazione della bussola magnetica sulle informazioni fornite dal pattern di luce polarizzata (Muheim et al., 2006a).

Recenti studi (Muheim et al., 2006b, Muheim et al., 2007) confermerebbero il ruolo di riferimento primario del pattern di luce polarizzata all'alba e al tramonto in particolari condizioni di visibilità. Gli animali, esposti a conflitto tra campo magnetico naturale e BMP artificiale ruotata di $\pm 90^\circ$, hanno mostrato una calibrazione della bussola magnetica sulle informazioni ricavate dalla luce polarizzata solamente con piena visibilità dell'orizzonte; invece, i soggetti sperimentali esposti al conflitto con una visuale dell'orizzonte parzialmente ostruita, non hanno mostrato calibrazione della bussola magnetica sulla luce polarizzata.

I risultati appena descritti sono però in contrasto con più recenti lavori che hanno dimostrato un ruolo dominante degli stimoli magnetici con conseguente

ricalibrazione delle bussole astronomiche, nonostante gli animali avessero pieno accesso alla vista dell'orizzonte durante tutta la durata degli esperimenti (Wiltschko et al., 2008a; Gaggini et al., 2010).

1.3 Esperimenti di orientamento nei Caradriformi

I Caradriformi sono conosciuti per le loro migrazioni a lungo raggio tra le zone riproduttive artiche e quelle di svernamento nell'emisfero australe (Morrison, 1984; Wymenga et al., 1990). Durante questi viaggi, che in molte specie possono prevedere voli di diverse migliaia di km senza sosta (Gill et al., 2009), essi si trovano a fronteggiare una disponibilità variabile degli stimoli orientanti. Nelle zone artiche l'elevata inclinazione delle linee del campo magnetico che intersecano verticalmente la superficie terrestre, potrebbe rendere difficilmente utilizzabile la bussola magnetica; inoltre, la ridotta durata delle ore di buio durante le estati artiche potrebbe impedire l'utilizzo della bussola stellare.

Nonostante le conoscenze approfondite sui diversi sistemi di migrazione, sulle rotte migratorie e sull'utilizzo delle aree di stopover da parte delle diverse specie di Caradriformi (Dunn et al., 1988; Alerstam, 1990; Alerstam et al., 2001;), i loro meccanismi di orientamento migratorio sono ancora poco conosciuti. Le conoscenze riguardanti le capacità di orientamento degli uccelli derivano, per la maggior parte, da esperimenti condotti su migratori notturni appartenenti all'ordine dei Passeriformi, mentre per quanto concerne i Caradriformi esistono attualmente solo quattro studi. I primi due lavori (Sauer, 1963; Sandberg and Gudmundsson, 1996), avevano come scopo quello di comprendere se esemplari di piviere dorato del pacifico (*Pluvialis fulva*) e di piovanello pancianera (*Calidris alpina*) fossero in grado di mantenere la giusta direzione di orientamento anche in cattività, senza lo sfasamento di alcun tipo di parametro. In entrambi gli studi i risultati dei test con libero accesso agli stimoli

celesti hanno dimostrato un orientamento corrispondente a quello dei conspecifici in natura, mentre hanno mostrato disorientamento se testati in condizioni di cielo coperto. Questi dati sono in accordo con una serie di studi effettuati sul campo in cui è dimostrato che gli spostamenti migratori dei limicoli avvengono per la maggior parte nel tardo pomeriggio, quando il sole è ancora ben visibile sull'orizzonte (Piersma et al., 1990; Gudmundsson, 1994).

Questi lavori hanno portato a presupporre che questo gruppo di uccelli fosse in grado di utilizzare gli stessi meccanismi orientanti utilizzati dai Passeriformi. Negli anni successivi i ricercatori hanno esaminato l'importanza relativa degli stimoli celesti e di quelli magnetici, ed è stato dimostrato in maniera diretta il possesso di una bussola magnetica in due diverse specie: nel piovanello tridattilo (*Calidris alba*) (Gudmundsson and Sandberg, 2000) e nel piro piro siberiano (*Calidris acuminata*) (Grönroos et al., 2010). In entrambi gli studi, in presenza di un campo magnetico naturale, la direzione di orientamento degli animali è stata coerente con quella attesa per la stagione; in presenza di un campo magnetico ruotato di $\pm 90^\circ$ anche la direzione di orientamento è stata cambiata in maniera corrispondente, dimostrando l'utilizzo di una bussola magnetica in queste due specie.

Date le pochissime evidenze sperimentali riguardanti i meccanismi di orientamento dei Caradriiformi, ad oggi, in questo gruppo di uccelli, non sono ancora stati condotti esperimenti di conflitto per dimostrare la ricalibrazione delle bussole su uno stimolo primario.

1.4 Scopo della tesi

Gli scopi di questa tesi sono stati:

- 1) analizzare l'orientamento migratorio degli uccelli registrandone l'attività in termini di movimento, grazie all'utilizzo di una metodologia innovativa basata sull'utilizzo di una telecamera ad infrarossi posizionata sotto gli imbuti di Emlen;
- 2) indagare i rapporti gerarchici tra le informazioni fornite dal campo magnetico terrestre e quelle fornite dal pattern di luce polarizzata mediante esperimenti di conflitto su esemplari di piovanello comune (*Calidris ferruginea*) durante la migrazione primaverile.

Gli esperimenti da noi effettuati risultano essere i primi esperimenti di conflitto atti a dimostrare, all'interno dell'ordine dei Caradriformi, l'esistenza di una ricalibrazione delle bussole biologiche su uno stimolo primario.

Un terzo scopo della presente tesi è stato quello di indagare i rapporti gerarchici tra le varie bussole anche in un'altra specie appartenente all'ordine dei Caradriformi: il piro piro boschereccio (*Tringa glareola*). Questa specie ha però dimostrato di essere fondamentalmente inadatta ad una cattività di lunga durata; per questo motivo è stato ritenuto opportuno cessare di utilizzare individui appartenenti a tale specie, senza terminare il protocollo sperimentale (vedi Appendice a pag. 65).

2. MATERIALI E METODI

2.1 Specie

Descrizione

Il piovanello comune *Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763) è un limicolo di medio-piccole dimensioni (lunghezza 17-23 cm, peso 50 g circa, apertura alare 42-46 cm) appartenente all'ordine dei Caradriformi e alla famiglia degli Scolopacidi. E' contraddistinto da un becco piuttosto lungo, nero o bruno nerastro, arcuato verso il basso, assottigliato all'apice e da zampe anch'esse lunghe e nere, talvolta sfumate di oliva, di bruno o di grigio.

Esiste un'accentuata diversità del piumaggio a seconda delle stagioni: nell'adulto, durante la stagione riproduttiva, il piumaggio assume una colorazione rossastra estesa dalle guance al collo e alla quasi totalità delle parti inferiori, mentre le parti superiori sono caratterizzate da un'ampia gamma di chiazze bianche, nere e rossicce. Le ali hanno la parte esterna che è quasi nerastra e sono attraversate da una vistosa banda bianca. Il sopraccoda è bianco e grigio verso l'estremità. Un lieve sopracciglio chiaro parte dal becco e si ferma poco dopo gli occhi (Figura 2.1). Nel periodo invernale la colorazione del piumaggio diventa smorta, assumendo tinte grigiastre sulle parti superiori, mentre le parti inferiori sono bianche con una fine macchiettatura grigia sulle guance, sul collo e sulla parte alta del petto. Inoltre nel piumaggio invernale è molto più evidente il lungo sopracciglio che termina dietro l'occhio (Figura 2.2).

I giovani assomigliano agli adulti in abito invernale con le parti superiori macchiettate di chiaro e di scuro e da una spruzzatura fulva su petto, collo e guance con un evidente sopracciglio bianco.

Questa specie mostra un lieve dimorfismo sessuale: la femmina presenta dimensioni leggermente superiori rispetto al maschio (Thomas and Dartnall, 1970; Elliott et al., 1976), soprattutto per quanto riguarda le dimensioni del becco (femmine 39-41 mm, maschi 36-39 mm) (Cramp and Simmons, 1983).



Figura 2.1 Esemplare di piovanello adulto in abito nuziale



Figura 2.2 Esemplare di piovanello adulto in abito invernale

Distribuzione e migrazione

Il piovanello è una specie monotipica a distribuzione artica. E' migratrice a lungo raggio con importanti quartieri di nidificazione localizzati nella tundra artica siberiana, in genere oltre il Circolo Polare Artico, dalla Penisola di Jamal sino alla Penisola di Chukotskiy. Al di fuori della stagione riproduttiva frequenta le coste africane dell'Oceano Atlantico, le spiagge dell'Oceano Indiano, dell'India orientale, dell'Australia e della Nuova Zelanda. Aree di svernamento più settentrionali sono localizzate in Mauritania, Israele ed Iraq, mentre pochi individui svernano nell'Europa occidentale (Cramp and Simmons, 1983); (Figura 2.3).

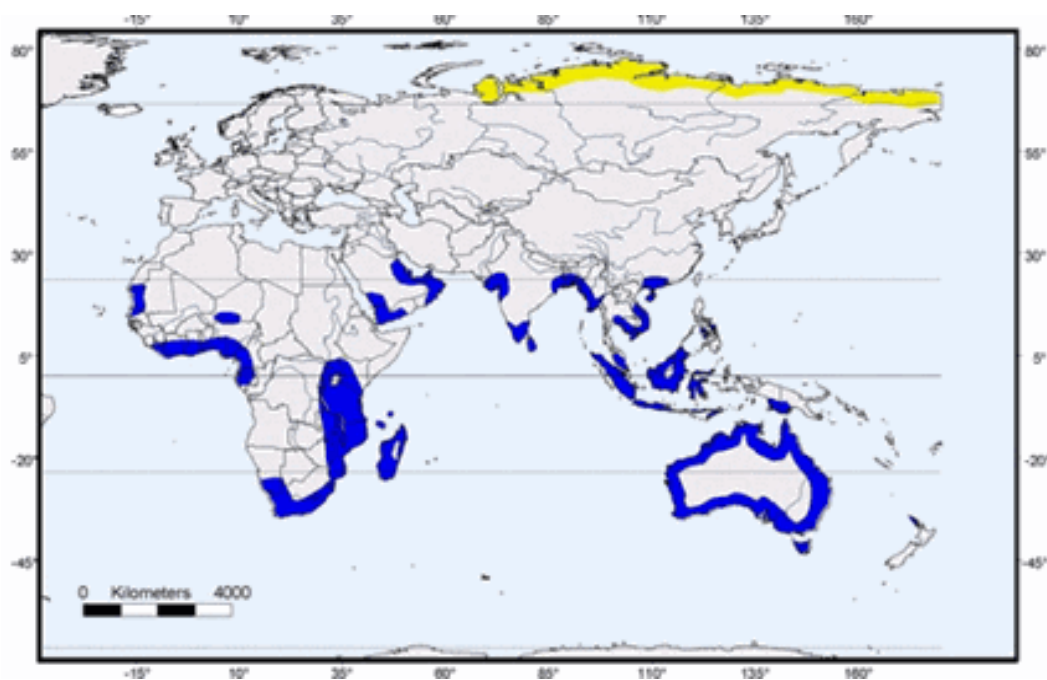


Figura 2.3 Distribuzione geografica del piovanello.

In giallo: aree riproduttive; in blu: aree di svernamento (da <http://www.planetofbirds.com>)

In Italia è una specie migratrice regolare con presenze anche di centinaia di soggetti nei più importanti siti di sosta. E' svernante irregolare, con singoli individui e stime massime di una decina di soggetti su scala nazionale (Spina e Volponi, 2008).

La migrazione post-riproduttiva si svolge tra la fine di luglio ed agosto per gli adulti (con maschi che precedono le femmine), e tra agosto e settembre per i giovani (Tulp and Schekkerman, 2001; Meissner, 2006).

La migrazione di ritorno ai siti di riproduzione ha luogo tra la seconda metà di aprile e la fine di maggio (Elliott et al., 1976; Minton et al., 2006).

I giovani individui non si riproducono durante il loro secondo anno di vita, ma si insediano nei quartieri di svernamento per almeno un anno, per poi migrare la stagione riproduttiva successiva. (Brichetti e Fracasso, 2003).

Ecologia e comportamento

Nel periodo riproduttivo frequenta le rive basse ed asciutte dei fiumi della tundra artica (Snow and Perrins, 1998), mentre durante la migrazione e nelle aree di svernamento sosta lungo i litorali marini sabbiosi e fangosi, negli estuari, nelle lagune salmastre, negli stagni e nelle paludi d'acqua dolce (del Hoyo et al., 1996; Snow and Perrins, 1998).

Il sistema nuziale è di tipo poligamico; tutte le cure parentali, come l'incubazione e l'allevamento della prole, sono a carico della sola femmina (Cramp and Simmons, 1983). Nel nido, costruito tra i muschi e ciuffi d'erba, vengono deposte quattro uova verde oliva chiazzate di bruno-nero. I pulcini sono completamente indipendenti dopo due settimane (Schekkerman et al., 1998; Tomkovich and Soloviev, 2006).

E' una specie spiccatamente gregaria al di fuori della fase riproduttiva; può formare grandi stormi spesso associandosi ad altri individui di specie congeneriche, in particolare con il piovanello pancianera (*Calidris alpina*) (Brichetti e Fracasso, 2004). Si alimenta nell'acqua bassa, camminando

preferibilmente in zone abbastanza aperte e con poca vegetazione. Si ciba principalmente di invertebrati come piccoli crostacei e molluschi, ma anche anellidi, insetti acquatici e loro larve; in primavera può associare alla dieta animale una dieta vegetale a base di semi e germogli (del Hoyo et al., 1996).

2.2 Area di studio

I soggetti sperimentali sono stati catturati nella primavera 2013 nelle zone umide del Parco Regionale di Migliarino San Rossore Massaciuccoli.

Il Parco è stato istituito nel settembre del 1979 e il suo territorio attuale ha una superficie complessiva di 23.115 ha, che si estendono sulla fascia costiera delle province di Pisa e Lucca, interessando i Comuni di Pisa, Viareggio, San Giuliano Terme, Vecchiano e Massarosa (Figura 2.4).

Il territorio su cui si estende il Parco è un sistema di dune quaternarie creatosi a seguito della deposizione di materiale sabbioso di provenienza marina e fluviale (depositi alluvionali dei fiumi Arno e Serchio). L'assetto geologico passato è ancora oggi evidente in alcune aree dove è possibile osservare resti di cordoni dunali alternati da interdunali, terreni depressi che si trasformano in palude o acquitrino per il ristagno di acque temporaneo o perenne, o per l'affioramento della falda acquifera. Sono proprio queste zone umide a nord della foce del fiume Arno, note con il toponimo di "Lame di San Rossore" (43°42' N, 10°16' E), a rappresentare le zone di cattura dei soggetti sperimentali. Si tratta di un'area di circa 400 ha che costituisce un'importantissima area di sosta per numerosi limicoli migratori transahariani.

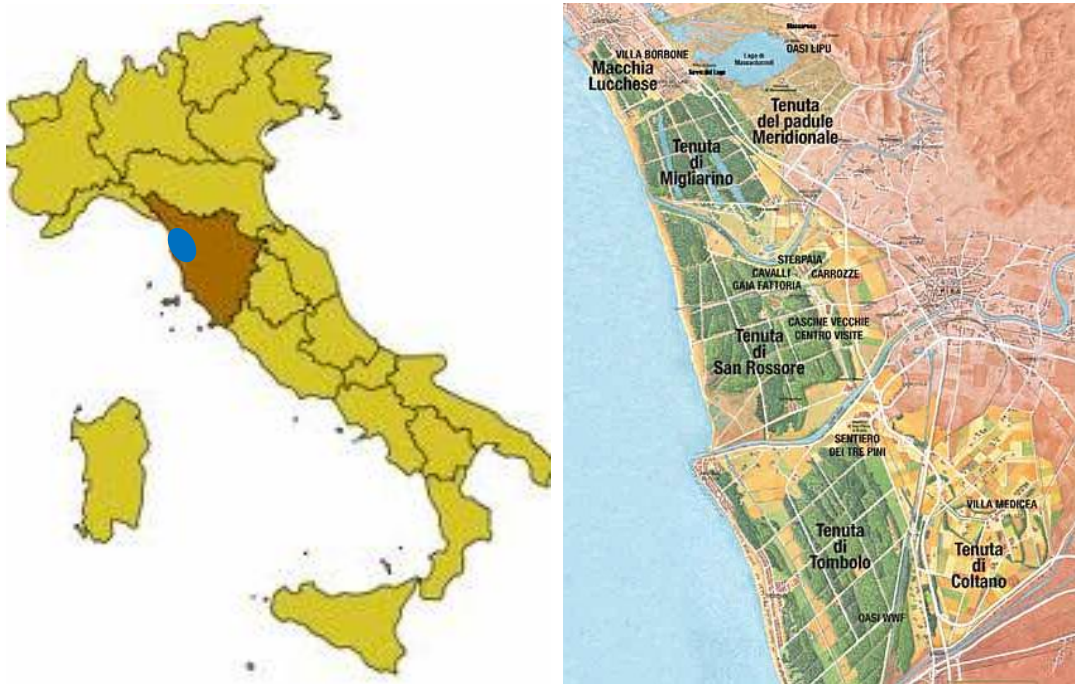


Figura 2.4 Localizzazione (sinistra) e mappa (a destra) del Parco Regionale di Migliarino San Rossore Massaciuccoli (mappa da <http://www.parcosanrosso.org>)

2.3 Esperimenti

2.3.1 Cattura e mantenimento in cattività

I soggetti sperimentali sono stati catturati durante la migrazione pre-riproduttiva (aprile-maggio) mediante l'utilizzo di reti verticali (mist-nets) e l'ausilio di richiami acustici (Figura 2.5).

Visto il comportamento migratorio di questa specie (vedi sopra in "Distribuzione e migrazione" della specie), il nostro campione sperimentale è stato interamente composto da esemplari adulti.



Figura 2.5 Rete mist-net per la cattura dei soggetti sperimentali nella zona delle Lame di San Rossore

Dopo le procedure standard di inanellamento e rilievo dei dati biometrici (Prater et al., 1977) gli animali sono stati trasportati nei laboratori di Arnino dell'Università di Pisa ($43^{\circ}39'$ N, $10^{\circ}18'$ E), dove sono stati collocati in apposite gabbie di legno con il fondo ricoperto di sabbia ed alimentati con larve della farina (*Tenebrio molitor*) ed acqua *ad libitum*. Le gabbie sono state posizionate all'interno di una stanza illuminata artificialmente seguendo il fotoperiodo naturale, senza alcun tipo di accesso agli stimoli astronomici. Durante tutto il periodo degli esperimenti le condizioni fisiche dei soggetti sperimentali sono state costantemente monitorate, registrandone ogni giorno le variazioni di peso.

2.3.2 Protocollo sperimentale

Il protocollo sperimentale prevedeva 3 fasi successive: (tabella 2.1):

- 1) 1° TEST: gli individui sperimentali sono stati saggati per l'orientamento in assenza di stimoli di tipo celeste e in presenza del campo magnetico locale (inclinazione: 58°, declinazione: 3°, intensità: 46.000 nT; vedi <http://www.ngdc.noaa.gov/geomag/magfield.shtml>). I soggetti che hanno mostrato una significativa preferenza direzionale sono passati alla fase 2; in caso contrario gli animali sono stati saggati nuovamente le sere successive, per un massimo di tre test totali;
- 2) ESPOSIZIONE: gli animali sono stati esposti ad una situazione di conflitto tra le informazioni fornite dal campo magnetico terrestre e quelle derivanti dagli stimoli visivi, mediante rotazione della Banda di Massima Polarizzazione (BMP) di $\pm 90^\circ$ rispetto a quella naturale del tramonto. Questa fase è stata eseguita per due sere consecutive in modo da rafforzare lo stimolo del conflitto;
- 3) 2° TEST: gli animali sono stati nuovamente saggati per l'orientamento nelle medesime condizioni del 1° test (in assenza di riferimenti visivi), in modo da valutare la coerenza delle scelte direzionali esibite prima e dopo l'esposizione al conflitto.

Tabella 2.1 Schema generale del protocollo sperimentale

Tipo di test	1° Test di orientamento	Esposizione	2° Test di orientamento
Giorno	1°	2°-3°	4°

I piovanelli sono stati sottoposti agli esperimenti di orientamento a partire dal terzo giorno di cattività. Sia le esposizioni che i test di orientamento sono stati effettuati all'aperto in una zona antistante i laboratori di ricerca, in aree il più possibile libere da elementi naturali o artificiali. Tutti i test sono iniziati al massimo 30 minuti prima dell'ora del crepuscolo civile e hanno avuto una durata di 40 minuti.

2.3.3 Apparato sperimentale

I test di orientamento sono stati effettuati ponendo gli animali all'interno di imbuti di Emlen modificati (Emlen and Emlen, 1966) con un diametro di 52 cm e un'altezza di 45 cm (Figura 2.6).

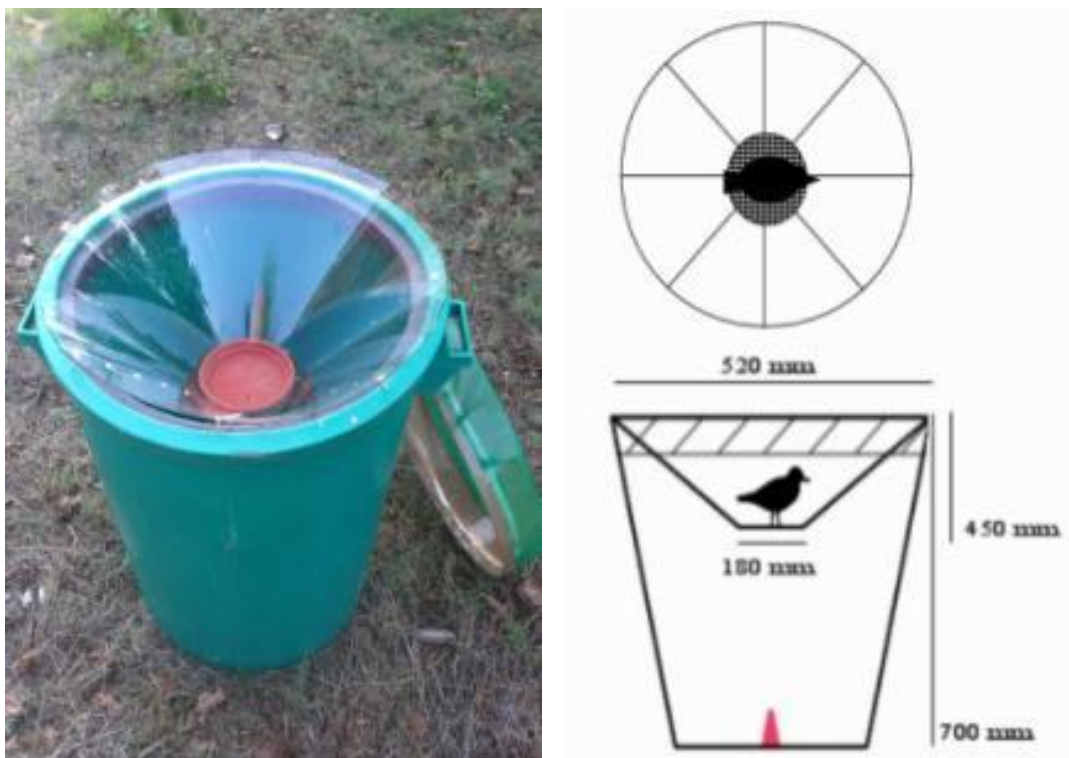


Figura 2.6 Immagine (a sinistra) e schema (a destra) degli imbuti di Emlen utilizzati durante i test di orientamento

L'attività migratoria è stata analizzata mediante l'utilizzo di telecamere ad infrarossi disposte in modo da registrare i movimenti effettuati da ciascun animale. Per permettere la registrazione gli imbuto erano composti di plastica trasparente (LEXAN, Sabic Innovative Plastics) suddivisi in 8 settori da 45° ciascuno e posizionati all'interno di contenitori di plastica in fondo ai quali è stata posta la telecamera ad infrarossi (Figura 2.7). L'orientamento della gabbia è stato ruotato in maniera casuale prima di ogni test per evitare possibili falsificazioni e distorsioni dei risultati dovute a eventuali elementi di asimmetria interni all'apparecchiatura sperimentale.



Figura 2.7 Imbuto di Emlen visto dall'alto

Per impedire la fuga degli animali la parte superiore dell'imbuto è stata chiusa con un coperchio costituito da una rete a maglie quadrate (2x2 mm). Al di sopra di questa struttura è stata posizionata un'arena di legno cubica di dimensione 90 x 90 x 40 cm, in cui sia i lati che la parte superiore erano provvisti di pannelli di plexiglass bianco opaco dello spessore di 3 mm. Questa struttura impediva agli animali di vedere il cielo e di stabilire la posizione degli elementi astronomici, e bloccava l'ingresso di luce polarizzata (Sandberg et al., 1988); inoltre, evitava un'eccessiva oscurità all'interno della gabbia di orientamento, grazie ad uno spazio sovrastante più ampio, stimolando il movimento degli animali. Gli imbuto sono stati posizionati su assi di legno sostenuti da cavalletti dello stesso materiale su cui sono state successivamente posizionate le arene con i pannelli di plexiglass (Figura 2.8). Le telecamere ad infrarossi sono state collegate ad un videoregistratore, in modo da poter, successivamente ad ogni test, visionare i singoli video.



Figura 2.8 Apparato sperimentale costituito da imbuto di Emlen e arena di legno provvista di pannelli di plexiglass

Per la manipolazione della Banda di Massima Polarizzazione (BMP) sono state utilizzate le arene di legno descritte sopra, sostituendo i pannelli di plexiglass con un sistema di filtri disposto nel seguente modo: 2 filtri depolarizzatori esterni posti a 45° l'uno rispetto all'altro (Poliestere, spessore 180 μm ; Metalloy italiana Snc, VI) e un filtro polarizzante interno (TAC-Triacetato di Cellulosa- spessore 0.8 mm; Intercast Europe SpA, PR). La presenza dei filtri depolarizzanti sul lato esterno delle finestre aveva la funzione di eliminare la polarizzazione della luce solare in ingresso, in modo da evitare una significativa riduzione dell'intensità luminosa a seguito della filtrazione ottenuta dal filtro polarizzante più interno (Figura 2.9).

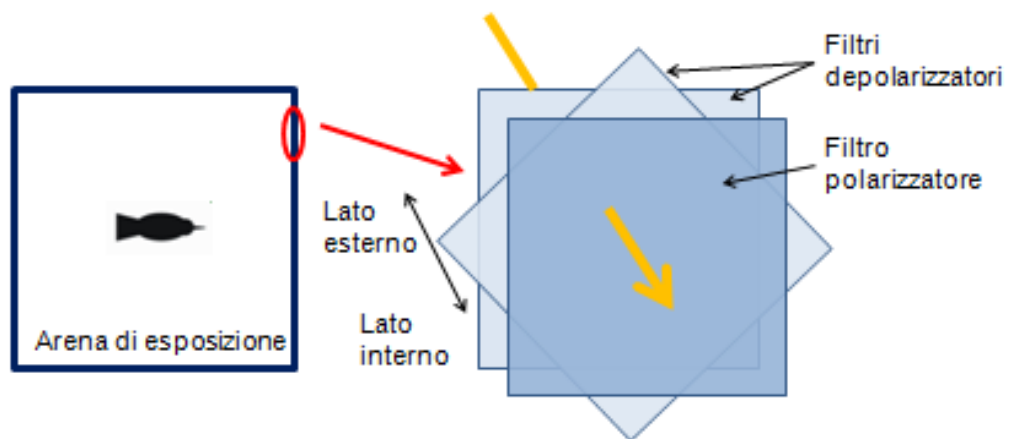


Figura 2.9 Struttura di una delle finestre della gabbia di esposizione

I filtri polarizzatori sono composti da piccole finestre di dimensione proporzionale alla lunghezza d'onda della luce incidente, che permettono il passaggio delle componenti della radiazione luminosa parallele al loro asse, bloccando tutte le altre.

Nella stessa arena di esposizione vi erano due filtri con asse di polarizzazione orizzontale e due filtri con asse di polarizzazione verticale: in ogni coppia di pareti opposte l'asse di polarizzazione dei filtri è stato il medesimo. Quindi, a

seconda di come è stata posizionata l'arena, è stato possibile simulare condizioni di polarizzazione differenti. Se i filtri orizzontali erano orientati verso il sole, all'interno della gabbia di esposizione si riproduceva una condizione di BMP analoga a quella naturale; se invece sono stati i filtri con asse di polarizzazione verticale ad essere orientati verso il sole, si creava una nuova BMP ruotata di $\pm 90^\circ$ rispetto a quella naturale, mentre la BMP naturale veniva bloccata dalle due finestre con asse di polarizzazione orizzontale (Figura 2.10).

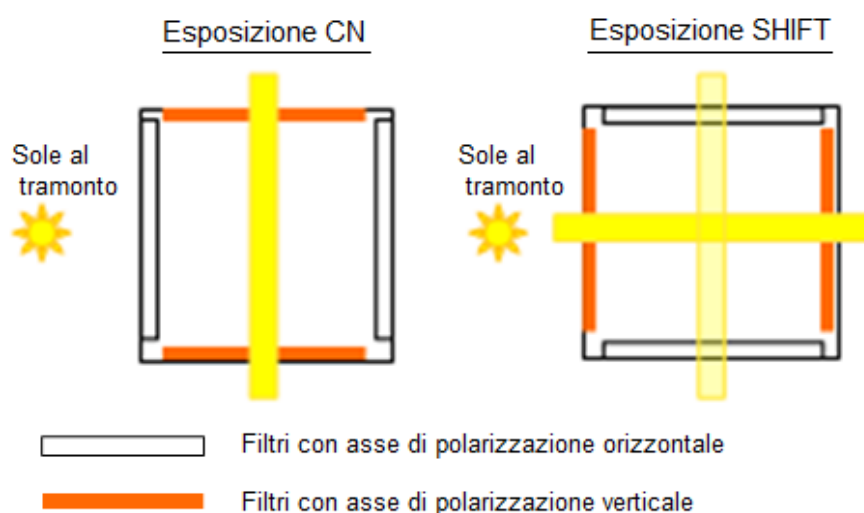


Figura 2.10 Orientamento dell'arena rispetto al sole.
 Esposizione CN: esposizione a pattern di polarizzazione che simula la condizione naturale;
 Esposizione SHIFT: esposizione a pattern di polarizzazione artificiale

Durante l'esposizione i soggetti sperimentali sono stati posti in una gabbia di legno di dimensione 40X40 cm posizionata al centro dell'arena, che superiormente è stata chiusa con un grande pannello quadrato di plexiglass bianco opaco che permetteva l'entrata di luce diffusa non polarizzata, senza permettere la visione dei riferimenti astronomici.

Tutta la struttura è stata posizionata su cavalletti di legno alti circa 80 cm in modo da permettere un'ampia visione dell'orizzonte circostante (Figura 2.11).



Figura 2.11 Gabbia di esposizione utilizzata per manipolare il pattern di luce polarizzata

La strumentazione sperimentale utilizzata è composta interamente da materiale non magnetico; inoltre, prima della messa in pratica del protocollo sperimentale è stato verificato, mediante l'utilizzo di un magnetometro "tipo fluxgate" (Applied Physics Systems, Mountain View, California), che non ci fossero interferenze con il campo magnetico terrestre naturale percepito dagli animali.

2.4 Analisi dei dati

Per permettere agli animali un periodo di acclimatazione all'interno degli imbuto sono stati eliminati dall'analisi dei dati i primi dieci minuti di ciascuna registrazione video. Dei restanti 30 minuti è stato considerato un fotogramma ogni tre secondi, per un totale di 600 fotogrammi per ogni singolo test di orientamento; i fotogrammi sono stati successivamente riuniti in un unico file Multipage Tiff su cui è stata disegnata una linea di riferimento a sei centimetri dalla base dell'imbuto. Sono stati inclusi nell'analisi solamente i movimenti ben orientati, cioè i movimenti degli animali che hanno superato la linea di riferimento con almeno 1/3 del loro corpo (Figura 2.12). L'imbuto è stato suddiviso in 8 settori identici e per registrare le preferenze direzionali degli animali per convenzione è stato considerato l'angolo medio di ogni settore ($22,5^\circ$; $57,5^\circ$; $112,5^\circ$; $157,5^\circ$; $202,5^\circ$; $247,5^\circ$; $292,5^\circ$; $337,5^\circ$). Ogni volta che l'orientamento di un animale rientrava in uno dei settori, per l'analisi statistica il movimento è stato considerato come orientato verso l'angolo medio del settore stesso.



Figura 2.12 Fotogramma estratto dai video di orientamento dei piovaneli

I file video sono stati analizzati da tre osservatori indipendenti e all'oscuro del trattamento sperimentale. Per ogni animale è stato registrato il numero di movimenti effettuati e calcolato l'angolo medio di orientamento. In seguito sono state calcolate le medie dei valori registrati da ciascun osservatore. Per determinare la significatività del pattern dei movimenti è stata condotta un'analisi di statistica circolare (Batschelet, 1981), utilizzando il Software R (R Development Core Team, 2006). Sono stati inclusi nell'analisi statistica solo gli animali che, calcolando il valore medio del numero di movimenti registrato dai tre rilevatori, hanno superato almeno dieci volte la linea di riferimento, mentre sono stati considerati inattivi tutti gli altri. Inoltre, sono stati esclusi dall'analisi gli animali che al 1° test non hanno mostrato una precisa direzione di orientamento, utilizzando come semplice criterio di inclusione il valore di $P < 0.05$ del Rayleigh test calcolato sui movimenti individuali.

Per verificare se una particolare distribuzione circolare si discosta da una distribuzione circolare uniforme è stato utilizzato il Rayleigh test, valutando così la significatività dell'orientamento del campione sperimentale sia del 1° che del 2° test e delle differenze angolari tra i due test. Gli effetti dell'esposizione al conflitto di stimoli sono stati verificati analizzando le differenze angolari delle direzioni di orientamento nei due test (orientamento al 2° test - orientamento al 1° test) e confrontando le distribuzioni dei due test mediante il test di Moore per dati appaiati (Moore, 1980). Sono state inoltre analizzate le distanze angolari tra i due test (differenze angolari normalizzate a 180°) mediante tecniche di statistica lineare. Tutti gli intervalli di confidenza al 95% sono stati calcolati attraverso il metodo del bootstrap, con un set di 5000 ricampionamenti (vedi Adams and Anthony, 1996).

Per analizzare le condizioni fisiche degli animali e la loro reazione alla cattività sono stati confrontati i pesi degli animali alla cattura e quelli al momento dei due test utilizzando il test t di Student per dati appaiati. Per evidenziare le relazioni esistenti tra le condizioni fisiche e il numero di movimenti effettuati dagli animali durante il 1° test è stato utilizzato un modello di regressione lineare.

2.5 Risultati attesi

A seconda delle gerarchie esistenti tra le informazioni provenienti dal campo magnetico terrestre e quelle astronomiche, i piovanelli possono rispondere al conflitto a cui sono stati esposti in due diversi modi:

- mostrando nel 2° test un orientamento coerente con quello del 1° test (orientamento al 2° test – orientamento al 1° test = 0°). In questo caso si potrebbe affermare che gli animali non abbiano ricalibrato la bussola magnetica sulle informazioni provenienti dal pattern di polarizzazione, dimostrando un ruolo primario degli stimoli geomagnetici su quelli celesti (Figura 2.13).

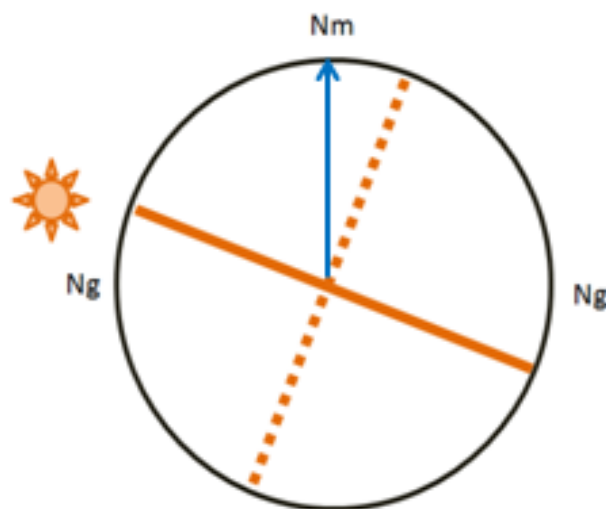


Figura 2.13 Orientamento atteso al 2° test per un ipotetico campione di animali orientati a Nord al 1° test in caso di non ricalibrazione della bussola magnetica. La linea continua arancione indica la BMP al tramonto ruotata di $\pm 90^\circ$, quella tratteggiata la BMP naturale. La freccia azzurra indica l'orientamento degli animali

- mostrando nel 2° test un orientamento sfasato di $\pm 90^\circ$ rispetto al 1° (orientamento al 2° test – orientamento al 1° test = $\pm 90^\circ$). Questo risultato dimostrerebbe un ruolo dominante degli stimoli celesti e una successiva ricalibrazione della bussola magnetica sulle informazioni fornite dalla luce polarizzata osservata durante l'esposizione. In questo caso potremmo aspettarci un orientamento bimodale vista la natura assiale dell'informazione fornita dalla luce polarizzata (Muheim et al., 2006a); (Figura 2.14).

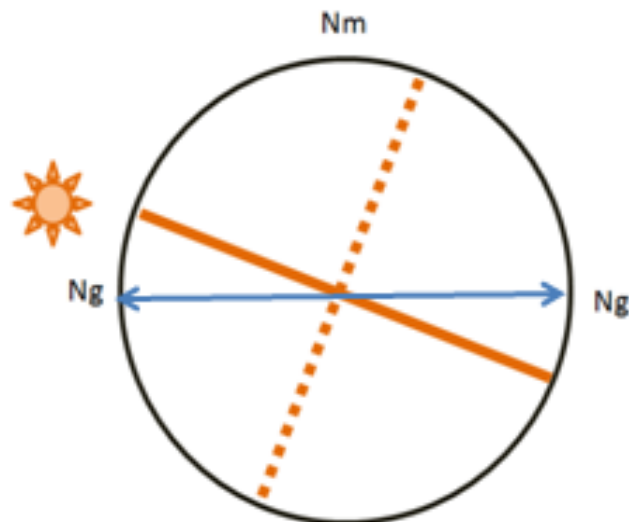


Figura 2.14 Orientamento atteso al 2° test per un ipotetico campione di animali orientati a Nord al 1° test in caso di ricalibrazione della bussola magnetica. La linea continua arancione indica la BMP al tramonto ruotata di $\pm 90^\circ$, quella tratteggiata la BMP naturale. La freccia azzurra indica l'orientamento degli animali

3. RISULTATI

Durante la stagione primaverile 2013 sono stati catturati in totale 19 piovanelli; al 1° test di orientamento si sono mostrati attivi (più di 10 movimenti durante il test) e ben orientati 10 animali (53% sul totale). Questi animali hanno mostrato attività e un buon orientamento anche durante il 2° test (vedi tabella 3.1).

Tabella 3.1 Totale animali saggiati e numero di animali attivi e orientati nei due test, numero di movimenti ad ogni test e giorno di cattività in cui sono stati eseguiti i test

	ANIMALI SAGGIATI	ANIMALI ATTIVI E ORIENTATI	NUMERO DI MOVIMENTI (media \pm DS)	GIORNO DI CATTIVITA' (media \pm DS)
1° TEST	19	10	52,9 \pm 47,9	4,5 \pm 2,8
2° TEST	10	10	43,5 \pm 43,1	7,9 \pm 2,9

Il peso medio alla cattura è stato di 48,6 g \pm 4,2 DS (N = 19). Nel complesso il campione sperimentale ha risposto bene alla cattività, mostrando dal giorno della cattura al giorno del 1° test, un incremento medio del peso di 6,2 g ($t_{18} = 5,66$; $P < 0,001$; Figura 3.1), che corrisponde al 13,4% della media del peso al momento della cattura. Per ciò che riguarda il gruppo di animali attivi (N = 10), dal giorno della cattura al giorno del 1° test, il peso medio è incrementato di 5,0 g ($t_9 = 4,27$; $P < 0,001$; Figura 3.1), vale a dire del 10,3%, mentre nel periodo tra il 1° e il 2° test, il peso è aumentato di 3,1 g ($t_9 = 3,86$; $P = 0,003$; Figura 3.1), che corrisponde al 5,8% del peso medio al giorno del 1° test.

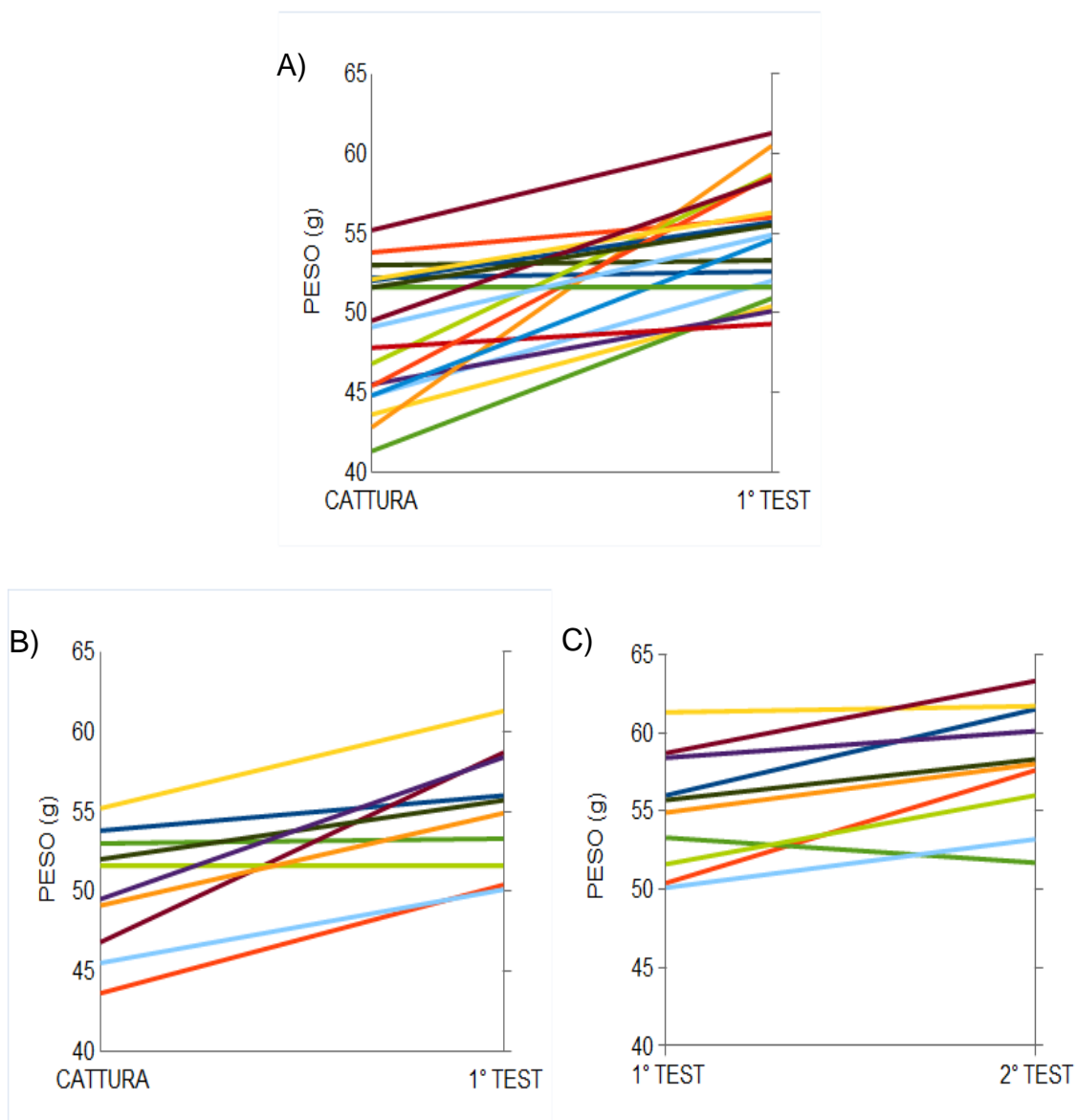


Figura 3.1 Andamento del peso del campione sperimentale (N = 19) rilevato dal giorno della cattura al giorno del 1° test (A), del campione di animali attivi (N = 10) da giorno della cattura al giorno del 1° test (B) e dal giorno del 1° test a quello del 2° test (C).
Ogni segmento rappresenta un animale

Tra il numero di movimenti effettuati al 1° test e l'incremento ponderale relativo degli animali dal giorno della cattura al giorno del 1° test non è emersa nessuna correlazione statisticamente significativa ($r = 0,007$; $P = 0,73$; Figura 3.2).

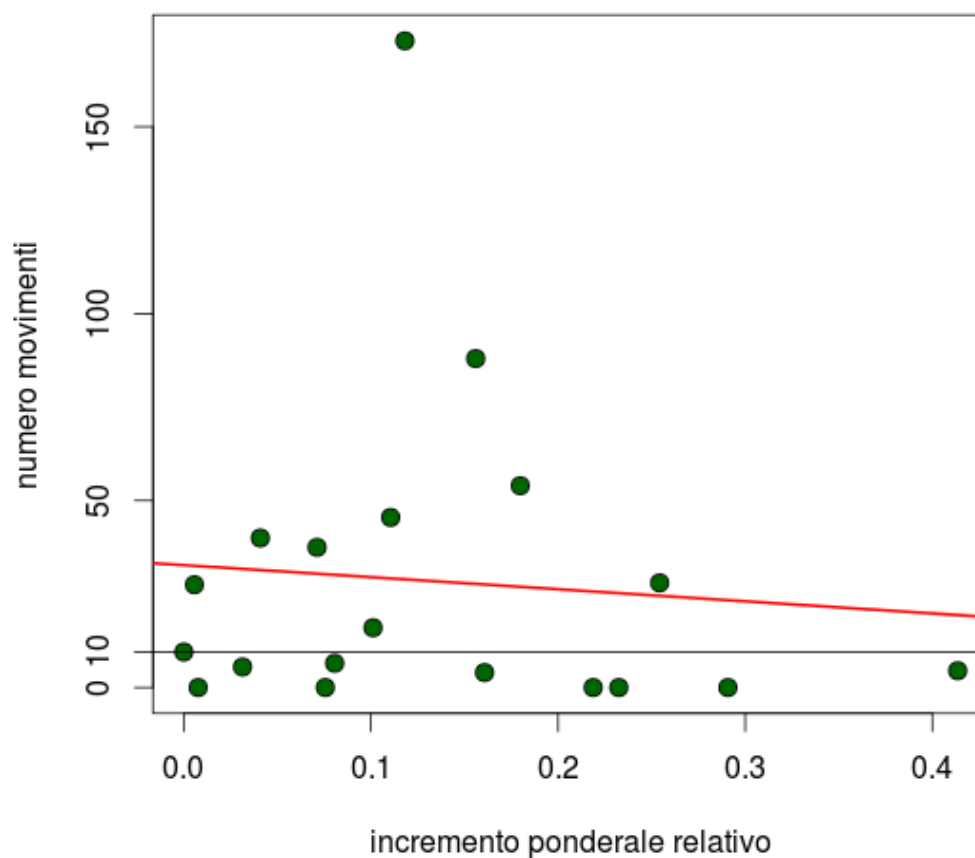


Figura 3.2 Relazione tra l' incremento ponderale relativo e il numero di movimenti effettuati al 1° test. I cerchi verdi rappresentano gli animali, la linea rossa indica la retta di regressione. Sotto la linea nera sono rappresentati gli animali considerati inattivi

Il metodo da noi utilizzato è risultato essere efficiente; gli animali considerati attivi, infatti, hanno mostrato tutti una ben definita preferenza direzionale (nella Figura 3.3 sono riportati a titolo informativo due diagrammi circolari individuali di animali saggiati al 1° test).

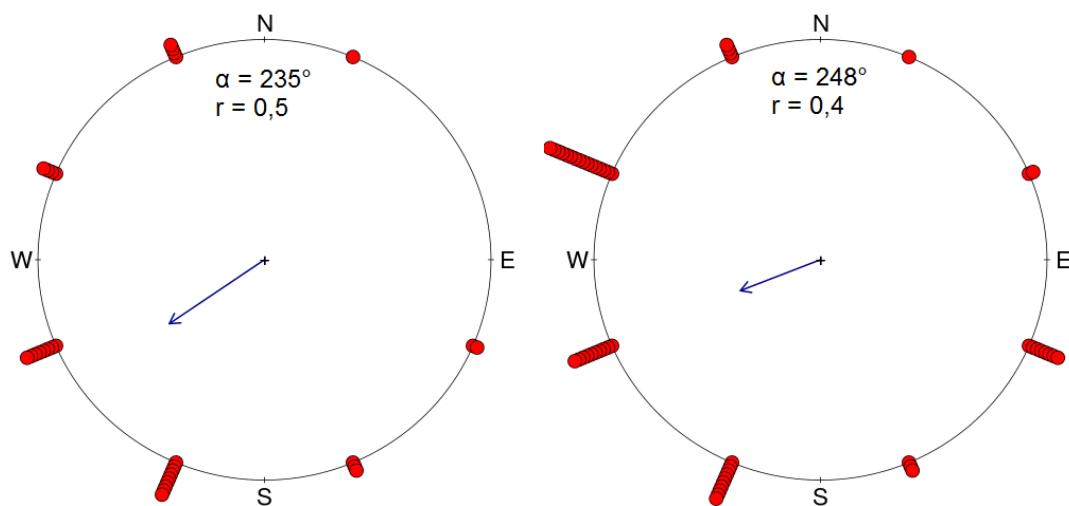


Figura 3.3 Distribuzione circolare delle scelte direzionali di due piovanelli. I movimenti degli animali sono rappresentati dai cerchi rossi; la direzione media è rappresentata dalle frecce blu, la cui lunghezza è indice del grado di omogeneità delle scelte direzionali

Per ciò che concerne l'orientamento migratorio, al 1° test i piovanelli hanno mostrato una distribuzione bimodale statisticamente significativa lungo l'asse E-NE/W-SW ($\alpha = 80^\circ/260^\circ$; $r = 0,57$; $N = 10$; $P = 0,03$; Rayleigh test; Figura 3.4). Al 2° test, invece, la distribuzione delle scelte direzionali non è risultata significativamente orientata ($\alpha = 284^\circ$; $r = 0,41$; $N = 10$; $P = 0,19$; Rayleigh test; Figura 3.5).

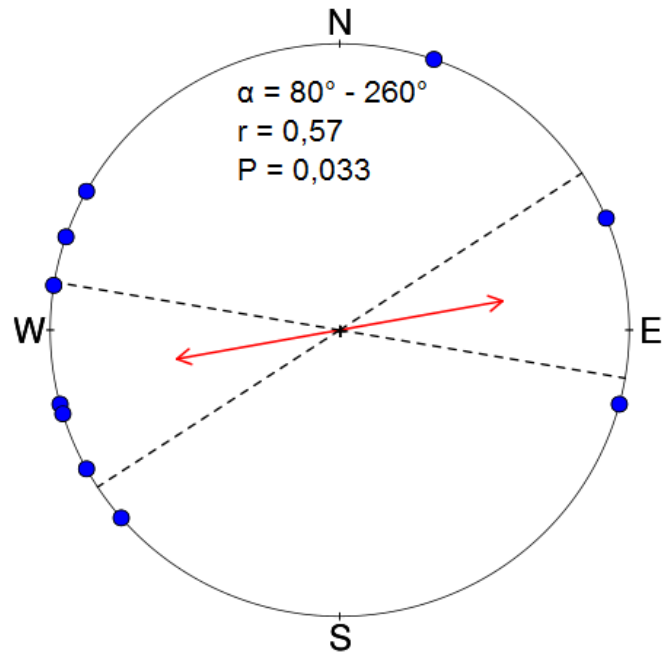


Figura 3.4 Diagramma circolare relativo al 1° test (N =10). Le frecce rosse rappresentano la direzione media del campione, le cui lunghezze sono proporzionali al raggio del cerchio posto uguale a 1 e indicano il grado di omogeneità delle scelte direzionali. Le linee tratteggiate indicano gli intervalli di confidenza al 95%

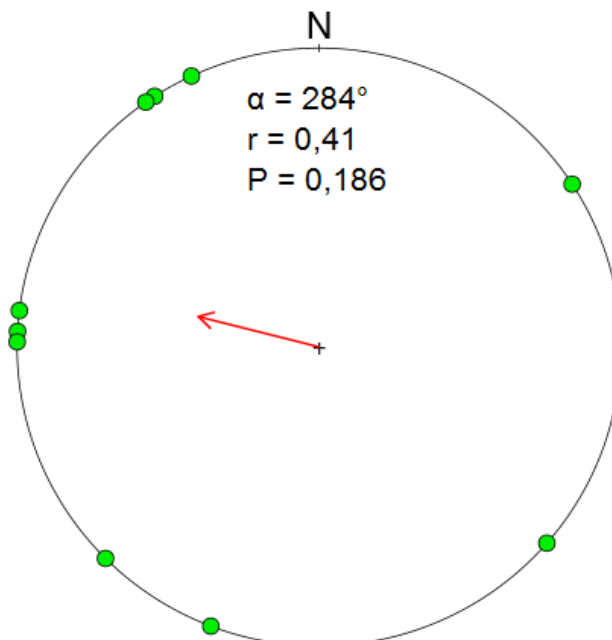


Figura 3.5 Diagramma circolare relativo al 2° test (N = 10)

Confrontando l'incremento ponderale relativo dal giorno della cattura al giorno del 1° test del gruppo di animali che al 1° test ha esibito una preferenza direzionale verso Ovest con quello che ha mostrato una preferenza direzionale verso Est non è emersa nessuna differenza statisticamente significativa ($t = 0,59$; $df = 6,51$; $P = 0,57$; Figura 3.6).

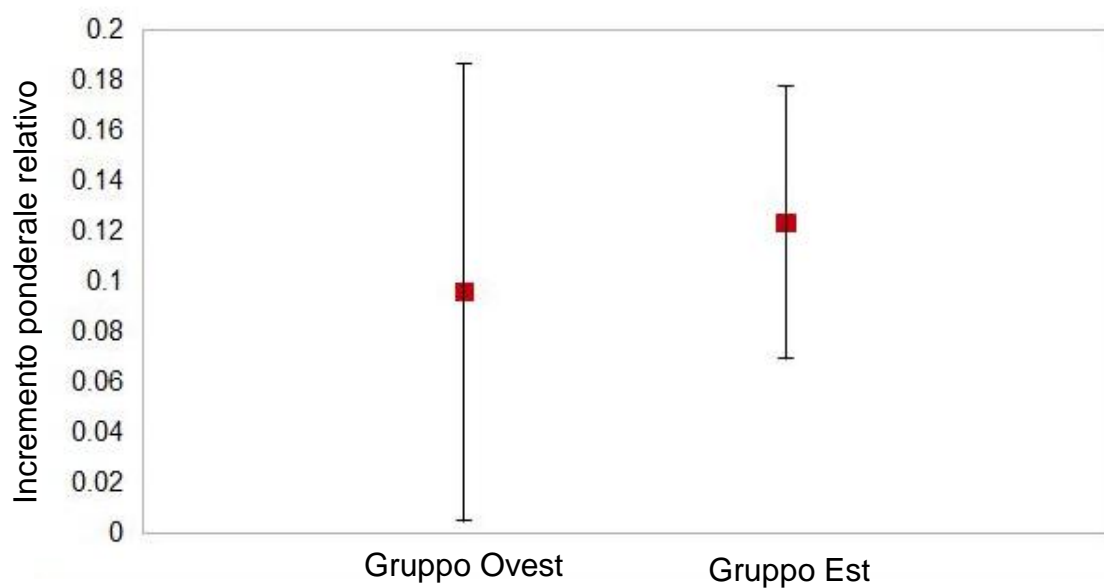


Figura 3.6 Incremento ponderale relativo dal giorno della cattura al giorno del 1° test e deviazione standard del gruppo di animali orientato verso Ovest e del gruppo orientato verso Est durante il 1°test di orientamento

Per valutare se in seguito all'esposizione gli animali avessero ricalibrato la bussola magnetica sul pattern di polarizzazione e modificato di conseguenza il loro orientamento è stata analizzata la distribuzione circolare delle differenze tra orientamento espresso al 2° test e quello espresso al 1° test. Questa distribuzione è risultata statisticamente orientata ($\alpha = 20,8^\circ$; $r = 0,605$; $N = 10$; $P = 0,021$; Rayleigh test; Figura 3.7), senza mostrare però una rotazione statisticamente significativa (95% IC: $330^\circ - 44^\circ$). Inoltre, confrontando le due distribuzioni con il test di Moore per dati appaiati, non si registrano differenze significative nelle preferenze direzionali degli individui nei due test ($r_m = 0,162$; $N = 10$; $P > 0,05$; Moore test).

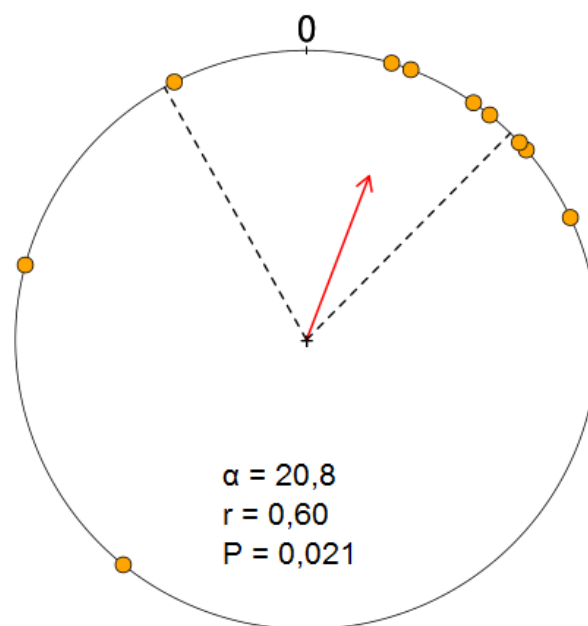


Figura 3.7 Distribuzione delle differenze delle direzioni individuali tra il 2° e il 1° test (la direzione di ogni individuo al 1° test è posta a 0°)

La distribuzione delle distanze angolari (differenze angolari normalizzate a 180°) è sintetizzata nella Figura 3.8. La mediana delle distanze angolari (42°) risulta significativamente differente da 0° , come dimostra l'analisi degli IC 95% (20° e 57°).

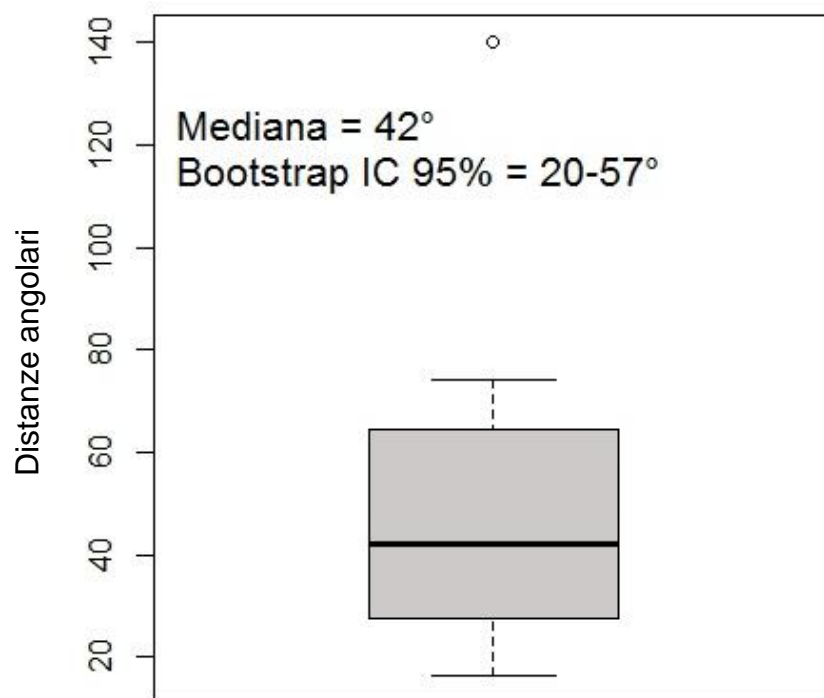


Figura 3.8 Boxplot relativo alla distribuzione delle differenze tra 2° e 1° test normalizzata a 180°

4. DISCUSSIONE

Come descritto nel primo capitolo, uno degli scopi del presente lavoro è stato quello di verificare la validità di una metodologia innovativa per analizzare il comportamento migratorio degli uccelli in condizioni di cattività. A tal fine gli imbuti di Emlen da noi utilizzati sono stati dotati di una telecamera ad infrarossi che ha permesso di registrare l'attività degli animali all'interno degli imbuti distinguendo tra movimenti orientati e movimenti senza una direzionalità ben precisa.

Su un totale di 19 esemplari di piovanello catturati durante la migrazione primaverile, 9 non si sono mostrati sufficientemente attivi (meno di 10 movimenti). Visti questi risultati si potrebbe inizialmente ipotizzare, almeno per questo gruppo di uccelli, un'inadeguatezza della metodologia sperimentale utilizzata per lo studio delle capacità di orientamento. I nostri risultati sono in accordo, però, con altri lavori sull'orientamento migratorio dei Caradriformi (Sauer, 1963; Sandberg and Gundmunsson, 1996), in cui è emersa un'inattività degli animali in condizioni sperimentali e in assenza di stimoli celesti. Queste osservazioni concordano con altre indagini effettuate sul campo in cui è stato dimostrato come numerose specie di limicoli intraprendono le loro migrazioni in presenza di sole ben visibile e raramente in presenza di cielo nuvoloso (Piersma, 1990).

Inoltre, come è stato suggerito da alcuni autori, il diverso grado di attività potrebbe dipendere dalle differenti condizioni fisiche degli animali al momento dei test (Sandberg et al. 1991, 1998; Sandberg and Moore 1996; Sandberg et al., 2002). Dall'analisi di correlazione tra l'incremento ponderale dei piovanelli dal giorno della cattura al giorno del 1° test e il numero di movimenti registrato durante il test, non è emerso, però, nessun tipo di legame tra queste due variabili.

Per spiegare l'inattività di una parte del campione sperimentale, vista la variabilità individuale dei comportamenti in condizioni di cattività (Drent and Marchetti, 1999; Carere et al., 2001), si potrebbe piuttosto ipotizzare che gli

animali esibiscano una differente motivazione a migrare in condizioni di stress dovuta alla cattività e alla manipolazione sperimentale, indipendentemente dalle condizioni fisiche.

L'inattività di alcuni animali potrebbe quindi essere causata dalle condizioni sperimentali (assenza di stimoli celesti) in cui sono stati saggiati per l'orientamento oppure dalla presenza di una variabilità individuale nei comportamenti espressi in situazioni di stress, piuttosto che dal tipo di metodologia dai noi utilizzata, che risulta essere idonea per rappresentare e registrare i comportamenti direzionali degli animali in laboratorio.

Nel complesso i nostri risultati dimostrano che i piovanelli sono in grado di esibire un'attività orientata all'interno degli imbuti di Emlen da noi utilizzati e che, come è stato precedentemente dimostrato per il piovanello tridattilo (*Calidris alba*) e il piro piro siberiano (*Calidris acuminata*) (Gudmundsson and Sandberg, 2000; Grönroos et al., 2010), sono in grado di percepire il campo geomagnetico e di orientarsi in presenza di cielo coperto.

Tradizionalmente l'orientamento migratorio degli uccelli in cattività viene misurato mediante tracce di inchiostro lasciate su carta assorbente (Helbig, 1991), graffi lasciati su carta rivestita da pigmentati (es. Tipp-ex) (Wiltschko et al., 1994), su carta presso-sensibile (Gaggini et al., 2010) o termo-sensibile (Akesson, 1994) che rivestono le pareti interne degli imbuti, oppure mediante l'utilizzo di fotocellule (Mouritsen, 2001). Nonostante questi sistemi si siano dimostrati un importante strumento per lo studio dell'orientamento migratorio, si sono rilevate anche alcune limitazioni, quali ad esempio l'impossibilità di distinguere i segni lasciati da movimenti orientati da quelli senza una direzionalità ben precisa (come quelli dovuti alla reazione di fuga durante l'inserimento degli animali negli imbuti). Per questo motivo abbiamo sviluppato questa nuova strumentazione sperimentale, in grado di registrare l'attività degli animali per tutta la durata del test. In questo modo è stato possibile analizzare i video valutando ogni movimento all'interno dell'imbutto in relazione al comportamento dell'animale.

Per quanto riguarda la direzione complessiva degli animali attivi, nel 1° test si osserva un orientamento bimodale disposto lungo l'asse E-NE/W-SW, che non sembrerebbe in linea con la direzione attesa per la stagione migratoria. Tuttavia, osservando i dati di cattura e ricattura raccolti in Europa negli anni passati, oltre ad un gran numero di ricatture disposte lungo l'asse Nord-Sud, si può notare l'esistenza di un certo numero di animali inanellati in Italia e ricatturati all'estero lungo un asse di migrazione disposto lungo la direttrice Est-Ovest (Spina e Volponi, 2008; Figura 4.1 e 4.2). Viste le poche evidenze sperimentali riguardanti le rotte migratorie di questa specie, su questo fenomeno possiamo esclusivamente formulare un'ipotesi: l'asse di orientamento mostrato in condizioni di cattività potrebbe corrispondere alla rotta migratoria tra le aree di svernamento nel golfo di Guinea e quelle riproduttive sulla costa della Siberia artica (vedi mappa di distribuzione della specie in Materiali e Metodi a pag. 23).



Figura 4.1 Individui esteri ricatturati in Italia durante la migrazione primaverile di qualsiasi anno (N = 32) (da Spina e Volponi, 2008)

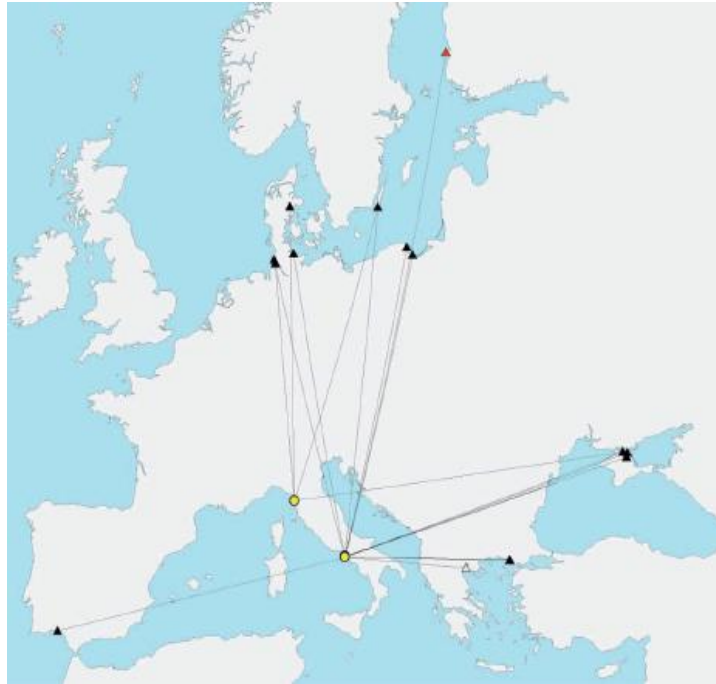


Figura 4.2 Individui inanellati in Italia nel periodo di migrazione primaverile e ricatturati all'estero in qualsiasi periodo (N = 21). (da Spina e Volponi, 2008)

Del campione di animali attivi solo 3 individui (*gruppo Est*) hanno mostrato un orientamento verso l'ipotetica direzione attesa per la stagione migratoria, mentre la maggior parte degli animali ha mostrato una scelta direzionale verso W-SW (*gruppo Ovest*). Per interpretare questa scelta direzionale è possibile suggerire diverse ipotesi: una prima potrebbe essere una percezione acustica del mare tramite infrasuoni da parte dei soggetti sperimentali, come è stato precedentemente ipotizzato per altre specie di uccelli (Hagstrum, 2000). Data la ridotta distanza tra i laboratori in cui sono stati condotti gli esperimenti e il mare potrebbe essere possibile che gli animali tentino di dirigersi verso di esso per utilizzare la linea di costa come punto di riferimento durante la migrazione (Akesson, 1993) o per la ricerca delle risorse trofiche, essendo questa specie molto numerosa lungo le aree costiere (Cramp and Simmons, 1983).

Come è stato suggerito in altri studi (Akesson and Sandberg, 1994) si potrebbe considerare l'ipotesi di una fototassi positiva, secondo cui gli animali avrebbero

mostrato una consistente preferenza direzionale verso la posizione di azimuth solare al tramonto (Ovest), vale a dire verso la parte più luminosa della strumentazione sperimentale. Tale ipotesi però non può essere validata in quanto i pannelli di plexiglass, utilizzati durante i test di orientamento, non permettono agli animali di percepire il pattern di luminosità e quindi di identificare la posizione del sole. E' possibile inoltre escludere tale ipotesi a seguito di esperimenti condotti su esemplari di piovanello pancianera (*Calidris alpina*) e piro piro boschereccio (*Tringa glareola*), testati con la medesima strumentazione sperimentale descritta nel capitolo di Materiali e Metodi (pag. 29). Tali risultati non ancora pubblicati dimostrano come entrambe le specie abbiano compiuto, durante i test di orientamento, scelte direzionali diverse dalla posizione di azimuth del sole al tramonto.

Infine, una terza possibile ipotesi per spiegare questo risultato potrebbe riferirsi al fenomeno di retromigrazione (RM *reverse migration*), ossia il manifestarsi di un orientamento opposto a quello atteso per la stagione. Da alcuni autori la RM è stata definita un comportamento adattativo che porterebbe a ritardare l'attraversamento di cospicue barriere ecologiche soprattutto da parte degli individui in condizioni fisiche precarie o in presenza di condizioni meteo avverse (Richardson, 1982; Lindström and Alerstam, 1986; Akesson et al., 1996; Sandberg and Moore, 1996). Il confronto fra l'incremento ponderale dal giorno della cattura al giorno del 1° test dei gruppi *Est* e *Ovest* non ha evidenziato nessuna differenza significativa. Questa osservazione ha portato ad escludere l'ipotesi di un'influenza delle condizioni fisiche sulla scelta direzionale degli animali.

I dati ottenuti si avvicinano molto a quanto emerso da uno studio condotto sui piovanelli tridattili (Gudmundsson and Sandberg, 2000) che, testati nelle nostre stesse condizioni sperimentali, hanno mostrato un orientamento bimodale significativo. Come evidenziato da questi autori, una possibile spiegazione potrebbe essere una minor motivazione alla partenza, che si manifesta in una retromigrazione, in presenza di cielo coperto. Una seconda plausibile ipotesi potrebbe essere la necessità di avere accesso sia agli stimoli magnetici che a

quelli celesti per poter tradurre gli stimoli derivanti dal campo geomagnetico in un'appropriata direzione migratoria unimodale.

Appurata la capacità dei piovanelli di esibire un'attività orientata in condizioni di cattività e in presenza di cielo coperto, il secondo scopo del presente lavoro è stato quello di verificare se gli animali utilizzassero per l'orientamento il pattern di luce polarizzata come riferimento primario, ricalibrando la loro bussola magnetica (Muheim et al., 2006b) a seguito di esposizione a stimoli magnetici e visivi non coerenti.

Dall'analisi delle differenze individuali tra 2° e 1° test è emersa una lieve rotazione di circa 21° con intervalli di confidenza contenenti lo zero; tale rotazione è in linea con gli shift attesi in caso di non ricalibrazione della bussola magnetica (vedi "Risultati attesi" in Materiali e Metodi a pag. 37). Questi risultati sono in contrasto con quelli ottenuti in alcuni studi (Able and Able, 1995a; Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006b, 2007), in cui gli animali hanno mostrato una ricalibrazione della bussola magnetica in base al pattern di luce polarizzata. Inoltre, non confermerebbero l'ipotesi proposta in una recente revisione (Muheim et al., 2006a), cioè che l'accesso a riferimenti visivi nella zona adiacente all'orizzonte si traduca in una ricalibrazione della bussola magnetica sui riferimenti di luce polarizzata all'alba e al tramonto. Durante le esposizioni al conflitto da noi realizzate, infatti, l'accesso all'orizzonte è stato completo. I risultati ottenuti provverebbero invece l'ipotesi di un ruolo primario del campo magnetico terrestre suggerita da diversi autori (Wiltschko et al., 1998a, 2001; Sandberg et al., 2000, 2002; Gaggini et al., 2010).

Le posizioni in letteratura riguardanti le gerarchie tra le bussole e i possibili casi di ricalibrazione sono ancora contrastanti (Muheim et al., 2008; Wiltschko et al., 2008a, 2008b) e il dibattito è ancora aperto, richiedendo ulteriori indagini.

E' da considerare che la maggior parte dei risultati finora ottenuti, riguardanti i meccanismi di orientamento, derivano da esperimenti condotti sui Passeriformi. Data la vasta eterogeneità dei risultati sperimentali, si potrebbe considerare un utilizzo specie-specifico dei riferimenti bussolari disponibili (Chernetsov et al., 2011): nonostante alcuni elementi basilari dei meccanismi navigazionali, quali

l'utilizzo della bussola magnetica e degli stimoli celesti, possano essere considerati identici in tutte le specie di uccelli, potrebbe essere possibile che l'interazione tra i vari stimoli cambi tra le specie.

In accordo con quanto proposto da Sandberg e Moore (1996), bisogna tenere in considerazione anche l'importanza del contesto ecologico per una corretta interpretazione dei risultati. Le specie migratrici a lungo raggio che attraversano cospicue barriere ecologiche, come molte specie di limicoli, necessiterebbero di una capacità di orientamento più precisa rispetto alle specie migratrici a corto raggio, che possono tollerare anche deviazioni angolari maggiori. L'importanza del contesto ambientale è stata recentemente sottolineata anche da un altro lavoro (Schmaljohann et al., 2012). Come proposto da questi autori, in determinati luoghi e condizioni ambientali (ad esempio in aree non considerate come stopover) il conflitto di stimoli potrebbe non essere preso in considerazione dagli animali durante le esposizioni. Inoltre gli uccelli in aree con ingenti punti di riferimento geografici (*landmarks*) potrebbero trasferire le informazioni bussolari su questi riferimenti e ignorare successivamente il conflitto di stimoli. Non è possibile effettuare un confronto diretto con tale studio, in quanto gli animali saggati da Schmaljohann et al. sono stati studiati per l'orientamento dopo essere stati liberati e muniti di radio trasmettenti; in tal caso vi è stata una visibilità diretta dei *landmarks* da parte degli animali. Nel presente studio possiamo escludere una visione diretta degli elementi geografici dall'interno dell'attrezzatura sperimentale, ma, come già descritto, gli animali potrebbero avere una percezione acustica del mare tramite infrasuoni. Possiamo ipotizzare che la distanza tra l'area di cattura e i laboratori, in cui sono stati condotti gli esperimenti (circa 5 km), e la percezione della presenza del mare potrebbero aver svolto un possibile ruolo sulle scelte direzionali e sulle risposte degli animali agli esperimenti di conflitto.

Essendoci stata nel 1° test una risposta assiale degli animali, la differenza delle scelte direzionali tra i due test ($\alpha = 20,8^\circ$), con intervalli di confidenza contenenti lo zero, potrebbe però essere fuorviante; per questo motivo le differenze angolari, oltre ad essere state analizzate con le comuni tecniche di statistica

circolare, sono state normalizzate a 180°. In questo modo non si può escludere che l'esposizione alla banda di massima polarizzazione (BMP) artificiale ruotata di $\pm 90^\circ$ abbia influito parzialmente sulla scelta direzionale nel 2° test, essendo la mediana della distribuzione di circa 42° (95% CI: 20-57°). Per spiegare questo risultato è possibile esclusivamente formulare un'ipotesi, che necessita indubbiamente di ulteriori indagini per la comprensione del fenomeno. Si potrebbe supporre un utilizzo dei riferimenti orientanti in modo indipendente l'uno dall'altro e che, in presenza di informazioni direzionali non coerenti, gli animali abbiano compiuto una sorta di compromesso tra la direzione indicata dal campo magnetico e quella indicata dal pattern di luce polarizzata.

Nonostante il dibattito sui meccanismi di orientamento degli uccelli resti aperto, possiamo affermare che i dati ottenuti rappresentano una delle pochissime evidenze sperimentali raccolte sulle capacità di orientamento migratorio dei Caradriformi e, in particolare, costituiscono un primo importante contributo alle conoscenze sui rapporti gerarchici tra le varie bussole usate da questi animali durante i loro estesi spostamenti migratori.

LETTERATURA CITATA

Able KP (1982). Skylight polarization patterns at dusk influence migratory orientation in birds. *Nature* 299:550-551

Able KP (2000). The concept and terminology of bird navigation. *J Avian Biol* 32: 174-183

Able KP and Able MA (1995a). Interactions in the flexible orientation system of a migratory bird. *Nature* 375: 230-232

Able KP and Able MA (1995b). Manipulations of polarized skylight calibrate magnetic orientation in a migratory bird. *J Comp Physiol* 177:351-356

Adams DC and Anthony CD (1996). Using randomisation techniques to analyse behavioural data. *Anim Behav* 51:733–738

Åkesson S (1993). Coastal migration and wind drift compensation in nocturnal passerine migrants. *Ornis Scand* 24:87-94

Åkesson S (1994). Comparative orientation experiments with different species of passerine long-distance migrants: effect of magnetic field manipulation. *Anim Behav*. 48: 1379–1393

Arkesson S and Sandberg R (1994). Migratory orientation of passerines at dusk, night and dawn. *Ethology* 98: 177–191

Åkesson S, Karlsson L, Walinder G and Alerstam T (1996). Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia. *Behav Ecol Sociobiol* 38: 293–302

Alerstam T (1990). *Bird Migration*. Cambridge: Cambridge University Press

Alerstam T (2001). Evaluation of long-distance orientation in birds on the basis of migration routes recorded by radar and satellite tracking. *J Navig* 54: 393-403

Baker RR (1978). *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. London: Hodder & Stoughton

Beason RC (1992). You can get there from here: responses to simulated magnetic equator crossing by the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ethology* 91: 75–80

Berthold P (1991). Spatiotemporal programmes and genetics of orientation. In: *Orientation in Birds* (Ed. by P. Berthold), pp. 86–105. Basel: Birkhauser Verlag

Bingman VP and Cheng K (2005). Mechanisms of animal global navigation: comparative perspectives and enduring challenges. *Ethol Ecol Evol* 17: 295-318

Brichetti P e Fracasso G (2004). *Ornitologia italiana*. 2. Tetraonidae-Scolopacidae. Alberto Perdisa ed, Bologna

Brines ML (1980). Dynamic patterns of skylight polarization as clock and compass. *J Theoret Biol* 86:507

Brines M L and Gould JL (1982). Skylight polarization patterns and animal orientation. *J Exp Biol* 96: 69-91

Carere C, Welink D, Drent PJ, Koolhass JM and Groothuis AGG (2001). Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. *Physiol Behav* 73: 427-433

Chernetsov N, Kishkinev D, Kosarev V and Bolshakov CV (2011). Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study. *J Exp Biol* 214: 2540–2543.

Cochran WW, Mouritsen H and Wikelski M (2004). Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science* 304: 405-408

Cramp S and Simmons KEL (1983). *The birds of the Western Palearctic* (vol.3). Oxford University Press, Oxford.

Drent PJ and Marchetti C (1999). Individuality, exploration and foraging in hand raised juvenile great tits. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 896-914

Dunn PO, May TA, McCollough MA et al. (1988). Length of stay and fat content of migrant semipalmated sandpipers in eastern Maine. *Condor* 90: 824–835

del Hoyo J, Elliot A and Sargatal J (eds) (1996). Handbook of the Birds of the World Vol.3: Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona

Elliott CCH, Waltner M, Underhill LG, Pringle JS and Dick WJA (1976). The migration system of the Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* in Africa. *Ostrich* 47: 191–213

Emlen ST (1967). Migratory orientation in the Indigo bunting, *Passerina cyanea*. *Auk* 84:309-342

Emlen ST (1970). Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation. *Science* 170:1198-1201

Emlen ST (1975). Migration: orientation and navigation. Academic, New York

Emlen ST and Emlen JT (1966). A technique for recording orientation of captive birds. *Auk* 83: 361-367

Freake MJ (1999). Evidence for orientation using the e-vector direction of polarized light in the sleepy lizard *rugosa*. *Biol* 22: 1159-1166

von Frisch K (1949). Die polarisation des Himmelslichtes als orientierend Faktor bei den Tanzen der Bienen. *Experientia* 5: 142-148

Gaggini V, Baldaccini NE, Spina F and Guinchi D (2010). Orientation of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: cue-conflict experiments during spring migration. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 1333–1342

Gill RE, Tibbits LT, Douglas DC, Handel CM, Mulcahy DM, Gottschalck JC, Warnock N, McCaffery BJ, Battley PF. and Piersma T (2009). Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proc Roy Soc B* 276: 447-457

Grönroos J, Muheim R and Åkesson S (2010). Orientation and autumn migration routes of juvenile sharp-tailed sandpiper at a staging site in Alaska. *J Exp Biol* 213: 1829-1835

Gudmundsson GA (1994). Spring migration of the Knot *Calidris c. canutus* over southern Scandinavia, as recorded by radar. *J Avian Biol* 25: 15-26

Gudmundsson GA and Sandberg R (2000). Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass: orientation experiments during spring migration in Iceland. *J Exp Biol* 203: 3137-3144

Hagstrum JT (2000). Infrasound and the avian navigational map. *J exp Biol* 203: 1103-1111

HELBIG AJ (1991). Experimental and analytical techniques used in bird orientation research. In *Orientation in Birds* (ed. P. Berthold), pp. 270–306. Basel: Birkhäuser Verlag

Hoffmann K (1960). Experimental manipulation of the orientational clock in birds. *Cold Spring Harbour Symp Quant Biol* 25: 379-387

Horvath G and Varjú D (2003). *Polarized Light in Animal Vision. Polarization Patterns in Nature*. Springer, Berlin

Kramer G (1949) Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel. In: Mayr E, Schüz E (eds), *Ornithologie als biologische Wissenschaft*, Heidelberg, pp 269-283

Kramer G (1951) Versuche zur Wahrnehmung von Ultrakurzwellen durch Vögel. *Vogelwarte* 16: 55–59

Kramer G (1953). Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *J. Ornithol.* 94: 201-219

Lindström Å and Alerstam T (1986). The adaptive significance of reoriented migration of chaffinches *Fringilla coelebs* and bramblings *F. montifringilla* during autumn in southern Sweden. *Behav Eco. Sociobiol* 19: 417–424

Meissner W (2006). Timing and phenology of Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* on southward migration through Puck Bay, Poland. *International Wader Studies* 19: 121–124

- Minton CDT, Rogers KG, Jessop RE, Graham DM. and Lowther AD** (2006). Biometrics and moult of the Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* in Australia. *International Wader Studies* 19: 195–204
- Moore BR** (1980). A modification of the Rayleigh test for vector data. *Biometrika* 67:175–180
- Moore FR** (1987). Sunset and the orientation behaviour of migrating birds. *Biol Rev* 62: 65-86
- Moore FR and Phillips JB** (1988.) Sunset, skylight polarization and the migratory orientation of yellow-rumped warblers, *Dendroica coronata*. *Anim Behav* 36: 1770-1778
- Morrison RIG** (1984). Migration systems of some New World shorebirds. In *Behavior of Marine Animals*, vol. 5 (ed. J. Burger and B. L. Olla), pp. 125–202. New York: Plenum Press.
- Mouritsen H and Larsen ON** (2001). Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. *J Exp Biol* 204:3855–3865
- Muheim R, Moore FR and Phillips JB** (2006a) Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds: a review of cue conflict experiments. *J Exp Biol* 209:2-17
- Muheim R, Phillips JB and Åkesson S** (2006b). Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds. *Science* 313: 837–839
- Muheim R, Åkesson S and Phillips JB** (2007). Magnetic compass of migratory Savannah sparrows is calibrated by skylight polarization at sunrise and sunset *J Ornithol* 313: 837–839
- Muheim R, Åkesson S and Phillips JB** (2008). Response to R. Wiltschko et al. (*J Ornithol.*): Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J Ornithol* 149: 659-662
- Papi F** (1992). General aspects. In *Animal Homing* (ed. F. Papi), pp. 1-18. London: Chapman and Hall

Perdeck AC (1958). Two types of orientation in migrating starlings *Sturnus vulgaris* L. and chaffinches, *Fringilla coelebs* L. as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46; 1-37

Phillips JB. and Moore FR (1992). Calibration of the sun compass by sunset polarized light patterns in a migratory bird. *Behav Ecol Sociobiol* 31: 189–194

Phillips JB and Waldvogel JA (1988). Celestial polarized light patterns as a calibration reference for sun compass of homing pigeons. *J theor Biol* 131: 55–67

Piersma T, Zwarts L and Bruggemann JH (1990). Behavioural aspects of the departure of waders before long-distance flights: flocking, vocalizations, flight paths and diurnal timing. *Ardea* 78: 157-184

Prater AJ, Marchant JA, and Vuorinen J (1977). Guide to the identification and ageing of Holarctic waders. British Trust for Ornithology field guide no. 17. BTO, Tring, U.K.

Prinz K and Wiltschko W (1992). Migratory orientation of pied flycatchers: interaction of stellar and magnetic information during ontogeny. *Anim Behav* 44: 539-545

Richardson WJ (1982) Northeastward reverse migration of birds over Nova Scotia, Canada, in Autumn. *Behav Ecol Sociobiol* 10:193–206

Salewski V, and Bruderer B (2007). The evolution of bird migration: a synthesis. *Naturwissenschaften* 94:268–279

Sandberg R (1991). Sunset orientation of robins, *Erithacus rubecula*, with different fields of sky vision. *Behav Ecol Sociobiol* 28:77–83

Sandberg R and Gudmundsson GA (1996). Orientation cage experiments with dunlins during autumn migration in Iceland. *J Avian Biol* 27: 183-188

Sandberg R and Moore FR (1996). Migratory orientation of Red-eyed Vireos, *Vireo olivaceus*, in relation to energetic condition and ecological context. *Behav Ecol and Sociobiol* 39: 1–10

Sandberg R, Pettersson J and Alerstam T (1988) Shifted magnetic fields lead to deflected and axial orientation of migrating robins, *Erithacus rubecula*, at sunset. *Anim Behav* 36: 877–887

Sandberg R, Petterson J, and Persson K (1991). Migratory orientation of free-flying Robins *Erithacus rubecula* and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: Release experiments. *Ornis Scandinavica* 22: 1–11

Sandberg R, Backman J and Uttosson U (1998). Orientation of Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) close to the magnetic North Pole. *J Exp Biol* 201:1859–1870

Sandberg R, Bäckman J, Moore FR and Löhmus M (2000). Magnetic information calibrates celestial cues during migration. *Anim Behav* 60: 453–462

Sandberg R, Moore FR, Bäckman J and Löhmus M (2002). Orientation of nocturnally migrating Swainson's thrush at dawn and dusk: importance of energetic condition and geomagnetic cues. *Auk* 119: 201-209

Sauer F (1957). Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *carruca*). *Z Tier* 14; 29-70

Sauer EGF (1963). Migration habits of golden plovers. In *Acta 13th Congress on International Ornithology* (ed. C. G. Sibley), pp. 454-467. Lawrence: Allan Press

Schekkerman H, van Roomen MWJ and Underhill LG (1998). Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86: 153–168

Schmaljohann H, Rautenberg T, Muheim R, Naef-Daenzer B and Bairlein F (2012) Response of a free flying songbird to an experimental shift of the light polarization pattern around sunset. *J Exp Biol*: 216: 1381-1387

Schmidt-Koenig K (1960). Internal clocks and homing. *Cold Spring Harbor Symp quant Biol* 25: 389-393

Schmidt-Koenig K (1961). Die Sonne als Kompass in Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. *Z Tierpsychol* 68: 221-224

Schmidt-Koenig K (1990). The sun compass. *Experientia* 46: 336–342

Schmidt-Koenig K, Ganzhorn JU and Ranvaud R (1991) The sun compass. In: Berthold P (ed) *Orientation in birds*. Basel, pp 1-15 Basel: Birkhauser Verlag

Snow DW and Perrins CM (1998). *The Birds of the Western Palearctic. Concise Edition*. Oxford University Press, Oxford, UK

Spina F and Volponi S (2008). Atlante della migrazione degli uccelli in Italia. Vol. 1 non Passeriformi. Pp. 474-480. Ministero dell’Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare e Istituto Superiore per la Ricerca e la Protezione Ambientale, Roma.

Thomas DG and Dartnall AJ (1971). Moults of the Curlew Sandpiper in relation to its annual cycle. *Emu* 71: 153–158

Thorup K, Bisson IA, Bowlin MS, Holland RA, Wingfield JC, Ramenofsky M and Wikelski M (2007). Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 46: 18115-18119

Tomkovich PS and Soloviev MY (2006). Curlew Sandpipers on the breeding grounds: schedule and geographic distribution in the light of their breeding system. *Int. Wader Stud.* 19: 19–26

Tulp I and Schekkerman H (2001). Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2001. Wageningen: Alterra Green World Research. Alterra Report 451

Wehner R (1992). Arthropods. In: *Animal homing*. Papi, F. London: Chapman and Hall pp 45-144

Weindler P and Liepa V (1999). The influence of premigratory experience on the migratory orientation of birds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 979-987

Wiltschko R (1990). *Das Orientierungssystem der Vögel*. Habilitationsschrift J.W. Goethe Universität Frankfurt

Wiltschko W (1968). Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Z Tierpsychol 25: 537–558

Wiltschko R and Wiltschko W (1999). Celestial and magnetic cues in experimental conflict. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 988-1004

Wiltschko W. and Wiltschko R (1991). Magnetic orientation and celestial cues in migratory orientation. In: Berthold, P. (ed.). Orientation in birds pp. 16-37. Birkhäuser Verlag, Basel

Wiltschko W and Wiltschko R (1992). Migratory orientation: magnetic compass orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. Ethology 91: 70–79

Wiltschko W and Wiltschko R (1996) Magnetic orientation in birds. J Exper Biol 199: 29-38

Wiltschko W, Daum O, Fergenbauer-Kimmel A and Wiltschko R (1987). The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin*. Ethology 74: 285–292

Wiltschko W, Munro U, Beason RC, Ford H and Wiltschko R (1994). A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds. Experientia 50: 697–700

Wiltschko W, Wiltschko R, Munro U, and Ford H (1998a). Magnetic versus celestial cues: cue-conflict experiments with migrating silvereyes at dusk. J Comp Physiol 182: 521-529

Wiltschko W, Weindler P and Wiltschko R (1998b). Interaction of magnetic and celestial cues in the migratory orientation of passerines. J Avian Biol 29: 606-617

Wiltschko R, Munro U, Ford H and Wiltschko W (1999). After-effects of exposure to conflicting celestial and magnetic cues at sunset in migratory Silvereyes, *Zosterops lateralis*. J Avian Biol 30: 56–62.

Wiltschko R, Munro U, Ford H and Wiltschko W (2001). Orientation in migratory birds: time-associated relearning of celestial cues. *Anim Behav* 62: 245–250.

Wiltschko R, Munro U, Ford H and Wiltschko W (2008a) Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J Ornithol* 149: 607–614

Wiltschko R, Munro U, Ford H and Wiltschko W (2008b) Response to the comments by R. Muheim, S. Åkesson, and J.B. Phillips to our paper “Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds”. *J Ornithol* 149: 663–664

Wymenga E, Engelmoer M, Smit CJ and Van Spanje TM (1990). Geographical breeding origin and migration of waders wintering in West Africa. *Ardea* 78: 83–112

SITI INTERNET CONSULTATI:

<http://cran.r-project.org/>

www.ngdc.noaa.gov

www.parcosanrosso.org

www.planetofbirds.com

APPENDICE

Durante la primavera 2013 sono stati condotti esperimenti di orientamento anche su un'altra specie appartenente all'ordine dei Caradriformi e alla famiglia degli Scolopacidae: il piro piro boschereccio *Tringa glareola* (Linnaeus, 1758); (Figura 1).



Figura 1 Esempio di piro piro boschereccio

La specie è monotipica a distribuzione eurosiberica; nidifica in Europa nord-orientale ed Asia settentrionale e sverna nelle zone tropicali e subtropicali africane, localmente in Marocco atlantico, scarsamente in Mediterraneo e Medio Oriente (Figura 2).

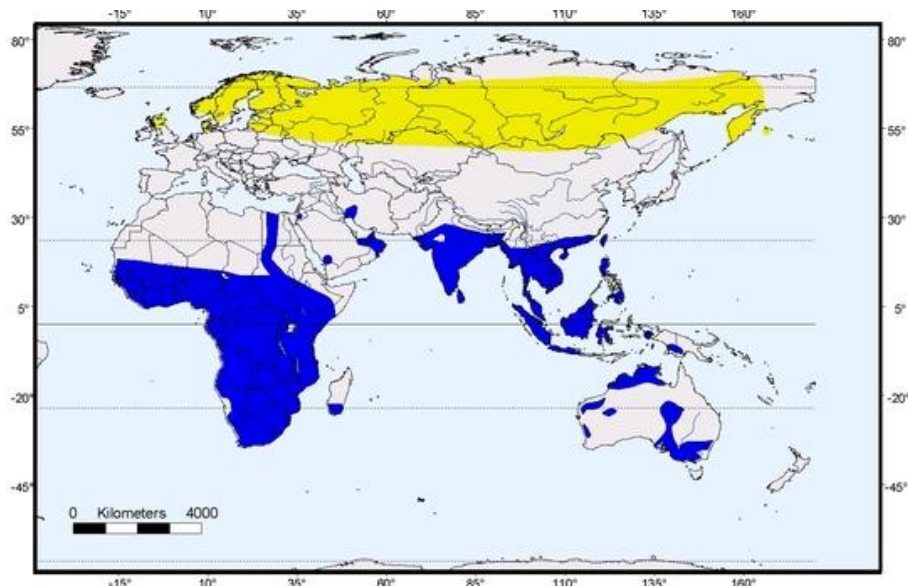


Figura 2 Distribuzione geografica del piro piro boschereccio.
 In giallo: aree riproduttive; in blu: aree di svernamento (da <http://www.planetofbirds.com>)

Per questa specie le tecniche di cattura, la metodologia e il protocollo sperimentale sono stati i medesimi di quelli descritti precedentemente per il piovanello comune. Per ciò che concerne il mantenimento in cattività anche questa specie è stata mantenuta all'interno di una stanza illuminata artificialmente seguendo il fotoperiodo naturale, senza alcun tipo di accesso agli stimoli astronomici, ma a differenza dei piovanelli comuni, che sono stati collocati in gabbie comuni, nel caso dei piro piro boscherecci è stato necessario separare gli individui gli uni dagli altri a causa della spiccata territorialità dimostrata, che si è tradotta in aggressività intraspecifica. Durante tutto il periodo degli esperimenti le condizioni fisiche dei soggetti sperimentali sono state costantemente monitorate, registrandone ogni giorno le variazioni di peso. L'analisi dei dati è stata compiuta mediante le stesse tecniche di statistica circolare precedentemente descritte e con l'ausilio del software R (R Development core team, 2006). Le registrazioni video dei test sono state visionate dagli sperimentatori e i movimenti sono stati registrati su schede cartacee sulle quali è stata riportata una circonferenza divisa in 8 settori identici

che rappresentava graficamente l'imbuto visto dal basso, ovvero l'immagine riprodotta dalla telecamera. Ai fini dell'analisi sono stati presi in considerazione solo i soggetti che avevano effettuato più di 20 movimenti, considerando inattivi tutti gli altri. I dati di seguito riportati derivano dall'analisi condotta durante lo svolgimento di un'altra tesi di laurea.

Per ciò che concerne la reazione alla cattività, il piro piro boschereccio ha mostrato un adattamento diverso rispetto al piovanello. Nel complesso gli animali non hanno risposto bene alla cattività, mostrando dal giorno della cattura al giorno del 1° test, un decremento medio del peso di 1,82 g ($t_{10} = 2,13$; $P = 0,06$); (Figura 3). Questi dati sono supportati anche dal comportamento che è stato osservato negli animali. I piro piro boscherecci erano visibilmente irrequieti, mostrando ripetute reazioni di fuga e paura all'ingresso di persone nella stanza. Inoltre hanno mostrato una spiccata territorialità nei confronti dei conspecifici, che si è manifestata in frequenti lotte e aggressività intraspecifica; per questi motivi questa specie è stata collocata in gabbie individuali durante tutto il periodo sperimentale.

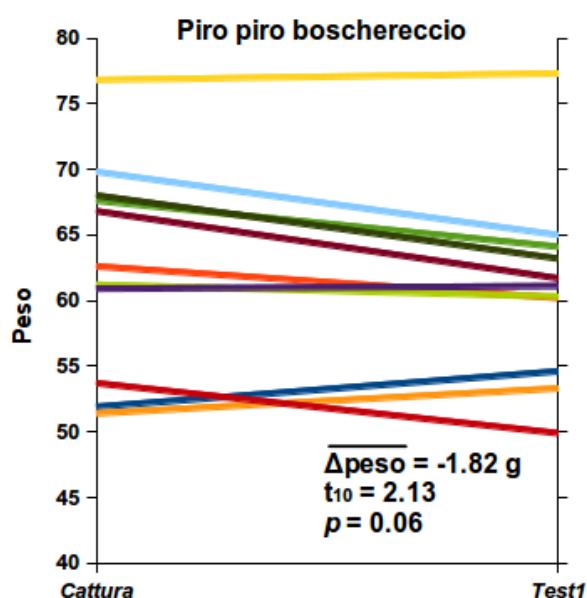


Figura 3 Andamento del peso di tutti i piro piro boscherecci rilevato dal giorno della cattura al giorno del 1° test. Ogni segmento rappresenta un animale

Su un totale di 11 piro piro boscherecci catturati si sono mostrati attivi 9 animali che, nonostante si siano mostrati ben orientati (nella Figura 4 sono riportati a titolo informativo due diagrammi circolari individuali di animali saggiati al 1° test), durante il 1° test hanno mostrato nel complesso una distribuzione bimodale statisticamente non significativa lungo l'asse NE-SW (Figura 5).

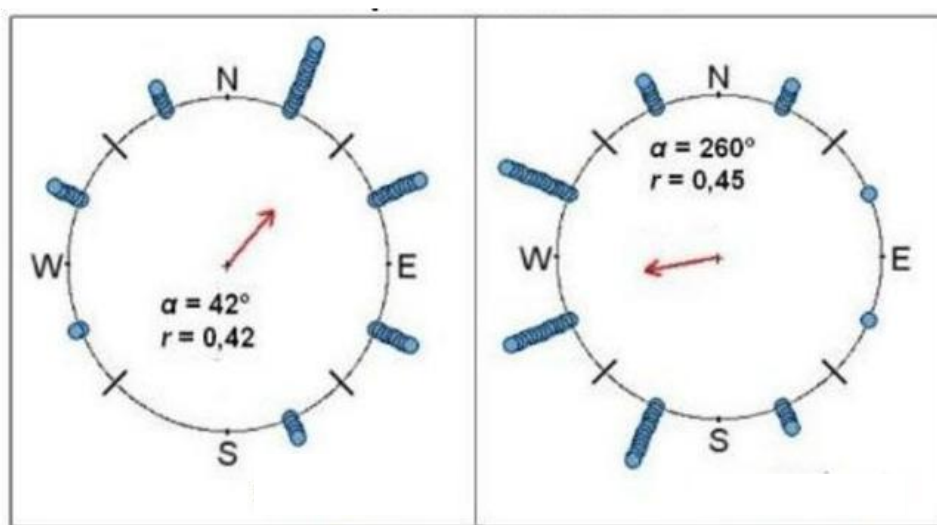


Figura 4 Distribuzione circolare delle scelte direzionali di due piro piro boscherecci. I movimenti degli animali sono rappresentati dai cerchi azzurri; la direzione media è rappresentata dalle frecce rosse, la cui lunghezza è indice del grado di omogeneità delle scelte direzionali

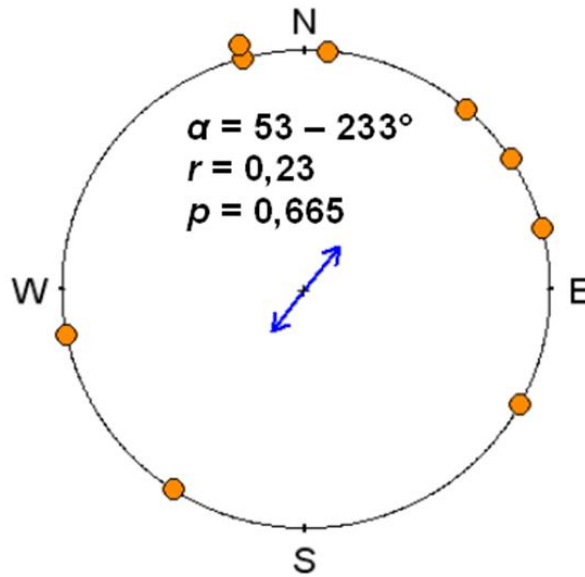


Figura 5 Diagramma circolare relativo al 1° test. La freccia blu rappresenta la direzione media del campione, la cui lunghezza è proporzionale al raggio del cerchio posto uguale a 1 e indica il grado di omogeneità delle scelte direzionali

Osservando i dati di cattura e ricattura raccolti in Europa negli anni passati si può notare l'esistenza di un certo numero di animali inanellati e ricatturati in Italia lungo un asse di migrazione disposto lungo la direttrice NE-SO (Spina e Volponi, 2008; Figura 6). L'asse di orientamento mostrato in condizioni di cattività potrebbe corrispondere alla rotta migratoria tra le aree di svernamento e quelle riproduttive. Infatti l'area geografica di provenienza degli uccelli segnalati in Italia è posta prevalentemente a NE del nostro paese: l'area baltica, in particolar modo Svezia e poi Finlandia, Danimarca, Germania, e più ad est Polonia, Repubblica Ceca ed Ungheria (Spina e Volponi, 2008).



Figura 6 Individui di piro piro boschereccio inanellati all'estero e ricatturati in Italia durante la migrazione primaverile (da Spina e Volponi, 2008)

Considerando l'orientamento complessivo mostrato al test, potrebbe essere ragionevole attribuire la non significatività dell'orientamento allo scarso numero di animali saggiati a causa della cattiva reazione alla cattività di questi animali. Durante la fase sperimentale, considerando il fatto che i soggetti non aumentavano di peso e in alcuni casi dimagrivano, e osservando il loro comportamento che denotava il disagio dovuto alla cattività, si è ritenuto opportuno cessare di utilizzare individui appartenenti a tale specie, senza terminare il protocollo sperimentale. Quindi per quanto concerne il piro piro boschereccio abbiamo risultati relativi solo al 1° test poiché questa specie ha dimostrato di essere fundamentalmente inadatta a protocolli sperimentali di lunga durata.