

INDICE

1.	INTRODUZIONE	3
2.	SCOPO DELL' ESPERIMENTO	23
3.	BIOLOGIA DELLA RONDINE	25
3.1	MORFOLOGIA	25
3.2	DISTRIBUZIONE E HABITAT	28
3.3	MIGRAZIONE E MUTA	29
3.4	ECOLOGIA TROFICA	32
3.5	STRUTTURA SOCIALE E COMPORTAMENTO.....	33
3.6	BIOLOGIA RIPRODUTTIVA	34
4.	AREA DI STUDIO, MATERIALI E METODI ...	37
4.1	AREA DI STUDIO.....	37
4.2	CATTURA.....	38
4.2.1	<i>METODO DI CATTURA</i>	<i>38</i>
4.2.2	<i>IDENTIFICAZIONE E MISURAZIONI BIOMETRICHE.....</i>	<i>39</i>
4.2.3	<i>SOPRAVVIVENZA NELLE CATTURE DELL' ANNO SUCCESSIVO .</i>	<i>41</i>
4.3	OPERAZIONI PRELIMINARI.....	42
4.3.1	<i>MAPPATURA DEI NIDI</i>	<i>42</i>
4.3.2	<i>COMPOSIZIONE DELLE COPPIE.....</i>	<i>43</i>
4.3.3	<i>ISPEZIONE DEI NIDI</i>	<i>44</i>
4.4	MARCATURA E MANIPOLAZIONE DELLA NIDIATA.....	45
4.4.1	<i>SCHIUSA E MARCATURA.....</i>	<i>45</i>

4.4.2	<i>MANIPOLAZIONE DELLA DIMENSIONE DELLA NIDIATA IN PAIA DI NIDI SINCRONI.....</i>	45
4.4.3	<i>CONTROLLO PERIODICO DEI NIDI.....</i>	51
4.5	MISURAZIONI BIOMETRICHE DEI PULCINI E TEST DI IMMUNOCOMPETENZA.....	51
4.5.1	<i>MISURAZIONI BIOMETRICHE</i>	51
4.5.2	<i>TEST DI IMMUNOCOMPETENZA.....</i>	52
4.5.3	<i>CONTEGGIO DEGLI ACARI</i>	54
5.	RISULTATI.....	55
5.1	EFFETTO DELLA MANIPOLAZIONE DELLA DIMENSIONE DELLA NIDIATA SUL FENOTIPO DEI PULCINI.....	55
5.2	RELAZIONI TRA FENOTIPO DEI PULCINI E SOPRAVVIVENZA A LUNGO TERMINE DEI GENITORI.....	69
6.	DISCUSSIONE.....	79
6.1	TRADE-OFF TRA SOPRAVVIVENZA DEI GENITORI E QUALITÀ DELLA PROGENIE.....	79
6.2	NUMEROSITÀ E QUALITÀ DELLA PROGENIE.....	85
7.	CONCLUSIONI	91
8.	RIASSUNTO.....	94
9.	BIBLIOGRAFIA	97

1. INTRODUZIONE

Gli organismi devono affrontare costantemente un problema: la destinazione di risorse limitanti al mantenimento e alla riproduzione. Ciascun individuo, compiendo delle scelte, tende a massimizzare la propria *fitness*, ma deve sempre confrontarsi con la selezione naturale, che favorisce l'evoluzione delle strategie ottimali. Sono premiati dalla selezione quegli individui che riescono a generare una progenie più numerosa e vitale nell'arco dell'intera vita, e non quelli che riescono a riprodursi di più in un determinato momento, pagando anche costi superiori. Inoltre tempo, energia e risorse sono a disposizione in quantità limitata, quindi gli organismi devono ripartirli in maniera ottimale tra le diverse attività. Infatti, il *Principle of Allocation*, enunciato da Levins (1968) e discusso da Sibly e Calow (1986), afferma che se un organismo ha a disposizione quantità limitate di risorse e di energia per due attività, allora un aumento del flusso di risorse e di energia destinato ad una delle due comporta di conseguenza una diminuzione in risorse ed energia destinate all'altra.

In ogni caso, qualunque decisione un individuo prenda, dovrà affrontare dei costi per ottenere dei benefici. Per esempio, il maschio del Gheppio (*Falco tinnunculus*) alimenta la propria femmina, e poi i nidiacei, da circa due settimane prima della deposizione del primo uovo a circa due settimane dopo che le uova si sono schiuse. Sono stati misurati lo sforzo parentale del maschio, come tempo di volo totale giornaliero, e l'energia spesa per questa attività (Masman *et al.*, 1989): si

è visto che maschi con un numero di pulcini che variava da 4 a 7 passavano in media 4,75 ore al giorno in volo indipendentemente dalla dimensione della nidiata. Questo valore in termini di energia corrisponde in media a 382 kJ al giorno spesi per foraggiare. Quindi i maschi che avevano nidiate più numerose erano più efficienti nella caccia rispetto a quelli con meno pulcini da nutrire; inoltre i primi riuscivano a dare a ciascun nidiaceo la stessa quantità di cibo (63 g al giorno) fornita dai maschi con meno prole a parità di energia spesa. Allora Masman *et al.* hanno manipolato la richiesta di cibo spostando i pulcini affamati dal nido, nel caso in cui questi ultimi avessero pochi giorni di vita, e rimuovendo il cibo appena questo era messo loro a disposizione, nel caso in cui i pulcini avessero un'età maggiore. Il risultato è stato che i maschi triplicavano la quantità di cibo totale consegnata per nido al giorno e duplicavano le ore totali di volo al giorno. Ma questi maschi pagavano un costo: dimostrato da un esperimento di manipolazione della nidiata. L'aumentare o il diminuire del numero di pulcini nel nido influenzava il tasso di sopravvivenza dei maschi adulti. I maschi messi nella condizione di allevare prole più numerosa, erano in grado di farlo, ma compromettevano la loro sopravvivenza (Dijkstra, 1988).

La teoria della *life history* si occupa di come la selezione naturale determina la *fitness* degli individui sotto il vincolo imposto da limiti di natura fisiologica e morfologica. Tale teoria analizza come una variazione nelle componenti della *life history* porti ad una variazione nella *fitness* tra individui (Stearns, 1992).

La variazione della *fitness* tra individui è la selezione naturale (Stearns, 1992). Viceversa dare una definizione generale di *fitness* non è semplice; per ciascun problema esiste il modo migliore per definirla (Murray, 1990). Si può distinguere tra *fitness* assoluta e *fitness* relativa.

Per *fitness* assoluta si intende il numero di figli, generati da un individuo che possiede un certo genotipo, che raggiunge la maturità sessuale. La *fitness* relativa è il rapporto tra la *fitness* di un individuo con un particolare genotipo e la *fitness* dell'individuo con genotipo di *fitness* massima.

La teoria della *life history* considera un fenotipo semplificato fatto di componenti demografiche; le principali sono:

- ◆ dimensione alla nascita
- ◆ modello di crescita
- ◆ età alla maturità
- ◆ dimensione alla maturità
- ◆ numero, dimensione e *sex ratio* della progenie
- ◆ investimento riproduttivo età e dimensione-specifico
- ◆ tasso di mortalità età e dimensione-specifico
- ◆ durata della vita.

Tutte queste componenti sono legate da relazioni obbligate: i *trade-off* (Stearns, 1992).

Si ha un *trade-off* quando un beneficio realizzato attraverso un cambiamento in una delle componenti della *life history* è legato ad un costo pagato attraverso un cambiamento in un'altra componente. Costi e benefici vengono calcolati in termini di *fitness*, non in unità di energia, nutrienti o tempo, sebbene questi possano, per comodità, essere usati come indicatori della *fitness* (Stearns, 1992).

Gli organismi hanno evoluto diversi modi di combinare tra loro le componenti della *life history* che influenzano la *fitness*. I *trade-off* non sono altro che i collegamenti tra queste componenti, che così sono costrette ad evolvere insieme.

Alcuni esempi di *trade-off* sono:

- ◆ riproduzione corrente e sopravvivenza: nella Cincia bigia (*Parus montanus*) la coppia si forma durante la stagione invernale, per poi riprodursi a primavera. Ekman e Askenmo (1986) hanno osservato che i maschi che avevano perso la loro compagna durante l'inverno, e che quindi a primavera non si riproducevano, avevano un tasso di sopravvivenza maggiore rispetto a quelli che, invece, dovevano affrontare i costi della riproduzione.
- ◆ riproduzione corrente e riproduzione futura: in un esperimento di manipolazione sulla dimensione della nidiata fatto su Balie dal collare (*Ficedula albicollis*) di un anno di età, inanellate e seguite nei tre anni successivi, è stato osservato che gli individui cui la nidiata era stata ampliata nella loro prima stagione riproduttiva, nei successivi tre anni facevano covate di minori dimensioni (Gustafsson e Pärt, 1990).
- ◆ riproduzione e accrescimento somatico: nei Labbri dalla testa blu (*Thalassoma bifasciatum*), è stato osservato che i maschi giovani, di piccola taglia corporea, quando vivono su scogliere coralline di piccole dimensioni, non spendono molto tempo nella riproduzione, perché i maschi più anziani, favoriti sia dalle piccole dimensioni del territorio sia dalla loro dimensione corporea maggiore. Perciò i giovani maschi non riescono a riprodursi. Dove invece le scogliere coralline sono più grandi, e quindi anche il territorio difeso dai maschi più anziani risulta più vasto, i maschi giovani riescono ad entrare di nascosto nell'area dove le femmine stanno deponendo le uova e a fecondarle.

Quindi l'investimento riproduttivo dei giovani maschi di Labbro è più basso su piccoli scogli rispetto a quello su scogli più grandi. Warner (1984) ha misurato l'attività riproduttiva dei giovani maschi in funzione del tasso di accrescimento e ha trovato una correlazione negativa tra queste due componenti. Ma questo studio non è conclusivo in quanto l'associazione fra il tasso di crescita e l'attività riproduttiva avrebbe potuto dipendere dal fatto che nelle porzioni di scogliere coralline nelle quali l'attività riproduttiva è più intensa, le condizioni ambientali sono tali da ridurre i tassi di crescita.

- ◆ riproduzione e condizione dei genitori: le femmine di Oca canadese (*Branta canadensis*) cui era stata ampliata la nidiate perdevano peso, facevano la muta più tardi e l'anno successivo si riproducevano più avanti nella stagione rispetto alle femmine cui la covata non era stata ampliata (Lessells, 1986).
- ◆ numerosità e qualità della prole: esperimenti condotti sulla Rondine (*Hirundo rustica*) hanno dimostrato che i pulcini cresciuti in nidiate numerose naturalmente o sperimentalmente ampliate hanno un peso e un'intensità di risposta immunitaria inferiore rispetto a quelli cresciuti in nidiate poco numerose o ridotte sperimentalmente (Saino *et al.*, 1997a). Quindi più pulcini sono presenti nel nido e minore è la loro qualità.

Finora sono stati definiti 45 *trade-off* tra le componenti della *life history*, ma solo quelli elencati sopra hanno ricevuto le maggiori attenzioni da parte degli studiosi (Stearns, 1992).

Esistono due metodi per misurare i *trade-off* ed entrambi si sono dimostrati attendibili. Nel primo si sceglie una componente e si misurano le risposte correlate nelle altre componenti. Nel secondo si manipola il fenotipo e si studiano le conseguenze sull'individuo stesso. Questo secondo approccio è usato per esperimenti sulla dimensione della covata e sulla dimensione delle uova (Stearns, 1992). A volte però capita di non trovare la correlazione attesa tra le componenti, perché gli individui differiscono tra loro per la quantità di energia totale che possono acquisire e per le modalità con cui questa viene ripartita tra le diverse attività. Le correlazioni tra due componenti possono essere positive, nulle o negative. Supponendo che un individuo possa acquistare una certa quantità di energia dal cibo e che possa ripartirla solo tra la riproduzione e la sopravvivenza, il tipo di correlazione tra la riproduzione e la sopravvivenza dipende dalla frazione di energia che quell'individuo stanziava per una delle due componenti e dalla quantità totale di energia che ha a disposizione. Per spiegare questo concetto si può ricorrere ad un esempio di tipo economico: fissato un *budget*, le persone che spendono di più per la casa dovrebbero spendere meno per la macchina; quindi ci si aspetta una correlazione negativa. In realtà, le famiglie differiscono tra loro per i redditi: ci sono famiglie più ricche e famiglie più povere. Questo rende positiva la correlazione, cioè chi ha un reddito alto possiede una bella casa e una macchina costosa, chi ha un reddito basso può spendere poco sia per la casa che per la macchina (van Noordwijk e de Jong, 1986). Una situazione simile si potrebbe riscontrare mettendo in relazione la sopravvivenza dei genitori con la qualità della progenie. Tra la sopravvivenza dei genitori e la qualità della prole ci si aspetterebbe di trovare una correlazione negativa; ma si potrebbe osservare una correlazione positiva. Guardando tra i genitori si

possono distinguere due gruppi: quelli di alta qualità, che hanno un tasso di sopravvivenza maggiore, e quelli di bassa qualità che sopravvivono meno. I primi generano progenie di alta qualità, i secondi di bassa qualità. All'interno di ciascuno dei due gruppi si potrebbe trovare una correlazione negativa tra la sopravvivenza del genitore e la qualità della progenie. Il *trade-off* è nascosto e i due gruppi di genitori differiscono per la quantità totale di energia che hanno a disposizione e per la frazione che investono in una o nell'altra componente. Per trovare questo *trade-off* non è sufficiente correlare due componenti, ma bisogna manipolare il fenotipo, ad esempio, il numero di figli da allevare, e guardare le conseguenze sull'individuo, in questo caso la sopravvivenza del genitore. Questo tipo di *trade-off* che mette in relazione una componente dei genitori con una dei figli è un *trade-off* inter-generazionale.

Sono stati definiti tre diversi tipi di *trade-off*:

- ♦ *trade-off* fisiologici: causati da decisioni di ripartizione tra due o più processi in diretta competizione tra loro per risorse limitanti all'interno di un singolo individuo. Per esempio in studi fatti sulle femmine di Cervo (*Cervus elaphus*) è stato possibile separare i costi di gestazione da quelli di nutrimento del piccolo dopo la nascita. Sono stati confrontati la sopravvivenza e la fecondità delle femmine che non riuscivano a portare a termine la gravidanza con quelle che avevano dato alla luce un piccolo, ma che lo avevano perso subito dopo la nascita e quelle che avevano allattato la prole con successo. I risultati hanno mostrato che le differenze nella sopravvivenza e nella fecondità tra le femmine che allattavano e quelle cui nasceva un piccolo,

ma lo perdevano subito, erano sostanzialmente maggiori rispetto a quelle tra queste ultime e le femmine che non ultimavano la gravidanza. Quindi i costi di allattamento erano maggiori rispetto a quelli di gestazione (Clutton-Brock, 1991). Il fatto che le femmine che allattavano avessero meno probabilità di sopravvivere era dovuto ad un *trade-off* fisiologico, dove le risorse, che sarebbero potute servire come riserve di grasso per l'inverno, erano state invece destinate alla produzione di latte.

- ♦ *trade-off* microevolutivi comprendono i *trade-off* fisiologici e quindi sono una categoria più ampia. Si verificano in una popolazione soggetta a selezione, quando un cambiamento in una componente che aumenta la *fitness* è correlato ad un'altra componente che la fa diminuire. I *trade-off* fisiologici sono presenti in quasi tutti i *trade-off* microevolutivi, ma è possibile che un *trade-off* fisiologico si verifichi senza uno microevolutivo.
- ♦ *trade-off* macroevolutivi sono definiti da analisi comparative di variazioni nelle componenti tra eventi filogeneticamente indipendenti. Si considerino due componenti che siano fissate entro specie e che non variano con l'ambiente. Quando si confrontano le specie con i generi o i generi con le famiglie, queste due componenti risultano correlate negativamente. Questo avviene perché in passato, nell'antenato comune, ci sono stati *trade-off* fisiologici e microevolutivi che hanno lasciato le loro tracce, ma che ora non sono più misurabili in quanto si sono fissati nelle diverse specie (Stearns, 1992).

In questa ricerca sono stati analizzati due *trade-off*: uno inter-generazionale che lega la sopravvivenza dei genitori con la qualità dei pulcini e l'altro intra-generazionale che lega il numero di pulcini presenti nel nido con la qualità dei pulcini stessi, nella Rondine (*Hirundo rustica*).

Dei due metodi indicati per misurare i *trade-off* è stato utilizzato il secondo: si è intervenuti sulla dimensione della nidiata per vedere le conseguenze sulla sopravvivenza dei genitori e sulla qualità della progenie. Variando il numero di pulcini nel nido si altera il dispendio di energia dei genitori per le attività parentali; poi si controlla l'effetto della manipolazione sulla condizione della progenie e sulla sopravvivenza degli stessi genitori.

Questo tipo di approccio è stato usato in diversi studi sugli uccelli e ha mostrato che, in specie con prole inetta, i genitori cui la nidiata era stata aumentata sperimentalmente subivano una riduzione nella sopravvivenza e nella fertilità durante la successiva stagione riproduttiva (Nur, 1984; Hegner e Wingfield, 1987; Gustafsson e Sutherland, 1988; Lindén e Møller, 1989; Partridge, 1989). Per esempio nel Gheppio un aumento o una diminuzione della dimensione della nidiata aveva effetti sulla sopravvivenza degli individui adulti (Dijkstra, 1988). Nella Balia dal collare lo stesso tipo di manipolazione della nidiata ha dimostrato influenzare la fertilità della femmina nella stagione riproduttiva successiva (Gustafsson e Sutherland, 1988). Un aumento della nidiata nella Balia nera (*Ficedula hypoleuca*) riduce la sopravvivenza del maschio (Askenmo, 1979).

Invece, un esempio di correlazione è quello trovato tra sopravvivenza e capacità di fare due covate nel Balestruccio (*Delichon urbica*): le femmine che facevano due covate nella stessa stagione

riproduttiva avevano una sopravvivenza più bassa rispetto alle femmine che si riproducevano una sola volta nella stessa stagione (Bryant, 1979).

Quindi, dalla teoria della *life history*, si vede che differenti componenti della *fitness* non possono essere massimizzate contemporaneamente e ciò è confermato da diversi esperimenti di manipolazione della dimensione della nidiata. I genitori che si trovano a dover allevare prole numerosa e di alta qualità, devono destinare grandi quantità di tempo e di energia alle attività parentali e di conseguenza sono soggetti ad una maggiore mortalità e ad una riduzione del successo riproduttivo futuro, rispetto a quelli che devono crescere prole poco numerosa e di bassa qualità. Quindi la sopravvivenza dei genitori tende a diminuire con l'aumento della dimensione della nidiata (Lindén e Møller, 1989).

Altri studi hanno dimostrato che l'aumento della dimensione della nidiata influenza negativamente l'accrescimento, il peso e l'immunocompetenza dei nidiacei al momento dell'involto. Questo suggerisce che, pur mantenendo inalterati altri fattori, i genitori con prole numerosa non sono in grado di assegnare la stessa quantità di risorse relative alle richieste del singolo nidiaceo rispetto a quelli con meno prole da allevare (Martin, 1987; Saino *et al.*, 1997a).

Dato che i genitori devono scegliere se destinare più risorse per la riproduzione corrente e la qualità della progenie a scapito della loro stessa sopravvivenza, quelli che verranno obbligati sperimentalmente ad allevare prole più numerosa e di alta qualità mostreranno una sopravvivenza più bassa.

Nella Rondine, specie socialmente monogama, entrambi i genitori sono coinvolti nell'allevare la prole. Le cure parentali rappresentano dei

costi che i genitori devono affrontare, ma quello che decidono di investire in questa attività viene sottratto alla loro sopravvivenza.

I genitori devono cercare di adattare il dispendio di energia in relazione ai costi per la propria *fitness* e, allo stesso tempo, in relazione ai benefici per la *fitness* della loro progenie (Winkler, 1987). Bisogna anche tenere presente che gli interessi dei genitori e dei figli possono differire. I figli, infatti, cercano di avere dai genitori più di quanto questi ultimi siano stati selezionati a dare (Clutton-Brock, 1991). Dato che tra gli animali che si riproducono sessualmente, i genitori sono geneticamente diversi dalla loro progenie, allora è probabile che si creino dei conflitti di interesse tra genitori e figli. Infatti, il coefficiente di parentela della prole con se stessa è 1,0, mentre quello tra genitori e figli è 0,5; i genitori quindi condividono con i figli solo la metà dei propri geni. Questo conflitto di interesse può influenzare il livello di investimento parentale e abbassare la *fitness* di entrambi (Trivers, 1974; Parker, 1985).

Per investimento parentale si intende « ciascun investimento da parte dei genitori verso una progenie individuale che aumenta le possibilità di sopravvivenza della prole, e quindi il successo riproduttivo, al costo dell'abilità del genitore di investire in altra progenie » (Trivers, 1972). Attualmente questo termine è usato in senso meno restrittivo riferendosi a ciascun carattere o azione dei genitori che aumenta la *fitness* al costo di ciascuna componente della *fitness* dei genitori (Alexander e Borgia, 1979; Gwynne, 1984; Knapton, 1984; Thornhill e Gwynne, 1986), inclusi i costi delle cure parentali per la successiva riproduzione così come quelli per la loro sopravvivenza e fecondità. Tra i costi bisogna aggiungere quelli per il mantenimento dei genitori stessi,

che hanno effetto sul successo riproduttivo futuro, sulla fecondità e sulla loro sopravvivenza (Gross e Sargent, 1985).

La cura parentale è definita come ciascuna forma di comportamento parentale che sembra in qualche modo aumentare la *fitness* della progenie. Questo termine è puramente descrittivo e non fa alcun riferimento ai costi sia in termini di energia sia in termini di *fitness* (Clutton-Brock, 1991).

Diverse possono essere le modalità con cui si esprimono le cure parentali. Ci sono cure parentali che precedono la fecondazione o la deposizione delle uova come la preparazione dei nidi o delle tane e la difesa di un territorio. Anche la produzione dei gameti e delle sostanze di riserva nell'uovo sono costi che i genitori devono affrontare. Nel Gabbiano reale (*Larus argentatus*) è stata osservata una relazione tra la dimensione dell'uovo e la probabilità di sopravvivenza della progenie: i pulcini schiusi da uova di dimensioni maggiori avevano una percentuale di mortalità più bassa rispetto a quelli schiusi da uova più piccole. Questa situazione si verificava sia per pulcini schiusi dal primo uovo deposto sia per quelli schiusi dal secondo (Parsons, 1970). Altre cure parentali vengono svolte prima della nascita o della schiusa. In alcune specie di pesci che vivono in acque lentiche i genitori devono provvedere alla ventilazione delle uova per garantire loro la giusta ossigenazione, mantenendo l'acqua in costante movimento. Tra i coleotteri il maschio e la femmina di *Lethrus apterus* scavano la tana, costituita da diverse gallerie, in fondo alle quali la femmina depone le uova che poi ricopre con foglie, procurate dal maschio, che serviranno come cibo per le larve (Schreiner, 1906; Wilson, 1971). Poi ci sono le cure precedenti il raggiungimento dell'indipendenza alimentare o la maturità sessuale, che sono rappresentate, per esempio, nei mammiferi dall'allattamento. Negli

uccelli i genitori forniscono alla prole cibo, calore e protezione dai predatori. Poi ci sono specie che seguono la propria prole, ma senza fornirle approvvigionamento di risorse alimentari. Infine i genitori seguono i loro figli anche dopo il raggiungimento dell'indipendenza alimentare o della maturità sessuale. Nelle specie in cui l'interazione sociale svolge un ruolo importante, come ad esempio nel Cercopiteco (*Cercopithecus aethiops*), le femmine che hanno la madre all'interno del gruppo ricevono meno aggressioni da parte degli altri individui e realizzano una *fitness* maggiore rispetto alle orfane (Fairbanks e McGuire, 1986). Quindi si vede come le cure parentali possano essere presenti e rappresentare un dispendio energetico in diversi momenti del ciclo vitale degli organismi.

La riproduzione è un'attività costosa della quale sono stati dimostrati gli effetti negativi sulla sopravvivenza e sulla fecondità futura (Partridge, 1989).

Calow (1979) ha fatto una distinzione tra costi di riproduzione ecologici e fisiologici.

I costi sono ecologici quando provocano un aumento delle fonti di rischio, come la predazione e il parassitismo. Mentre i costi sono fisiologici quando la destinazione delle risorse alla riproduzione va a scapito dell'accrescimento e del mantenimento somatico. Comunque la distinzione non è netta perché, ad esempio, un calo di nutrienti per il mantenimento somatico rende l'animale meno capace di sfuggire ai predatori e più facilmente esposto alle infezioni. Negli uccelli i costi ecologici includono anche un aumento della predazione di coloro che si stanno riproducendo (Slagsvold, 1984; Lima, 1987), mentre i costi fisiologici comprendono anche gli effetti di cambiamenti ormonali, delle

fasi di accoppiamento, la produzione delle uova, l'incubazione e le cure rivolte alla prole.

I genitori, durante la fase riproduttiva, oltre a dover investire tempo ed energia nelle cure parentali, sono anche più facilmente esposti a predatori e parassiti. Quindi aumenta per loro il rischio di essere predati e di contrarre parassiti trasmessi per via alimentare, e di conseguenza diminuisce la loro possibilità di sopravvivenza.

Gli uccelli, e in particolar modo i nidiacei, possiedono, infatti, una varietà di parassiti e patogeni che influenzano il benessere e la sopravvivenza dell'ospite (Toivanen e Toivanen, 1987; Loye e Zuk, 1991; Clayton e Moore, 1997). Osservazioni e studi sperimentali hanno dimostrato che i parassiti influenzano negativamente l'accrescimento, il benessere e la sopravvivenza della prole (de Lope *et al.*, 1993; Merino *et al.*, 1996; Saino *et al.*, 1998; Lehman, 1993 per una rassegna; Møller, 1997). Esperimenti, fatti sulla Rondine, in cui si incrementava il livello di infestazione parassitaria, hanno dimostrato che nei nidi dove avveniva la manipolazione dei parassiti i pulcini erano in peggiori condizioni fisiche rispetto a quelli dei nidi di controllo e avevano anche un numero maggiore di leucociti ed eosinofili nel sangue (Saino *et al.*, 1998).

Anche i genitori sono infestati da parassiti e quindi la loro stessa funzione immunitaria risulta compromessa, andando a scapito della loro sopravvivenza.

L'immunità può essere la principale difesa a disposizione dell'ospite nei confronti dei parassiti e patogeni. Vi è un'ampia letteratura che descrive le risposte immunitarie adottate dall'ospite per sopravvivere nei confronti dei parassiti (Kuby, 1991; Tizard, 1991; Roitt *et al.*, 1996; Wakelin, 1996). Quando un'entità estranea, definita antigene, come un macroparassita, un virus, un batterio o anche una

proteina sconosciuta, viene a contatto con un vertebrato superiore, l'organismo può difendersi mediante una risposta immunitaria. Le reazioni immunitarie, normalmente, non sono rivolte contro il *self* dell'animale, in quanto il sistema immunitario dell'ospite è capace di distinguere tra i propri antigeni, *self*, e gli antigeni estranei, *non self*. Questo meccanismo di difesa ha un duplice aspetto: vi è una risposta immunitaria umorale o anticorpo-mediata, in cui sono coinvolti i linfociti B, e una risposta immunitaria cellulare o cellulo-mediata, in cui intervengono i linfociti T. I linfociti B sono cellule linfoidee che sintetizzano specifiche immunoglobuline, gli anticorpi, riversate nel sangue e nei fluidi interstiziali, che si legano alla molecola antigenica in regioni differenti, definite determinanti antigenici. Caratteristica fondamentale degli anticorpi è la loro specificità, cioè la capacità di legarsi esclusivamente al determinante antigenico che ne ha provocato la produzione. Questo legame può: o far precipitare la sostanza estranea, o marcarla per renderla riconoscibile ai macrofagi, che provvedono a fagocitarla. I linfociti T sono sempre cellule linfoidee che portano sulla propria superficie molecole simili alle immunoglobuline, svolgono la loro attività anche in assenza di produzione di anticorpi e interagiscono direttamente con l'antigene. Esistono diverse subpopolazioni di linfociti T: i linfociti T citotossici o cellule T *killer* che provvedono ad eliminare cellule estranee o infettate da virus, che espongono sulla loro superficie l'antigene riconosciuto dalle cellule T; i linfociti T *helper* che intervengono nelle reazioni immunitarie umorali regolando la produzione di anticorpi. Un'altra differenza tra i linfociti B e i linfociti T è la sede di generazione: i primi originano dal midollo osseo nell'adulto e dal fegato durante la vita prenatale e solo negli uccelli dalla Bursa di Fabrizio, organo annesso alla cloaca assente nei mammiferi, i secondi si

differenziano nel timo. Da questi organi linfoidei primari o centrali, i linfociti maturi vanno a colonizzare gli organi linfoidei secondari o periferici, cioè la milza, i linfonodi e il tessuto linfoide non organizzato. Le risposte umorali partecipano prevalentemente alla difesa contro le infezioni batteriche, quelle cellulo-mediate intervengono soprattutto contro funghi, parassiti, cellule infettate da virus e cellule potenzialmente cancerogene, anche se in molte infezioni si ha collaborazione di entrambi i sistemi di difesa.

L'intensità della risposta immunitaria mediata dai linfociti T è una delle maggiori componenti del sistema immunitario dei vertebrati (Roitt *et al.*, 1996; Wakelin, 1996) e, in questo studio, è stata misurata in vivo e utilizzata insieme a taglia corporea e a peso come indicatore della qualità della progenie.

È noto che i processi immunologici sono fortemente condizionati dal tipo di alimentazione (Chandra e Newberne, 1977; Willis e Baker, 1981; Gershwin *et al.*, 1985; Gibson, 1990; Lochmiller *et al.*, 1993); per esempio proteine e amminoacidi hanno effetti sul sistema immunitario (Glick *et al.*, 1981; Willis e Baker, 1981; Glick *et al.*, 1983; Klasing, 1988; Lochmiller *et al.*, 1993). Anche micronutrienti come i carotenoidi giocano un ruolo cruciale nell'immunocompetenza (Bendich, 1989; Chew, 1993; Jyonouchi *et al.*, 1994, 1995). I genitori, quindi, si trovano costretti a dividere con i loro figli componenti della dieta che possono essere critici per il mantenimento di un sistema immunitario ottimale e che sono a disposizione in quantità limitata. La destinazione di tali sostanze alla prole può andare a scapito della condizione di salute dei genitori stessi e di conseguenza della loro stessa sopravvivenza.

È noto che i figli tentano di ottenere dai genitori cibo in quantità superiore rispetto a quella che viene loro fornita (Trivers, 1974). Ad

esempio negli uccelli, i nidiacei chiedono cibo in maniera insistente, comportamento definito *begging*, (Burger, 1981) e così possono influenzare sia la scelta dei genitori su quale pulcino imbeccare (Ryden e Bengtsson, 1980; Stamps *et al.*, 1985), sia l'investimento totale che i genitori decidono di fare sull'intera nidata (Hudson, 1979; Bengtsson e Ryden, 1981, 1983).

Gli adulti possono rispondere a queste sollecitazioni da parte della progenie o dandole ciò che vuole o ignorando le richieste e destinando le risorse in modo da massimizzare la propria *fitness* (Hudson, 1979), o tentando di dissuaderla dal continuare a chiedere (Clutton-Brock, 1991). In esperimenti di manipolazione della dimensione della nidata, fatti sulla Rondine, si è osservato che i genitori con nidiate naturalmente numerose o aumentate sperimentalmente avevano un ritmo di imbeccate più alto per i loro pulcini, ma il tasso pro capite di alimentazione era più basso rispetto a quello di genitori che avevano nidiate naturalmente poco numerose o ridotte sperimentalmente. Questo suggerisce che gli adulti forniscono meno cibo relativo alle richieste dei pulcini in nidiate con prole più numerosa rispetto a quelli con nidiate meno numerose (Saino *et al.*, 1997a; Saino e Møller, non pubblicato).

Nello stesso studio è stato anche dimostrato che nelle nidiate naturalmente numerose o aumentate sperimentalmente i nidiacei avevano una più bassa immunocompetenza mediata da linfociti T, durante il periodo trascorso nel nido, e un minor peso rispetto ai pulcini cresciuti in nidiate naturalmente meno numerose o ridotte sperimentalmente. Inoltre alcuni pulcini erano stati nutriti artificialmente con una dieta ricca di proteine e mostravano di maggiore immunocompetenza di quelli nutriti solo dai genitori, suggerendo così che, almeno per i nidiacei, le proteine sono limitanti per il sistema immunitario. Perciò i genitori devono

alimentare la prole con la giusta quantità e qualità di cibo, cercando, nello stesso tempo, di non compromettere la loro fecondità futura, la loro sopravvivenza e anche il loro sistema immunitario.

La capacità di resistere ai parassiti nell'adulto è fondamentale anche nella scelta sessuale.

La Rondine è una specie monomorfica ad eccezione della lunghezza delle penne timoniere esterne della coda che sono più lunghe nel maschio. Questo è il carattere ornamentale che rivela alla femmina la qualità del maschio. Alcuni studi hanno dimostrato che i maschi con la coda più lunga hanno meno parassiti, hanno una risposta immunitaria umorale e cellulare più alta (Saino e Møller, 1996; Merino, non pubblicato) e sono anche più vitali dei maschi con timoniere più corte (Møller, 1994; Saino *et al.*, 1995). Quindi i maschi che hanno le timoniere esterne della coda più lunghe hanno maggiore probabilità di sopravvivenza (Saino *et al.*, 1999) e sono preferiti sia come partner sociali sia come partner extracoppia (Møller, 1994; Møller e Tegelström, 1997; Saino *et al.*, 1997b).

*I genitori, quindi, si trovano costretti a dividere con i loro figli componenti della dieta che possono essere critici per il mantenimento di un sistema immunitario efficiente e che sono a disposizione in quantità limitata. La destinazione di tali sostanze alla prole può andare a scapito della condizione di salute dei genitori stessi e di conseguenza della loro stessa sopravvivenza.

La limitatezza di risorse alimentari o di particolari micronutrienti può sia provocare una diminuzione della sopravvivenza degli adulti sia influire negativamente sullo sviluppo e sulle condizioni di salute dei

* I paragrafi che seguono fino a pag. 22 sono stati aggiunti dopo la consegna della copia definitiva della tesi.

pulcini. Una ridotta disponibilità di cibo potrebbe avere come effetto a lungo termine una diminuzione della popolazione di Rondini.

Se le risorse alimentari fossero a disposizione in quantità maggiore i genitori non avrebbero limitazioni fisiologiche per incrementare il numero di covate all'interno della stessa stagione riproduttiva, in quanto si troverebbero in condizioni migliori al termine della prima covata e potrebbero acquistare in maniera più rapida le riserve energetiche necessarie per affrontare i costi di una seconda covata. In questo modo i genitori incrementerebbero il loro potenziale riproduttivo non tanto aumentando il numero di pulcini per singola nidiata, ma aumentando il numero di covate per stagione riproduttiva. Vantaggio anche per la qualità dei pulcini, dato che pulcini allevati in nidiate ampliate sperimentalmente o naturalmente numerose mostrano una qualità inferiore rispetto a quelli cresciuti in nidiate ridotte sperimentalmente o naturalmente poco numerose (Saino *et al.* 1997a). Questa situazione è favorita anche dalla selezione che premia gli individui che generano prole più numerosa e vitale nell'arco dell'intera vita, e non quelli che si riproducono di più in un determinato momento.

Variazioni delle condizioni ambientali sia dal punto di vista dei luoghi di nidificazione sia dal punto di vista della disponibilità di cibo possono avere effetti sulla dinamica di popolazione della Rondine. Perciò capire quali sono gli elementi limitanti il mantenimento sia degli adulti sia dei pulcini potrebbe contribuire a garantire la conservazione di questa specie.

La Rondine si riproduce in condizioni di stretta sinantropia, costruendo il nido all'interno delle vecchie stalle o sotto i portici e andando a caccia di insetti nei campi e nei prati intorno alla cascina. L'utilizzo di pesticidi in agricoltura e la modificazione delle pratiche

agricole e zootecniche riducono la disponibilità di risorse alimentari. Un altro problema che la Rondine deve affrontare, oltre la riduzione delle risorse trofiche, è la diminuzione dei luoghi adatti alla nidificazione: le vecchie stalle con i soffitti in legno vengono soppiantate dalle nuove stalle non idonee alla costruzione del nido.

Inoltre dato che la Rondine è una specie insettivora non bisogna trascurare l'utilità che potrebbe avere nel regolare le popolazioni di invertebrati antieconomici per l'agricoltura e l'allevamento.

2. SCOPO DELL'ESPERIMENTO

L'obiettivo di questo studio era di verificare sperimentalmente l'esistenza di due *trade-off*: uno tra sopravvivenza dei genitori e qualità della progenie e l'altro tra numero e qualità dei pulcini, nella Rondine (*Hirundo rustica*).

Il metodo utilizzato per misurare questi *trade-off* è stato la manipolazione della dimensione della nidiata, che ha permesso di vedere poi, in tre anni successivi, il tasso di sopravvivenza dei genitori in relazione alla qualità della prole e contemporaneamente di osservare come la qualità dei pulcini potesse variare in relazione alla numerosità della progenie.

Le previsioni erano che:

- ◆ i genitori che allevavano progenie di alta qualità avrebbero dovuto avere un tasso di sopravvivenza più basso.
- ◆ i pulcini cresciuti in nidiate ampliate sperimentalmente avrebbero dovuto essere di qualità inferiore rispetto a quelli cresciuti in nidiate ridotte sperimentalmente.

Per definire la qualità della progenie sono state usate variabili morfometriche, come il peso, la taglia corporea, data dalla lunghezza del tarsometatarso destro, l'accrescimento del piumaggio, valutato come lunghezza della timoniera centrale sinistra, e l'intensità della risposta immunitaria, misurata come ispessimento della membrana alare anteriore dopo iniezione di una lectina, la fitoemagglutinina.

Infatti, diversi studi hanno dimostrato che avere un peso e una taglia corporea maggiori e un'efficiente risposta immunitaria al momento dell'involò garantiscono ai nidiacei un più alto tasso di sopravvivenza: quindi questi pulcini sono di migliore qualità.

Questo studio si è svolto durante tre stagioni riproduttive. Nella prima stagione è stata effettuata la manipolazione della dimensione della nidiata, che ha consentito, nei due anni successivi, di vedere come potesse variare la sopravvivenza degli adulti e la qualità dei pulcini.

3. BIOLOGIA DELLA RONDINE

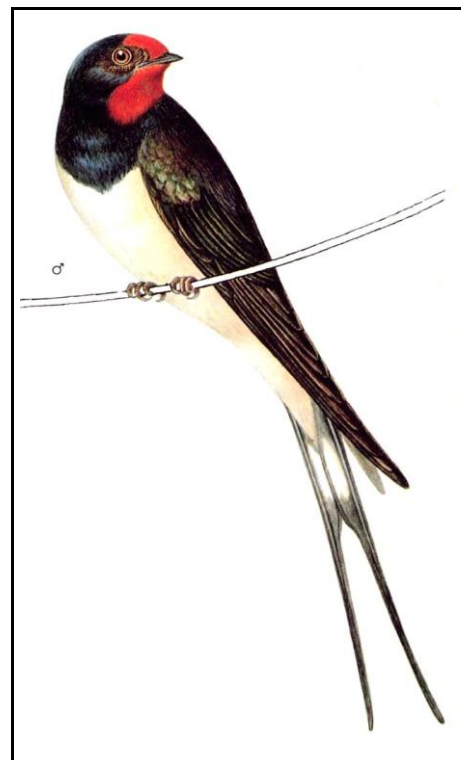
3.1 MORFOLOGIA

RONDINE

Hirundo rustica

Ordine: Passeriformi

Famiglia: Irundinidi



La Rondine ha un corpo affusolato lungo 17-19 cm, ha un'apertura alare di 30-35 cm e pesa 16-24 g. La parte superiore del corpo, le ali e la coda hanno una colorazione blu metallico scuro con la fronte rosso-castano. La parte alta della gola è rossiccia, mentre la parte bassa è blu scura. Il petto e il ventre sono bianco-crema con sfumature più scure nel maschio rispetto alla femmina. La coda è lunga da 2 a 7 cm con le

timoniere esterne lunghe e sottili che le conferiscono il tipico aspetto a V. Nei maschi la coda è più lunga rispetto alle femmine. Tutte le timoniere, eccetto quelle più esterne, presentano, vicino al calamo, delle macchie bianche ovali ben visibili durante il rituale di corteggiamento quando la coda è aperta a ventaglio. La dimensione e la posizione di queste macchie bianche forniscono informazioni sulla lunghezza della coda (Møller, 1994). Il becco è nero e sottile adatto ad un'alimentazione insettivora. Le zampe sono molto corte, sottili, non rivestite da penne e di colore nero; le unghie sono piuttosto sottili e leggermente ricurve (Cramp, 1988).

La Rondine è fondamentalmente una specie monomorfica anche se alcuni caratteri sono variabili in funzione dell'età e del sesso. Le femmine hanno un maggior peso rispetto ai maschi; questi ultimi presentano una maggior taglia corporea, becco e carena più lunghi rispetto alle femmine. Il carattere morfologico che differenzia in maniera più evidente il maschio dalla femmina è la lunghezza delle timoniere esterne. I maschi presentano in media timoniere esterne più lunghe e timoniere centrali più corte rispetto alle femmine (maschi: timoniere esterne 104,48 (E.S. 0,58) mm, timoniere centrali 44,89 (E.S. 0,11) mm; femmine: timoniere esterne 90,11 (E.S. 0,47) mm, timoniere centrali 45,46 (E.S. 0,11) mm) (Møller *et al.*, 1995).

Per considerazioni aerodinamiche il profilo ottimale per il volo è quello per cui, quando la coda è aperta a formare un angolo di 120°, il profilo risulta perfettamente triangolare e le timoniere esterne non eccedono oltre le timoniere centrali. Perché questo avvenga la lunghezza delle timoniere esterne deve essere il doppio di quelle centrali e questa è la situazione delle femmine, che quindi hanno una migliore

manovrabilità durante il volo. Nei maschi invece la manovrabilità è ridotta a causa della maggiore lunghezza della coda (Norberg, 1994).

Il volo è veloce e leggero, con molti volteggi e virate, caratteristiche che consentono sia di catturare gli insetti in volo sia di sostenere le lunghe migrazioni.



La Rondine non si posa mai al suolo, se non per raccogliere fango e altro materiale: paglia, fili e piume per la costruzione del nido. Generalmente preferisce posarsi su fili, pali e rami sottili.



I giovani si distinguono dagli adulti per i colori meno accesi, la parte inferiore del corpo più chiara e per la coda corta, in quanto le timoniere esterne sono molto meno lunghe di quelle degli adulti. Non presentano dimorfismo sessuale fino al momento della loro prima muta in Africa (Cramp, 1988).



Il canto prende il nome di garrito ed è costituito da una serie di trilli arricchiti di elementi armonici. Nel maschio questa sequenza è seguita da una serie di note gracchianti, dette *rattle*, la cui frequenza di emissione segue lo stato riproduttivo della femmina: aumenta fino alla deposizione del primo uovo per poi calare (Møller, 1994).

3.2 DISTRIBUZIONE E HABITAT

La Rondine si riproduce in tutto il Paleartico, dalle regioni subartiche a quelle mediterranee, in climi sia continentali sia oceanici. Non vive solo nella tundra artica e nelle fasce desertiche (Cramp, 1988).

Si presume che originariamente la Rondine costruisse il nido all'interno di cavità o su sporgenze rocciose e foraggiasse su praterie frequentate dai grandi ungulati. Attualmente questo habitat è stato abbandonato a favore della campagna, dove la Rondine nidifica sotto i portici, nelle stalle e nei granai.

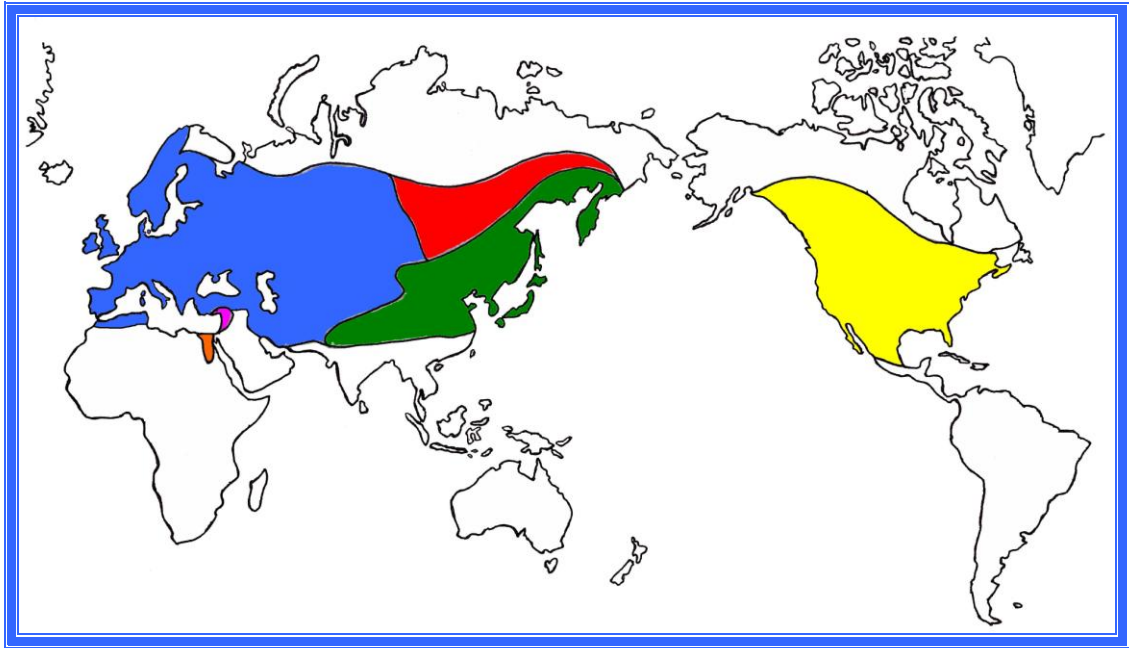
Cambiamenti nelle pratiche agricole e nell'allevamento del bestiame possono influenzare i luoghi di nidificazione e la disponibilità di cibo (Cramp, 1988).

3.3 MIGRAZIONE E MUTA

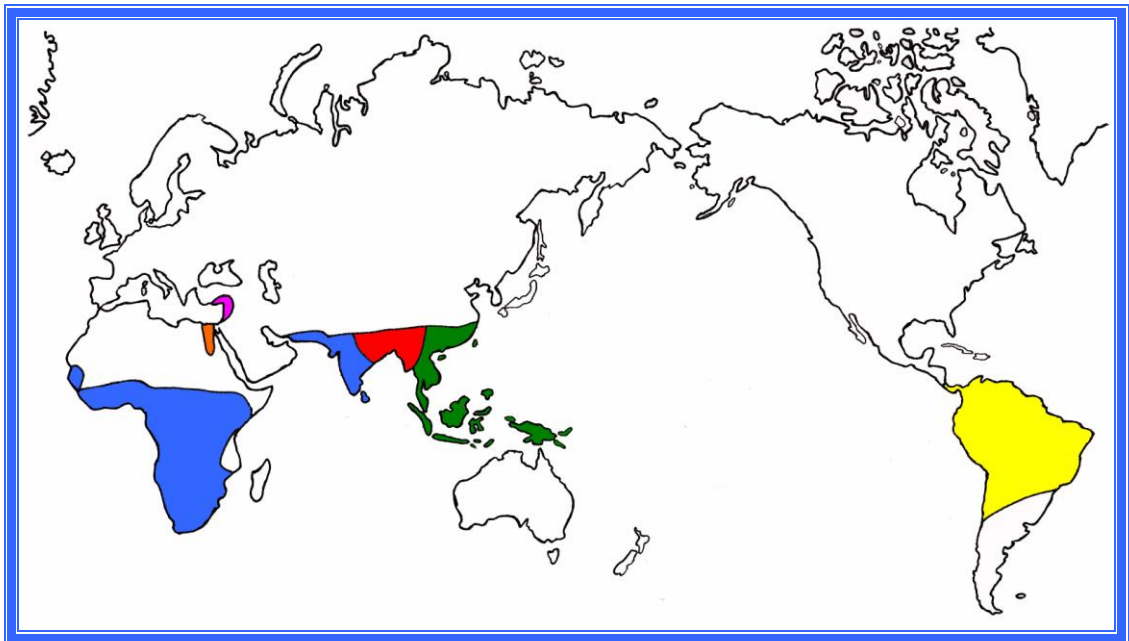
La Rondine è un uccello migratore e durante la migrazione ha un comportamento gregario (Cramp, 1988).



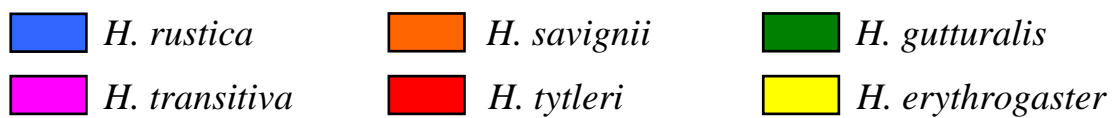
America centrale e Sud-America, gran parte dell'Africa a sud del Sahara, Iran, India e Sud-est asiatico compresi Indonesia, Filippine e Papua Nuova-Guinea rappresentano i quartieri invernali (Møller, 1994).



Aree riproduttive delle diverse sottospecie di Rondine.



Aree di svernamento delle diverse sottospecie di Rondine.



Le Rondini europee, come anche quelle dell'Asia nord-occidentale, trascorrono l'inverno per la maggior parte in Africa e solo alcune sulle coste dell'Arabia e in Pakistan (Cramp, 1988). Le prime rondini arrivano nei quartieri invernali dell'Africa transequatoriale verso la fine di Settembre, gran parte arriva a Novembre e all'inizio di Dicembre. La migrazione primaverile verso i quartieri riproduttivi ha inizio alla fine di Febbraio; ma il grosso dello spostamento avviene tra la metà di Marzo e la fine di Aprile (Møller, 1994).

In Italia le Rondini arrivano dalla metà di Marzo alla metà di Maggio e seguono per i loro spostamenti l'avanzare dell'isoterma dei 9°C, compiendo un volo di oltre 70'000 km (Cramp, 1988). Verso la fine di Settembre ha inizio il ritorno nell'Africa meridionale; ed è in autunno, appena prima o subito dopo la migrazione, che comincia la muta, annuale e completa, che continua nei 4,5-6 mesi successivi. La sostituzione delle penne avviene in modo graduale e con un ordine preciso. Per esempio, le penne del corpo vengono sostituite per prime insieme a quelle delle ali. Le penne della coda sono le ultime e a volte terminano la loro crescita nell'area di riproduzione (Møller, 1994).

In un esperimento si è visto che la lunghezza delle timoniere più esterne, dopo la muta, era influenzata dalla quantità di acari che infestavano la rondine durante la stagione riproduttiva precedente (Møller, 1990a). La differenza nella lunghezza della coda nei maschi cui sono stati aggiunti acari nel nido era di 5 mm. Questa non è una quota trascurabile, in quanto, da un altro studio, risulta che la differenza nella lunghezza della coda tra maschi che trovano una compagna e quelli che restano senza partner è proprio di 5 mm (Møller, 1990b, 1991, 1992).

3.4 ECOLOGIA TROFICA

La Rondine è un uccello insettivoro e cattura le sue prede in volo. La sua alimentazione, quindi, dipende da una costante presenza di aeroplancton, costituito in prevalenza da Ditteri, Imenotteri, Lepidotteri, Coleotteri ed Emitteri. I Ditteri prevalgono nella dieta delle prime covate, mentre gli Emitteri nelle seconde covate (Møller, 1994).



La caccia avviene sia individualmente che in gruppo in aree aperte come prati, canneti, radure, specchi d'acqua e in zone con presenza di bestiame.

La proporzione di tempo spesa per il volo battuto durante l'attività di foraggiamento è dell'88% (Møller, 1994). Prede grandi richiedono più tempo per essere catturate e un volo più veloce rispetto a quelle piccole, ma sono migliori dal punto di vista del guadagno netto di energia (Turner, 1982). Esiste, quindi, una preferenza per prede di una specifica dimensione piuttosto che per prede di una particolare categoria tassonomica (Møller, 1994).

3.5 STRUTTURA SOCIALE E COMPORTAMENTO

La Rondine durante la stagione riproduttiva è una specie coloniale, nel resto dell'anno risulta gregaria. Gruppi con un numero elevato di individui si formano nel periodo premigratorio, nelle aree di sosta notturna e a volte durante la migrazione (Cramp, 1988).

Solitamente sono i maschi adulti ad arrivare per primi dai quartieri invernali ai luoghi di riproduzione, seguiti poi dalle femmine adulte ed infine dai maschi e dalle femmine di un anno (Cramp, 1988). Subito dopo il suo arrivo il maschio sceglie dove costruire un nuovo nido o quale nido ristrutturare prima dell'arrivo delle femmine (Cramp, 1988).

Sia il maschio che la femmina difendono il territorio intorno al nido, che si estende per 4-25 m² (Møller, 1994). Il maschio risulta particolarmente aggressivo prima di trovare una compagna e quando questa è nel periodo fertile. Maschi rivali competono tra loro cantando e mostrando un atteggiamento minaccioso. Il confronto spesso continua con un inseguimento silenzioso o accompagnato da grida di allarme, e può anche concludersi con violenti combattimenti in volo (Møller, 1994).

La Rondine è una specie socialmente monogama, ma sono stati registrati casi di poliginia in cui uno stesso maschio si accoppia con due femmine, che depongono le uova a pochi giorni di distanza l'una dall'altra. Inoltre, dato che generalmente i nidi del maschio bigamo si trovano vicini, quest'ultimo contribuisce ad allevare entrambe le covate (Cramp, 1988).

Le uova vengono covate solo dalla femmina, mentre i pulcini sono nutriti da entrambi i genitori. Gli adulti escono dalla stalla circa

mezz'ora prima del sorgere del sole, anche se nelle mattine più fredde non si possono alimentare fino a 2-3 ore dopo l'alba (Møller, 1994).



Intorno a mezzogiorno si posano sui fili sia per riposarsi sia per lisciarsi le penne con il becco, operazione indispensabile per mantenerle elastiche.

La coppia di solito si mantiene nella seconda covata. In genere anche il nido resta lo stesso (Cramp, 1988), salvo che non risulti fortemente infestato da acari dopo la prima covata (Møller, 1994).

3.6 BIOLOGIA RIPRODUTTIVA

Quando le femmine arrivano dai quartieri invernali trovano i maschi ad attenderle. Questi cercano di attirare l'attenzione delle femmine mostrando le penne della coda e cantando vigorosamente. Se il maschio ha successo riesce a portare la femmina nel suo territorio, dove continua il corteggiamento.

È stato osservato che le femmine preferiscono i maschi che hanno le timoniere esterne più lunghe. Se si osserva tra i maschi che arrivano dalla migrazione, sia fra gli adulti che fra i giovani di un anno, quelli che trovano una compagna hanno la coda più lunga di 5 mm rispetto a quelli che non la trovano (Møller, 1990b, 1991, 1992). Da un esperimento risulta anche che i maschi cui è stata allungata la coda impiegano meno giorni per trovare una compagna sia rispetto ai controlli sia rispetto ai maschi cui la coda è stata accorciata (Møller, 1988). Si è inoltre osservato che i maschi coda lunga hanno maggiori probabilità di essere padri dei figli che stanno allevando (Saino *et al.*, 1997b).

Subito dopo la formazione della coppia entrambi i membri iniziano la costruzione o la ristrutturazione del nido, costituito da palline di fango mescolate con materiale vegetale e rivestito all'interno di piume (Cramp, 1988).

La femmina inizia a deporre le uova circa 16 giorni dopo la formazione della coppia (Møller, 1994). La femmina depone un uovo al giorno, generalmente nelle prime ore del mattino, entro due ore dal sorgere del sole (Cramp, 1988). La cova dura in media 15,25 giorni, compresa in un intervallo di tempo che va dagli 11 ai 19 giorni (Cramp, 1988). La dimensione della covata varia da 2 a 7 uova e la media è di 4-5 uova. Vi è una correlazione tra dimensione del nido e numero di uova deposte (Møller, 1982). Le uova hanno una forma allungata, ovale o ellittica, sono lisce, lucide, di colore bianco con dei puntini rosso-bruno e alcuni lilla o grigi. Il loro peso è 1,9 g e la loro dimensione è 19,7 x 13,6 mm (Cramp, 1988).



In una stagione riproduttiva la Rondine può fare da due a tre covate; la dimensione e il numero delle covate diminuiscono con l'aumentare della latitudine (Møller, 1984). Tra l'involto della prima nidata e quello della seconda trascorrono in media 55 giorni (Cramp, 1988).

I pulcini vengono nutriti da entrambi i genitori e si involano a circa venti giorni (Cramp, 1988), in un arco di tempo di due giorni (Møller, 1994).



4. AREA DI STUDIO, MATERIALI E METODI

4.1 AREA DI STUDIO

Gli studi sono stati svolti durante la primavera e l'estate, da Marzo a Luglio, in tre anni successivi, su quattro colonie di Rondine situate a sud-est di Milano.

Questa è una zona pianeggiante ricca di coltivazioni di mais, orzo e frumento; ci sono campi di erba medica e di trifoglio ed infine prati. Il sistema di irrigazione è costituito da una fitta rete di canali.

Intensa è anche l'attività di allevamento di bovini, sia da latte che da carne, e di suini.

Tutto ruota intorno alla cascina, edificio tipico costituito da un cortile, l'aia, su cui si affacciano le abitazioni dei proprietari, il granaio e le stalle. All'esterno della cascina vi sono i campi coltivati e i prati.

È questo l'ambiente ideale per le rondini, che costruiscono i loro nidi sotto i portici e all'interno delle stalle delle vecchie cascine e vanno a foraggiare nei campi circostanti, dove trovano anche i materiali per la costruzione del nido.

4.2 CATTURA

4.2.1 METODO DI CATTURA

Le catture iniziavano, ogni anno, verso la seconda metà di Marzo con l'arrivo dei primi individui, generalmente i maschi adulti, seguiti dalle femmine adulte. Poi con l'avanzare della stagione arrivavano i maschi e le femmine di un anno (Cramp, 1988).

Dato che le Rondini costruiscono il nido e trascorrono la notte all'interno delle stalle o sotto i portici, prima del sorgere del sole venivano poste delle apposite reti, *mist nets*, davanti alle finestre e alle porte e venivano accuratamente chiuse eventuali vie di fuga, dove non era possibile porre le reti. Tutte le operazioni all'interno delle cascine erano svolte in collaborazione con i proprietari, sempre disponibili dato che, ad esempio, le catture avvenivano durante le fasi di mungitura delle vacche.



Quando le rondini, abbandonavano il proprio posatoio per andare a foraggiare, restavano impigliate nelle reti. Subito venivano liberate con molta delicatezza dalla tasca della rete e poste singolarmente in un sacchetto di stoffa chiuso con un laccio. I sacchetti venivano poi appesi, in maniera tale che le rondini non corressero il rischio di diventare preda di cani e gatti. Se all'interno della cascina vi erano diverse stanze, i sacchetti venivano separati in base alla provenienza.

Nelle catture più tardive le femmine con placca incubatrice, evidente al momento della deposizione delle uova o della cova, venivano trattate per prime così da poterle liberare il più presto possibile.

Per essere sicuri che tutti gli individui avessero abbandonato la stalla, si controllavano tutti i nidi e i posatoi. A volte era necessario stendere una rete anche all'interno della stalla per gli individui che non avevano intenzione di uscire né dalle porte né dalle finestre.

Ultimata la cattura di tutti gli individui si rimuovevano le reti per permettere alle rondini, già liberate, di rientrare nella stalla.

4.2.2 IDENTIFICAZIONE E MISURAZIONI BIOMETRICHE

Dopo la cattura, la prima operazione cui veniva sottoposto ogni individuo era l'identificazione.

Agli individui mai catturati prima di allora veniva messo su un tarsometatarso un anello di metallo con un numero, che li avrebbe accompagnati per tutta la loro vita, e sull'altro tarsometatarso un anello di plastica colorato così da consentirne il riconoscimento. Inoltre, per facilitare le osservazioni a distanza durante la stagione, si coloravano con

dei pennarelli le penne del petto e dell'addome con una combinazione unica di colori.

Veniva poi identificato il sesso di ciascun individuo osservando la dimensione della protuberanza cloacale, più grande nei maschi che nelle femmine (Svensson, 1984) e l'eventuale placca incubatrice, presente solo nelle femmine al momento della deposizione delle uova e della cova. La conferma del sesso si aveva nelle catture successive e mediante l'osservazione del comportamento.

Gli individui che già possedevano l'anello di metallo numerato e l'anello colorato erano gli adulti degli anni precedenti sopravvissuti. Questi venivano colorati sul petto e sull'addome con una nuova marcatura, mantenendo l'anello numerato.

Capitava anche di catturare individui che possedevano solo l'anello di metallo numerato: pulcini sopravvissuti dell'anno precedente. A questi veniva aggiunto l'anello colorato sull'altro tarsometatarso e assegnata loro la marcatura sul petto e sull'addome.

Tutte queste marcature erano riportate su apposite schede, che venivano utilizzate in campo.

Ciascuna rondine, alla prima cattura della stagione, era sottoposta ad una serie di misurazioni standard delle variabili morfologiche.

Con un calibro digitale di precisione di 0,01 mm si misuravano la lunghezza, la larghezza e l'altezza del becco, il tarsometatarso destro e la carena.

Con un righello in metallo di precisione di 1 mm si misuravano la lunghezza delle ali, l'apertura alare, la lunghezza di entrambe le timoniere esterne e di quella centrale di sinistra. La lunghezza delle timoniere esterne, che per comodità è stata definita come lunghezza della

coda, e la lunghezza delle ali sono state espresse in mm come la media tra il carattere di destra quello di sinistra (Saino *et al.*, 1999).

Durante la prima cattura, ma anche nelle successive ogni rondine era pesata con una pesola di precisione di 0,1 g. Inoltre venivano prelevati ad ogni individuo circa 200 µl di sangue dalla vena ulnare, usando dei capillari di vetro. Poi si faceva uno striscio di sangue su vetrino.

Infine, prima di liberare ogni individuo, venivano conteggiati i buchi circolari nelle remiganti e nelle timoniere lasciati dal mallofago *Machaerilaemus malleus*, che sono una stima dell'infestazione di questo ectoparassita, in quanto esiste una forte correlazione tra il numero di buchi e il numero di mallofagi adulti ottenuto per conta diretta (Møller, 1994).

4.2.3 SOPRAVVIVENZA NELLE CATTURE DELL'ANNO SUCCESSIVO

Dato che ogni individuo catturato possedeva un anello di metallo numerato, è stato possibile seguire ciascuna rondine nei diversi anni di studio. Dal numero dell'anello, infatti, si poteva risalire alla prima volta in cui il singolo individuo era stato catturato e vedere se lo si ritrovava l'anno successivo, a conferma della sua sopravvivenza.

Si considerava che gli individui catturati nell'anno i e non ricatturati nell'anno $i+1$ non fossero sopravvissuti. Questa considerazione si basava sul fatto che durante 6 anni di studio su un massimo di 20 colonie, in cui il *range* della distanza tra colonie era 0,4-20,0 km, in popolazioni dove erano stati svolti questi esperimenti, su più

di 1'500 individui adulti marcati non è stata trovata nessuna rondine che, dopo essersi riprodotta un anno in una data colonia, l'anno successivo si sia spostata in un'altra colonia riproduttiva (Saino *et al.*, 1999).

Dato che le catture durante la stessa stagione erano molto frequenti si poteva affermare che un numero molto esiguo di individui avrebbe avuto la possibilità di scappare, risultando così non ricatturato e causare errori nella stima della sopravvivenza. Quindi se anche uno o più individui durante la prima cattura erano riusciti a scappare, sicuramente sarebbero stati presi nelle successive. Infatti, nelle ultime catture della stagione, non è stato catturato nessun individuo che non fosse stato preso precedentemente nella stessa stagione riproduttiva. Allo stesso modo non è capitato di catturare in anni successivi individui che erano stati considerati non sopravvissuti negli anni precedenti (Saino *et al.*, 1999).

4.3 OPERAZIONI PRELIMINARI

4.3.1 MAPPATURA DEI NIDI

All'inizio di ogni stagione riproduttiva la prima operazione da compiere era la mappatura dei nidi.

Per ogni cascina veniva fatta una mappa in cui si segnavano tutti i nidi numerati in modo progressivo. Se durante la stagione le rondini costruivano nuovi nidi, questi venivano aggiunti sulla mappa e numerati.

Se all'interno della cascina vi erano diverse stanze, ad ogni stanza si assegnava un nome. Sulla mappa si indicavano la porta d'entrata, le finestre e le travi, contrassegnate da lettere e numeri in maniera tale da avere dei punti di riferimento per conoscere la posizione dei nidi.

4.3.2 *COMPOSIZIONE DELLE COPPIE*

Subito dopo la prima cattura iniziavano le osservazioni sugli adulti marcati.

Si rimaneva all'interno della stalla con un binocolo per vedere bene il colore dell'anello di plastica e le marcature sul petto e sull'addome degli individui adulti.

Osservata una certa combinazione di colori, si controllava sulle schede delle catture se i colori corrispondevano e se il sesso dell'individuo fosse corretto, osservandone il comportamento.

Dopo diverse ore e giorni di osservazione si potevano identificare le diverse coppie, che andavano formandosi con l'avanzare della stagione.

La Rondine è una specie solitamente monogama, ma sono stati osservati casi di poliginia (Cramp, 1988).

Generalmente nelle seconde covate la coppia si manteneva, ma vi erano casi in cui la coppia cambiava o per scelta degli individui o perché uno dei due veniva a mancare, predato durante la stagione.

Anche il nido per le seconde covate poteva cambiare o perché troppo infestato dagli acari (Møller, 1984) o perché aveva subito dei

danni durante la prima covata, anche se spesso veniva invece ristrutturato e riutilizzato (Cramp, 1988).

4.3.3 *ISPEZIONE DEI NIDI*

All'inizio della stagione tutti i nidi venivano ispezionati ogni 2-3 giorni per rilevare eventuali deposizioni. Poi con l'avanzare della stagione l'ispezione era fatta tutti i giorni.

In questo modo erano note le date di deposizione del primo uovo e dell'ultimo, così da poter stimare la data di schiusa per gli eventuali scambi in paia di nidi sincroni.

Per osservare l'interno del nido si utilizzava un'asta telescopica alla cui sommità era posto un piccolo specchio, illuminato da una torcia legata poco sotto lo specchio.

Se la femmina era nel nido si attendeva che questa uscisse, prima di controllare se avesse depresso un uovo.

A volte era necessario contare direttamente le uova affidandosi al tatto, in quanto con lo specchio non era possibile vederle. Questa operazione veniva svolta molto delicatamente per evitare di rompere le uova, che hanno un guscio molto sottile.

4.4 MARCATURA E MANIPOLAZIONE DELLA NIDIATA

4.4.1 SCHIUSA E MARCATURA

La femmina cova le uova per un periodo medio di 15,25 giorni, che può variare da 11 a 19 giorni. La cova inizia dopo la deposizione dell'ultimo uovo (Cramp, 1988).

Allora è stata calcolata un'ipotetica data di schiusa, dal momento in cui la femmina aveva finito di deporre, contando 13 giorni dalla deposizione dell'ultimo uovo.

Con l'avvicinarsi dell'ipotetica data di schiusa, i nidi venivano controllati anche più volte nell'arco dell'intera giornata per assistere alla schiusa.

I pulcini schiusi venivano poi marcati sul tarsometatarso con un pennarello di diverso colore – blu, verde, nero – e con varie combinazioni, per poterli distinguere fino al momento in cui veniva messo loro l'anello di metallo numerato.

4.4.2 MANIPOLAZIONE DELLA DIMENSIONE DELLA NIDIATA IN PAIA DI NIDI SINCRONI

Il giorno successivo la data di schiusa si individuavano paia di nidi sincroni e si procedeva all'operazione di scambio dei pulcini.

Si consideravano sincrone paia di nidi in cui la schiusa del primo uovo nel primo nido in cui si aveva schiusa, avveniva non più di ventiquattro ore prima della schiusa del primo uovo che schiudeva nel secondo nido.

Il primo giorno dopo la schiusa si prelevavano i pulcini dalle paia di nidi sincroni e si rimarcavano con il pennarello. Poi a caso si sceglievano i pulcini che dovevano essere trasferiti da un nido all'altro.

La procedura di scambio seguiva degli schemi precisi in maniera tale che una nidiata risultasse ampliata e l'altra ridotta. La scelta di quale nidiata dovesse essere ampliata e di quale dovesse essere ridotta era fatta a caso.

Lo scambio non era bilanciato, in quanto nelle covate ampliate il numero totale di pulcini residenti più i pulcini trasferiti uguagliava il numero totale di pulcini schiusi più 1 , mentre nelle nidiature ridotte uguagliava il numero totale di pulcini schiusi meno 1 .

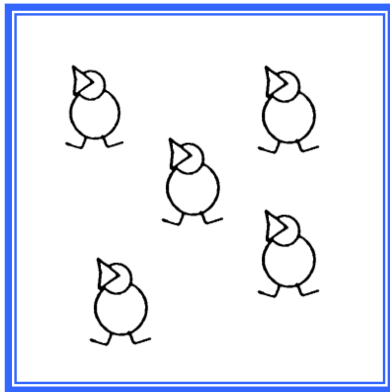
Per sapere quanti pulcini dovevano restare nel nido d'origine e quanti dovevano essere trasferiti si seguiva questo schema:

- ◆ quando in paia di nidi sincroni il più piccolo o entrambi i nidi avevano un numero pari di pulcini schiusi n , $n/2$ pulcini scelti a caso venivano lasciati nel nido d'origine e l'altro $n - n/2 - 1$ che mancava veniva preso dall'altro nido nel caso in cui la nidiata dovesse essere ridotta; se avesse dovuto essere ampliata ne veniva preso $n - n/2 + 1$.
- ◆ quando in paia di nidi sincroni il più piccolo o entrambi i nidi avevano un numero dispari di pulcini schiusi n , $n/2 - 0,5$ pulcini scelti a caso venivano lasciati nel nido d'origine e l'altro $n - (n/2 - 0,5) - 1$ veniva preso dall'altro nido nel caso in cui la nidiata dovesse essere ridotta; se avesse

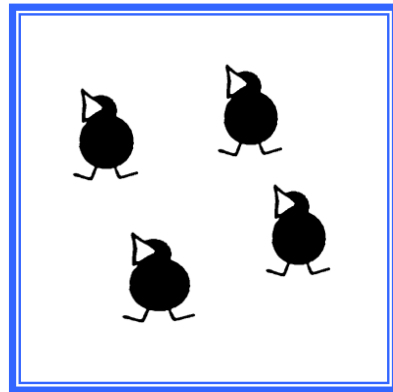
dovuto essere ampliata ne veniva preso l' $n - (n/2 - 0,5) + 1$
(Saino *et al.*, 1999).

Questo schema era stato elaborato in maniera tale da massimizzare l'omogeneità nella dimensione dei quattro gruppi di nidiacei – residenti e trasferiti in nidiate ampliate o ridotte – in ogni paio di nidi sincroni (Saino *et al.*, 1999), così da ottenere stime delle caratteristiche medie dei pulcini basate su un campione relativamente ampio. Dalle analisi è stata tolta una nidiate ampliata che era stata distrutta accidentalmente dai proprietari della cascina.

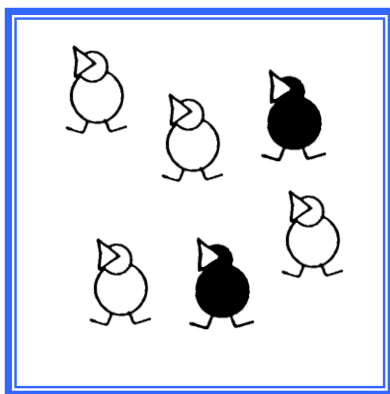
Esempio di manipolazione della dimensione della nidiata in paia di nidi sincroni.



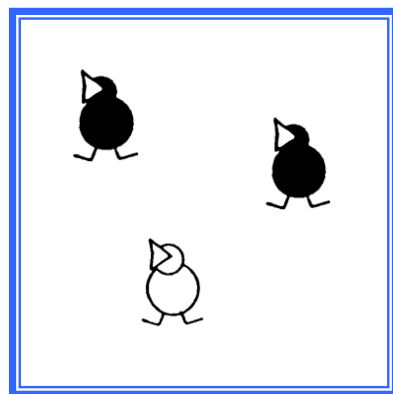
Nido A prima della manipolazione



Nido B prima della manipolazione



Nido A dopo la manipolazione



Nido B dopo la manipolazione

	Prima della manipolazione		Dopo la manipolazione	
6A-6B	<i>aaaaaa</i>	<i>bbbbbb</i>	<i>aaaa bbbb</i>	<i>bbb aa</i>
6A-5B oppure 6A-5B	<i>aaaaaa</i>	<i>bbbbbb</i>	<i>aaaa bbb</i>	<i>bb aa</i>
	<i>aaaaaa</i>	<i>bbbbbb</i>	<i>aaa bb</i>	<i>bbb aaa</i>
5A-5B	<i>aaaaa</i>	<i>bbbbbb</i>	<i>aaa bbb</i>	<i>bb aa</i>
5A-4B oppure 5A-4B	<i>aaaaa</i>	<i>bbbb</i>	<i>aaaa bb</i>	<i>bb a</i>
	<i>aaaaa</i>	<i>bbbb</i>	<i>aa bb</i>	<i>bb aaa</i>
4A-4B	<i>aaaa</i>	<i>bbbb</i>	<i>aaa bb</i>	<i>bb a</i>
4A-3B oppure 4A-3B	<i>aaaa</i>	<i>bbb</i>	<i>aaa bb</i>	<i>b a</i>
	<i>aaaa</i>	<i>bbb</i>	<i>aa b</i>	<i>bb aa</i>
3A-3B	<i>aaa</i>	<i>bbb</i>	<i>aa bb</i>	<i>b a</i>
6A-4B oppure 6A-4B	<i>aaaaaa</i>	<i>bbbb</i>	<i>aaaa bb</i>	<i>bb a</i>
	<i>aaaaaa</i>	<i>bbbb</i>	<i>aaa bb</i>	<i>bb aaa</i>
5A-3B oppure 5A-3B	<i>aaaaa</i>	<i>bbb</i>	<i>aaaa bb</i>	<i>b a</i>
	<i>aaaaa</i>	<i>bbb</i>	<i>aaa b</i>	<i>bb aa</i>

Nel caso in cui uno dei due nidi da manipolare avesse avuto solo due pulcini, veniva sempre seguito questo schema indipendentemente dal numero di pulcini presenti nell'altro nido. Per esempio se un nido aveva due pulcini e l'altro sei, questo era lo schema:

	Prima della manipolazione		Dopo la manipolazione	
6A-2B	<i>aaaaaa</i>	<i>bb</i>	<i>aaaaaa b</i>	<i>b</i>
oppure 6A-2B	<i>aaaaaa</i>	<i>bb</i>	<i>aaaa b</i>	<i>aa b</i>

4.4.3 CONTROLLO PERIODICO DEI NIDI

Ogni giorno i pulcini venivano rimarcati con pennarelli colorati per non confonderli tra loro e soprattutto per evitare di non poter più distinguere i residenti dai trasferiti. Questa operazione continuava fino al giorno in cui veniva messo l'anello di metallo numerato.

Escludendo il giorno in cui avveniva lo scambio, quando era necessario prelevare i pulcini dal nido per trattarli non si lasciava mai il nido vuoto. Infatti, si prendevano i pulcini in tempi diversi.

I pulcini da trattare erano posti in contenitori di plastica contenenti dell'ovatta, utile per evitare che si raffreddassero troppo, soprattutto quando avevano pochi giorni di vita o all'inizio della stagione, quando la temperatura poteva subire brusche variazioni.

Si cercava comunque di tenere i nidiacei lontano dal nido meno tempo possibile.

4.5 MISURAZIONI BIOMETRICHE DEI PULCINI E TEST DI IMMUNOCOMPETENZA

4.5.1 MISURAZIONI BIOMETRICHE

Quando i pulcini raggiungevano il dodicesimo giorno dopo la schiusa, venivano sottoposti ad una serie di misurazioni standard:

- ◆ lunghezza del tarsometatarso destro, misurata con un calibro manuale di precisione 0,02 mm
- ◆ lunghezza della timoniera centrale sinistra, misurata con un righello di metallo di precisione 0,5 mm
- ◆ peso, misurato con una pesola di precisione 0,1 g
- ◆ spessore della membrana alare anteriore di entrambe le ali, misurato con uno spessimetro di precisione 0,01 mm (cod. SM112, Alpa S.p.A. Milano, Italia).

Ai pulcini, inoltre, venivano prelevati due capillari di sangue, pari a 100 µl, e veniva fatto uno striscio su vetrino, utili per altri studi.

4.5.2 *TEST DI IMMUNOCOMPETENZA*

Il dodicesimo giorno dalla schiusa, dopo aver misurato lo spessore della membrana alare anteriore destra e sinistra, ai pulcini venivano iniettati: nella membrana alare anteriore di destra 0,2 mg di fitoemagglutinina (PHA; Sigma, L-8754) disciolti in 0,04 ml di soluzione salina fisiologica (PBS), mentre nella membrana alare anteriore di sinistra si iniettavano 0,04 ml di PBS. L'iniezione avveniva mediante siringhe da insulina, mantenendo distinte quelle usate per il PHA da quelle usate per il PBS. Si utilizzavano due siringhe per ogni nido.

Sulle schede dei pulcini veniva riportata l'ora dell'inoculazione, in quanto esattamente ventiquattro ore dopo doveva essere misurata la variazione dello spessore della membrana alare anteriore.

L'iniezione del PHA provocava nel punto di inoculazione un rigonfiamento della membrana alare anteriore, dovuto alla proliferazione di linfociti T, che sono uno dei principali componenti del sistema immunitario nei vertebrati (Roitt, 1996; Wakelin, 1996). Il PHA, infatti, è una lectina, glicoproteina estratta da *Phaseolus vulgaris*, che stimola la proliferazione dei linfociti T.

L'inoculazione di PBS nella membrana alare anteriore di sinistra serviva da controllo per escludere dal valore finale il gonfiore dovuto all'iniezione stessa e quello provocato dalla soluzione salina fisiologica in cui era disciolto il PHA.

La risposta al PHA era espressa come differenza tra la variazione di spessore della membrana alare anteriore di destra, data dal valore misurato ventiquattro ore dopo l'inoculazione del PHA meno il valore misurato appena prima dell'iniezione, e la variazione di spessore della membrana alare anteriore di sinistra, data dal valore misurato ventiquattro ore dopo l'inoculazione del PBS meno il valore misurato appena prima dell'iniezione (Saino *et al.*, 1997a).

Il valore ottenuto era assunto proporzionale all'intensità dell'immunocompetenza mediata dai linfociti T (Lochmiller *et al.*, 1993).

Siccome era noto da altri esperimenti che l'intensità della risposta immunitaria era ereditabile (Saino *et al.*, 1997a) e la lunghezza del tarsometatarso e il peso erano anch'essi ereditabili (Bryant, 1992; Thessey ed Ekman, 1994; Smith e Westermarck, 1995), allora in tutte le analisi fatte l'immunocompetenza media entro nidiata, la lunghezza del tarsometatarso e il peso sono stati calcolati come valore medio registrato entro gruppi di pulcini residenti (Saino *et al.*, 1999).

4.5.3 CONTEGGIO DEGLI ACARI

Tre giorni dopo l'involto di tutti i pulcini dal nido, che generalmente avviene a circa venti giorni dalla schiusa, si procedeva al conteggio degli acari presenti nel nido.

Si appoggiava la mano sul bordo del nido, si lasciavano trascorrere dieci secondi e poi si contavano gli acari che erano saliti sulla mano. Veniva fatta una stima del numero di acari in categorie di abbondanza: nessun acaro (0), 1-10 (1), 11-100 (2), 101-1000 (3), 1001-1000 e più (4). Questo metodo è attendibile in quanto esiste una stretta correlazione positiva tra il numero così stimato e quello ottenuto per conta diretta (Møller, 1990c).

5. RISULTATI

5.1 EFFETTO DELLA MANIPOLAZIONE DELLA DIMENSIONE DELLA NIDIATA SUL FENOTIPO DEI PULCINI

L'accrescimento somatico e ponderale dei pulcini e la loro capacità di fornire una risposta immunitaria mediata dai linfociti T in relazione alla manipolazione sperimentale della dimensione della nidiata è stata dapprima saggiata in modo univariato, utilizzando cioè singolarmente le variabili fenotipiche misurate. Inoltre, l'analisi è stata inizialmente condotta su tutti i pulcini della nidiata, prescindendo quindi dalla loro origine. Tuttavia, poiché molti dei caratteri considerati hanno notoriamente una quota di variabilità genetica additiva, e sono quindi influenzati da relazioni di parentela oltre che dalle condizioni ecologiche, l'analisi è stata in seguito inscritta ai soli pulcini residenti, ossia ai pulcini allevati nella loro nidiata di origine.

L'incremento sperimentale della dimensione della nidiata ha sortito l'effetto atteso sul peso corporeo e sull'immunità dei pulcini, in quanto pulcini in nidiate ampliate erano più leggeri e meno immunocompetenti di quelli in nidiate di dimensione sperimentalmente ridotta. Viceversa, la manipolazione della dimensione della nidiata non ha avuto effetti significativi sulla taglia osteometrica, il cui indice è stato

considerato essere la misura del tarsometatarso destro, e sull'accrescimento del piumaggio, indicato dalla lunghezza della timoniera centrale sinistra (Tabelle 1-4; Figura 1).

Tabella 1. Analisi della varianza del peso di tutti i pulcini presenti nel nido in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	6295,673	1	6295,673	13,213	<0,001
Residuo	47169,563	99	476,460		
Totale	53465,236	100	534,652		

Tabella 2. Analisi della varianza della lunghezza del tarsometatarso destro di tutti i pulcini presenti nel nido in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	747,303	1	747,303	0,425	0,516
Residuo	174113,627	99	1758,724		
Totale	174860,929	100	1748,609		

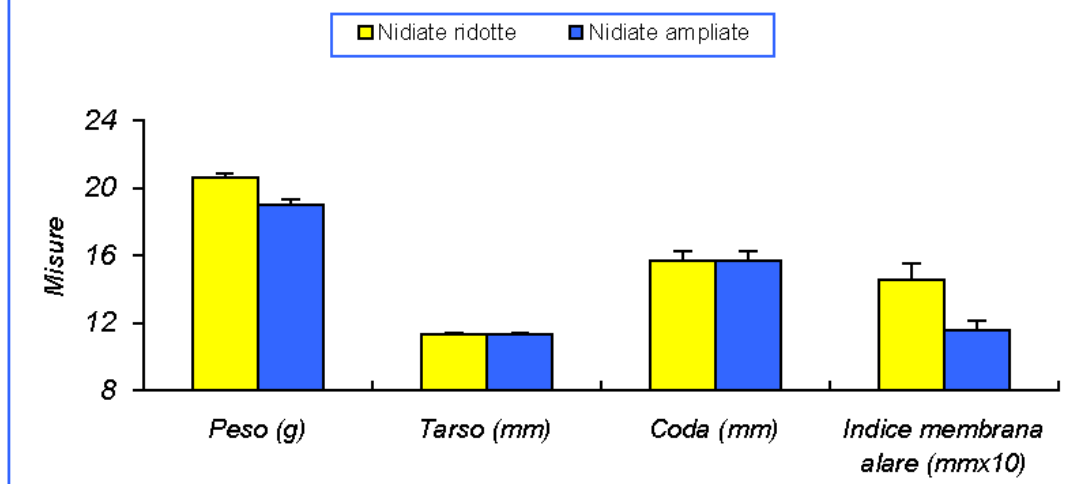
Tabella 3. Analisi della varianza della lunghezza della timoniera centrale sinistra di tutti i pulcini presenti nel nido in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	8,290	1	8,290	0,005	0,941
Residuo	148263,872	98	1512,897		
Totale	148272,161	99	1497,699		

Tabella 4. Analisi della varianza della variazione dello spessore della membrana alare anteriore, indice di immunità mediata dai linfociti T, di tutti i pulcini presenti nel nido in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	22856,328	1	22856,328	7,573	0,007
Residuo	298791,555	99	3018,097		
Totale	321647,883	100	3216,479		

Effetto della manipolazione della dimensione della nidata sulle variabili fenotipiche di tutti i pulcini presenti nel nido



Le stesse analisi della varianza univariata effettuate sull'insieme di pulcini residenti hanno confermato, in termini qualitativi, i risultati delle analisi condotte sulle intere nidiate. In effetti, sia il peso corporeo che l'indice di immunità si sono rivelati superiori nelle nidiate ridotte, con un effetto statisticamente significativo della manipolazione delle dimensioni della nidiate, mentre né il tarsometatarso né la timoniera centrale hanno subito influenza significativa dalla manipolazione della dimensione della nidiate. Quindi, i risultati delle analisi univariate condotte sulle intere nidiate e, rispettivamente, sui soli pulcini residenti si sono rivelati fra loro coerenti (Tabelle 5-8; Figura 2).

Tabella 5. Analisi della varianza del peso dei pulcini residenti in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	54,943	1	54,943	9,802	0,002
Residuo	554,948	99	5,606		
Totale	609,891	100	6,099		

Tabella 6. Analisi della varianza della lunghezza del tarsometatarso destro dei pulcini residenti in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	0,095	1	0,095	0,627	0,431
Residuo	15,031	99	0,152		
Totale	15,126	100	0,151		

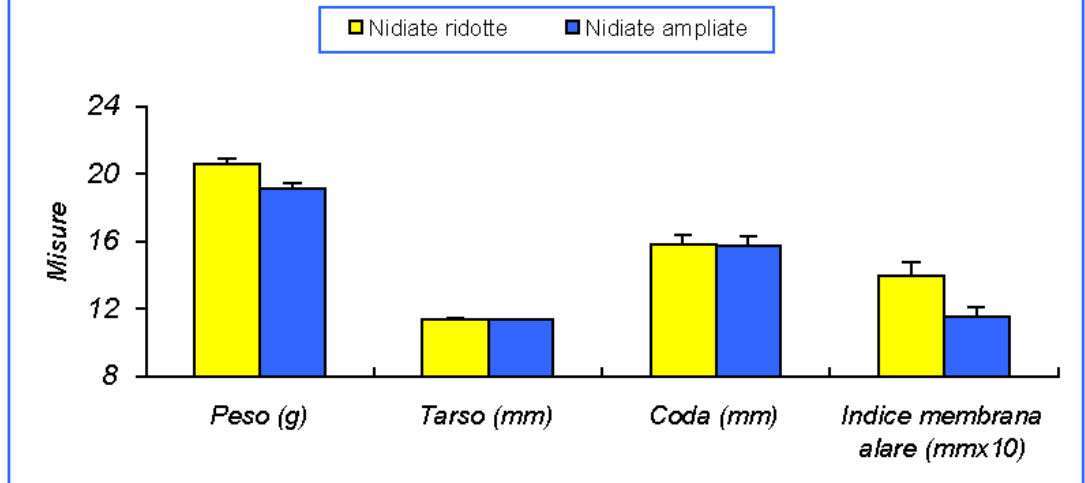
Tabella 7. Analisi della varianza della lunghezza della timoniera centrale sinistra dei pulcini residenti in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	18,062	1	18,062	0,010	0,920
Residuo	174462,610	98	1780,231		
Totale	174480,673	99	1762,431		

Tabella 8. Analisi della varianza della variazione dello spessore della membrana alare anteriore, indice dell'immunità mediata dai linfociti T, dei pulcini residenti in relazione alla manipolazione della dimensione della nidiata.

	SS	g.d.l.	MSS	F	P
Trattamento della nidiata	15082,787	1	15082,787	5,835	0,018
Residuo	255893,937	99	2584,787		
Totale	270976,724	100	2709,767		

Effetto della manipolazione della dimensione della nidiata sulle variabili fenotipiche dei pulcini residenti



Le variabili fenotipiche, tuttavia, presentano spesso un elevato grado di correlazione (Tabelle 9 e 10), spesso positiva a causa dell'elevata variabilità nelle condizioni ecologiche in cui nidiate diverse sono allevate e quindi nei tassi di crescita somatica e nell'efficienza delle funzioni immunitarie dovuta a fatti nutrizionali, o più raramente negative a causa del manifestarsi di *trade-off* di natura fisiologica fra funzioni vitali che competono fra loro per risorse energetiche o nutrizionali limitanti. In effetti le tabelle 9 e 10 mostrano una chiara modalità di covariazione positiva fra le variabili misurate sui pulcini, pur non mancando alcune correlazioni deboli di segno negativo.

Tabella 9. Coefficienti di correlazione tra le variabili fenotipiche di tutti i pulcini presenti nel nido.

	Peso	Lunghezza del tarso	Lunghezza delle timoniere	Spessore membrana alare
Peso	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001	0,4643 (101) <i>P</i> <0,001	0,5777 (100) <i>P</i> <0,001	0,0009 (101) <i>P</i> =0,993
Lunghezza del tarso	0,4643 (101) <i>P</i> <0,001	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001	0,5082 (100) <i>P</i> <0,001	-0,1631 (101) <i>P</i> =0,103
Lunghezza delle timoniere	0,5777 (100) <i>P</i> <0,001	0,5082 (100) <i>P</i> <0,001	1,0000 (100) <i>P</i> <0,001	-0,1566 (100) <i>P</i> =0,120
Spessore membrana alare	0,0009 (101) <i>P</i> =0,993	-0,1631 (101) <i>P</i> =0,103	-0,1566 (100) <i>P</i> =0,120	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001

Tabella 10. Coefficiente di correlazione tra le variabili fenotipiche dei pulcini residenti.

	Peso	Lunghezza del tarso	Lunghezza delle timoniere	Spessore della membrana
Peso	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001	0,4298 (101) <i>P</i> <0,001	0,6058 (100) <i>P</i> <0,001	0,1168 (101) <i>P</i> =0,245
Lunghezza del tarso	0,4298 (101) <i>P</i> <0,001	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001	0,4702 (100) <i>P</i> <0,001	-0,1225 (101) <i>P</i> =0,222
Lunghezza delle timoniere	0,6058 (100) <i>P</i> <0,001	0,4702 (100) <i>P</i> <0,001	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001	-0,0523 (100) <i>P</i> =0,605
Spessore della membrana	0,1168 (101) <i>P</i> =0,245	0,1225 (101) <i>P</i> =0,222	-0,0523 (100) <i>P</i> =0,605	1,0000 (101) <i>P</i> <0,001

Per analizzare l'effetto simultaneo che la manipolazione della dimensione della nidiata ha sortito sull'insieme delle variabili fenotipiche, è stato quindi adottato un approccio analitico multivariato, che prevede l'impiego della analisi multivariata della varianza. Questa ha mostrato che l'ampliamento della dimensione della nidiata determina una riduzione relativa del peso corporeo e dell'indice di immunocompetenza rispetto alla riduzione della dimensione della nidiata e ciò anche quando si tenga conto per via statistica della covariazione fra caratteri fenotipici (Tabella 11).

Tabella 11. Analisi multivariata della varianza delle quattro variabili fenotipiche dei pulcini in relazione alla manipolazione della dimensione della nidata.

TEST MULTIVARIATO

Tipo di test	Valore	F	g.d.l. dell'ipotesi	g.d.l. dell'errore	P
Pillai	0,22900	7,05426	4,00	95,00	<0,001
Hotelling's	0,29702	7,05426	4,00	95,00	<0,001
Wilks	0,77100	7,05426	4,00	95,00	<0,001
Roys	0,22900				

TEST UNIVARIATI

Variabile	SS dell'ipotesi	SS dell'errore	MSS	MSS dell'errore	F	P
Peso	6231,44842	47169,5374	6231,44842	481,32181	12,94653	0,001
Lunghezza del tarso	711,00953	174084,131	711,00953	1776,36869	0,40026	0,528
Lunghezza delle timoniere	8,28960	148263,872	8,28960	1512,89665	0,00548	0,941
Spessore della membrana	22805,5777	298757,833	22805,5777	3048,54932	7,48080	0,007

5.2 RELAZIONI TRA FENOTIPO DEI PULCINI E SOPRAVVIVENZA A LUNGO TERMINE DEI GENITORI

L'analisi delle relazioni fra fenotipo dei pulcini e sopravvivenza dei loro genitori potrebbe essere effettuata in modo univariato saggiando le differenze medie fra pulcini figli di genitori sopravvissuti e non sopravvissuti. Questo approccio è tuttavia poco potente per due motivi. In primo luogo non consente di formulare modelli predittivi della sopravvivenza in funzione della qualità della progenie; in secondo luogo soffre del fatto che le caratteristiche dei pulcini sarebbero in questo modo considerate come indipendenti, mentre è chiaro dalle Tabelle 9 e 10 che in realtà i caratteri fenotipici dei pulcini sono altamente intercorrelati.

È stato pertanto adottato un approccio multivariato anche in questo caso, il quale comporta l'uso di una tecnica di regressione detta logistica che consente di interpolare a dati dipendenti di natura binaria un modello di regressione, logistica appunto, basata sulla equazione generale:

$$Y = \frac{e^{bx+c}}{1 + e^{bx+c}}$$

Questa analisi, come le altre analisi di regressione può essere condotta o includendo nel modello di regressione tutte le variabili simultaneamente, o procedendo secondo una modalità *stepwise* che prevede l'inclusione nel modello finale delle sole variabili che contribuiscono significativamente a dare conto della variabilità nella

variabile binaria di risposta, dopo che le variabili di più alta capacità predittiva sono state incluse nel modello.

Le analisi sono state condotte con entrambe le modalità di selezione delle variabili indipendenti sia sui dati di sopravvivenza dei padri che su quelli delle madri. In queste analisi, la manipolazione della dimensione della nidiata è stata inserita come variabile categorica a due stati (riduzione o ampliamento della dimensione della nidiata), mentre le quattro variabili relative ai caratteri fenotipici medi dei pulcini entro nidiata sono state considerate come covariate parametriche.

Per quanto attiene all'effetto delle variabili relative alla morfologia e all'indice di risposta immunitaria dei pulcini, è stato possibile osservare una relazione negativa fra sopravvivenza dei genitori maschi e indice di risposta immunitaria nel modello in cui tutte le variabili fenotipiche relative ai pulcini residenti sono state considerate simultaneamente (Tabella 12). La stessa analisi, ripetuta adottando un approccio *stepwise* di selezione delle variabili predittrici, ha fornito risultati identici alla precedente (Tabella 13).

Tabella 12. Analisi di regressione logistica della sopravvivenza dei maschi in cui tutte le variabili fenotipiche relative ai pulcini residenti sono state considerate simultaneamente.

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Trattamento della nidata	0,5206	0,2448	4,5219	1	0,0335	0,1361	1,6838
Peso	-0,1613	0,1261	1,6371	1	0,2007	0,0000	0,8510
Lunghezza del tarso	0,6115	0,6755	0,8196	1	0,3653	0,0000	1,8432
Lunghezza delle timoniere	4,12E-05	0,0069	0,0000	1	0,9952	0,0000	1,0000
Spessore della membrana	-0,0133	0,0055	5,8729	1	0,0154	-0,1687	0,9868
Costante	-2,4624	7,1380	0,1190	1	0,7301		

Tabella 13. Analisi di regressione logistica *stepwise* della sopravvivenza dei maschi in relazione alle variabili fenotipiche dei pulcini residenti. Dopo selezione *stepwise* l'unica variabile inclusa nel modello è la variazione dello spessore della membrana alare anteriore, indice di risposta immunitaria mediata dai linfociti T.

VARIABILI INCLUSE NEL MODELLO

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Spessore della membrana	-0,0127	0,0053	5,7723	1	0,0163	-0,1665	0,9874
Costante	1,2452	0,6676	3,4793	1	0,0621		

VARIABILI ESCLUSE DAL MODELLO

Variabile	Score	g.d.l.	P	R
Trattamento della nidata	3,6447	1	0,0562	0,1099
Peso	0,3572	1	0,5501	0,0000
Lunghezza del tarso	0,2322	1	0,6299	0,0000
Lunghezza delle timoniere	0,2790	1	0,5974	0,0000

Le analisi condotte sulla sopravvivenza delle femmine secondo lo stesso modello logistico adottato per i maschi hanno mostrato una associazione negativa fra taglia corporea e indice di risposta immunitaria dei pulcini e sopravvivenza sia adottando una modalità di *enter* di inclusione delle variabili indipendenti nel modello (Tabella 14), sia adottando una procedura *stepwise* (Tabella 15). Tuttavia, adottando una procedura *stepwise*, si è giunti all'inatteso risultato che la sopravvivenza delle madri aumenta all'aumentare del peso dei figli (Tabella 15).

Tabella 14. Analisi di regressione logistica della sopravvivenza delle femmine in cui tutte le variabili fenotipiche relative ai pulcini residenti sono state considerate simultaneamente.

VARIABILI INCLUSE NEL MODELLO

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Trattamento della nidata	0,0290	0,2517	0,0133	1	0,9082	0,0000	1,0295
Peso	0,1974	0,1386	2,0283	1	0,1544	0,0146	1,2183
Lunghezza del tarso	-2,3123	0,7365	9,8577	1	0,0017	-0,2432	0,0990
Lunghezza delle timoniere	0,0060	0,0073	0,6707	1	0,4128	0,0000	1,0060
Spessore della membrana	-0,0246	0,0073	11,2804	1	0,0008	-0,2643	0,9757
Costante	23,9082	7,7567	9,5003	1	0,0021		

Tabella 15. Analisi di regressione logistica *stepwise* della sopravvivenza della femmine in relazione alle variabili fenotipiche dei pulcini residenti. Dopo selezione *stepwise* le variabili incluse nel modello sono: il peso, la lunghezza del tarsometatarso e la variazione dello spessore della membrana alare anteriore, indice di risposta immunitaria mediata dai linfociti T.

VARIABILI INCLUSE NEL MODELLO

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Peso	0,2530	0,1162	4,7427	1	0,0294	0,1437	1,2879
Lunghezza del tarso	-2,1473	0,6997	9,4181	1	0,0021	-0,2363	0,1168
Spessore della membrana	-0,0251	0,0074	11,5626	1	0,0007	-0,2683	0,9752
Costante	21,9226	7,2770	9,0757	1	0,0026		

VARIABILI ESCLUSE DAL MODELLO

Variabile	Score	g.d.l.	P	R
Trattamento della nidiata	0,0042	1	0,9485	0,0000
Lunghezza delle timoniere	0,6655	1	0,4146	0,0000

Queste stesse analisi sulla sopravvivenza di padri o madri sono poi state ripetute inserendo anche come fattore la sopravvivenza della madre o, rispettivamente, del padre, in modo da saggiare la possibilità dell'esistenza di un conflitto di interessi fra genitori tale per cui la sopravvivenza di un genitore tende a compromettere la sopravvivenza dell'altro. In effetti, è stato possibile osservare che esiste una covariazione negativa fra la sopravvivenza della madre e quella del padre e, reciprocamente, una relazione negativa fra la sopravvivenza del padre e quella della madre, dopo avere rimosso per via statistica gli effetti della qualità dei pulcini ed ovviamente del trattamento sperimentale della dimensione della nidiata (Tabelle 16 e 17).

Tabella 16. Analisi di regressione logistica della sopravvivenza delle femmine in cui tutte le variabili fenotipiche relative ai pulcini residenti sono state considerate simultaneamente ed è stata aggiunta come variabile indipendente la sopravvivenza dei maschi.

VARIBILI INCLUSE NEL MODELLO

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Trattamento della nidata	0,1424	0,2638	0,2913	1	0,5894	0,0000	1,1530
Peso	0,1578	0,1411	1,2513	1	0,2633	0,0000	1,1709
Lunghezza del tarso	-2,2801	0,7463	9,3332	1	0,0023	-0,2350	0,1023
Lunghezza delle timoniere	0,0059	0,0073	0,6577	1	0,4174	0,0000	1,0060
Spessore della membrana	-0,0286	0,0079	13,2979	1	0,0003	-0,2917	0,9718
Sopravvivenza del maschio	-1,0988	0,5366	4,1934	1	0,0406	-0,1285	0,3333
Costante	25,2619	8,0058	9,9568	1	0,0016		

Tabella 17. Analisi di regressione logistica della sopravvivenza dei maschi in cui tutte le variabili fenotipiche relative ai pulcini residenti sono state considerate simultaneamente ed è stata aggiunta come variabile indipendente la sopravvivenza delle femmine.

VARIABILI INCLUSE NEL MODELLO

Variabile	B	S.E.	Wald	g.d.l.	P	R	Exp(B)
Trattamento della nidata	0,5516	0,2508	4,8367	1	0,0279	0,1444	1,7360
Peso	-0,1405	0,1324	1,1263	1	0,2886	0,0000	0,8689
Lunghezza del tarso	0,1391	0,7355	0,0358	1	0,8500	0,0000	1,1492
Lunghezza delle timoniere	0,0018	0,0071	0,0660	1	0,7972	0,0000	1,0018
Spessore della membrana	-0,0184	0,0065	8,1082	1	0,0044	-0,2119	0,9818
Sopravvivenza della femmina	-1,0899	0,5287	4,2504	1	0,0392	-0,1286	0,3362
Costante	3,2559	7,8969	0,1700	1	0,6801		

6. DISCUSSIONE

6.1 TRADE-OFF TRA SOPRAVVIVENZA DEI GENITORI E QUALITÀ DELLA PROGENIE

Questo studio sperimentale ha dimostrato l'esistenza di un *trade-off* tra la sopravvivenza dei genitori e la qualità dei pulcini nella Rondine.

Per valutare la qualità della progenie sono stati assunti il peso, la lunghezza del tarsometatarso destro, indice dell'accrescimento osteometrico, la lunghezza della timoniera centrale sinistra, indice della crescita del piumaggio, e l'intensità della risposta immunitaria mediata dai linfociti T, valutata come ispessimento della membrana alare anteriore 24 ore dopo inoculazione di una lectina, la fitoemagglutinina, che stimola la proliferazione di linfociti T.

Vari studi hanno dimostrato che avere un peso e una taglia corporea maggiore e un'efficiente risposta immunitaria al momento dell'involò, garantiscono ai nidiacei un più alto tasso di sopravvivenza; quindi i pulcini che possiedono queste caratteristiche sono di migliore qualità. In un esperimento fatto sulla Balia dal collare è stata dimostrata l'esistenza di una selezione direzionale per il peso dei pulcini al momento dell'involò. Nei diversi anni di studio era stato osservato che i nidiacei con peso superiore al momento dell'involò avevano una

maggiore sopravvivenza rispetto a quelli di peso inferiore (Lindén *et al.*, 1992). Diversi sono i meccanismi che possono spiegare il vantaggio di un peso maggiore. È stato suggerito che il peso dei nidiacei rispecchia le riserve energetiche che potrebbero influenzare la probabilità di sopravvivenza del giovane in periodi sfavorevoli (Perrins, 1965). Infatti una buona riserva di grasso può permettere ad un giovane di resistere per oltre un giorno intero senza nutrirsi (Garnett, 1981), oppure queste riserve garantiscono l'energia sufficiente per la sopravvivenza in periodi di scarsità di cibo (Smith *et al.*, 1989). Il peso può anche influenzare lo stato di dominanza di un giovane sugli altri, garantendogli maggiori possibilità di sopravvivenza (Garnett, 1981).

Si potrebbe allora pensare che il peso dei pulcini influenzi negativamente la sopravvivenza degli adulti; invece in questo studio è stato trovato un risultato inaspettato. Dalle analisi fatte è apparso che la sopravvivenza della femmina covaria positivamente con il peso dei pulcini. Al momento non si è riusciti a spiegare questa osservazione. Si potrebbe supporre che ci siano femmine più efficienti di altre nel foraggiare e che, quindi, riescono a fornire una maggior quantità di cibo alla propria progenie senza compromettere le loro stesse riserve di grasso o la loro massa muscolare, riuscendo in questo modo a garantirsi una sopravvivenza maggiore (Saino *et al.*, 1999). Invece per i maschi la situazione è diversa perché devono sostenere il costo dei caratteri sessuali secondari: avere le timoniere esterne più lunghe rende il volo più faticoso, riducendo la manovrabilità (Møller, 1994). Quindi i maschi adulti sono più limitati dal cibo e si potrebbe ritenere che il *trade-off* tra sopravvivenza dei genitori e qualità dei pulcini sia in parte determinato da meccanismi differenti nei due sessi (Saino *et al.*, 1999).

Dato che avere una taglia corporea maggiore per i pulcini è una garanzia di sopravvivenza al momento dell'involo, allora si potrebbe anche ipotizzare che gli adulti che allevano pulcini di taglia maggiore compromettano la loro sopravvivenza. Questa ipotesi è stata dimostrata dalla covariazione negativa tra la sopravvivenza delle femmine e la lunghezza del tarsometatarso dei pulcini dopo aver tenuto conto, per via statistica, dell'effetto di altre variabili che avrebbero potuto covariare con la lunghezza del tarsometatarso e influenzare la sopravvivenza degli adulti.

Anche possedere un'efficiente risposta immunitaria è un vantaggio per i pulcini, perché possono difendersi meglio dalle infestazioni parassitarie che ne influenzano le condizioni e la stessa sopravvivenza (Toivanen e Toivanen, 1987; Loye e Zuk, 1991; Clayton e Moore, 1997). Sono stati fatti degli studi sul Balestruccio (Christe *et al.*, 1998) e sul Passero domestico (*Passer domesticus*) (Gonzalez *et al.*, 1999) in cui è stato dimostrato che i pulcini più immunocompetenti avevano maggior possibilità di sopravvivere fino alla successiva stagione e di riprodursi rispetto a quelli meno immunocompetenti. Avere un efficiente sistema immunitario è segno, quindi, di alta qualità.

Da questo esperimento è risultato che la sopravvivenza di entrambi i genitori covaria negativamente con l'intensità della risposta immunitaria mediata dai linfociti T, una delle maggiori componenti del sistema immunitario dei vertebrati (Roitt *et al.*, 1996; Wakelin, 1996). Quindi i genitori che allevano pulcini con un sistema immunitario più efficiente compromettono la loro sopravvivenza. Una possibile spiegazione potrebbe essere che ci siano alcune sostanze a disposizione in quantità limitata, che devono essere necessariamente presenti sia nella dieta dei genitori sia in quella dei pulcini, perché coinvolte nei processi

di immunocompetenza. I genitori dividono con la propria prole questi alimenti limitanti la funzione immunitaria, ma in questa maniera compromettono l'efficienza del proprio sistema immunitario e si trovano così maggiormente esposti a possibili infestazioni parassitarie, che possono compromettere la loro stessa sopravvivenza. Queste sostanze possono essere proteine o particolari amminoacidi. In un esperimento condotto da Tsiagbe *et al.* (1987), polli alimentati con una dieta arricchita di metionina mostravano un aumento nell'intensità della risposta immunitaria. Composti come i carotenoidi sono coinvolti nella stimolazione e regolazione della risposta immunitaria sia umorale che cellulare nell'uomo e in altri mammiferi (Bendich, 1989; Chew, 1993) e svolgono importanti funzioni antiossidanti (Møller *et al.*, 2000). L'azione detossificante dei carotenoidi non è indipendente da quella che coinvolge il sistema immunitario. Radicali liberi sono prodotti sia durante il normale metabolismo sia durante la proliferazione delle cellule del sistema immunitario, e in quest'ultimo caso vengono usati come una potente arma contro batteri e altre infezioni. Ma i radicali liberi avendo un doppietto elettronico libero tentano di stabilizzare la propria struttura legandosi ad altre molecole e possono provocare danni a proteine, lipidi, DNA e alle stesse cellule del sistema immunitario, compromettendo le condizioni generali dell'individuo. I carotenoidi vengono sintetizzati da batteri, funghi, alghe e piante; gli animali sono costretti a introdurli con la dieta e a metabolizzarli per poterli usare nei diversi processi fisiologici (Møller *et al.*, 2000); una diminuzione nella loro assunzione può avere effetti negativi sull'individuo (Møller *et al.*, 1999). Inoltre i carotenoidi sono coinvolti nell'espressione di caratteri che fungono da segnali: segnali di tipo sessuale tra maschi e femmine, segnali tra genitori e figli, tra preda e predatore o tra ospite e parassita. Siccome i carotenoidi

svolgono anche un ruolo importante in vari aspetti della funzione immunitaria e nei processi di detossificazione, è stata ipotizzata l'esistenza di un *trade-off* tra i segnali basati sui carotenoidi e queste due funzioni fisiologiche in cui sono coinvolti i carotenoidi. Nei nidiaeci, per esempio, i carotenoidi servono a colorare di giallo l'interno della bocca. In un esperimento condotto sulla Rondine venivano iniettati ai pulcini globuli rossi di pecora, che essendo una sostanza estranea stimolavano il sistema immunitario, e questo aveva un effetto sul colore dell'interno della bocca che risultava più chiaro. Inoltre si è visto che somministrando a questi pulcini un carotenoide, la luteina, il colore dell'interno della bocca poteva essere ristabilito. Quindi l'espressione del carattere, colore dell'interno della bocca, era reversibilmente influenzato dal livello di carotenoidi in circolo. È stato anche osservato che i pulcini con l'interno della bocca più giallo ricevevano più cibo dai genitori rispetto a quelli con l'interno della bocca di un giallo più pallido, quindi il colore del palato è un segnale per i genitori sullo stato di salute della prole. Questo esperimento potrebbe far pensare all'esistenza di un *trade-off* tra un segnale e un processo fisiologico. Infatti nel pulcino in buona salute, i carotenoidi non sono coinvolti nella risposta immunitaria e il colore del palato è un giallo molto carico. Quando invece il pulcino subisce un'infezione da parte di parassiti e patogeni, i carotenoidi servono a stimolare e regolare la risposta immunitaria e hanno la funzione di antiossidanti, così il colore della bocca risulta un giallo più chiaro e meno intenso. Questo diverso colore della bocca influenza il comportamento dei genitori che imbeccano più frequentemente i pulcini con la bocca più colorata, cioè quelli in migliori condizioni di salute, rispetto a quelli con l'interno della bocca più chiaro (Saino *et al.*, 2000). I carotenoidi, che sono a disposizione in quantità limitata servono sia ai

genitori che ai figli per poter avere un'efficiente risposta immunitaria, come antiossidanti e come segnali attendibili di qualità.

I genitori, oltre a dover dividere con i propri figli componenti della dieta a disposizione in quantità limitata e necessari per un efficiente sistema immunitario, sono anche più facilmente esposti al rischio di contrarre parassiti che si trasmettono per via alimentare, poiché si trovano a contatto con un numero maggiore di prede, compromettendo la loro condizione di salute e di conseguenza la loro stessa sopravvivenza.

Si è, inoltre, voluto vedere se la sopravvivenza di un genitore avrebbe potuto compromettere la sopravvivenza dell'altro, indipendentemente dalla qualità dei pulcini e dal trattamento di manipolazione della nidiata. Il risultato ottenuto è stato che la sopravvivenza della femmina covaria negativamente con la sopravvivenza del maschio e la relazione tra la sopravvivenza del padre e quella della madre è negativa. Questo esito potrebbe far pensare all'esistenza di un conflitto di interesse fra i genitori, cioè la sopravvivenza di uno influenza negativamente la sopravvivenza dell'altro.

Nella Rondine, infatti, entrambi i genitori sono coinvolti nelle cure parentali, che possono differire nel maschio e nella femmina; per esempio solo la femmina cova le uova, mentre il maschio difende il territorio intorno al nido. Perciò diversi sono anche i costi che devono affrontare per la riproduzione: produrre uova è più costoso che produrre sperma. Anche la qualità, il numero e la possibilità di sopravvivere dei pulcini sono in relazione alle cure parentali dei genitori. La rimozione del maschio in specie di uccelli passeriformi con prole inetta e cure biparentali comporta una riduzione del peso, della lunghezza del tarsometatarso, del tasso di sopravvivenza dei pulcini sia nel periodo in

cui stanno nel nido sia quando hanno raggiunto l'indipendenza (Wolf *et al.*, 1988).

6.2 NUMEROSITÀ E QUALITÀ DELLA PROGENIE

La manipolazione della dimensione della nidiata, necessaria per variare lo sforzo dei genitori e per vedere l'effetto sulla loro sopravvivenza, ha influenzato anche la qualità dei pulcini.

È risultato che l'ampliamento sperimentale della dimensione della nidiata influisce negativamente sul peso e sull'immunità dei pulcini; mentre non ha effetti significativi sulla taglia corporea e sull'accrescimento del piumaggio. Prima sono state misurate le variabili fenotipiche, in funzione della dimensione della nidiata, su tutti i pulcini presenti nel nido. Poi, dato che le variabili fenotipiche utilizzate per valutare la qualità dei pulcini, presentano una certa quota di variabilità genetica additiva oltre che essere influenzate dalle condizioni ambientali, si è andati a vedere l'effetto della manipolazione della nidiata solo sui pulcini residenti. Queste ultime analisi hanno portato allo stesso risultato trovato per tutti i pulcini presenti nel nido, mostrando che la componente genetica poteva essere trascurata nello studio sugli effetti che la dimensione della nidiata può avere sul fenotipo dei pulcini. Ciò ha dimostrato che l'effetto è dovuto principalmente alle condizioni ambientali in cui crescono i pulcini. Questi dati sono andati a sostegno dell'idea che il peso e l'intensità della risposta immunitaria sono dipendenti dal numero di pulcini presenti nel nido, mentre taglia

corporea e accrescimento del piumaggio non variano in modo significativo.

In un precedente esperimento condotto sulle Rondini è stata manipolata la dimensione della nidiata e sono stati misurati lo sforzo dei genitori, in relazione al numero dei pulcini che dovevano allevare, e l'intensità della risposta immunitaria dei nidiacei, sempre in relazione al numero di pulcini presenti nel nido. Lo sforzo dei genitori era espresso come (numero totale di imbeccate)/(numero di ore di osservazione) ed era correlato positivamente con la dimensione della nidiata, ma non in modo proporzionale: i pulcini di nidiate ampliate ricevevano un numero di imbeccate pro capite per unità di tempo inferiore a quelli di nidiate ridotte. I genitori con un numero maggiore di pulcini si sforzavano di più, ma non riuscivano a fornire loro una quantità e una qualità di cibo tale da garantire sufficienti risorse da investire in accrescimento ponderale e nelle funzioni immunitarie. Alcuni pulcini nutriti artificialmente con un alimento ricco di proteine mostravano un'intensità nella risposta immunitaria maggiore rispetto ai pulcini appartenenti a nidiate di controllo non alimentati artificialmente, ma non un maggior peso. Questo è un dato a sostegno di quanto detto in precedenza, cioè che esistono delle sostanze a disposizione in quantità limitata, ma che sono molto importanti per un efficiente sistema immunitario, indispensabile per difendersi da parassiti e patogeni e per garantirsi di conseguenza maggiori possibilità di sopravvivenza (Saino *et al.*, 1997a).

Il fatto che il cibo possa essere una limitazione riguardo il numero di pulcini che i genitori possono allevare, può essere direttamente esaminato sia come richiesta energetica e sia come tasso di sopravvivenza dei nidiacei in relazione alla dimensione della nidiata. È noto che il tasso di imbeccate da parte dei genitori aumenta al crescere

del numero di pulcini nel nido, ma non sempre in modo proporzionale; questo comporta una maggiore mortalità e una diminuzione del peso dei pulcini di nidiate più numerose (Martin, 1987). Per esempio è stato osservato che nel Balestruccio una variazione naturale della dimensione della nidiate influenzava la sopravvivenza e il peso dei pulcini. Nidiate naturalmente numerose avevano un tasso di mortalità dei nidiacei maggiore rispetto a nidiate con un numero di pulcini inferiore. Anche il peso dei nidiacei era in relazione al numero di pulcini presenti nel nido: diminuiva all'aumentare della dimensione della nidiate (Bryant, 1978; Bryant e Gardiner, 1979). Lo stesso tipo di relazione è stata trovata da Perrins (1965) nella Cinciallegra (*Parus major*).

Essendo queste semplici osservazioni, per verificare l'esistenza di una tale correlazione tra numero di pulcini presenti nel nido e loro qualità è stato necessario fare esperimenti di manipolazione della nidiate. Infatti si potrebbe pensare che queste differenze nel tasso di sopravvivenza e nel peso dei pulcini in nidiate di diverse dimensioni possano dipendere dai genitori. Gli individui possono differire tra loro, per esempio, nella quantità di uova che depongono, nella capacità di foraggiamento e nelle cure parentali rivolte alla prole (Bryant, 1975, 1979; Perrins e Moss, 1975; Bryant e Westerterp, 1982; McGillivray, 1984). Anche la qualità del territorio può influenzare il successo riproduttivo degli individui. Si è visto che le Balie nere che vivono in un territorio con una buona disponibilità di cibo, che fanno covate precoci, depongono un maggior numero di uova e hanno un incremento del loro successo riproduttivo rispetto a quelle che vivono in territori dove il cibo è disponibile in quantità inferiore (Lundberg *et al.*, 1981). I genitori quindi possono differire tra loro nel numero e nella qualità di pulcini che sono in grado di allevare. Per valutare l'abilità del genitore nel

soddisfare la richiesta di cibo da parte dei nidiacei, Lundberg *et al.* hanno manipolato la dimensione della nidiata e hanno trovato che nelle nidiatae ampliate si aveva un consistente aumento del tasso di mortalità e una diminuzione del peso dei pulcini. Questo dimostrava che i genitori che si trovavano a dover allevare progenie più numerosa, non riuscivano a soddisfare le richieste dei loro pulcini. Nello Storno (*Sturnus vulgaris*) Lack (1948) ha osservato che nelle nidiatae naturalmente numerose il peso dei pulcini era influenzato negativamente, mentre non ha riscontrato nessun effetto sul tasso di mortalità. Esperimenti di manipolazione della dimensione della nidiata condotti da Westerterp *et al.* (1982), sempre sullo Storno, hanno dimostrato che un numero maggiore di pulcini nel nido portava ad una diminuzione del peso e della possibilità di sopravvivenza dei nidiacei stessi. Nelle nidiatae ridotte sperimentalmente era stata osservata una diminuzione del tasso di mortalità e un incremento del peso dei nidiacei. Quindi i singoli pulcini di nidiatae ampliate non riuscivano ad ottenere dai genitori la quantità e la qualità di cibo necessaria per un buon sviluppo e per garantirsi la sopravvivenza, nonostante l'aumento del tasso di imbeccate.

Il fatto che fosse la quantità di cibo pro capite inferiore a ridurre il peso dei pulcini di nidiatae numerose, è stato anche confermato da un'osservazione in cui la scomparsa del maschio influenzava negativamente il peso e la sopravvivenza dei nidiacei. Questa situazione è stata studiata sulle Cinciallegre, specie socialmente monogama e biparentale; dove la mancanza di uno dei due genitori comportava una minor possibilità di sopravvivenza per i nidiacei, dovuta alla minor quantità di cibo che essi potevano ricevere (Bjorklund e Westman, 1986).

Martin (1987) afferma che quattro sono le osservazioni a conferma del fatto che la riduzione del peso dei pulcini sia dovuta solo alla minor quantità di cibo pro capite e non all'incapacità dei genitori di rispondere alla manipolazione della nidiata. Infatti, per prima cosa, è noto che gli uccelli modificano il loro tasso di imbeccate in base alla dimensione della nidiata. Secondo, le femmine rispondono alla scomparsa del loro compagno aumentando il loro tasso di imbeccate. Terzo, una maggior disponibilità di cibo, naturale o fornita artificialmente, nel territorio di nidificazione comporta un aumento del peso e una diminuzione della mortalità dei pulcini, indicando che se i genitori hanno a disposizione più nutrienti possono destinarne di più alla prole. Infine l'ultima evidenza arriva da uno studio condotto da Crossner (1977) sullo Storno. Si manipolavano le dimensioni delle nidiate, ampliate o ridotte, alcune si usavano come controllo e in determinati territori, dove veniva svolto l'esperimento veniva messo a disposizione cibo in abbondanza. Crossner ha visto che i pulcini delle nidiate ampliate in territori in cui non era stato aggiunto cibo avevano un'evidente diminuzione del peso, mentre nelle nidiate ampliate in territori ricchi di nutrienti i pulcini avevano lo stesso peso di quelli di nidiate ridotte o non manipolate alle quali non era stato messo a disposizione cibo. Perciò i genitori con numerosi pulcini potevano rispondere alle loro maggiori richieste di cibo se si trovavano in territori ricchi, fornendo la giusta quantità e qualità di nutrienti tali da garantire loro un maggior peso e una maggior possibilità di sopravvivere. Questa evidenza sperimentale ha dimostrato che i nidiacei sono limitati dal cibo, che i genitori possono loro fornire in relazione alla quantità stessa del cibo e alle richieste dei pulcini.

In conclusione il presente studio ha dimostrato che esiste, in primo luogo, un *trade-off*, ossia una relazione causale, fra sopravvivenza dei

genitori e qualità dei pulcini di Rondine e, in secondo luogo, che esiste un *trade-off* intra-generazionale tale per cui ad elevata dimensione della nidata corrisponde ridotta qualità dei pulcini. I meccanismi che mediano questi *trade-off* non sono noti nella loro interezza. È probabile che un ruolo importante sia giocato dalla limitatezza delle risorse alimentari, sia in termini di quantità che di disponibilità di micronutrienti, la quale indurrebbe competizione fra generazioni ed entro la generazione parentale e quella dei figli.

Deve essere sottolineato il fatto che mentre numerosi studi in passato hanno dimostrato l'esistenza di *trade-off* riguardo componenti della *fitness*, quali la sopravvivenza o il peso e la taglia corporea, quello che è stato presentato è il primo studio in cui si dimostra l'esistenza di una relazione causale fra un'importante componente del sistema immunitario dei pulcini e la sopravvivenza dei genitori.

7. CONCLUSIONI*

La riproduzione è una delle fasi più critiche del ciclo vitale degli organismi in quanto impone dei costi sia di tipo fisiologico e metabolico sia di altra natura come il maggior rischio di essere predati e di contrarre parassiti.

I risultati di questo esperimento sono andati a sostegno dell'ipotesi dell'esistenza di un *trade-off* inter-generazionale tra la sopravvivenza dei genitori e la qualità dei pulcini in Rondine.

I genitori investono molte delle loro energie nell'attività riproduttiva in maniera tale da garantire alla propria progenie maggiori possibilità di riprodursi nella successiva stagione riproduttiva. Il flusso di risorse e di energia che i genitori decidono di investire nella riproduzione che comprende la produzione di gameti, la ricerca del partner, il corteggiamento, la costruzione del nido, la cova delle uova e la ricerca del cibo per sé e per i pulcini va a scapito della loro stessa sopravvivenza.

Infatti genitori che allevano pulcini di alta qualità, con un sistema immunitario efficiente, sopravvivono meno di genitori che allevano pulcini di qualità inferiore. Dato che l'efficienza del sistema immunitario dipende dalla disponibilità di particolari sostanze e micronutrienti la limitatezza delle risorse alimentari potrebbe influire sullo stato di salute sia dei genitori che dei pulcini.

* Il seguente capitolo è stato aggiunto dopo la consegna della copia definitiva della tesi.

I genitori, quindi, si trovano a dover dividere con i propri figli sostanze limitanti la funzione immunitaria, indispensabile per difendersi dalle infestazioni parassitarie che colpiscono sia i pulcini che gli adulti. Avere il sistema immunitario compromesso significa, quindi, avere meno possibilità di sopravvivere e di riprodursi nella successiva stagione.

Dato che la limitatezza di risorse alimentari compromette lo stato di salute sia dei nidiacei sia degli adulti, avere a disposizione cibo in quantità maggiore e di migliore qualità potrebbe garantire un più alto tasso di sopravvivenza degli adulti fino al successivo evento riproduttivo e un'elevata qualità dei pulcini che consentirà loro di raggiungere l'età riproduttiva.

Mantenere quindi le condizioni ideali sia dal punto di vista trofico sia dal punto di vista del microhabitat di nidificazione garantirebbero un aumento della possibilità di sopravvivenza delle Rondini da una stagione alla successiva.

Un minor utilizzo o un uso più mirato di insetticidi, una migliore conservazione delle siepi e dei piccoli corsi d'acqua, che concorrono ad aumentare la capacità portante degli agroecosistemi per specie di invertebrati che compongono la dieta della Rondine, una limitazione delle monocolture a mais, una incentivazione di coltura a prato stabile potrebbero essere semplici modi per fornire alle rondini maggiori disponibilità di risorse e habitat ideali dove riprodursi.

I siti di nidificazione, rappresentati dalle vecchie stalle, stanno subendo una forte decremento e i nuovi edifici non sono adatti alla costruzione dei nidi. Anche questo non è un problema da sottovalutare per la conservazione della Rondine nelle nostre zone. Le nuove costruzioni hanno soffitti molto alti e poco isolati termicamente. Una

minore temperatura all'interno della stalla si traduce in un aumento dei costi di termoregolazione sia degli adulti sia dei pulcini. Maggiori costi per la termoregolazione comportano una maggior necessità di cibo, perché a basse temperature il metabolismo è più veloce, e una maggiore esposizione ad eventi meteorologici sfavorevoli, che riducono la disponibilità di risorse alimentari. Inoltre gli adulti della Rondine sono estremamente fedeli al sito riproduttivo dell'anno precedente, mentre i giovani tendono a disperdersi e a riprodursi a diversa distanza dal luogo di nascita (Cramp 1988). I giovani sono influenzati dalla scelta degli adulti per il sito di nidificazione e questo si traduce in una latenza nella risposta che le Rondini forniscono al variare delle condizioni ecologiche locali.

La sensibilizzazione della pubblica opinione riguardo la conservazione della Rondine avrebbe effetti vantaggiosi sulla diffusione di una cultura conservazionistica, in quanto la Rondine è una specie ad elevato valore culturale ed estetico, è estremamente diffusa ed è probabilmente suscettibile di interventi protezionistici.

8. RIASSUNTO

Il *Principle of Allocation* afferma che se un organismo ha a disposizione una quantità limitata di risorse e di energia da destinare a due attività, un aumento del flusso di risorse e di energia verso una delle due, comporta una diminuzione in risorse ed energia dirette all'altra attività (Levins, 1968).

La teoria della *life history* considera separatamente le componenti della *fitness* individuale e si occupa di come la selezione naturale abbia determinato l'evoluzione di strategie ottimali, cioè come gli individui combinino tra loro le diverse componenti della *life history* per massimizzare la propria *fitness*. Tutte le componenti della *life history* sono legate tra loro da relazioni obbligate, definite *trade-off*, tali per cui l'aumento di una componente della *fitness* si può tradurre nella compromissione di una, o più, delle altre componenti a causa del fatto che l'energia e le risorse disponibili per ciascun individuo possono essere limitanti (Stearns, 1992).

In questo studio sono stati esaminati due *trade-off*: uno inter-generazionale, che analizza la sopravvivenza dei genitori in funzione della qualità dei pulcini, e l'altro intra-generazionale, che analizza la qualità dei pulcini in funzione del numero di pulcini presenti nel nido. È stato usato come organismo modello la Rondine (*Hirundo rustica*), specie migratrice, semi-coloniale, socialmente monogama, in cui entrambi i genitori sono coinvolti nelle cure parentali. Lo studio è stato condotto nel corso di tre anni in quattro colonie di Rondine situate a sud-

est di Milano. I risultati sono stati ottenuti analizzando un campione di circa 500 pulcini e un insieme di 202 individui adulti.

Il presente esperimento è l'unico che abbia indagato le relazioni che intercorrono tra funzioni immunitarie della prole e sopravvivenza dei genitori e tra funzioni immunitarie e numerosità della progenie.

L'approccio utilizzato per misurare questi *trade-off* è stato di tipo manipolativo: si è intervenuti sul fenotipo e sono state studiate le conseguenze sull'individuo. Mediante una manipolazione della dimensione della nidiata, realizzata attraverso uno scambio sbilanciato di pulcini fra paia di nidi sincroni, sono state osservate le conseguenze sul tasso di sopravvivenza dei genitori e sulla qualità dei pulcini.

I risultati hanno mostrato l'esistenza di una relazione negativa tra la sopravvivenza dei genitori maschi e l'indice di risposta immunitaria dei pulcini. Le analisi condotte sulle madri hanno evidenziato l'esistenza di una relazione negativa sia tra la loro sopravvivenza e la taglia corporea dei pulcini, sia tra la loro sopravvivenza e l'indice di risposta immunitaria dei pulcini. È stato anche ottenuto un risultato inatteso: la sopravvivenza delle femmine aumentava all'aumentare del peso dei pulcini. Per i genitori allevare prole di alta qualità, con un efficiente sistema immunitario, significa quindi compromettere la propria sopravvivenza. Questi dati suffragano l'idea del *trade-off* intergenerazionale.

Le analisi condotte per evidenziare gli effetti della manipolazione della nidiata sul fenotipo dei pulcini hanno confermato l'ipotesi dell'esistenza di un *trade-off* tra numerosità e qualità della progenie. I risultati ottenuti considerando le variabili fenotipiche hanno dimostrato che l'incremento della dimensione della nidiata ha effetti negativi sul peso e sull'immunità dei pulcini, mentre non ha effetti significativi sulla

taglia osteometrica e sull'accrescimento del piumaggio. Dato che esiste una quota di variabilità genetica additiva in alcuni dei caratteri fenotipici considerati, le analisi sono state condotte prima su tutti i pulcini presenti nel nido e poi solo sui pulcini residenti. I risultati ottenuti erano qualitativamente identici, dimostrando che gli effetti di natura genetica erano trascurabili e che le variabili fenotipiche dei pulcini erano influenzate principalmente dalle condizioni ambientali.

I meccanismi che mediano l'esistenza di questi *trade-off* potrebbero consistere nella limitatezza di risorse alimentari o di particolari micronutrienti, la cui disponibilità influisce sullo sviluppo o sulle condizioni dei pulcini e sulla sopravvivenza degli adulti.

9. BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. D., BORGIA, G. (1979). On the origin and basis of the male-female phenomenon. In: Blum, M. S., Blum, N. A. (eds.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Academic Press, New York, pp. 417-440.
- ASKENMO, C. (1979). Reproductive effort and return rate of male Pied Flycatchers. *American Naturalist*, **114**: 748-753.
- BENDICH, A. (1989). Carotenoids and the immune response. *Journal of Nutrition*, **119**: 112-115.
- BENGTSSON, H., RYDEN, O. (1981). Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**: 255-272.
- BENGTSSON, H., RYDEN, O. (1983). Parental feeding rate in relation to begging behaviour in asynchronously hatched broods of the Great Tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**: 243-251.

- BJORKLUND, M., WESTMAN, B. (1986). Adaptive advantages of monogamy in the Great Tit (*Parus major*): an experimental test of the polygyny threshold model. *Animal Behaviour*, **34**: 1436-1440.
- BRYANT, D. M. (1975). Breeding biology of the House Martin, (*Delichon urbica*), in relation to aerial insect abundance. *Ibis*, **117**: 180-215.
- BRYANT, D. M. (1978). Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins (*Delichon urbica*). *Ibis*, **120**: 271-283.
- BRYANT, D. M. (1979). Reproductive costs in the House Martin (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology*, **48**: 655-675.
- BRYANT, D. M. (1992). House Martin. In: Newton, I. (ed). *Lifetime Reproduction in Birds*. London, Academic Press, pp. 89-106.
- BRYANT, D. M., GARDINER, A. (1979). Energetics of growth in House Martins (*Delichon urbica*). *Journal of Zoology*, **189**: 275-304.
- BRYANT, D. M., WESTERTERP, K. R. (1982). Evidence for individual differences in foraging amongst breeding birds: a study of House Martins (*Delichon urbica*) using the doubly-labelled water technique. *Ibis*, **124**: 187-192.
- BURGER, J. (1981). On becoming independent in Herring Gulls: parent-young conflict. *American Naturalist*, **117**: 444-456.

- CALOW, P. (1979). The cost of reproduction – a physiological approach. *Biological Reviews*, **54**: 23-40.
- CHANDRA, R. K., NEWBERNE, P. M. (1977). *Nutrition, Immunity, and Infection*. Plenum Press, New York.
- CHRISTE, P., MØLLER, A. P., DE LOPE, F. (1998). Immunocompetence and nestling survival in the House Martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos*, **83**: 175-179.
- CHEW, B. P. (1993). Role of carotenoids in the immune response. *Journal of Dairy Science*, **76**: 2804-2811.
- CLAYTON, D. H., MOORE, J. (1997). *Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models*. Oxford University Press, Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton.
- CRAMP, S. (ed.) (1988). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. V. Oxford University Press, Oxford.
- CROSSNER, K. A. (1977). Natural selection and clutch size in the European Starling. *Ecology*, **58**: 885-892.
- DIJKSTRA, C. (1988). Reproductive tactics in the Kestrel, (*Falco tinnunculus*). A study in evolutionary biology. Unpublished Ph. D. thesis, University of Groningen.

- EKMAN, J., ASKENMO, C. (1986). Reproductive cost, age-specific survival and a comparison of the reproductive strategy in two European tits (Genus *Parus*). *Evolution*, **40**:159-168.
- FAIRBANKS, L. A., MCGUIRE, M. T. (1986). Age, reproductive value and dominance related behaviour in Vervet Monkey females: cross-generational social influences on social relationships and reproduction. *Animal Behaviour*, **34**: 1718-1721.
- GARNETT, M. C. (1981). Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits (*Parus major*). *Ibis*, **123**: 31-41.
- GERSHWIN, M. E., BEACH, R. S., HURLEY, L. S. (1985). *Nutrition and Immunity*. Academic Press, Orlando.
- GIBSON, R. S. (1990). *Principles of Nutritional Assessment*. Oxford University Press, Oxford.
- GLICK, B., DAY, E. J., THOMPSON, D. (1981). Calorie-protein deficiencies and the immune response of the chicken. I. Humoral immunity. *Poultry Science*, **60**: 2494-2500.
- GLICK, B., TAYLOR, R. L., MARTIN, D. E., WATABE, M., DAY, E. J., THOMPSON, D. (1983). Calorie-protein deficiencies and the immune response of the chicken. II. Cell-mediated immunity. *Poultry Science*, **62**: 1889-1893.

- GONZALEZ, G., SORCI, G., MØLLER, A. P., NINNI, P., HAUSSY, C., DE LOPE, F. (1999). Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Animal Ecology*, **68**: 1225-1234.
- GROSS, M. R., SARGENT, R. C. (1985). The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, **25**: 807-822.
- GUSTAFSSON, L., SUTHERLAND, W. J. (1988). The costs of reproduction in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Nature*, **335**: 813-815.
- GUSTAFSSON, L., PÄRT, T. (1990). Acceleration of senescence in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) by reproductive costs. *Nature*, **347**: 279-281.
- GWYNNE, D. T. (1984). Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. In: Smith, R. L. (ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Mating Systems*. Academic Press, New York, pp. 117-149.
- HEGNER, R. E., WINGFIELD, J. C. (1987). Effects of brood size manipulations on parental investment, breeding success, and reproductive endocrinology of House Sparrows. *Auk*, **104**: 470-480.
- HUDSON, P. J. (1979). The parent-chick feeding relationship of the Puffin, (*Fratercula arctica*). *Journal of Animal Ecology*, **48**: 889-898.

- JYONOUCHI, H., ZHANG, L., GROSS, L., TOMITA, Y. (1994). Immunomodulating actions of carotenoids: enhancement of in vivo and in vitro antibody production to T-dependent antigens. *Nutrition and Cancer*, **21**: 47-58.
- JYONOUCHI, H., ZHANG, L., GROSS, L., TOMITA, M. (1995). Effect of carotenoids on in vitro immunoglobulin production by human peripheral blood mononuclear cells: astaxanthin, a carotenoid without vitamin A activity, enhances in vitro immunoglobulin production in response to a T-dependent stimulant and antigen. *Nutrition and Cancer*, **23**: 171-183.
- KLASING, K. C. (1988). Influence of acute feed deprivation or excess feed intake on immunocompetence of broiler chicks. *Poultry Science*, **67**: 626-634.
- KNAPTON, R. W. (1984). Parental investment: the problem of currency. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 2673-2674.
- KUBY, J. (1991). *Immunology*. 2^a edizione, W. H. Freeman and Company, New York.
- LACK, D. (1948). Natural selection and family size in the Starling. *Evolution*, **2**: 95-110.
- LEHMAN, T. (1993). Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitology Today*, **9**: 8-13.

- LESSELLS, C. M. (1986). Brood size in Canada geese: a manipulation experiment. *Journal of Animal Ecology*, **55**: 669-690.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- LIMA, S. L. (1987). Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology*, **68**: 1062-1070.
- LINDÉN, M., MØLLER, A. P. (1989). Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**: 367-371.
- LINDÉN, M., GUSTAFSSON, L., PÄRT, T. (1992). Selection on fledging mass in the Collared Flycatcher and the Great Tit. *Ecology and Evolution*, **4**: 367-371.
- LOCHMILLER, R. L., VESTEY, M. R., BOREN, J. C. (1993). Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in Northern Bobwhite chicks. *Auk*, **110**: 503-510.
- DE LOPE, F., GONZALEZ, G., PEREZ, J. J., MØLLER, A. P. (1993). Increased detrimental effects of ectoparasites on their bird hosts during adverse environmental conditions. *Oecologia*, **95**: 234-240.
- LOYE, J. E., ZUK, M. (1991). *Bird-Parasite Interactions, Ecology, Evolution, and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.

- LUNDBERG, A., ALATALO, R. V., CARLSON, A., ULFSTRAND, S. (1981). Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ornis Scandinavica*, **12**: 68-79.
- MARTIN, T.E. (1987). Food as limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 453-487.
- MASMAN, D., DIJKSTRA, C., DAAN, S., BULT, A. (1989). Energetic limitation of avian parental effort: field experiments in the Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **2**: 435- 456.
- MCGILLIVRAY, W. B. (1984). Nestling feeding rates and body size of adult House Sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 381-385.
- MERINO, S., POTTI, J., MORENO, J. (1996). Maternal effort mediates the prevalences of trypanosome in the offspring of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **93**: 5726-5730.
- MØLLER, A. P. (1982). Clutch size in relation to nest size in the Swallow (*Hirundo rustica*). *Ibis*, **124**: 339-343.
- MØLLER, A. P. (1984). Geographical variation in breeding parameters of two Hirundines. *Ornis Scandinavica*, **15**: 43-54.
- MØLLER, A. P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous Swallow. *Nature*, **332**: 640-642.

- MØLLER, A. P. (1990a). Deceptive use of alarm calls by male Swallows (*Hirundo rustica*): a new paternity guard. *Behavioral Ecology*, **1**: 1-6.
- MØLLER, A. P. (1990b). Male tail length and female mate choice in the monogamous Swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, **39**: 458-465.
- MØLLER, A. P. (1990c). Effects of parasitism by the haematophagous mite *Ornithonyssus bursa* on reproduction in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Ecology*, **71**: 2345-2357.
- MØLLER, A. P. (1991). Sexual selection in the monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution*, **45**: 1823-1836.
- MØLLER, A. P. (1992). Sexual selection in the monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). II. Mechanisms of intersexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**: 603-624.
- MØLLER, A. P. (1994). *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A. P. (1997). Parasitism and the evolution of host life history. In: Clayton, D. H., Moore, J. (eds), *Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models*. Oxford University Press, Oxford, pp. 105-127.

- MØLLER, A. P., TEGELSTRÖM, H. (1997). Extra-pair paternity and tail ornamentation in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology, and Sociobiology*, **41**: 353-360.
- MØLLER, A. P., DE LOPE, F., SAINO, N. (1995). Sexual selection in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). Aerodynamic adaptations. *Journal of Evolutionary Biology*, **8**: 671-687.
- MØLLER, A. P., CHRISTE, P., LUX, E. (1999). Parasitism, host immune function and sexual selection: a meta-analysis of parasite-mediated sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, **74**: 3-20.
- MØLLER, A. P., BIARD, C., BLOUNT, J. D., HOUSTON, D. C., NINNI, P., SAINO, N., SURAI, P. F. (2000). Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, **11**:137-159.
- MURRAY, B. G. JR. (1990). Population dynamics, genetic change, and the measurement of fitness. *Oikos*, **59**: 189-199.
- NORBERG, R. A. (1994). Swallow tail streamer a mechanical device for self deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoeuvrability. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **257**: 227-233.

- VAN NOORDWIJK, A. J., DE JONG, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist*, **128**: 137-142.
- NUR, N. (1984). The consequences of brood size for breeding Blue Tits. II. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, **53**: 479-496.
- PARKER, G. A. (1985). Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behaviour of two parents. *Animal Behaviour*, **33**: 519-533.
- PARSONS, J. (1970). Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentus*). *Nature*, **228**: 517-520.
- PARTRIDGE, L. (1989). Lifetime reproductive success and life-history evolution. In: Newton, I. (ed.), *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, London, pp. 421-440.
- PERRINS, C. M. (1965). Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, (*Parus major* L.). *Journal of Animal Ecology*, **34**: 601-647.
- PERRINS, C. M., MOSS, D. (1975). Reproductive rates in the Great Tit. *Journal of Animal Ecology*, **44**:695-706.
- RYDEN, O. O., BENGTTSSON, G. (1980). Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting

- the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **53**: 209-224.
- ROITT, I., BROSTOFF, J., MALE, D. (1996). *Immunology*. 4^a edizione, Mosby, London.
- SAINO, N., MØLLER, A. P. (1996). Sexual ornamentation and immunocompetence in the Barn Swallow. *Behavioral Ecology*, **7**: 227-232.
- SAINO, N., MØLLER, A. P., BOLZERN, A. M. (1995). Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*): an experimental test of the immunocompetence hypothesis. *Behavioral Ecology*, **6**: 397-404.
- SAINO, N., CALZA, S., MØLLER, A. P. (1997a). Immunocompetence of nestling Barn Swallows in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology*, **66**: 827-836.
- SAINO, N., PRIMMER, C. R., ELLEGREN, H., MØLLER, A. P. (1997b). An experimental study of paternity and tail ornamentation in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution*, **51**: 562-570.
- SAINO, N., CALZA, S., MØLLER, A. P. (1998). Effects of a dipteran ectoparasite on immune response and growth trade-offs in Barn Swallow (*Hirundo rustica*) nestlings. *Oikos*, **81**: 217-228.

- SAINO, N., CALZA, S., NINNI, P., MØLLER, A. P. (1999). Barn Swallows tarde survival against offspring condition and immunocompetence. *Journal of Animal Ecology*, **68**: 999-1009.
- SAINO, N., NINNI, P., CALZA, S., MARTINELLI, R., DE BERNARDI, F., MØLLER, A. P. (2000). Better red than dead: carotenoid-based mouth coloration reveals infection in Barn Swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **267**: 57-61.
- SCHREINER, J. (1906). Die Lebensweise und Metamorphose des Rebenschneiders oder grosskopfungenen Zwiebelhornkäfers (*Lethrus apterus* Laxm.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, **37**: 197-208.
- SIBLY, R. M., CALOW, P. (1986). *Physiological Ecology of Animals*. Blackwell Scientific, Oxford.
- SLAGSVOLD, T. (1984). Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, **53**: 945-953.
- SMITH, H. G., WESTERMARK, K. J. (1995). Heritability of nestling growth in cross-fostered European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Genetics*, **141**: 657-665.
- SMITH, H. G., KÄLLANDER, H., NILSSON, J.-Å. (1989). The trade-off between offspring number and quality in the great tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, **58**: 383-401.

- STAMPS, J. A., CLARK, A., ARROWOOD, P., KUS, B. (1985). Parent-offspring conflict in Budgerigards. *Behaviour*, **94**: 1-39.
- STEARNS, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- SVENSSON, L. (1984). *Identification Guide to European Passerines*. Naturistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- THESSEY, A., EKMAN, J. (1994). Selection on the genetical and environmental components of tarsal growth in juvenile Willow Tits (*Parus montanus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **7**: 713-726.
- THORNHILL, R., GWYNNE, D. T. (1986). The evolution of sex differences in insects. *American Scientist*, **74**: 382- 389.
- TIZARD, I. (1991). *Veterinary Immunology: an Introduction*. 4^a edizione, W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- TOIVANEN, P., TOIVANEN, A. (1987). *Avian Immunology*. CRC Press, Boca Raton.
- TRIVERS, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine, Chicago, pp. 136-179.
- TRIVERS, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **11**: 249-264.

- TSIAGBE, V. K., COOK, M. E., HARPER, A. E., SUNDE, M. L. (1987). Enhanced immune responses in broiler chicks fed methionine supplemented diets. *Poultry Science*, **66**: 1147-1154.
- TURNER, A. K. (1982). Optimal foraging by the swallow: prey size selection. *Animal Behaviour*, **30**: 862-872.
- WAKELIN, D. (1996). *Immunology to Parasites*. 2^a edizione, Cambridge University Press, Cambridge.
- WARNER, R. R. (1984). Deferred reproduction as a response to sexual selection in a coral reef fish: a test of the life historical consequences. *Evolution*, **38**: 148-162.
- WESTERTERP, K., GORTMAKER, W., WIJNGAARDEN, H. (1982). An energetic optimum in brood-raising in the Starling (*Sturnus vulgaris*): an experimental study. *Ardea*, **70**: 153-162.
- WILLIS, G. M., BAKER, D. H. (1981). Interaction between dietary protein/amino acid level and parasitic infection: morbidity in amino acid deficient or adequate chicks inoculated with *Emeria acervulina*. *Journal of Nutrition*, **111**: 1157-1163.
- WILSON, E. O. (1971). *Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- WINKLER, D. W. (1987). A general model for parental care. *American Naturalist*, **130**: 526-543.

WOLF, J. O. (1988). Maternal investment and sex ratio adjustment in American bison calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **23**: 127-133.