

Rotte di homing e attività di foraggiamento degli uccelli studiate mediante l'uso di un data-logger: risultati conseguiti e prospettive per il futuro

¹S. BENVENUTI, ²L. DALL'ANTONIA e ²A. RIBOLINI

¹Dipartimento di Etologia, Ecologia ed Evoluzione, Università di Pisa, Via Volta 6, 56126 Pisa;

²Istituto di Elaborazione dell'Informazione (C.N.R.), Via S. Maria 46, 56126 Pisa.

Riassunto - Nel 1987, presso l'Istituto di Elaborazione dell'Informazione (C.N.R., Pisa) è stato ideato e realizzato uno strumento che, incollato sul dorso di un colombo trasportato e rilasciato lontano da casa, rileva e memorizza dati utilizzabili per la ricostruzione del percorso di homing. Il prototipo originale, progettato per lo studio dei meccanismi di orientamento e di navigazione dei colombi viaggiatori, è stato successivamente modificato e miniaturizzato per l'impiego su specie selvatiche. Successive generazioni del registratore di direzione sono state impiegate con successo per lo studio delle strategie di homing della Berta maggiore (*Calonectris diomedea*) e dell'attività spontanea di foraggiamento in mare aperto dell'Uria di Brünnich (*Uria lomvia*). Le più recenti versioni dello strumento, dotate di nuovi dispositivi per la registrazione dell'attività di volo e del nuoto subacqueo, hanno aperto interessanti prospettive per lo studio del comportamento e dell'ecologia degli uccelli.

Introduzione

In molte specie di uccelli è stata rilevata l'esistenza di efficienti meccanismi di navigazione, intesa come capacità di localizzare la propria posizione geografica rispetto a "casa" (l'area di nidificazione o di svernamento) e di assumere e mantenere la rotta appropriata per raggiungerla. Tale capacità può essere facilmente messa in luce per mezzo di esperimenti di homing: soggetti prelevati dal sito di nidificazione o di svernamento e trasportati e rilasciati in luoghi lontani e presumibilmente sconosciuti, rivelano l'abilità di tornare a casa in tempi tanto brevi da far escludere la possibilità che il rientro sia avvenuto in base a una ricerca casuale della meta.

Sin dall'inizio del secolo sono stati effettuati esperimenti di homing su di una grande varietà di specie selvatiche (esempi in Matthews 1955, 1968); ma le indagini sui meccanismi di navigazione hanno tratto un impulso particolare dall'uso del colombo viaggiatore, razza domestica di una specie non migratrice (*Columba livia*), nel quale la capacità di homing posseduta dalla forma selvatica (Alleva *et al.* 1975, Visalberghi *et al.* 1978) si è affinata per la selezione operata dall'uomo. La tradizionale tecnica di studio, spesso utilizzata anche per gli uccelli selvatici (esempi in Matthews 1968, 1984 Downhove e Windsor 1971, Alleva *et al.* 1975, Visalberghi *et al.* 1978,

Fiaschi *et al.* 1974, 1982, Wallraff e Hund 1982, Baldaccini *et al.* 1986, Benvenuti *et al.* 1991), è estremamente semplice: i colombi, trasportati nel luogo scelto per il rilascio, vengono liberati uno a uno e seguiti con il binocolo sino allo svanimento. Questa procedura permette di rilevare due parametri fondamentali: la direzione di svanimento e i tempi di ritorno. In genere, si confrontano le prestazioni di almeno due gruppi di colombi, controlli non manipolati e sperimentali sottoposti a qualche tipo di privazione sensoriale. In seguito a un esperimento e alla successiva analisi vettoriale delle direzioni di svanimento (Batschelet 1981) si ottengono due diagrammi, correlati dalle prestazioni di homing, che verranno quindi sottoposti all'analisi statistica (Fig. 1; ulteriori esempi e descrizione dell'analisi statistica in Benvenuti e Gagliardo 1996).

La tecnica tradizionale, tuttavia, non permette di rilevare la rotta seguita dagli uccelli durante il processo di homing, a meno di non seguire in aereo o in elicottero i colombi o i segnali emessi da una piccola radio trasmittente che essi trasportano (Hitchcock 1950, Griffin 1952, Michener e Walcott 1967, Wagner 1970, 1974, Fiaschi *et al.* 1981). D'altra parte, l'impiego del radar o del radio-tracking con stazioni basate a terra non permette una ricostruzione della rotta oltre il limite di circa 20 km (Papi e Pardi 1968, Schmidt-Koenig e Walcott 1978).

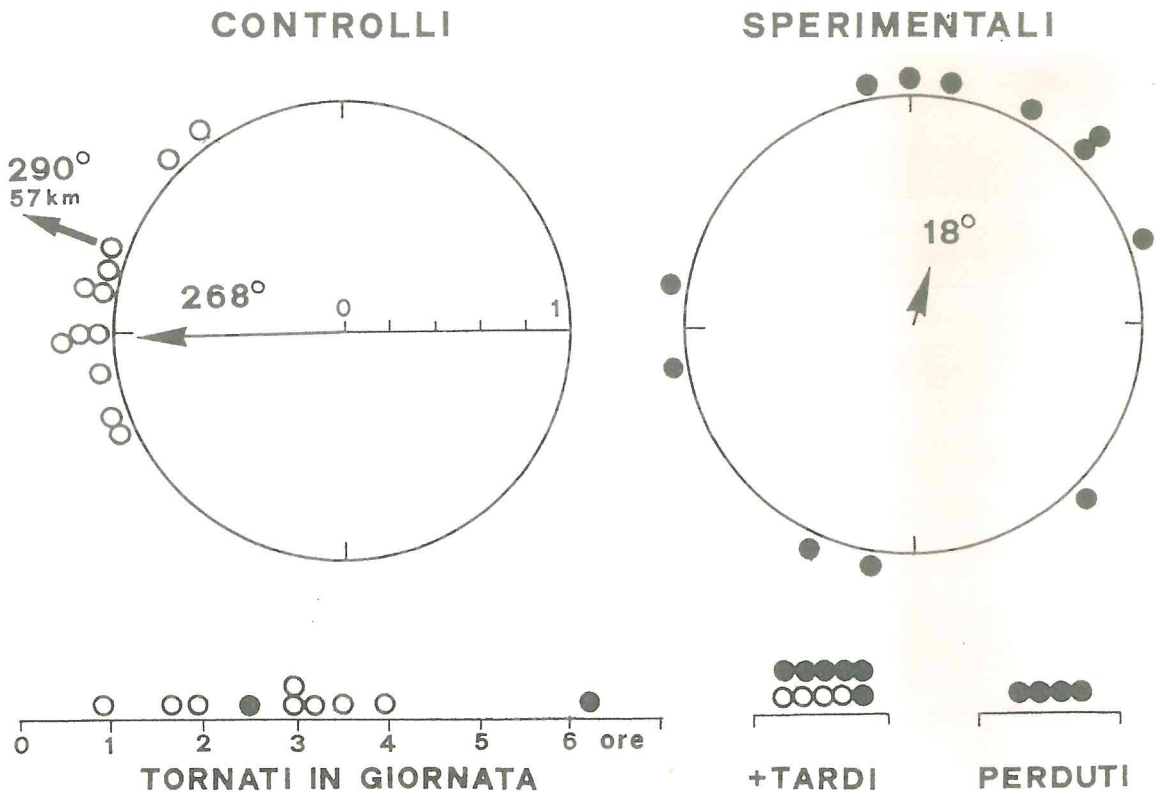


Fig. 1. Diagrammi di svanimento di due gruppi di colombe: controlli e sperimentali. Ciascun simbolo sulla periferia dei cerchi rappresenta il punto di svanimento di un singolo colombo. La freccia interna rappresenta il vettore medio, la cui lunghezza, determinabile con la scala nel diagramma dei controlli, è inversamente proporzionale alla dispersione dei punti di svanimento. La freccia esterna, nel diagramma dei controlli, indica la direzione di casa, di cui viene data la distanza. In basso sono riportate le prestazioni di rientro, con i colombe tornati nello stesso giorno del rilascio (allineati secondo il tempo di rientro), quelli tornati nei giorni successivi, e i perduti. Altre spiegazioni nel testo.

Il problema del rilevamento della rotta è stato affrontato da Bramanti *et al.* (1987, 1988) con la realizzazione di uno strumento – trasportato dal colombo – capace di rilevare e accumulare nella sua memoria digitale dati utilizzabili per la ricostruzione completa del percorso di homing. L'uso di questo dispositivo automatico (data logger) presenta il vantaggio di non richiedere che il colombo e l'osservatore siano in contatto visivo o elettromagnetico. Il tracking via satellite presenta gli stessi vantaggi e permette una ricostruzione altamente affidabile delle rotte (bibliografia in Benvenuti 1993). Questo metodo, tuttavia, fornisce un numero molto limitato di localizzazioni (8-28 al giorno, a seconda della latitudine, nelle circostanze più favorevoli), inutilizzabile per la ricostruzione di rotte di homing o di foraggiamento percorse in poche ore.

L'uso dei data loggers rende indispensabile la ricattura dell'uccello che lo trasporta; il recupero dello strumento e dei dati che esso contiene è facilmente attuabile nel caso dei colombe viaggiatori, ma pone severi

limiti alla sperimentazione con specie selvatiche. I risultati dei nostri esperimenti, tuttavia, mostrano che le più recenti versioni dello strumento offrono interessanti prospettive per lo studio delle strategie di homing e dell'attività spontanea di foraggiamento di parecchie specie selvatiche.

Materiali e Metodi

Il registratore di direzione.

Il registratore di direzione realizzato da Bramanti e collaboratori (1987, 1988) presso l'Istituto di Elaborazione dell'Informazione (C.N.R., Pisa) è in grado di rilevare e immagazzinare nella sua memoria digitale le direzioni assunte dall'uccello che lo trasporta durante il volo. A regolari intervalli di tempo, programmati in anticipo, lo strumento misura l'angolo tra la componente orizzontale del campo geomagnetico e l'asse principale dello strumento. Il

componente di base è costituito da una bussola tradizionale equipaggiata di un trasduttore che converte i valori angolari in valori di resistenza elettrica. Il trasduttore e gli altri componenti sono descritti in Bramanti *et al.* (1988) e in Dall'Antonia *et al.* (1993). La bussola dello strumento è compensata per possibili effetti della deviazione dalla posizione orizzontale. E' stato verificato in laboratorio che deviazioni di 30° dal piano orizzontale producono errori di direzione non superiori a 3°.

La ricostruzione della rotta di homing è possibile sulla base del fatto che gli uccelli mantengono una velocità di volo, rispetto all'aria, relativamente – e sufficientemente – costante (Pennycuik 1990). Dato che la velocità e l'assetto dell'animale (direzione dell'asse rispetto alla direzione di volo) sono influenzati dal vento, è necessario rilevare direzione e velocità del vento nell'area di studio. La ricostruzione della rotta avviene in base a un programma informatico che tiene conto dell'effetto del vento apportando una correzione automatica dei dati direzionali memorizzati dallo strumento (Ribolini, dati non pubblicati).

Non è infrequente che un colombo effettui una o più soste durante il volo di homing, specialmente in seguito a un rilascio a notevole distanza da casa; i periodi di sosta vengono facilmente riconosciuti, ed esclusi dall'analisi, in base all'assenza del caratteristico "rumore" di fondo, generato dal battito alare, che caratterizza le fasi di volo (per "rumore" si intende la continua oscillazione dell'equipaggio mobile della bussola attorno alla direzione di volo; Fig. 2A).

Quando una rotta di homing viene riportata su una mappa di scala adeguata, il punto finale, virtuale, della traccia registrata dallo strumento e il punto geografico reale di arrivo (il sito del nido o della colombaia) non sempre coincidono. Tale discrepanza è il risultato dell'influenza di fattori incontrollabili, quali una velocità di volo non costante, una inadeguata correzione per gli effetti del vento o un erroneo allineamento dello strumento sul dorso dell'animale. Tuttavia, la distanza tra il punto virtuale e quello reale di arrivo, nella maggior parte dei casi, è soltanto una piccola frazione della lunghezza della rotta. La differenza angolare tra i due punti, inoltre, è generalmente inferiore a 5°; le rotte, infrequenti, in cui tale differenza è maggiore di 10° non vengono prese in considerazione (per una dettagliata descrizione dell'analisi dei dati vedasi bibliografia in Benvenuti *et al.* 1998). Gli esperimenti preliminari sulle strategie di homing dei colombi (Bramanti *et al.* 1987, 1988, Dall'Antonia *et al.* 1990) furono effettuati utilizzando un prototipo che pesava 30g e misurava 95x28x15 mm; una memoria di 2 kbytes permetteva 9 ore di registrazione programmando lo strumento per una frequenza di campionamento di 16 s. Successivamente, una secon-

da e una terza generazione di strumenti sono state utilizzate da Ioalè e collaboratori (1994). La seconda generazione si distingueva dalla prima soltanto per una migliore disposizione dei componenti che ha permesso di ridurre l'ingombro e conseguire una forma più aerodinamica; la generazione successiva (Dall'Antonia *et al.* 1993, Dall'Antonia *et al.* 1994, Bonadonna *et al.* 1997) era notevolmente più piccola e leggera (70x18x15 mm, 13g), nonostante fosse dotata di una memoria più capace (32 kbytes).

Il nuovo dispositivo è stato successivamente modificato per poter essere utilizzato in un'indagine sui meccanismi di homing di una specie selvatica e marina, la Berta maggiore (*Calonectris diomedea*) (Dall'Antonia *et al.* 1995). Lo strumento, chiuso in un contenitore impermeabile (87x24x15 mm), pesava 29 g. Per poter distinguere i dati registrati in volo da quelli acquisiti quando l'uccello era posato in acqua, è stato aggiunto un cavetto elettrico bifilare la cui estremità distale, incollata alle penne del ventre, veniva cortocircuitata dall'acqua marina ogni volta che l'uccello sostava in mare. Il cortocircuito induceva l'acquisizione di dati facilmente distinguibili da quelli registrati in volo. Questo dispositivo si è reso necessario per il fatto che durante la sosta in acqua il moto ondoso produce un "rumore" di fondo non sempre distinguibile da quello presente durante il volo (Fig. 2B).

Strumenti identici a quelli usati per le Berte sono stati impiegati anche in uno studio delle strategie di homing e dell'attività spontanea di foraggiamento dell'Uria di Brünnich (*Uria lomvia*) (Benvenuti *et al.* 1998). Con l'intenzione di estendere le nostre indagini sulla biologia riproduttiva delle Urie, è stata recentemente approntata una nuova versione dotata di una memoria più capace (128 kbytes) ed equipaggiata di un microprocessore che ha reso possibile l'acquisizione dei dati da sensori diversi. E' stato quindi possibile aggiungere un capsula microfonica che, opportunamente modificata, permette di distinguere le fasi di volo da quelle di sosta in acqua (Fig. 3B), consentendo di eliminare il cavo esterno. Durante la sosta in acqua, un sensore di pressione è in grado di rilevare il pattern dell'attività subacquea nel corso della ricerca e della cattura delle prede sino ad una profondità di 70 m (Fig. 3A) (Benvenuti *et al.* 1998, in stampa). Le Urie possono raggiungere e superare la profondità di 200 m, ma la maggior parte delle immersioni non supera i 50 m (Croll *et al.* 1992).

Per un recente studio delle strategie di foraggiamento degli Alcidi sono stati realizzati e utilizzati tre diversi tipi di strumenti: 1) un registratore di direzione equipaggiato di capsula microfonica e sensore di profondità (peso 33 g, incluso il contenitore impermeabile collaudato in laboratorio alla pressione di 20 atm); 2) un registratore di attività identico al prece-

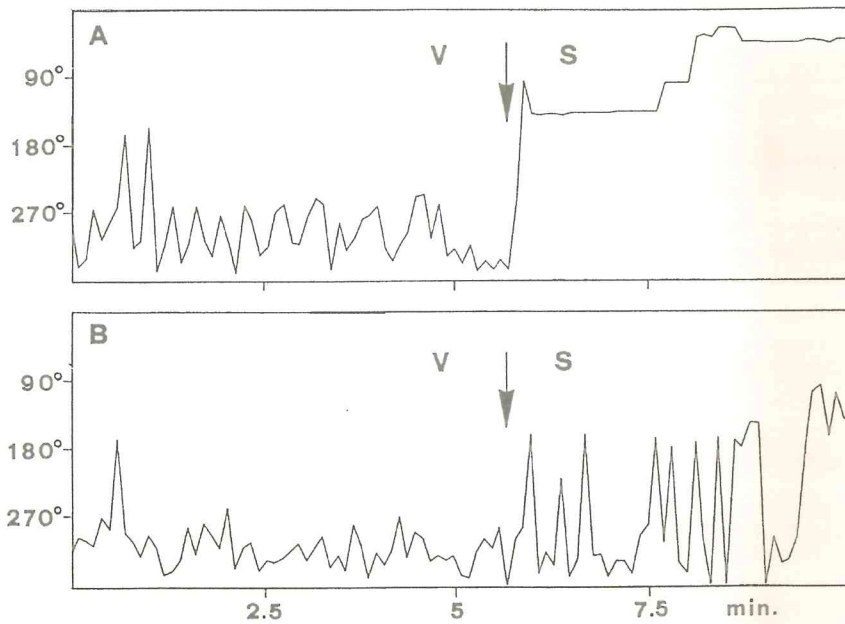


Fig. 2. A. Le oscillazioni dell'equipaggio mobile della bussola attorno alla direzione media di volo permettono di distinguere facilmente l'attività di volo (V) dei colombi dalla sosta (S), in cui le oscillazioni sono assenti o notevolmente smorzate. B. Negli uccelli acquatici, le oscillazioni indotte dal moto ondoso non permettono una facile distinzione tra periodi di sosta (S) e le fasi di volo (V). Altre spiegazioni nel testo.

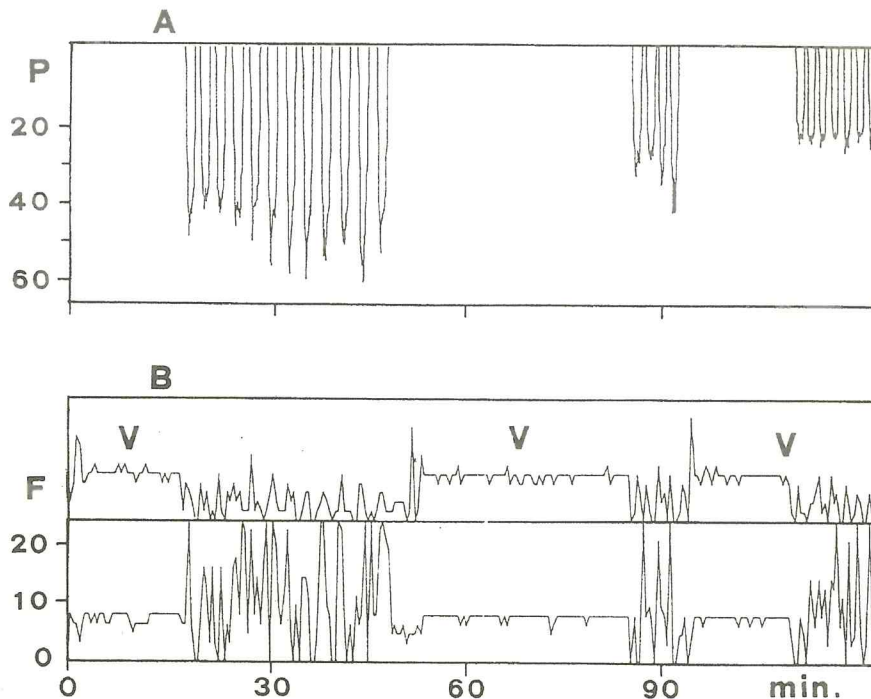


Fig. 3. A. (profondità in metri) Attività del sensore di pressione. La figura mostra il profilo subacqueo dell'attività di foraggiamento di un'Uria di Brünnich. B. Attività del sensore di volo. Le fasi di volo (V) sono facilmente distinguibili dal "rumore di fondo" registrato durante il nuoto subacqueo o in superficie. Nel settore inferiore della figura, è possibile rilevare la frequenza (F) del battito alare (nell'Uria, 8-9 battiti al secondo).

dente ma privo di bussola (peso: 29 g., incluso il contenitore collaudato a 20 atm); 3) un registratore di attività privo di bussola e profondimetro ma dotato di un sensore di attività subacquea costituito da due elettrodi emergenti dal tappo del contenitore che, per cortocircuito, segnalano le fasi di immersione (peso 19 g., incluso il contenitore collaudato a 5 atm). Registratori di direzione identici al tipo 1), ma privi di profondimetro, sono stati utilizzati anche in uno studio dei meccanismi di orientamento dei colombi (Holland *et al.* 1997).

Risultati e Discussione

Esperimenti di homing con i colombi viaggiatori.

Sebbene la capacità di navigazione sia riconosciuta e descritta in parecchie specie di uccelli, i meccanismi che consentono di stabilire in luoghi sconosciuti la propria posizione geografica rispetto alla meta ("Step 1" del processo di "map and compass" secondo Kramer 1953) sono stati descritti soltanto nei colombi viaggiatori nei quali è stata accertata l'esistenza di una mappa basata sull'uso di informazioni olfattive. Il registratore di direzione è stato ideato e costruito nell'intento di contribuire alla conoscenza delle strategie di homing di questo uccello domestico che costituisce un materiale ideale – un vero e proprio "animale da laboratorio" – per le indagini sui meccanismi di navigazione e di orientamento degli uccelli.

La navigazione olfattiva dei colombi è stata verifica-

ta e descritta da una lunga serie di indagini sistematiche effettuate nel corso di oltre un quarto di secolo in Italia e in altre aree geografiche (bibliografia in Papi 1990, 1991, 1995, Benvenuti *et al.* 1990, Wallraff 1990, Bingman and Benvenuti 1996; dibattiti e aspetti controversi in Schmidt-Koenig 1987, Wiltschko *et al.* 1987, Waldvogel 1989, Able 1996, Wallraff 1996, Wiltschko 1996). Il registratore di direzione è stato impiegato in un'indagine in cui i colombi sono stati esposti agli odori di un "falso luogo di rilascio" e successivamente trasportati e rilasciati in un altro luogo (Dall'Antonia *et al.* 1994). I tratti iniziali delle rotte di homing dei colombi sperimentali, contrariamente a quelli dei controlli, non risultano orientati correttamente; gli uccelli tendono infatti a orientarsi secondo la direzione di casa nel falso luogo di rilascio, l'unico in cui hanno avuto accesso agli odori ambientali (Fig. 4). La rotta, inizialmente erronea, viene poi corretta quando si esaurisce l'effetto dell'anestetico locale usato per privare temporaneamente gli uccelli della percezione olfattiva subito prima del rilascio. L'esperimento dimostra che la rotta di homing viene stabilita esclusivamente in base a informazioni di natura olfattiva, e che è possibile ingannare i colombi, inducendoli ad assumere rotte erronee, semplicemente esponendo gli uccelli a odori ambientali diversi da quelli presenti nel luogo in cui avviene il rilascio. Il registratore di direzione è stato impiegato anche in indagini sui meccanismi bussolari che consentono ai colombi, una volta determinata la propria posizione geografica rispetto alla meta, di assumere e mantene-

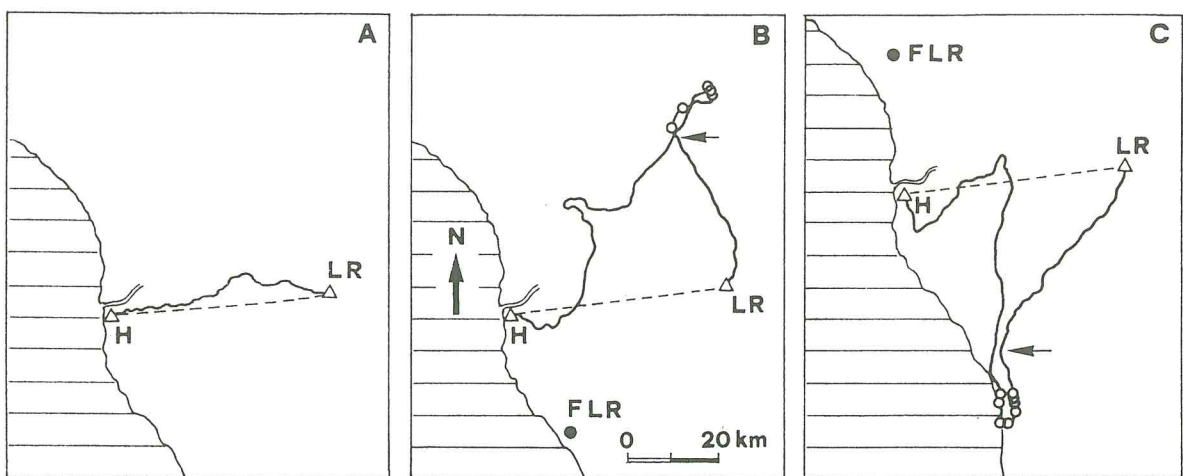


Fig. 4. Homing olfattivo del colombo viaggiatore. A: rotta (linea continua) di un soggetto di controllo dal luogo di rilascio (LR) alla colombaia (H). B e C: rotte di due sperimentali anosmatici precedentemente esposti agli odori ambientali in un 'falso luogo di rilascio' (FLR). Il primo tratto della rotta di homing degli sperimentali tende a essere diretto nella direzione di casa dal falso luogo di rilascio. Le frecce indicano, approssimativamente, il luogo in cui si trovavano i colombi due ore dopo la partenza, quando si suppone che fosse ormai esaurito l'effetto dell'anestetico locale utilizzato alla partenza per privare i colombi della percezione olfattiva. Altre spiegazioni nel testo.

re la rotta appropriata per raggiungerla ("Step 2" del processo di "map and compass" secondo Kramer 1953). Sono stati infatti compiuti esperimenti per verificare se i colombi rilasciati in aree familiari utilizzino la bussola solare per stabilire la direzione della meta, o se si basino invece su di un meccanismo di "pilotaggio". Nel primo caso, il Colombo dovrebbe: 1) riconoscere il luogo di rilascio in base a precedenti esperienze di volo; 2) stabilirne la relazione geografica rispetto a casa; 3) assumere la direzione della meta in base alle informazioni della bussola solare. Nel caso del pilotaggio, invece, i colombi sarebbero in grado di tornare a casa semplicemente seguendo la direzione indicata da una serie di elementi caratteristici del paesaggio memorizzati nel corso di precedenti rilasci dallo stesso luogo. La verifica dei meccanismi di homing dai luoghi conosciuti si basa essenzialmente sul rilascio in luoghi familiari di colombi precedentemente sottoposti allo sfasamento dell'orologio biologico, ottenuto sottoponendo per alcuni giorni gli uccelli a un regime artificiale luce/buio sfasato di 6 ore rispetto al ritmo naturale. Ci si attende che questo trattamento produca una deviazione di circa 90°, rispetto ai controlli non sfasati, del tratto iniziale della rotta di homing se gli uccelli utilizzano una bussola cronometrica solare. Al contrario, ci attendiamo di rilevare rotte correttamente dirette verso casa se i colombi si basano su di una catena di elementi noti del paesaggio.

I risultati dei nostri esperimenti dimostrano che i colombi sono in grado, a seconda delle circostanze (esperienza, distanza da casa del luogo di rilascio, fattori individuali) di far ricorso a entrambe le strategie (Papi *et al.* 1991, Holland *et al.* 1997). Anche i colombi sfasati che assumono e mantengono per lunghi tratti rotte fortemente deviate, riescono infine a tornare a casa; il registratore di direzione ha permesso di verificare che gli uccelli sfasati esibiscono un volo più incerto dei controlli e sostano spesso, e a lungo, durante il percorso. E' possibile che l'incertezza sia prodotta dal conflitto tra le informazioni direzionali della bussola e quelle di altra natura (presumibilmente olfattive e visive); è probabile che in base a quest'ultima avvenga la correzione della rotta che permette il ritorno alla colombaia degli uccelli sfasati.

Il nostro strumento ha anche fornito interessanti informazioni sulle strategie di homing dei colombi rilasciati in luoghi caratterizzati da rilevanti elementi topografici (tratti di mare o massicci montuosi interposti tra il luogo di rilascio e il sito della colombaia) (Bonadonna *et al.* 1997). I risultati hanno confermato la generale avversione degli uccelli al sorvolo di catene montuose e di estesi tratti d'acqua (Wagner 1972) e hanno rivelato l'esistenza di notevoli differenze inte-

rindividuali e intraindividuali in rilasci ripetuti dagli stessi luoghi.

Esperimenti con la Berta maggiore.

I risultati ottenuti con i colombi viaggiatori ci hanno indotto a tentare di estendere l'uso del registratore di direzione allo studio delle strategie di homing degli uccelli selvatici. La Berta maggiore (*Calonectris diomedea*) ci è parsa la specie ideale in considerazione del fatto che si tratta di un uccello marino della cui attività in mare aperto si hanno notizie scarse e frammentarie. Si riproduce inoltre in colonie numerose in cui è relativamente facile la cattura e ricattura dei soggetti che nidificano nei siti più accessibili (Massa *et al.* 1991, Benvenuti *et al.* 1993). I soggetti dei nostri esperimenti sono stati catturati nell'isola di Linosa (Pelagie) dove si trova una delle maggiori colonie di nidificazione di questa specie nel Mediterraneo (Massa e Lo Valvo 1986). Per evitare di interferire con il successo riproduttivo della colonia, abbiamo utilizzato soggetti le cui uova, raccolte per tradizione dalla popolazione locale, erano state sostituite con modelli di gesso.

In seguito al trasporto e al rilascio di alcuni soggetti in vari luoghi in terra (Lampedusa e Sicilia) e in mare aperto, sono state ottenute varie rotte di homing (Fig. 5) che ci hanno permesso di accertare che gli uccelli volano verso casa sia di giorno sia di notte, risultato interessante per le implicazioni sui meccanismi bussolari. Essi sono inoltre in grado di assumere e mantenere una rotta corretta anche quando vengano rilasciati in mare aperto in assenza di punti topografici di riferimento; questa capacità implica l'uso di un meccanismo di navigazione che consente di verificare la relazione spaziale tra il luogo di rilascio e la meta. Le berte, inoltre, aggirano le terre emerse, e sembrano in grado di valutare se sia più conveniente, in termini di lunghezza della rotta, aggirare gli ostacoli in senso orario o antiorario (Dall'Antonia *et al.* 1995).

Studio dell'attività di foraggiamento degli Alcidi.

Il registratore di direzione si è dimostrato un valido strumento non soltanto per gli esperimenti di homing ma anche per lo studio dei movimenti spontanei degli uccelli. Da questo punto di vista, gli Alcidi presentano un interesse particolare. Si tratta di animali marini a distribuzione prevalentemente artica e subartica che, nel periodo riproduttivo, compiono lunghi voli tra le colonie di nidificazione e le aree di alimentazione in mare aperto. Per l'assenza di un adeguato supporto tecnologico, sono noti soltanto gli aspetti generali delle loro strategie di foraggiamento, nonostante le intense indagini cui sono stati sottoposti (bibliografia in Benvenuti *et al.* 1998). Lo studio di questi uccelli



Fig. 5. Rotte di homing di Berte maggiori rilasciate in 5 luoghi (simboli numerati) a 46-248 km dalla colonia di nidificazione nell'isola di Linosa. La linea tratteggiata dal luogo di rilascio 5 non è una vera rotta, dato che l'animale è stato ritrovato nello stretto di Messina (freccia nera) immobilizzato dal petrolio. Altre spiegazioni nel testo.

trova un ulteriore elemento di interesse per la drastica riduzione numerica delle popolazioni in alcune zone della loro area di distribuzione (Barret 1994). Gli Alcidi, inoltre, a causa dell'alto carico alare, mantengono una velocità di volo costante (65-70km/h) che li rende un materiale di elezione per indagini con il registratore di direzione (Pennycuick 1987, 1990).

La specie da noi presa in esame è l'Uria di Brünnich (*Uria lomvia*) nidificante nella penisola di Latrabjarg (Islanda nordoccidentale), sulle cui falesie, alte oltre 400 m, si riproducono centinaia di migliaia di coppie di Alcidi e di altri uccelli marini (Gardarsson 1995). Nelle fasi preliminari del nostro studio abbiamo compiuto esperimenti di homing catturando e rilasciando lontano dal nido (21-47 km) alcuni soggetti

equipaggiati di registratore di direzione (Benvenuti *et al.* 1998). Le rotte di homing, che si adattano perfettamente alla topografia dei luoghi sorvolati, e la buona coincidenza del punto finale, virtuale, delle rotte memorizzate dallo strumento con il sito effettivo della colonia, dimostrano che i registratori di direzione funzionano correttamente anche nelle condizioni geomagnetiche dell'Islanda, caratterizzate da un alto valore dell'inclinazione magnetica dovuto all'elevata latitudine; le bussole degli strumenti erano state compensate per adattare alle condizioni magnetiche locali.

Per quanto riguarda l'attività spontanea di alimentazione, i nostri risultati mostrano che le Urie di Brünnich compiono i loro viaggi in linea retta,

fermandosi di tanto in tanto, presumibilmente per verificare la presenza delle prede, e continuando nella stessa direzione se queste scarseggiano (Fig. 6). Il foraggiamento vero e proprio avviene generalmente nel corso dell'ultima sosta del viaggio di andata, molto più lunga delle altre, dove gli uccelli si fermano per parecchie ore (Benvenuti *et al.* 1998). Un aspetto interessante dei nostri risultati è costituito dal fatto che le rotte sono orientate verso nord-ovest, e questa preferenza direzionale, relativamente indipendente dalle condizioni meteorologiche, risulta costante nell'ambito della stagione e in anni successivi. La lunghezza delle rotte, contrariamente alla direzione, è molto variabile (tra 10 e 200 km); le rotte brevi raggiungono un'area dove il fondo marino è accessibile alle Urie, che sono in grado di raggiungere e superare 200 m di profondità. I viaggi più lunghi terminano in corrispondenza del margine del pack, dove il fondo marino è inaccessibile.

Questo genere di esperimenti suscita spesso l'obiezione che quello che viene registrato non costituisce un modello fedele del comportamento naturale, ma un pattern fortemente alterato dal peso e dall'ingombro dello strumento che gli uccelli trasportano. Le soste lungo il percorso, per esempio, potrebbero non essere parte della strategia di foraggiamento, ma il risultato del disturbo legato alle manipolazioni sperimentali. A

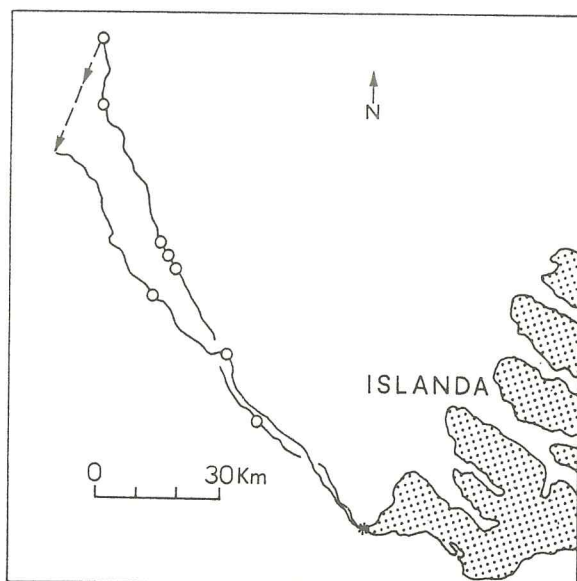


Fig. 6. Rotta di foraggiamento di un'Uria di Brünnich dalla sua colonia di nidificazione (indicata dall' asterisco) nella penisola di Latrabjarg (Islanda nordoccidentale). I simboli lungo la rotta indicano i luoghi in cui l'animale ha sostato. La linea tratteggiata indica il dislocamento subito dall'animale (per opera del vento, delle correnti, o per movimento attivo) durante la lunga sosta di foraggiamento. Altre spiegazioni nel testo.

questo proposito è tuttavia interessante osservare che il numero delle soste e il tempo globale di sosta nel viaggio di andata sono significativamente superiori a quelli che si rilevano nel viaggio di ritorno. Ciò indica che le soste nel corso del viaggio di andata fanno parte di una strategia di ricerca del cibo e non sono determinate dal peso e dall'ingombro dello strumento. In quest'ultimo caso, infatti, avremmo dovuto rilevare soste più lunghe e numerose durante il ritorno, quando l'animale, affaticato dal viaggio di andata e dalle immersioni per la cattura delle prede, trasporta un pesce nel becco ed è appesantito dal cibo ingerito. Dobbiamo poi considerare che il peso dello strumento rappresenta il 2.8-3.1% di quello corporeo, ben al di sotto, quindi, del valore soglia (5%) che si ritiene possa produrre una significativa alterazione del comportamento (Cochran 1980, Novak e Berthold 1991, Croll *et al.* 1992). Per quanto riguarda l'ingombro, è stato calcolato che la sezione frontale del contenitore impermeabile causi un incremento non superiore al 5% nel consumo energetico sia durante il volo che nel nuoto subacqueo (Croll *et al.* 1992). Un importante indizio del fatto che il registratore di direzione non ostacola significativamente le attività di foraggiamento è rilevabile dal peso degli uccelli sperimentali; nel corso dei voli di alimentazione la perdita di peso è generalmente modesta. Talvolta gli uccelli non perdono affatto peso e alcuni ne guadagnano.

Recentemente sono stati compiuti ulteriori indagini utilizzando nuove versioni di strumenti (vedasi Materiali e Metodi) che hanno permesso di acquisire dati su tutti gli aspetti dell'attività di foraggiamento: la rotta, il numero e la durata delle soste lungo il percorso; durante le soste è stata inoltre rilevata l'attività subacquea di foraggiamento registrando ogni 4 s la profondità alla quale l'uccello stava nuotando.

Prospettive per il futuro.

I risultati acquisiti dimostrano che il registratore di direzione costituisce un nuovo potente metodo di indagine per studi delle strategie di homing e dell'attività spontanea di foraggiamento degli uccelli. Il successo degli esperimenti preliminari sull'Uria di Brünnich suggerisce di estendere i nostri esperimenti per effettuare confronti intercoloniali; è infatti plausibile che le strategie di foraggiamento siano profondamente influenzate dalle condizioni ecologiche dell'area di riproduzione. Recentemente, alcuni dei nostri strumenti sono stati utilizzati in collaborazione con K. Falk (Ornis Consult, Copenhagen, DK) in uno studio dell'attività di alimentazione delle Urie di Brünnich che nidificano nell'isoletta di Hakluit (Groenlandia nordoccidentale). L'elevata inclinazione magnetica del luogo (86°) non consente un corretto funzionamento

della bussola, per cui è stata usata una delle versioni più semplici del registratore descritta nei Materiali e Metodi (registratore di attività tipo 2). I risultati verranno utilizzati per un confronto con quelli acquisiti nella colonia di Latrabjarg in Islanda; l'interesse di questo confronto è dato dal fatto che la colonia di Hakluit si trova all'estremo nord dell'area di distribuzione della specie, mentre l'Islanda è situata all'estremo sud dell'area di riproduzione in Europa e, a causa della diversa collocazione geografica, le caratteristiche ecologiche nelle due aree risultano profondamente diverse. I risultati degli esperimenti effettuati nel 1997 (Falk, dati non pubblicati) indicano che effettivamente le Urie della colonia islandese impiegano strategie di foraggiamento profondamente diverse da quelle rilevate a Hakluit. Le differenze più interessanti riguardano la durata dei voli di foraggiamento, la profondità e durata delle immersioni subacquee.

L'uso dei nostri strumenti sarà esteso ad altri Alcidi per un confronto delle strategie di foraggiamento tra le diverse specie che occupano la stessa area di riproduzione. Esperimenti preliminari sull'Uria comune (*Uria aalge*) e sulla Gazza di mare (*Alca torda*) sono già stati effettuati nella colonia islandese di Latrabjarg. Particolarmente interessante appare quest'ultima specie per l'elevato attaccamento al nido che consente la ricattura della totalità degli uccelli sperimentali; si tratta inoltre di una specie più piccola delle urie, e i limiti imposti dal basso peso corporeo hanno fortemente limitato sinora l'uso di strumenti per l'acquisizione di informazioni eto-ecologiche sulla biologia riproduttiva. Dai dati recentemente raccolti emergono interessanti differenze rispetto alle strategie di foraggiamento dell'Uria di Brünnich per quanto riguarda la profondità e il profilo dell'attività subacnea di alimentazione, la durata e la frequenza delle immersioni. Queste differenze riflettono presumibilmente specifici adattamenti a due diverse nicchie trofiche.

Ricordo infine che l'impiego dei nostri registratori non è necessariamente limitato allo studio degli uccelli. Gli strumenti sono stati infatti utilizzati in indagini sui meccanismi di homing della Tartaruga verde (*Chelonia mydas*) e sulle strategie di foraggiamento dell'Otaria da pelliccia (*Arctocephalus gazella*) (Luschi *et al.* 1996, Guinet *et al.* dati non pubblicati). La difficoltà principale nelle indagini in cui interessi la ricostruzione della rotta è costituita dal fatto che la velocità – in acqua o in terra – dei rettili e dei mammiferi marini non è costante, per cui risulta impossibile ricostruire il percorso dai dati direzionali. Il problema può essere facilmente risolto con l'uso di un velocimetro quando la mole dei soggetti sperimentali (come nel caso delle tartarughe e delle otarie) non ponga limiti ristretti all'uso di strumenti.

I nostri registratori trovano interessanti applicazioni

anche per indagini totalmente diverse da quelle per cui sono stati ideati e impiegati sinora. Recentemente, i registratori di direzione sono stati applicati alla Tartaruga palustre europea (*Emys orbicularis*) (Chelazzi *et al.*, dati non pubblicati). L'uso di basse frequenze di acquisizione delle informazioni (20-30 s) hanno permesso di registrare i ritmi di attività per un periodo di due settimane; due cavetti bifilari connessi con lo strumento e incollati sul margine e sulla sommità del carapace segnalavano, per cortocircuito, le immersioni totali e parziali. Nel corso dei periodi trascorsi all'asciutto per l'attività di termoregolazione (basking), la bussola rilevava la direzione dell'asse dell'animale rispetto al sole. Programmando frequenze di acquisizione opportune (1-2 min) è possibile rilevare ritmi di attività per periodi più lunghi (5-6 mesi).

Concludendo, il registratore di rotta ideato e costruito per le indagini sui meccanismi di homing dei colombi viaggiatori può trovare interessanti applicazioni anche in studi di specie selvatiche. L'uso dello strumento, specialmente nelle sue versioni più recenti, è in grado di portare un contributo originale in indagini sull'ecologia comportamentale degli uccelli e di altri animali.

Abstract - A new type of bird-borne data logger can record directional data which allow the reconstruction of the whole path flown during the homing process. This direction recorder, devised and manufactured by our research group and originally designed to study the pigeons' homing behaviour, has recently been used in studies of wild birds. Our instrument has successfully been used in investigations of the homing strategies of Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*) transported and released at sites far from their breeding colony. The direction recorder has also been used in a study of the foraging activity of Brünnich's guillemots (*Uria lomvia*) breeding at Latrabjarg (NW Iceland); the recorded data have allowed us to reveal aspects of the birds' feeding strategies which were poorly known due to a lack of adequate technology. The recent versions of the data logger, equipped with new devices which can record the flight activity and the diving profile, have open new interesting perspectives for the study of birds' ecology and behaviour.

Bibliografia

- Able K.P. 1996. The debate over olfactory navigation by homing pigeons. *J. exp. Biol.* 199: 121-124.
- Alleva E., Baldaccini N.E., Foà A. e Visalberghi E. 1975. Homing behaviour of the rock pigeon. *Monitore zool. ital.* (N.S.) 9: 213-224.
- Baldaccini N.E., Frugis S. e Mongini E. 1986. Initial orientation and homing in sand martin *Riparia riparia* (L.) (Aves Hirundinidae). *Monitore zool. Ital.* (N.S.) 20: 425-439.
- Barrett R. 1994. Seabirds and the fishing industry in North Norway. *WWF Arctic Bulletin* 94: 15-17.
- Batschelet E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, New York.

- Benvenuti, S. 1993. Bird-borne satellite transmitters: current limitations and future prospects. *Avocetta* 17: 35-39.
- Benvenuti S., Brown A.I., Gagliardo A. e Nozzolini M. 1990. Are American pigeons genetically different from Italian ones? *J. exp. Biol.* 148: 235-243.
- Benvenuti S., Baillon F. e Ioalè P. 1991. Initial orientation in two species of doves (*Streptopelia senegalensis* and *Turtur abyssinicus*) displaced from their home site. *Boll. Zool.* 58: 125-128.
- Benvenuti S., Ioalè P. e Massa B. 1993. Olfactory experiments on Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*): The effect of intranasal zinc sulphate treatment on short-range homing behaviour. *Boll. Zool.* 60: 207-210.
- Benvenuti S. e Gagliardo A. 1996. Homing behaviour of pigeons subjected to unilateral zinc sulphate treatment of their olfactory mucosa. *J. exp. Biol.* 199: 2531-2535.
- Benvenuti S., Bonadonna F., Dall'Antonia L. e Gudmundsson G.A. 1998. Foraging flights of breeding Thick-billed Murres in Iceland as revealed by bird-borne direction recorders. *Auk* 115(1): 57-66.
- Benvenuti S., Bonadonna F., Dall'Antonia L. e Ribolini A. 1998 (in stampa). Homing and foraging flights tracked by bird-borne data loggers. *Proceed. V European Wildl. Telemetry.*
- Bingman V.P. e Benvenuti S. 1996. Olfaction and the homing ability of pigeons in the southeastern United States. *J. exp. Zool.* 275: 186-192.
- Bonadonna F., Dall'Antonia L., Ioalè P. e Benvenuti S. 1997. Pigeon homing: The influence of topographical features in successive releases at the same site. *Behav. Process.* 39: 137-147.
- Bramanti M., Dall'Antonia L. e Papi F. 1987. A new technique for recording the tracks of birds in flight. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 21: 177-178.
- Bramanti, M., Dall'Antonia L. e Papi F. 1988. A new technique to monitor the flight path of birds. *J. exp. Biol.* 134: 467-472.
- Cochran W.W. 1980. Wildlife telemetry. In: Schemmetz Edit. *Wildlife management techniques manual.* The Wildlife Society, Washington D.C. pp 507-520.
- Croll D.A., Gaston A.J., Burger A.E. e Konnof D. 1992. Foraging behaviour and physiological adaptation for diving in Thick-billed Murres. *Ecology* 73: 344-356
- Dall'Antonia P., Ioalè P., Mango F. e Papi F. 1990. Reconstruction of the flight paths of homing pigeons by means of a flight-path recorder. *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 304-305.
- Dall'Antonia P., Dall'Antonia L. e Ribolini A. 1993. Flight path reconstruction of birds by a route recorder. In: Mancini P., Fioretti S. Cristalli C. and Bedini R. Edits. *Biotelemetry XII, Proceedings of the XII Int. Symp. on Biotelemetry.* Litografia Felici, Pisa pp. 544-549.
- Dall'Antonia P., Dall'Antonia, L. Benvenuti S. e Ioalè P. 1994. Site simulation experiments with pigeons equipped with direction recorders. *Boll. Zool. Suppl.*: 87.
- Dall'Antonia L., Dall'Antonia P., Benvenuti S., Ioalè P., Massa B. e Bonadonna F. 1995. The homing behaviour of Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*) studied by means of a direction recorder. *J. exp. Biol.* 198: 359-362.
- Downhover J.F. e Windsor D. 1971. Use of landmarks in orientation by bank swallows. *BioScience* 21: 570-572.
- Fiaschi V., Farina A. e Ioalè P. 1974. Homing experiments on swifts *Apus apus* (L.) deprived of olfactory perception. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 8: 235-244.
- Fiaschi V., Baldaccini N.E. Ioalè P. e Papi F. 1981. Helicopter observations of homing pigeons with biased orientation because of deflected winds at the home loft. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 15:139-153.
- Gardarsson A. 1995. Numbers and distribution of Common Murre *Uria aalge*, Thick-billed Murre *U. lomvia* and Razorbill *Alca torda* in Iceland. *Bliki* 16: 47-65.
- Griffin D.R. 1952. Airplane observations of homing pigeons. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 107: 411-440.
- Hitchcock H.B. 1950. Aerial observations of homing pigeons. *Anat. Rac.* 108: 571-572.
- Holland R.A., Bonadonna F., Benvenuti S., Dall'Antonia L. e Gilford T.C. 1997. The spatial representation of familiar places by homing pigeons: evidence for two strategies. *The Spring Conf. of the Royal Institut of Navigation: Orientation and Navigation - Birds, Humans and Other Animals: Paper No 29*, 11 pp.
- Ioalè P., Dall'Antonia P., Dall'Antonia L. e Benvenuti S. 1994. Flight path of homing pigeons studied by means of a direction recorder. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 519-517.
- Kramer G. 1953. Wird die Sonnenhöhe bei der Heim findeorientierung verwertet? *J. Orn.* 94: 201-219.
- Luschi P., Papi F., Liew H.C. Chan, E.H. e Bonadonna, F. 1996. Long distance migration and homing after displacement in the green turtle (*Chelonia mydas*): a satellite tracking study. *J. Comp. Physiol. A* 178: 447-452.
- Massa B. e Lo Valvo M. 1986. Biometrical and biological considerations on the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*). In: MEDMARAVIS and Monbaillin X Edits. *Mediterranean Marine Avifauna.* Springer Verlag, Heidelberg pp. 293-313.
- Massa B., Benvenuti S., Ioalè P., Lo Valvo M. e Papi F. 1991. Homing of Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*) carrying magnets. *Boll. Zool.* 58: 45-47.
- Matthews G.V.T. 1955. 1st edn, Cambridge University Press, Cambridge.
- Matthews G.V.T. 1968. 2nd edn, Cambridge University Press, Cambridge
- Matthews G.V.T. 1984. 'Nonsense' orientation in Mallard; a resumé and investigation of the mechanism of a sun-compass. *Wildfowl* 35: 81-92.
- Michener M.C. e Walcott C. 1967. Homing of single pigeons. *Analysis of tracks.* *J. exp. Biol.* 47: 99-131.
- Nastase A.J. Orientation and homing ability of the barn swallow. 1982. *J. Field Ornithol.* 53: 15-21.
- Nowak E. e Berthold P. 1991. Satellite tracking: A new method in orientation research. In: Berthold P. Edit., *Orientation in birds.* Birkhäuser Verlag, Basel pp. 307-321
- Papi F. 1990. Olfactory navigation in birds. *Experientia* 46: 352-363.
- Papi F. 1991. Olfactory navigation. In: Berthold P. Edit. *Orientation in Birds.* Birkhauser Verlag, Basel pp. 52-85.
- Papi F. 1995. Recent experiments on pigeon navigation. 1995. In: Alleva *et al.* Edits. *Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings.* Kluwer Academic Publisher pp. 225-238.
- Papi F. e Pardi L. 1968. The initial orientation of homing pigeons observed by radar. *Monitore zool. Ital. (N.S.)* 2: 87-93.
- Papi F., Ioalè P., Dall'Antonia L. e Benvenuti S. 1991. Homing strategies of pigeons investigated by clock shift and flight path reconstruction. *Naturwissenschaften* 78: 370-373.
- Pennycuik C.J. 1987. Flight of auks (Alcidae) and other northern seabirds compared with southern Procellariiformes: ornithodolite observations. *J. exp. Biol.* 128: 335-347.
- Pennycuik C.J. 1990. Predicting wingbeat frequency and wavelength of Birds. *J. exp. Biol.* 150: 171-185.
- Schmidt-Koenig K. 1987. Bird navigation: has olfactory orientation solved the problem? *Q. Rev. Biol.* 62: 31-47.
- Schmidt-Koenig, K e Walcott, C. (1978). Tracks of pigeons homing with frosted lenses. *Anim. Behav.* 26: 480-486.
- Visalberghi E., Foà A., Baldaccini N.E. e E. Alleva. 1978. New experiments on the homing ability of the rock pigeon. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 12: 199-209.

- Wagner G. 1970. Verfolgung von Brieftaubenim Helikopter. *Revue suisse Zool.* 77: 39-60.
- Wagner G. 1972. Topography and pigeon orientation. In: Galler S.R., Schmidt-Koenig K, Jacobs G.J. e Belleville R.E. Edits. *Animal Orientation and Navigation*. NASA-SP 262, Washington D.C. pp. 259-273.
- Wagner G. 1974. Verfolgung von Brieftaubenim Helikopter. *Revue suisse Zool.* 80: 727-750.
- Waldvogel J.A. 1989. Olfactory orientation in birds. *Curr. Orn.* 6: 269-231.
- Wallraff H.G. 1990. Navigation by homing pigeons. *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 81-115.
- Wallraff H.G. 1996. Seven theses on pigeon homing deduced from empirical findings. *J. exp. Biol.* 199: 105-111.
- Wallraff H.G. e Hund K. 1982. Homing experiments with starlings (*Sturnus vulgaris*) subjected to olfactory nerve section. In: Papi F. and Wallraff H.G. Edits. *Avian Navigation*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg pp. 313-318.
- Wiltschko R. 1996. The function of olfactory input in pigeon orientation: does it provide navigational information or play another role? *J. exp. Biol.* 199: 113-119.
- Wiltschko W., Wiltschko R., e Walcott C. 1987. Pigeon homing: Different effects of olfactory deprivation in different countries. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21, 333-342.