Luca Corlatti

Life history strategies of male Alpine chamois –New insights on survival and mating behaviour–

Università degli Studi di Siena, Scuola di Dottorato in Biologia Evoluzionistica, XXV Ciclo.

Riassunto

La teoria della life history si occupa delle strategie decisionali adottate da un individuo – in termini, per es., di sopravvivenza e riproduzione– plasmate dalla selezione naturale allo scopo di massimizzare la fitness dell'individuo stesso. Nelle specie fortemente poliginiche, il legame fra sopravvivenza e riproduzione è esemplificato dall'intensa competizione fra maschi in periodo riproduttivo, spesso accompagnata da un marcato dimorfismo sessuale e una maggiore mortalità a carico dei maschi stessi. Specie poliginiche con dimorfismo sessuale limitato potrebbero tuttavia adottare strategie di sopravvivenza più conservative, potenzialmente legate a sistemi di accoppiamento meno rischiosi (per es. debole poliginia, oligoginia). Qualunque sia il livello di poliginia adottato, appare chiaro come –all'interno di una popolazione– non tutti i maschi saranno in grado di accoppiarsi. Per raggiungere il successo riproduttivo, maschi diversi possono adottare tattiche di accoppiamento alternative. Non è chiaro, tuttavia, come queste tattiche si siano evolute all'interno delle popolazioni, e molte sono le domande alle quali non è ancora stata data adeguata risposta. Le tattiche sono caratteristiche individuali reversibili o irreversibili? Tattiche diverse mostrano bilanci diversi fra costi e benefici? Quali sono i meccanismi in grado di mantenere tattiche differenti all'interno della stessa popolazione? Questo lavoro si propone di offrire nuove conoscenze su alcuni dei temi sopra esposti, attraverso lo studio di due popolazioni protette di camoscio alpino (Parco Nazionale Svizzero, articolo I, Parco Nazionale Gran Paradiso, articoli II e III) con un approccio metodologico integrato che ha previsto l'utilizzo di diversi strumenti d'indagine (modelli di sopravvivenza, osservazioni comportamentali, analisi di laboratorio). Il lavoro si focalizza sullo studio del pattern di sopravvivenza in relazione al sistema di accoppiamento e sull'analisi dei meccanismi prossimi che sottendono il bilancio costi-benefici di fenotipi comportamentali alternativi.

Sistemi di accoppiamento e sopravvivenza sesso-specifica

Il sistema di accoppiamento può essere definito come l'organizzazione del comportamento riproduttivo fra partner sessuali. Oltre il 90% delle specie di uccelli è socialmente monogama, mentre la monogamia è raramente adottata dai mammiferi, che tendono invece a essere poliginici. Nelle specie poliginiche, l'intensa competizione fra maschi in periodo riproduttivo è spesso accompagnata dallo sviluppo di un marcato dimorfismo sessuale, che impone ai maschi costi energetici notevoli. Questi –normalmente– portano a una maggiore mortalità a carico dei maschi stessi, soprattutto in aree caratterizzate da condizioni climatiche severe. Alcune specie poliginiche, tuttavia, mostrano dimorfismo limitato (per es. equidi) e una sopravvivenza dei sessi simile: queste caratteristiche potrebbero sottendere l'adozione di un sistema di accoppiamento relativamente meno rischioso, come ad esempio una poliginia debole.

Strategie e tattiche alternative di accoppiamento

All'interno di un sistema poliginico, il tentativo di ottenere successo nell'accoppiamento può essere

accompagnato da una notevole variabilità nel comportamento dei singoli maschi. Queste variazioni possono assumere diverse forme, che prendono il nome di "tattiche alternative di accoppiamento" (TAA). Le principali forme di TAA sono: la difesa di femmine (singole o in gruppo), la difesa di risorse, il lek. Queste variazioni comportamentali possono rappresentare fenotipi irreversibili (gli individui adottano una singola tattica nel corso della loro vita) o reversibili (tattiche diverse adottate in sequenza, oppure in alternativa). Le TAA sono spesso associate a differenze morfologiche, quali ad esempio variazioni cromatiche nel piumaggio degli uccelli, o polimorfismo cromatico o dimensionale nei pesci. Tuttavia, le TAA possono anche essere associate a variazioni in tratti differenti (per es. comportamentali), come l'agilità o l'aggressività.

Evoluzione e mantenimento di TAA

Nell'ambito della teoria dei giochi, le TAA sono indagate in termini di costi e benefici per la fitness dell'individuo. In particolare, quando la fitness di un fenotipo alternativo dipende dalla sua frequenza nella popolazione, ci si trova di fronte ad un meccanismo di "selezione frequenza-dipendente". Nell'ambito della biologia evolutiva, si ritiene che la frequenza-dipendenza sia il principale processo in grado di mantenere la stabilità nelle frequenze di tattiche alternative. Questo meccanismo, tuttavia, non è l'unico coinvolto nel mantenimento di fenotipi alternativi all'interno delle popolazioni. Gli studi sulle cause prossime del mantenimento di TAA s'interessano alla misurazione dei bilanci costi-benefici non in relazione alle frequenze delle tattiche, quanto in relazione a processi legati alle tattiche stesse, che includono sia fattori interni (livelli ormonali, stato di salute, riserve energetiche, età e status di dominanza) sia fattori esterni (condizioni meteorologiche, predazione, densità e distribuzione delle femmine). Questo meccanismo, detto "selezione condizione- dipendente", permette il mantenimento di TAA nella misura in cui fattori interni ed esterni mostrano sufficiente variazione per permettere differenze di fitness fra fenotipi alternativi.

Il mantenimento delle tattiche alternative è, tuttavia, probabilmente legato a meccanismi multipli, e lo studio delle TAA potrebbe beneficiare di un approccio integrato che combini le selezioni frequenza- e condizione- dipendenti, alla ricerca di un punto di equilibrio congiunto.

Scopo della tesi

In questo studio, che consiste di tre articoli, sono state indagate le strategie di life history dei maschi di camoscio alpino in termini di sopravvivenza e tattiche di accoppiamento. In primo luogo sono state esplorate le relazioni fra sopravvivenza e sistema di accoppiamento (articolo I). Sono stati quindi indagati i benefici (articolo II) e i costi –e i fattori che sottendono alla loro espressione– (articolo III) legati a tattiche alternative di accoppiamento (territorialità vs. non territorialità).

Risultati

Articolo I: Ad oggi, solo due studi hanno indagato il pattern di sopravvivenza del camoscio alpino, producendo risultati contrastanti. Questi lavori, basati sull'utilizzo di tavole di vita, richiedono conferme da studi condotti su popolazioni vive. In questo lavoro sono stati indagati i tassi di sopravvivenza di una popolazione protetta di camoscio alpino all'interno del Parco Nazionale Svizzero, dove 116 individui sono stati marcati e monitorati per 13 anni (1996- 2008). Attraverso l'utilizzo di modelli di cattura-marcatura-ricattura è stata testata la dipendenza della sopravvivenza da parametri quali sesso, età e tempo. Le probabilità di ricattura sono risultate dipendenti dal sesso, mentre i tassi di sopravvivenza dipendenti dal tempo. Le femmine hanno mostrato probabilità di ricattura maggiori (0,84) rispetto ai maschi (0,74). Lungo l'intero arco temporale, il sesso ha avuto una debole influenza sulle probabilità di sopravvivenza (maschi = 0,91; femmine = 0,92) e la sopravvivenza è rimasta molto elevata fino a età avanzata (1 anno = 0,90; 2-7 anni = 0,91; 8+ anni = 0,92). La crescente evidenza di un'elevata sopravvivenza in età adulta e di una debole differenza di mortalità sesso- specifica, e il dimorfismo sessuale altamente stagionale, suggeriscono, per il camoscio alpino, l'adozione di una strategia di sopravvivenza conservativa in entrambi i sessi e un sistema riproduttivo maschile relativamente poco rischioso (es. poliginia debole).

Articolo II: Maschi che adottano TAA possono esprimere il loro sforzo di accoppiamento in modi diversi. In specie poliginiche con dimorfismo sessuale limitato, le possibilità di accoppiamento potrebbero, ad esempio, essere influenzate da differenze in termini di aggressività. In questo studio è stato registrato il comportamento sessuale di 8 maschi territoriali e 7 maschi non territoriali di camoscio alpino all'interno del Parco Nazionale Gran Paradiso, con lo scopo di indagare le differenze in sforzo di accoppiamento e opportunità di accoppiamento fra TAA. I maschi di camoscio hanno mostrato un repertorio comportamentale molto ricco (31 moduli), con prevalenza di forme di aggressività indiretta. I maschi territoriali hanno esibito una maggiore frequenza di comportamenti aggressivi e di corteggiamento rispetto ai non territoriali nella prima parte del periodo riproduttivo, mentre nella parte finale i maschi non territoriali hanno incrementato lo sforzo di accoppiamento, probabilmente in seguito alla diminuita competizione con i maschi dominanti. Gli individui territoriali hanno monopolizzato tutti gli accoppiamenti osservati. Questi risultati supportano l'ipotesi secondo la quale i maschi di camoscio esibiscano la loro dominanza principalmente attraverso un'intensa aggressività, piuttosto che attraverso caratteristiche fisiche (per es. la dimensione delle corna), come osservato in altri ungulati. Inoltre, le differenze in termini di sforzo di accoppiamento legate a TAA hanno portato a differenti opportunità di accoppiamento.
Articolo III: TAA possono avere bilanci differenti fra riproduzione e sopravvivenza; tuttavia, il meccanismo prossimo alla base di questo pattern rimane poco conosciuto. Fra gli altri, la relazione fra sforzo di accoppiamento e resistenza ai parassiti mediata dalla secrezione ormonale sta ricevendo crescente attenzione. In questo studio sono stati monitorati 19 maschi adulti di camoscio alpino nel Parco Nazionale Gran Paradiso prima, durante e dopo il periodo riproduttivo 2011 allo scopo di indagare, per ciascuna TAA, il bilancio fra sforzo di accoppiamento e suscettibilità ai parassiti, nonché il meccanismo fisiologico che sottende questo potenziale trade-off. I maschi territoriali hanno marcatamente incrementato lo sforzo di accoppiamento, i livelli di metaboliti ormonali (androgeni e cortisolo) e la suscettibilità ai parassiti durante il periodo riproduttivo, mentre i non territoriali hanno mostrato un andamento simile solo per gli androgeni. Durante il periodo riproduttivo, i maschi territoriali hanno investito maggiormente, rispetto ai non territoriali, nello sforzo di accoppiamento mostrando al contempo maggiori livelli di metaboliti ormonali e maggiore suscettibilità ai parassiti. Prima e dopo il periodo riproduttivo, le differenze fra i due fenotipi comportamentali sono risultate non significative. L'analisi conferma l'esistenza di un trade-off fra sforzo di accoppiamento e suscettibilità ai parassiti, e suggerisce come il meccanismo alla base di questo pattern possa essere legato alla secrezione di androgeni, che contemporaneamente aumentano l'aggressività e abbattono le difese immunitarie.

Conclusioni

Il dimorfismo sessuale stagionale, la sopravvivenza simile dei due sessi e la longevità della specie suggeriscono, per i maschi di camoscio alpino, l'adozione una strategia conservativa unica fra le specie ungulate. Da un lato, la pressione di selezione sessuale potrebbe non essere stata sufficientemente elevata da fissare nei maschi caratteristiche fisiche profondamente differenti da quelle femminili. Dall'altro lato, le risorse energetiche (massa grassa e muscolare) accumulate dai maschi in estate e utilizzate in periodo riproduttivo potrebbero ridurre i costi di mortalità durante l'inverno successivo. Queste caratteristiche, unitamente alla crescita corporea compensativa e all'assenza di differenze di età e morfologiche fra maschi territoriali e non territoriali, sembrerebbero contraddire l'assunto di elevata poliginia e suggerire l'adozione di un sistema riproduttivo meno rischioso (per es. poliginia debole, oligoginia). Qualunque sia il livello di poliginia osservato nelle popolazioni di camoscio, il successo di accoppiamento nei maschi sembra dipendere dalla tattica adottata. In questo studio, i maschi territoriali hanno registrato un maggiore successo di accoppiamento rispetto ai maschi non territoriali. Questi benefici, tuttavia, potrebbero essere controbilanciati da maggiori rischi durante gli scontri fisici, maggiore consumo di riserve energetiche e più elevati livelli ormonali, i quali potrebbero favorire l'abbattimento delle difese immunitarie e una maggiore suscettibilità ai parassiti, aumentando potenzialmente i tassi di mortalità. Studi a medio-lungo termine che includano stime genetiche del successo riproduttivo e stime dei tassi di mortalità per ciascuna tattica adottata aiuterebbero a

indagare questi aspetti, permettendo una maggiore comprensione del meccanismo di mantenimento di TAA nelle popolazioni di camoscio alpino.