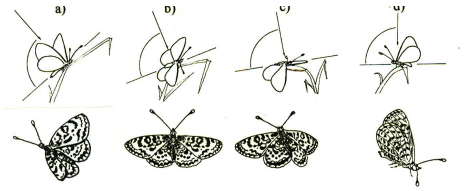
Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia, 55(1-4)(2000): 67 – 134.

MARIO PINZARI (*)

IL COMPORTAMENTO TERRITORIALE DI *MELITAEA TRIVIA* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae)



(*) Piazza Francesco Morosini, 12 – 00136 Roma.

Ad Anna, Manuela e Valeria

MARIO PINZARI (*)

IL COMPORTAMENTO TERRITORIALE DI *MELITAEA TRIVIA* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae)

INTRODUZIONE

L'areale di distribuzione di *Melitaea trivia* ([Denis e Schiffermüller], 1775) è molto esteso benché relativamente discontinuo. Presente in Portogallo ed in Spagna, ma assente in Francia, riappare in alcune stazioni alpine; è nota poi per tutta la penisola balcanica e nei paesi dell'Est Europeo, in Iran ed in Pakistan fino al Beluchistan.

Nell'Italia peninsulare è distribuita dall'Umbria alla Calabria, essenzialmente sul versante tirrenico da 200 a 1800 m di altitudine, dove viene però sempre indicata come localizzata e scarsa (Verity, 1950; Higgins & Riley, 1970; Prola et Al., 1978).

La convinzione degli entomologi che la specie sia localizzata è sicuramente da attribuirsi al fatto che in alcune zone la densità degli adulti, e quella dei maschi in particolare, diventa nettamente superiore. Verity (1950), citandola come specie localizzata per eccellenza, riporta che abita aree ristrettissime, spesso di pochi metri quadrati, e, riferendosi alle femmine, afferma che esse si trovano sulle pendici dove vegeta il verbasco (*Verbascum* gr. *thapsus* L), la pianta di cui si nutrono i bruchi, in zone abbastanza lontane da quelle frequentate dai maschi. Altro dato noto è la preferenza della specie per le cime dei rilievi: ancora Verity (1950) ricorda che Ghiliani aveva trovato la specie nelle praterie sulle cime del Colle di Torino e che Rocca l'aveva reperita sulle vette di alcune piccole colline di Meana, bruciate dal sole e dove non cresce quasi altro che poca erba. Altre interessanti notizie ecologiche ed etologiche ce le fornisce ancora Rocca (Verity, 1950): ha un volo molto più veloce, ad ali spianate e quasi radente al suolo, volteggiando su una superficie limitata e posandosi di colpo sulle rocce calde e sugli arbusti in modo del tutto contrario a quanto fa *Melitaea didyma* (Esper, 1777).

Le ricerche effettuate nei dintorni di Vallemare, frazione del comune di Borbona in provincia di Rieti, in un'area che va da 800 a 1600 m di altitudine, hanno messo in evidenza che *Melitaea trivia* non è localizzata in senso stretto ma, al contrario, diffusa con una certa continuità. Le località di ritrovamento sono state in particolare: Costa Fiorita m 900; la Pineta m 950; Capitoni m 945; Fonte 'e lu Cupu m 980; Costa 'e la Jusa m 1093; Pacinette m 1100; Pian Mattano m 1121 e 1136; Colle Marcone m 1154; Pozzo dei Corvi m 1050; La Crociata m 1200; La Palombara m 1156; Valle Orticara m 1330; Colle Orticara m 1357; Valle del Tratturo m 1455; Prato Guerra m 1485; Prato Lungo m 1533.

Nelle aree ove più frequente è la presenza di verbasco la specie sfarfalla anche numerosa e da qui sia i maschi che le femmine si disperdono nell'ambiente circostante; infatti, benché non frequentemente, è possibile incontrarne ovunque individui isolati. La meta del loro vagabondare sono alcune ristrette aree ove i maschi si concentrano e si preparano all'incontro con le femmine. Tali aree, che contengono i territori di corteggiamento, distano tra di loro da alcune decine a qualche centinaio di metri. Si tratta sempre di zone ecotonali, al margine della vegetazione arborea, di solito presso o sulla cima di rilievi.

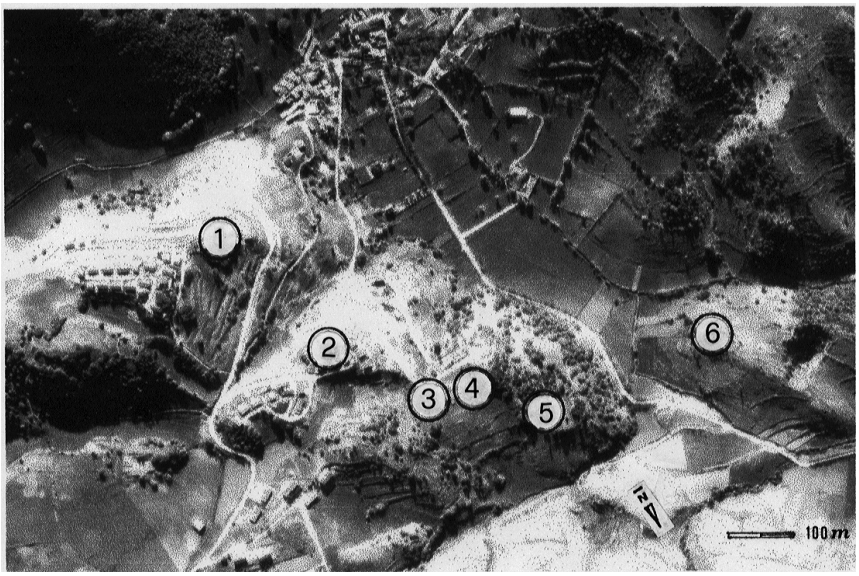


Fig. 1 - La distribuzione delle aree di concentrazione dei maschi di *Melitaea trivia* nei dintorni di Vallemare: 1) La Crociata; 2) Colle Marcone; 3), 4) e 5) la Costa 'e la Jusa; 6) il Pozzo dei Corvi.

Nella figura 1 è evidenziata l'ubicazione di alcune di queste aree in cui si concentrano gli individui. Si può notare come siano disposte in modo quasi continuo sulle cime di una serie di rilievi allineati e come ciascuna di esse possa contenere uno o più territori (fig. 2).

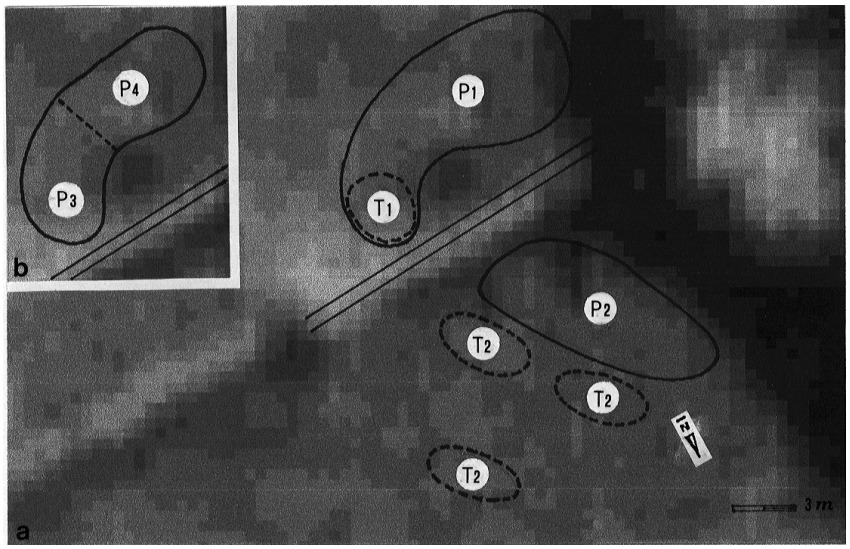


Fig. 2 - Particolare dei gruppi di territori n. 4 di figura 1 sulla Costa 'e la Jusa. Sono evidenziati la posizione del muretto a secco ed i confini dei territori permanenti P, con tratto intero, e temporanei T, con tratto discontinuo: a) in agosto; b) in giugno.

In tali zone, come ha messo in evidenza lo studio, i maschi si radunano nella mattinata e competono per la conquista ed il mantenimento del possesso di un

territorio. Le femmine le visitano e, dopo un breve volo nuziale, si accoppiano con il primo maschio in esse incontrato.

Si è avuto occasione di notare per la prima volta il comportamento territoriale di *Melitaea trivia* nell'agosto del 1984 in diverse aree della Costa 'e la Jusa e poi in altre località; il fenomeno è stato osservato sia nella prima generazione, dalla fine di maggio alla prima decade di luglio, sia nella seconda, dai primi di agosto alla prima decade di settembre.

Dopo due anni di osservazioni, nell'agosto del 1986 sono stati effettuati per quattro giorni, il 7, il 9, il 12 ed il 13 i rilievi continui sul comportamento alla base di questa memoria. Le osservazioni sono continuate negli anni successivi e nei mesi di giugno ed agosto del 1994 sono state effettuate misure sul microclima per verificare alcune ipotesi interpretative. Ulteriori indagini effettuate negli anni seguenti hanno tra l'altro mostrato che sia i siti sia i punti caratteristici di posa al loro interno sono sempre gli stessi.

MATERIALI E METODI

I rilievi sono stati effettuati su la Costa 'e la Jusa ed hanno interessato prevalentemente la generazione estiva nell'agosto 1986.

Lo studio ha richiesto la registrazione in sequenza continua di dati inerenti sia il comportamento di *Melitaea trivia* sia di altre specie di insetti coinvolte. Per tale motivo è stato necessario procedere a:

a) riconoscimento individuale dei maschi di *Melitaea trivia*;
b) riconoscimento delle altre specie coinvolte (per lo più ropaloceri);
c) registrazione delle azioni e delle reazioni dei diversi "attori";
d) rilievo topografico delle posizioni di posa e dei percorsi di volo;
e) misura dell'orario degli avvenimenti.

Sono stati rilevati inoltre alcuni parametri ambientali caratterizzanti lo scenario degli avvenimenti e la loro evoluzione nel tempo, quali topografia dei luoghi, struttura della vegetazione, temperatura ed umidità dell'aria, direzione dei venti ed esposizione solare.

Per il riconoscimento individuale dei maschi sono state sfruttate prioritariamente le caratteristiche cromatiche e dimensionali. Ciò è stato possibile in quanto la variabilità individuale della seconda generazione è abbastanza accentuata in merito alla colorazione di fondo, più o meno fulva, alle macchie brune, più o meno estese, ed alle dimensioni.

Il secondo aspetto utilizzato è stata la eventuale presenza di danneggiamenti naturali, invero piuttosto rari, e soltanto in alcuni casi si è ricorso ad un marcatura asportando ad arte le squame in alcune aree delle ali. Quest'ultima operazione è stata limitata allo stretto indispensabile per evitare condizionamenti involontari del comportamento ed effettuata con estrema cautela per non danneggiare gli individui. Di norma non si è rilevata alcuna influenza sul comportamento degli individui e soltanto in un caso il maschio marcato è fuggito senza presentarsi più nell'area di studio.

Le altre specie di lepidotteri, attori importanti insieme a qualsiasi altra entità, sono state riconosciute facilmente in volo ed in pratica la unica confusione certa riguarda *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) e *Lysandra thersites* (Cantener, 1834), entrambe presenti nell'area.

Durante i rilevamenti non è stato mai asportato alcun individuo di alcuna specie.

Fig. 3 - Particolare dell'area di studio durante i rilievi nell'agosto del 1986; sono visibili i picchetti di riferimento numerati disposti secondo una maglia quadrata di un metro di lato.

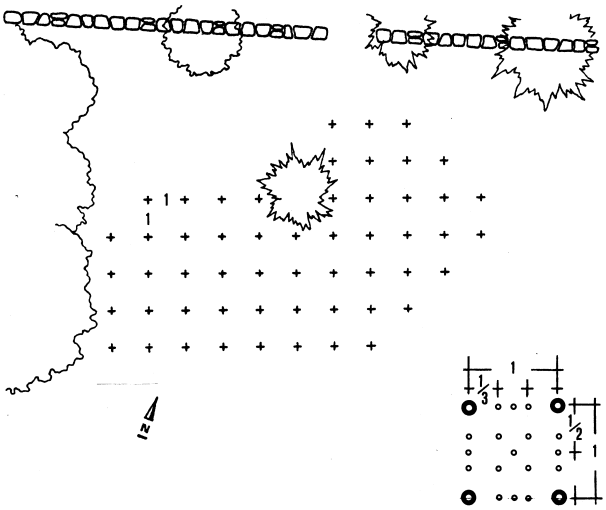


Fig. 4 - Pianta dell'area di studio con la disposizione dei picchetti disposti secondo una maglia quadrata di un metro di lato. Sono evidenziati i profili della vegetazione arborea e arbustiva ed il muretto a secco che delimita l'area da un lato. In basso a destra è illustrato un particolare della singola maglia quadrata con i 21 punti di riferimento per la stima a vista della posizione di posa.

Il rilevamento delle posizioni di posa assunte dai maschi all'inizio ed al termine di ogni azione, è stato effettuato a vista utilizzando come riferimento in

campo una serie di picchetti numerati: nell'area di studio, delimitata sulla base delle osservazioni propedeutiche al rilievo analitico dei dati, ne sono stati infissi 54, disposti secondo una maglia quadrata di un metro di lato (figg. 3 - 4).

La posizione di posa assunta dal maschio veniva attribuita al punto medio o al terzo del lato o della diagonale della maglia annotando i picchetti estremi del segmento e quello più vicino; in tal modo considerando una singola maglia è stato possibile selezionare 21 posizioni di posa (fig. 4).

Si è preferito adottare una maglia relativamente larga, piuttosto che ricorrere ad un numero più elevato di picchetti, giacché la rapidità delle azioni avrebbe reso più difficoltoso il riconoscimento dei picchetti e la stessa registrazione. Dopo un breve periodo di allenamento la tecnica si è rivelata particolarmente efficace e, pur se con minor precisione dovuta agli errori di parallasse, è stato possibile rilevare anche i percorsi di volo.

Per prendere nota degli avvenimenti è stato utilizzato un comune registratore portatile con microfono incorporato. L'orario delle azioni è stato rilevato con la precisione del secondo e si è adottata l'ora legale (una ora in più di quella solare).

Per rendere rapido ed esaustivo il commento degli avvenimenti durante i primi anni di osservazione è stata predisposta una codifica sintetica delle entità e dei dati sia descrittivi (azioni e comportamenti), sia numerici (posizioni di posa, punti dei percorsi di volo e tempi).

Per le azioni sono stati utilizzati termini "tattico-militari" (quali provocazione, attacco, aggressione, scontro) semplicemente perché ben si prestano alla loro descrizione; la stessa terminologia verrà utilizzata talvolta nel testo senza voler tuttavia attribuire alle azioni i reali significati dei termini.

La storia degli avvenimenti è composta da insiemi di azioni elementari, che chiameremo sequenze elementari, separate da periodi più o meno brevi durante i quali nessun attore è in volo. Quindi di norma una sequenza elementare termina quando tutti gli attori si posano o scompaiono dall'area di studio. Qualche volta tuttavia è stato considerato anche il caso in cui un attore restando "volante sull'area di studio" innesca una nuova sequenza elementare.

Ciascuna sequenza elementare è innescata di norma dall'intervento di un'entità in volo, il provocatore, che può essere un altro individuo di *Melitaea trivia*, un altro lepidottero o un altro insetto; in qualche caso si è potuto rilevare l'innesco da parte di altri agenti quali il rilevatore, un uccello, un colpo di vento ed il passaggio di una nube.

All'azione del provocatore corrispondono reazioni di vario tipo degli altri attori. I reattori sono di norma i maschi di *Melitaea trivia* ma a volte anche altre specie di lepidotteri, ed in particolare alcuni licenidi, reagiscono alle provocazioni.

Per ogni sequenza elementare di ciascun attore, provocatore o reattore, sono stati rilevati:

a) identità:
- maschio di *Melitaea trivia* riconosciuto individualmente;
- femmina di *Melitaea trivia;*
- altra specie di insetto;
- altro.

b) posizione iniziale:
- in un punto dell'area di studio;
- fuori dall'area di studio.

c) stato iniziale:

- posato bottinante;
- posato non bottinante con ali aperte;
- posato non bottinante con ali socchiuse;
- posato non bottinante con ali chiuse;
- volante.

d) orario di inizio della provocazione.

e1) provocazione messa in atto da un maschio o da una femmina di *Melitaea trivia* che:

- vola lungo il percorso individuato da diversi punti dell'area di studio;
- si allontana dall'area in studio;

e2) provocazione messa in atto da un'altra specie di insetto che transita:

- genericamente sull'area di studio;
- ad una altezza dal suolo non superiore al metro ed entro un raggio di circa 1 metro da un maschio di *Melitaea trivia* potenziale reattore in posa;
- ad una altezza dal suolo non superiore al metro ed entro un raggio di oltre 1 metro da un maschio di *Melitaea trivia* potenziale reattore in posa;
- ad una altezza dal suolo intorno ai tre - quattro m.

f) reazione del maschio di *Melitaea trivia*:

- indifferenza;
- reazione debole o accenno di reazione;
- attacco immediato;
- attacco ritardato;

g) risultato:

- nulla;
- scontro con innalzamento semplice;
- scontro con innalzamento e contatto;
- scontro con innalzamenti consecutivi;
- inseguimento;
- fuga.

h) posizione finale:

- in un punto dell'area di studio;
- fuori dall'area di studio o scomparso alla vista.

i) stato finale:

- posato bottinante;
- posato non bottinante con ali aperte;
- posato non bottinante con ali socchiuse;
- posato non bottinante con ali chiuse;
- volante sull'area di studio.

Le azioni e le reazioni verranno descritte in seguito.

Come si può notare dall'elenco per ciascuna sequenza elementare è stato possibile rilevare soltanto l'orario iniziale, per non interrompere l'osservazione per guardare il cronometro, per cui le durate di posa risultano aumentate di qualche secondo, tanto è di norma la durata di una sequenza elementare, rispetto al valore reale.

L'utilizzo di una semplificazione nella descrizione degli avvenimenti, imposto dalla rapidità delle azioni, non ha comunque impedito, approfittando dei pur brevi

tempi morti, di prendere nota di fatti particolari nuovi o del ripresentarsi di comportamenti già notati. Tali integrazioni, sebbene irrilevanti dal punto di vista della frequenza con cui sono avvenute, si sono rivelate particolarmente preziose per l'analisi, la comprensione dei fenomeni e la formulazione di ipotesi interpretative.

Per caratterizzare il microclima dell'area di studio sono state effettuate misure di temperatura e di umidità dell'aria mediante uno psicrometro MB della Salmoiraghi con precisione di 0,5 °C che tuttavia permette un apprezzamento di 0,2 °C.

Le misure sono state effettuate in diversi giorni, sia all'interno che all'esterno dell'area di studio; per caratterizzare l'evoluzione termo-igrometrica del sito sono state effettuate anche alcune misure durante la notte. Nel complesso sono state effettuate circa 560 misure di temperatura.

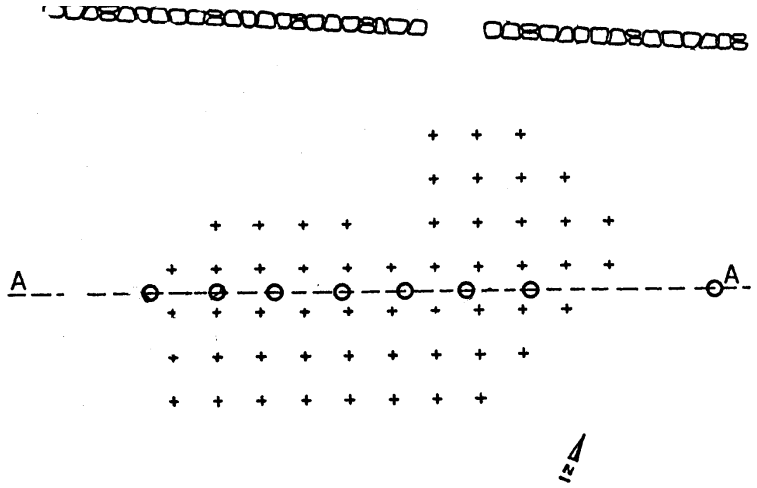


Fig. 5 - Disposizione dei punti di misura sulla cui verticale sono state effettuate le misure della temperatura e dell'umidità dell'aria alle seguenti altezze in cm dal suolo: 25, 50, 90, 140, 170 e 215.

Per ricostruire in dettaglio l'evoluzione della temperatura e dell'umidità sono state individuati 8 punti al suolo sulla cui verticale sono state effettuate 6 misure a diversa altezza da terra (fig. 5). Ogni serie completa di 48 misure è stata ripetuta in cinque orari per complessive 240 misure.

Per ovviare alla modesta precisione ed all'invasività della tecnica di misura, sono state effettuate numerose misure ed adottati accorgimenti idonei all'eliminazione degli errori sistematici. In particolare le misure relative alle verticali di due punti al suolo vicini sono state effettuate procedendo dall'alto verso il basso nell'uno ed invertendo il senso di percorrenza nell'altro.

Come si è detto i rilevamenti comportamentali sistematici sono stati effettuati nei giorni 7, 9, 12 e 13 agosto 1986 e le misure di temperatura nell'agosto del 1994. Per poter correlare i comportamenti alle temperature, durante la misura di quest'ultime si è preso attentamente nota delle variazioni di comportamento dei maschi quali ad esempio: gli orari di arrivo nel territorio, di abbandono, della assunzione di particolari posture nella posa.

Non sono state effettuate misure di irraggiamento solare ma per tenerne conto almeno in via qualitativa è stata rilevata l'evoluzione spaziale e temporale dell'ombra proiettata dalla vegetazione arborea sull'area di studio.

La diversa natura dei dati raccolti ne ha richiesto una elaborazione preliminare per poter poi procedere alla loro analisi.

Dopo aver restituito su carta il commento registrato di ciascun giorno di rilievo sono state separate le singole sequenze elementari. Le informazioni contenute nelle singole sequenze elementari sono state poi trasformate in numeri o codici numerici nel modo seguente:

a) l'orario di inizio di ciascuna sequenza elementare è stato espresso in secondi. Quando la rapidità degli avvenimenti non ne aveva consentito la registrazione, al fine di non perdere la continuità temporale degli avvenimenti, il tempo di inizio della sequenza è stato attribuito per interpolazione lineare tra i tempi di inizio delle sequenze precedente e successiva.

b) l'identità degli attori, lo stato iniziale e finale, le azioni ed il risultato sono stati trasformati in codici numerici;

c) le posizioni di posa ed i punti dei percorsi di volo sono stati trasformati in coordinate cartesiane rispetto ad un sistema di riferimento fisso.

Le osservazioni preparatorie avevano evidenziato che molto raramente il numero degli attori coinvolti era superiore a quattro, per cui la base di dati è stata organizzata in modo che ciascuna sequenza elementare, riassunta in una riga, contenesse al massimo 52 codici ed in particolare: a) il numero d'ordine della sequenza; b) l'orario d'inizio; c) i dati relativi a 4 attori integrati da ulteriori tre dati calcolati automaticamente utili alla analisi.

La trasformazione in codici è stata effettuata giacché la gran quantità di dati, da 15000 a 20000 per circa 9 ore complessive di registrazione, rendeva impensabile qualsiasi elaborazione manuale. In tal modo è stato redatto un file di circa 800 sequenze elementari, ciascuna contenuta in una riga, utilizzato poi per le successive elaborazioni automatiche.

Le misure di temperatura sono state effettuate con un solo strumento per cui, per effettuare confronti tra diversi punti nello stesso orario, si è dovuto procedere alla correzione dei valori misurati. In particolare al valore di ciascuna misura effettuata in un orario successivo a quello di confronto è stato sottratto l'incremento di temperatura dovuto al tempo intercorso tra l'orario di confronto e l'orario della misura stessa.

La correzione è pari al prodotto dell'intervallo di tempo, intercorso fra l'orario di confronto e quello della misura effettuata in un punto generico, per l'incremento della temperatura media verificatosi tra l'orario di confronto e l'orario della successiva misura effettuata nello stesso punto. Gli incrementi sono desunti dall'andamento medio della temperatura nel tempo di tutte le 240 misure effettuate (fig. 6).

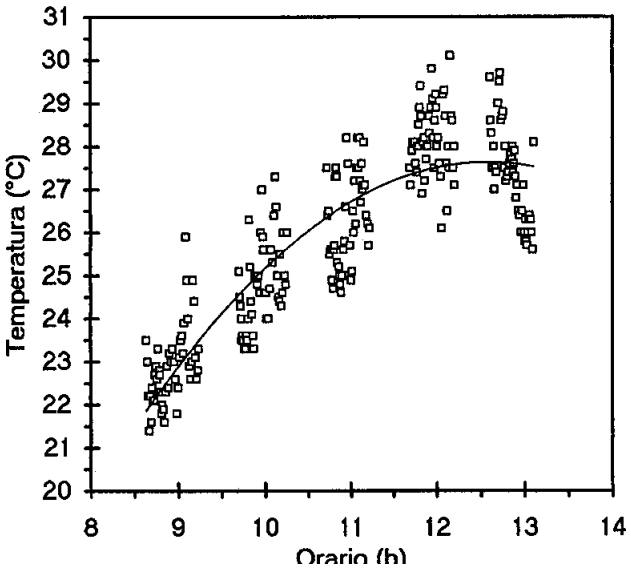


Fig. 6 - Andamento della temperatura media dell'aria nell'area di studio durante la mattinata del giorno 8 agosto 1994. Ciascuna delle cinque nubi rappresenta una serie di 48 misure effettuate lungo la sezione A-A (cfr. fig. 5).

CARATTERISTICHE DELL'AREA DI STUDIO

La Costa 'e la Jusa, il luogo ove è situata l'area di studio, è un colle calcareo la cui cima raggiunge i 1093 m di altitudine (fig. 7). Il versante ovest è ricoperto da querce che sulla sommità vengono parzialmente sostituite ed integrati a formare cordoli e siepi da aceri, carpini, noccioli ed altre specie arbustive; verso est un modesto pianoro si mantiene intorno a quota 1080 m, mentre gli altri versanti sono privi di vegetazione arborea.

Fig. 7 - Il Colle de La Costa 'e la Jusa visto da sud-est.

Sul pianoro culminale, nella zona ecotonale tra il margine della vegetazione arborea ed il prato, nelle aree intramezzate da cordoli di vegetazione arbustiva di biancospino, rosa, rovo e prugnolo, sono situate alcune aree più o meno estese, tra loro separate e ben delimitate, all'interno delle quali si concentrano i maschi di *Melitaea trivia*

I rilevamenti sistematici sono stati effettuati in un'area le cui caratteristiche meglio si prestavano alle esigenze dello studio: è situata in modo che l'osservatore, posto all'esterno, non disturbi gli attori; la leggera inclinazione del suolo verso l'osservatore ne favorisce la visione dall'alto ed inoltre, fin dalle prime osservazioni, quest'area a sud di un muretto a secco (fig. 8) era apparsa, nell'ipotesi di territorialità della specie, "occupata da un residente dominante" o, se si vuole, con "dimensioni e caratteristiche tali da configurarsi come un unico territorio". Nel seguito preciseremo meglio tali affermazioni.

Fig. 8 - L'area di studio vista da sud-est in agosto.

Nelle altre aree, poste anche in altre stazioni di concentrazione dei maschi, sono state effettuate alcune misure di controllo e sono stati rilevati tutti i dati ecologici per delinearne le caratteristiche comuni.

L'area di studio è di circa 200 m^2 con dimensioni pari a circa 12 m nella direzione NS e 16 m nella EO; ha una pendenza media verso Sud-Est del 18 % circa e, nella parte medio - alta verso ovest, vi è un'area meno acclive di qualche metro quadrato. Il calcare del substrato affiora soltanto in un piccolo settore, a valle dell'area pianeggiante, mentre tutto il resto è coperto da una robusta cotica erbosa. Ad ovest è delimitata da querce ed aceri, a nord da un muretto a secco di 70 - 80 cm di altezza, mentre gli altri due lati non presentano alcuna demarcazione arborea o arbustiva rispetto al prato antistante (fig. 8).

Dal punto di vista geomorfologico il confronto con altre aree in cui avviene la concentrazione dei maschi di *Melitaea trivia* ha messo in evidenza alcune caratteristiche comuni ed in particolare:

a) tutte le aree sono collocate presso o sulla sommità di un rilievo. Nessuna importanza ha l'andamento topografico del territorio, che può essere sia più o meno

inclinato che del tutto pianeggiante, né l'affioramento della roccia calcarea dalla cotica erbosa;
b) in tutte le aree sul confine ovest troviamo una barriera costituita da alberi, siepi, spuntoni di roccia ed in qualche caso anche da abitazioni, che nella tarda mattinata mette in ombra il territorio.

L'aspetto della vegetazione varia ovviamente con le stagioni ma durante la fenosi di *Melitaea trivia* nell'area sono identificabili alcune zone omogenee dal punto di vista strutturale ed in particolare per l'altezza del manto erboso. I limiti di tali zone, illustrati in figura 9, verranno riportati nel seguito in tutte le piante che illustrano il territorio.

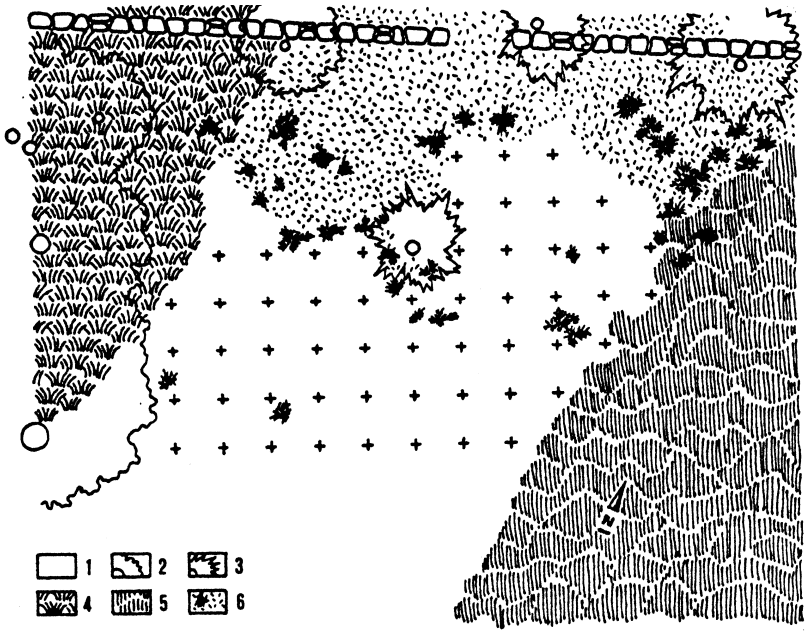


Fig. 9 - Morfologia della vegetazione dell'area di studio: 1) erbe basse h= 10-20 cm; 2) tronco e chioma degli alberi; 3) chioma dei principali arbusti; 4) erbe alte h= 30-40 cm; 5) erbe alte h= 50-100 cm; 6) erbe alte con piccoli arbusti.

Nel giugno, durante la prima generazione, la zona ad ovest a ridosso degli alberi è occupata da una fitta coltre erbacea alta 30-40 cm. A nord, lungo il muretto a secco, vi sono numerose piante di prugnolo di 40 - 60 cm di altezza che formano un doppio arco chiudendo parzialmente l'area anche ad est; le due anse dell'arco sono separate visivamente da una rosa canina. Raramente accade che la specie si posi sugli arbusti o, quando l'erba tra un prugnolo e l'altro è coricata, in terra. A sud la vegetazione erbacea si infittisce e si alza bruscamente e le spighe, alte da 50 a 100 cm, occupano un'ampia area del prato antistante.

All'interno della cornice così delimitata dalle aree suddette la vegetazione erbacea è decisamente più bassa ed emerge da un tappeto di muschio per 10 - 20 cm di altezza. In giugno essa forma uno strato fitto e rigoglioso costituito da varie specie, da cui emergono rade graminacee più alte le cui spighe raggiungono i 40 - 50 cm di altezza. L'area a vegetazione più bassa si estende a sud fino ad un cordolo di aceri. Quasi tutte le posizioni di posa dei maschi di *Melitaea trivia*, ed in particolare

tutte quelle registrate durante i rilievi, sono situate in una porzione ben delimitata di tale area.

In agosto l'area appare mutata radicalmente giacché la siccità, tipica del periodo, conferisce all'insieme un aspetto arido e brullo, ma non cambiano tuttavia gli elementi morfologici dei diversi settori ed in particolare l'altezza della vegetazione pur secca. In tutta l'area esterna, ed in alcuni territori anche all'interno, sono cresciute ed ormai in fiore varie piante di *Eryngium amethystinum* L., i cui fiori sono frequentemente bottinati da *Melitaea trivia*, che tuttavia non mutano la struttura d'insieme.

In alcuni anni l'area a vegetazione bassa appare in agosto quasi del tutto priva di vegetazione erbacea ed i radi steli secchi emergono dallo strato di muschio completamente bruno per l'aridità.

Un esame a larga scala nei dintorni mostra come nelle aree circostanti il motivo morfologico della vegetazione si ripeta e in particolare come il prato immediatamente ad est sia composto da un alternarsi di aree ad erbe alte e basse.

Il confronto con le altre stazioni mostra che i maschi, pur variando le specie vegetali, si concentrano sempre in aree a vegetazione erbacea bassa.

Due di esse sono vicine ai giardini di due abitazioni in cui l'erba è mantenuta bassa tramite falciatura. E' interessante notare che seppur raramente anche tali aree sono state occupate dai maschi. Il fenomeno, come vedremo successivamente, può interessare anche piccole aree, sempre vicine al margine di aree "naturali" di concentrazione, determinate dal calpestio di persone o animali.

Si può pertanto concludere che le specie botaniche presenti nelle aree non hanno alcuna importanza nel determinare l'attrazione dei maschi di *Melitaea trivia*, mentre assolutamente necessaria si dimostra la presenza di erbe basse.

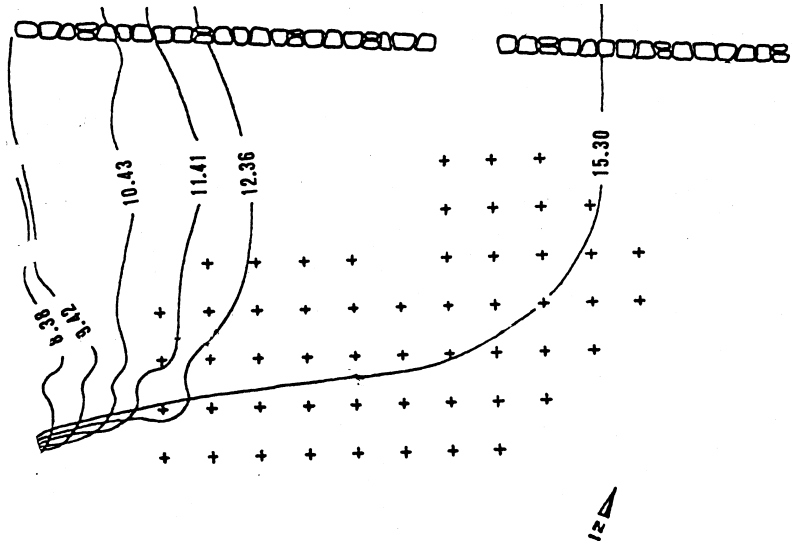


Fig. 10 - Evoluzione dell'area ombreggiata nelle diverse ore della mattinata del giorno 12 agosto 1994. Sono evidenziati i profili dell'ombra, della chioma degli alberi posti sul confine ovest, che invade progressivamente l'area di studio da ovest verso est.

La presenza, riscontrata solo in alcuni territori, di qualche pianta di verbasco, e di eringio, pianta molto bottinata dagli adulti pare del tutto casuale giacché tali

specie vegetali sono ovunque più o meno diffuse. Possiamo pertanto escludere con certezza la motivazione alimentare della concentrazione della specie.

L'area fin dalle prime ore del mattino è totalmente in pieno sole, giacché soltanto verso ovest si trovano alberi o altri ostacoli che potrebbero metterla in ombra. Nella figura 10 ne è illustrata, per orari diversi del 12 agosto, l'occupazione progressiva da parte dell'ombra proiettata dagli alberi posti al margine ovest: alle ore 9 il limite dell'ombra è alla base del tronco degli alberi sul confine ovest, quindi progressivamente trasla verso est ed alle ore 15 e 30' circa il 50% dell'area con i picchetti è ombreggiata.

Sulla base di 240 misure di temperatura, effettuate in diversi orari secondo lo schema già illustrato, è stata ricostruita l'evoluzione spazio-temporale della temperatura e dell'umidità del giorno 8 agosto 1994 nella sezione di misura.

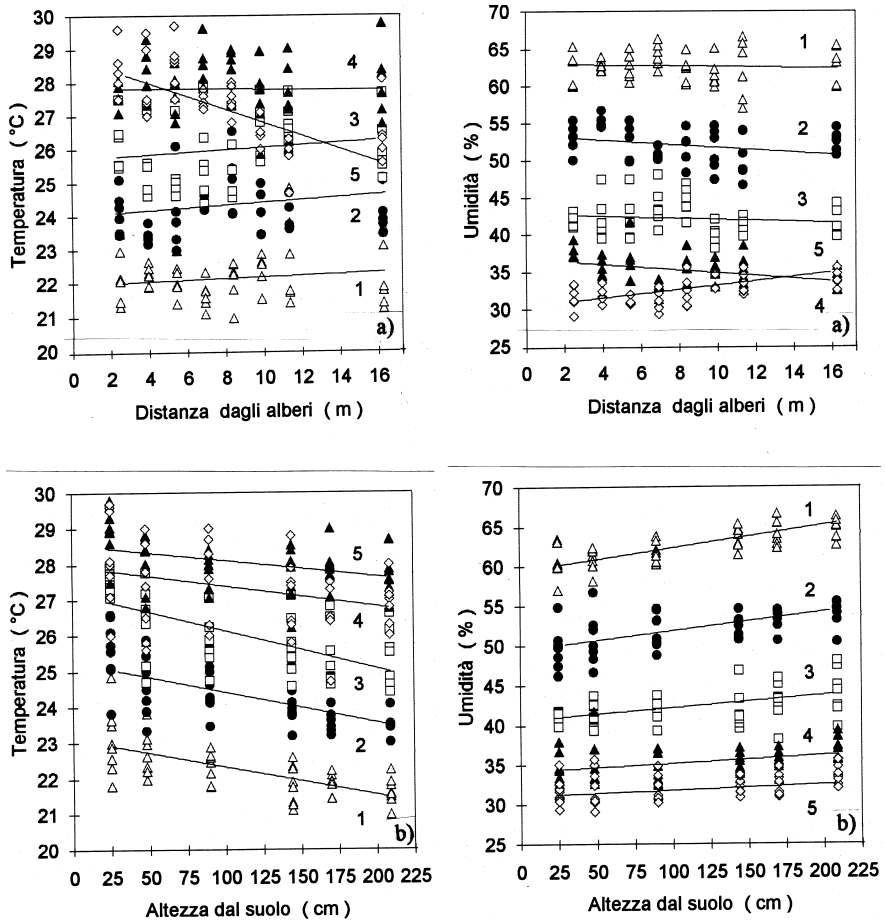


Fig. 11 - Andamenti della temperatura e dell'umidità media dell'aria nel territorio: a) all'aumentare della distanza dagli alberi lungo l'allineamento A-A (cfr. fig. 5); b) all'aumentare dell'altezza dal suolo. (I numeri da 1 a 5 rappresentano una serie di 48 misure e si riferiscono ai 5 orari di misura: 1 = 8.38; 2 = 9.42; 3 = 10.43; 4 = 11.41; 5 = 12.36)

Nella figura 11 sono evidenziati gli andamenti lineari medi, tra le diverse altezze di misura, della temperatura e dell'umidità dell'aria lungo l'allineamento nei

diversi orari. In ascissa è riportata la distanza da un punto fisso presso gli alberi posti sul confine ovest.

Possiamo notare che per gran parte della mattinata la temperatura media aumenta all'aumentare della distanza dagli alberi e quindi quella dei punti al margine ed all'esterno dell'area di posa è maggiore; il fatto è vero anche se ci si riferisce agli andamenti relativi alle temperature di ciascuna altezza di misura dal suolo. La differenza tra l'esterno e l'interno dell'area di posa dei maschi diminuisce intorno alle ore 11 40' ed alle ore 12 36' la temperatura all'esterno è nettamente inferiore.

L'umidità dell'aria ha un andamento inverso: i punti più vicini agli alberi mantengono una umidità maggiore o uguale a quella esterna ed alle 12 36' la situazione è invertita (fig. 11). Il valore è più elevato presso gli alberi ove, per la minor esposizione ai raggi solari dovuta all'ombra pomeridiana, la temperatura al mattino è più bassa. Man mano che il sole si alza l'irraggiamento porta ad un'umidità dell'aria maggiore nella zona ad erbe basse che non in quella delle erbe alte; la coltre delle prime infatti è meno idonea a trattenere l'umidità notturna e la perde più rapidamente, determinando un gradiente temporale della temperatura più elevato che non all'esterno del territorio.

Con l'aumentare della altezza dal suolo (fig. 11) la temperatura diminuisce in ogni orario e con il passare del tempo la differenza di temperatura tra le diverse altezze diminuisce. Il gradiente, inverso, è meno accentuato per l'umidità (fig. 11).

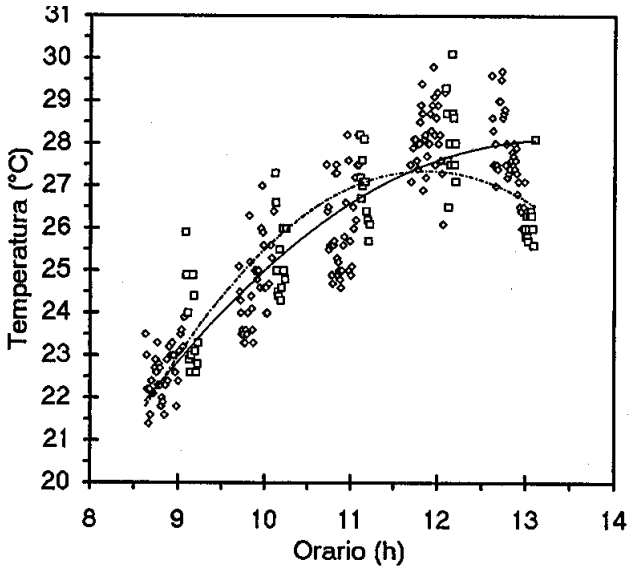


Fig. 12 - Evoluzione della temperatura durante la mattinata: 1) con tratto intero all'interno dell'area di posa (territorio); 2) con tratto discontinuo all'esterno dell'area di posa.

Nella figura 12 sono evidenziati gli andamenti delle temperature nel tempo all'interno ed all'esterno dell'area di posa.

Il valore medio, relativo a tutte le altezze dal suolo, della temperatura all'interno dell'area di posa alle ore 8 38' è circa 22 °C e cresce monotonamente, con gradiente decrescente, fino a raggiungere circa 28 °C intorno alle ore 12 45'. I valori della temperatura misurati a 25 cm di altezza variano da 21,8 a 29,8 °C, mentre quelli misurati a 220 cm dal suolo variano da 21,4 a 28,7 °C; mediamente la differenza di

temperatura tra le due quote minima e massima di misura, 25 cm e 220 cm, varia da 0,5 a circa 2 °C, mentre tra le misure della stessa serie si mantiene intorno ai 2 °C.

Anche nei punti all'esterno dell'area di posa la temperatura media cresce inizialmente con andamento analogo, ma raggiunto il suo massimo, circa 27 °C, intorno alle ore 12 inizia a scendere.

Confrontando i due andamenti si rileva che dalle ore 8 45' alle 11 45' circa la temperatura media all'interno dell'area di posa è inferiore a quella dei due punti esterni: uno presso il margine del territorio e l'altro a qualche metro di distanza. Questo fenomeno, su cui ritorneremo nel seguito prendendo in considerazione anche altre misure in un arco temporale maggiore, ha una importanza particolare.

Anche l'andamento dell'umidità dell'aria presenta caratteristiche analoghe ma inverse.

I TERRITORI ED IL TRONO

In letteratura con il termine territorio viene definita qualsiasi area difesa (Palanza in Mainardi, 1992), più precisamente un'area relativamente stabile, occupata più o meno esclusivamente da un animale o da un gruppo di animali, e difesa contro gli intrusi, di norma conspecifici, sia mediante comportamenti agonistici sia tramite segnali di possesso. I territori vengono classificati in base alle risorse difese che possono essere utili alla sopravvivenza degli individui, ad esempio alimentari, di ricovero o riproduttive (Beani in Mainardi, 1992).

Come verrà dimostrato successivamente, *Melitaea trivia* non difende alcuna risorsa, anzi il suo comportamento non è difensivo: le sue azioni non sono aggressioni né tendono ad allontanare alcuno dal territorio. Il suo è un comportamento di corteggiamento che, se tutte le azioni della sequenza nuziale vengono completate, si conclude con l'accoppiamento. Tutta la sequenza è condizionata dalla termoregolazione corporea e gli esiti del corteggiamento sono fortemente influenzati dalle condizioni microclimatiche.

Alla luce delle anticipazioni precedenti useremo i seguenti termini: territorio di corteggiamento (nel seguito semplicemente territorio) e trono. Nel caso particolare di *Melitaea trivia* per territorio intendiamo una area, o più propriamente uno spazio aereo, che risponde alle seguenti caratteristiche:

1) in esso possiamo trovare uno o più maschi presenti per periodi di tempo più o meno lunghi;

2) l'ingresso di un maschio in volo o, come vedremo di una qualsiasi entità, nello spazio aereo del territorio, suscita una reazione dei maschi presenti nel territorio se questi sono "nelle condizioni idonee";

2) sebbene i maschi possano posarsi anche in altri punti del territorio in esso esiste un punto di posa più o meno ampio, che chiameremo trono, ambìto dai maschi residenti;

E quindi due aree appartengono a territori diversi se una entità vola nell'una e viene avvistata dai maschi in condizioni idonee presenti nell'altra, non suscita in essi alcuna reazione.

Per delimitare l'area d'indagine in modo che contenesse interamente almeno un territorio, durante le osservazioni preliminari si è posta particolare attenzione a quei comportamenti che ne potessero segnalare punti di confine. Di immediato

interesse sono apparsi i comportamenti dei maschi presenti nel territorio, che come vedremo possono essere più d'uno, in relazione all'ingresso ed all'uscita dall'area di un attore.

Quando un insetto si avvicina dall'esterno provoca la reazione dei residenti soltanto nell'istante in cui entra nel territorio, per cui la posizione dell'intruso nell'istante in cui il residente inizia la sua reazione rappresenta un punto del confine. Senza attendere l'arrivo di un intruso la individuazione dei confini può essere fatta semplicemente lanciando dei sassolini.

Analogamente quando un insetto inseguito lascia il territorio, il residente desiste dall'inseguimento nel momento in cui il primo valica il confine. Ciò presuppone che il residente sia in grado di riconoscere da lontano, e quindi visivamente, il confine del territorio. E' noto che diversi insetti, in particolare tra gli imenotteri, sappiano riconoscere i luoghi sulla base di alcune caratteristiche morfologiche, ma nel caso in studio non tutti i confini appaiono, ai nostri occhi, individuabili sulla base della morfologia.

Talvolta il residente, pur proseguendo l'azione di inseguimento, quando giunge al confine del territorio torna indietro o si posa vicino ad esso: anche in tale caso il punto in cui il residente arresta l'azione è un punto di confine del territorio.

Lunghe e ripetute osservazioni hanno permesso di individuare le zone di confine ove i citati avvenimenti accadevano e che delimitano il territorio ad est ed a sud.

Sul lato ovest il territorio è delimitato dagli alberi mentre sul lato nord un muretto a secco lo separa da un altro territorio.

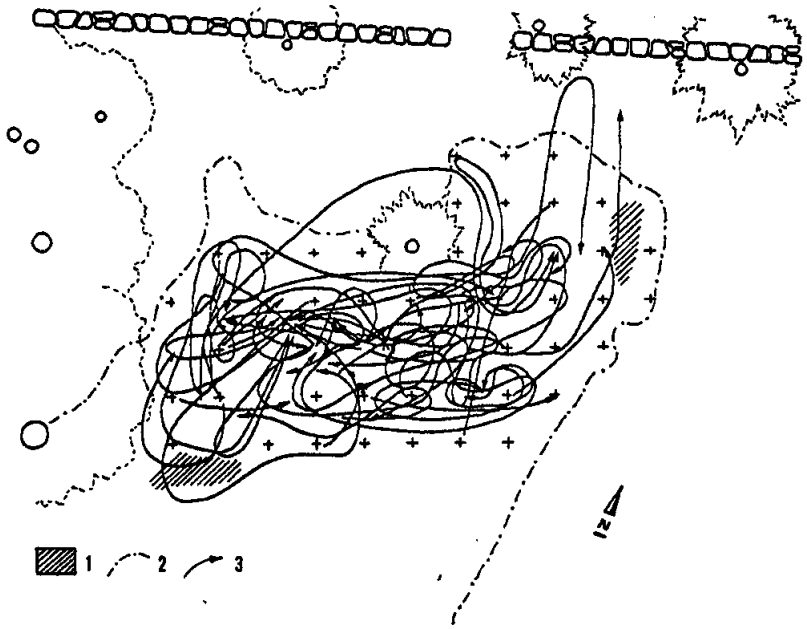


Fig. 13 - Percorsi dei voli indisturbati dei maschi di *Melitaea trivia*. Sono evidenziati: 1) zone di confine del territorio; 2) profilo delle erbe alte (cfr. fig. 9); 3) percorsi di volo orientati verso la posizione di posa finale.

Che le aree sui due lati del muretto appartengano a territori diversi è dimostrato dalla mancanza assoluta di reazione dei residenti dell'una alle evoluzioni

effettuate nello spazio aereo dell'altro territorio e viceversa, mentre questi reagivano ad ogni intrusione nella propria area.

La validità dei punti di confine individuati sulla base di semplici osservazioni è evidenziata anche dai percorsi di volo indisturbato e dalle posizioni di posa dei maschi che hanno permesso di delimitare in modo preciso il territorio. Nella figura 13 sono riportati alcuni percorsi di volo dei maschi; il rilievo, effettuato per punti, fornisce in realtà delle linee spezzate che, per maggior chiarezza della figura, sono state arrotondate e, se sovrapposte, sono state leggermente sfalsate. Tra i numerosissimi percorsi, sono stati rappresentati soltanto quelli completamente indisturbati, cioè quelli che i maschi hanno effettuato in assenza di provocazioni e durante i quali non si è verificato alcun attacco da parte di altri maschi. Si può facilmente rilevare che l'area dei percorsi coincide con quella delimitata e che inoltre molti dei percorsi, una volta raggiunto il bordo del territorio rientrano in esso e talora portano alla stessa zona o punto di partenza.

In altre specie a questo tipo di voli è stata attribuita una funzione di ricerca del partner nel territorio o di difesa e pertanto vengono detti di pattugliamento; in *Melitaea trivia* essi non hanno alcuna funzione di ricerca o di difesa e nel seguito li chiameremo voli di raffreddamento in quanto finalizzati alla regolazione della temperatura corporea.

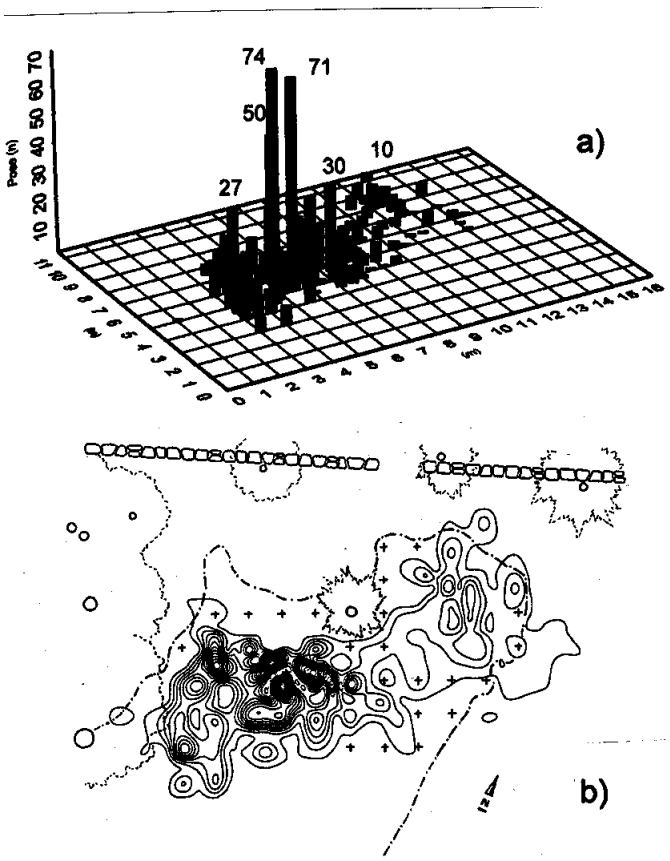


Fig. 14 - Distribuzione delle pose nel territorio, di cui sono evidenziati alcuni aspetti morfologici (cfr. fig. 9) di tutti i quattro giorni di rilievo: a) in tre dimensioni; b) in pianta mediante curve isovalore (il valore minore è 1).

Nelle figure 14a e 14b è riportata la distribuzione delle 1031 pose registrate nei quattro giorni di rilievo, rispettivamente in tre dimensioni e mediante curve isovalore. E' evidente come anche l'inviluppo delle pose rilevate nei quattro giorni confermi nuovamente i confini del territorio. Oltre a ciò rileviamo che soltanto qualche posizione di posa è nelle zone ad erbe alte, il cui bordo costituisce di fatto un confine del territorio. Possiamo anche notare che verso sud il confine del territorio non corrisponde ad un limite fisico evidente giacché oltre esso le erbe si mantengono ancora basse; infatti, come si è già sottolineato, che le erbe siano basse è condizione necessaria ma non sufficiente. Il confine del territorio nell'ambito delle erbe basse è individuabile sulla base della evoluzione dell'ombra. Osservando le figure 8 e 9 possiamo notare che verso est soltanto in una parte del confine dell'area ad erbe basse si trovano degli alberi. In ragione di ciò l'ombra occupa durante la mattinata soltanto una parte dell'area ad erbe basse ed in particolare quella che all'incirca coincide con il territorio. Non sfugge certamente che la minor esposizione al sole del territorio durante la giornata abbia delle ripercussioni sia sulla temperatura sia sull'umidità locale e da ciò può derivare il meccanismo di orientamento dei maschi verso i territori.

Anche per la identificazione dello spazio territoriale aereo si è posta attenzione alle quote di ingresso degli intrusi alle quali si manifestava la reazione dei residenti.

Melitaea trivia entra nel territorio volando sempre in basso, talora radente al suolo e comunque sempre entro 70 - 80 cm di altezza dal suolo. Anche la maggior parte delle altre specie di lepidotteri vola più o meno entro la medesima quota. Alcune specie volano invece anche a quote più elevate. Le reazioni dei maschi al volo di *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758) ci permettono di fissare a 3 - 4 metri di altezza dal suolo il confine superiore dello spazio territoriale aereo.

Il trono è l'area di posa del territorio più ambita dai maschi. Essa è identificabile dal numero delle pose di tutti i maschi ed il maschio che si posa più volte sul trono, o si mantiene a minor distanza da esso, è anche il maschio che resta più a lungo nel territorio.

Nella figura 14 è illustrata la distribuzione nel territorio del numero di pose dei maschi nei quattro giorni di registrazione, dalle quali si può chiaramente identificare la posizione del trono. Tale posizione nei diversi giorni di rilievo (fig. 15) si trova sempre all'interno di un'area di alcuni m^2. Possiamo altresì notare che il numero di pose nei diversi giorni cambia sensibilmente. Il fatto è dipeso dal clima: tra il 9 ed il 12 agosto vi furono infatti dei temporali il cui riflesso sull'attività della specie è del tutto evidente; il 12 vi fu una limitata attività che crebbe ulteriormente di intensità il 13 agosto.

Confrontando le distribuzioni delle pose notiamo altresì che nei due giorni dopo il temporale ad ovest vi è una seconda zona di concentrazione, meno importante del trono, ma del tutto evidente. La presenza di tale zona è evidente anche nei giorni precedenti il temporale, anche se il numero di pose è decisamente inferiore. Commenteremo il fatto successivamente ricordando soltanto che (figg. 8 e 9) l'intervisione tra questa seconda area ed il trono è parzialmente ostacolata da una pianta di rosa.

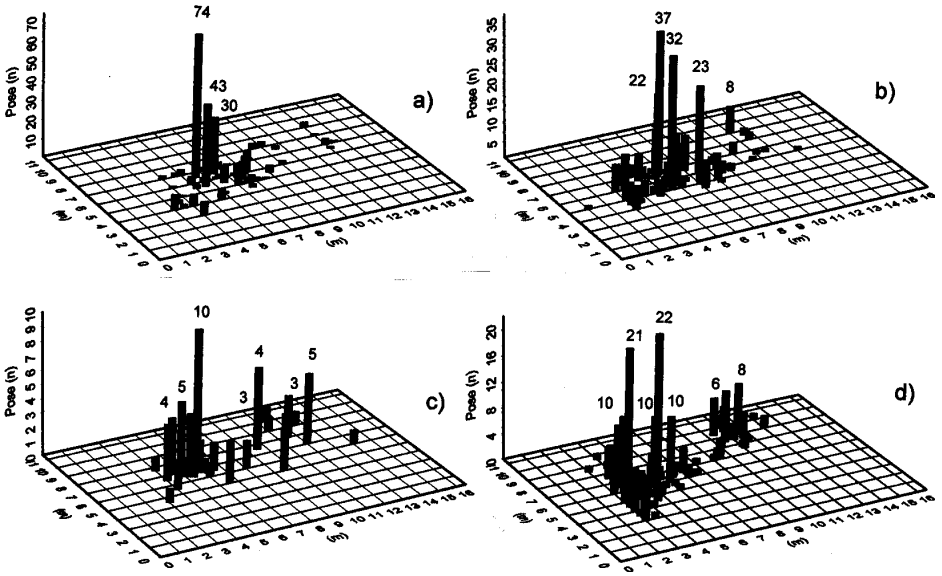


Fig. 15 - Distribuzione delle pose nel territorio in ciascun giorno di rilievo: a) 7 agosto 1986; b) 9 agosto 1986; c) 12 agosto 1986; d) 13 agosto 1986. Sono evidenziati i valori maggiori del numero di pose.

Sin dalle prime osservazioni del 1984 ed in tutti gli anni a seguire la posizione del trono, nella seconda generazione, è rimasta costante.

Per evidenziare le caratteristiche del trono sono state condotte osservazioni in diversi territori nelle varie stazioni di ritrovamento della specie. I troni presentano caratteristiche fisiche e morfologiche assai diverse e tutto lascia supporre che l'unico aspetto comune sia un buon dominio visivo del territorio. Nel territorio in studio, posto in lieve pendenza, il trono è nella parte più alta; nel territorio al di là del muretto a secco, completamente pianeggiante, il trono è al centro dell'area ed il posatoio è sempre su alte spighe isolate.

Oltre che dal numero di pose la pulsione verso la conquista del trono è decisamente evidente nei maschi solitari che, se indisturbati, all'inizio della mattinata effettuano pose progressive via via più vicine ad esso. Tale avvicinamento progressivo potrebbe suggerire che il maschio migliori per tentativi, di posa in posa, il controllo visivo del territorio, ma ciò non è provato. Accade infatti che, a mattinata inoltrata, maschi che non hanno mai visitato il territorio, si vadano a posare direttamente sul trono.

I territori precedentemente individuati sulla base delle osservazioni della seconda generazione di *Melitaea trivia*, che possiamo definire permanenti, sono stabili nel tempo e nello spazio.

Si è già rilevata precedentemente l'esistenza di una seconda area di concentrazione delle pose T1 all'interno del territorio permanente P1 (fig. 2), più evidente il 13 agosto (fig. 15d). Le pose in tale area avvengono soltanto in alcuni momenti della mattinata, sempre all'inizio e quasi mai contemporaneamente con le pose nel trono del territorio. Di fatto anche questa areola è un trono cui compete un territorio di piccole dimensioni. L'insediarsi dei maschi in tale territorio, che possiamo definire temporaneo, è dovuto al parziale isolamento visivo dell'area rispetto al territorio principale per la presenza della rosa.

All'inizio della mattinata, quando nessun maschio si è ancora impossessato del trono principale, accade che i maschi combattano per il possesso del secondo. Il fatto avviene talvolta anche durante la mattinata ma il possesso tuttavia dura poco tempo giacché non appena il maschio che lo occupa si muove viene avvistato ed aggredito dai residenti del territorio permanente che, possono essere più d'uno e posati in diversi punti.

Negli ultimi anni l'area del territorio temporaneo è stata invasa dai prugnoli e ha perduto in parte le sue prerogative territoriali.

Un fenomeno analogo, ma non all'interno di un territorio, è stato notato nelle aree prossime all'altro territorio, P2 di figura 2, posto al di là del muretto a secco. Quando, a causa del calpestio, le erbe vengono atterrate si creano areole marginali al territorio permanente, come le T2 di figura 2, caratterizzate da erbe morfologicamente basse ed in condizioni di isolamento visivo, nelle quali i maschi si possono insediare temporaneamente, occupando dei territori che diremo marginali.

Non siamo però certi che le aree di posa temporanee e marginali rappresentino dei veri e propri territori, giacché la loro occupazione da parte dei maschi è abbastanza breve. E' possibile che si tratti semplicemente di aree più calde all'inizio della mattinata rispetto ai territori permanenti, dal momento che si trovano al loro margine. In esse i maschi possono riscaldarsi più rapidamente e da esse, pur reagendo agli invasori, partono verso il territorio permanente per contenderne ai residenti il possesso. E' da sottolineare che il fenomeno è temporaneo ed avviene soltanto presso i territori permanenti.

Le osservazioni effettuate sulla prima generazione ci permettono però di aggiungere qualche notazione.

Si è notato che nel giugno il territorio permanente estivo P1 è diviso nettamente in due territori P3 e P4 (fig. 2b) e la distinzione si mantiene per tutta la mattinata; il trono del territorio P3 è lo stesso del T1 estivo mentre il trono di P4 non coincide con quello del territorio permanente P1 ma si trova più a sud-est. L'analisi della struttura erbacea mostra che la zona del trono del territorio permanente estivo P1 è occupata da erbe alte, contrariamente a quando accade nell'agosto, confermando che la condizione di erba bassa è necessaria.

Si è altresì notato che i maschi della prima generazione, che dedicano più tempo al riscaldamento ed anche alla nutrizione, appaiono meno reattivi. A questo riguardo si può ritenere che nella prima generazione, essendo la temperatura dell'aria più bassa, siano richiesti tempi di riscaldamento più lunghi ed i maschi riescano a "governare" territori più piccoli. I tempi di riscaldamento sono diversi a causa del minor valore della temperatura corporea all'inizio del riscaldamento, determinato dal maggior raffreddamento durante il volo, e non per l'irraggiamento solare. Infatti in giugno ed in agosto, periodi simmetrici rispetto al solstizio d'estate, l'irraggiamento solare è uguale. Che le due generazioni di *Melitaea trivia*, specie il cui comportamento è fortemente condizionato dal sole, avvengano in periodi con medesimo irraggiamento solare forse non è casuale.

CONDIZIONI TERMO-IGROMETRICHE DI ATTIVITÀ DI *MELITAEA TRIVIA*

La specie frequenta i territori prevalentemente nella mattinata e talora anche nel primo pomeriggio ma, benché in pieno periodo di fenosi, non accade soltanto che l'orario vari, ma che in alcuni giorni gli individui non si presentino affatto. Questa

constatazione ha indotto a verificare, attraverso l'analisi delle misure di temperatura ed umidità relativa dell'aria effettuate, le condizioni termo-igrometriche dell'aria necessarie per l'attività di *Melitaea trivia*.

Nella figura 16 sono illustrati alcuni climogrammi, ove sono rappresentate le coppie di valori di umidità e temperatura dell'aria misurati.

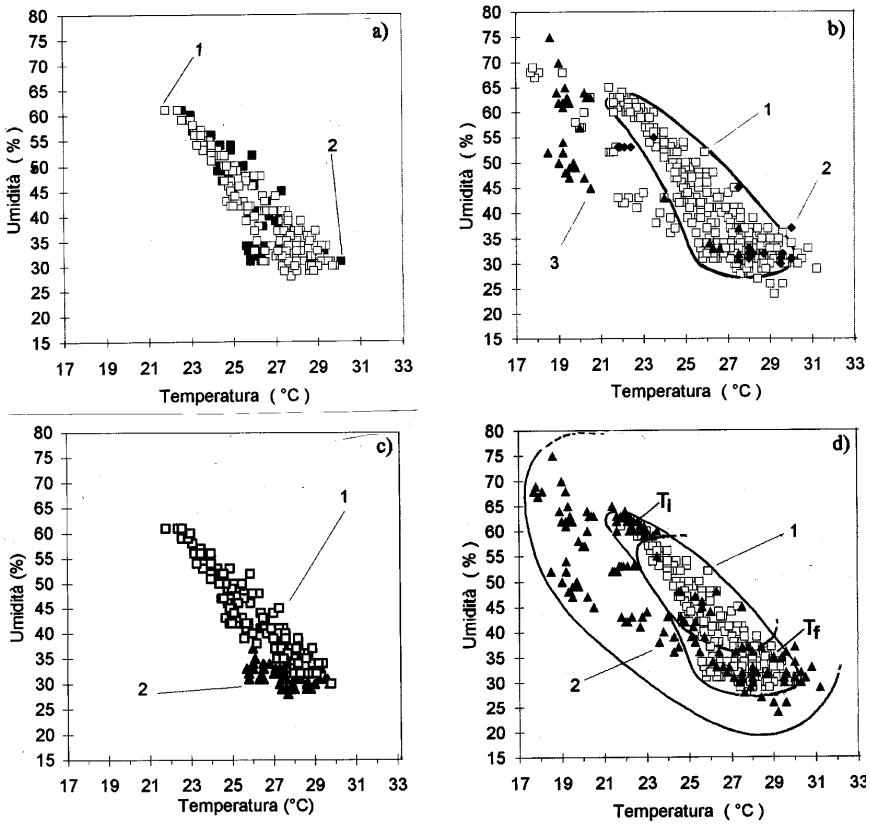


Fig. 16 - Condizioni microclimatiche del territorio durante le presenze, le assenze, i comportamenti e le posture assunte dai maschi:

a) misure mentre *Melitaea trivia* è presente nel territorio: 1) misure all'interno del territorio; 2) misure all'esterno del territorio.

b) tutte le misure: 1) dalle ore 7 alle ore 15 30'; 2) dalle 15 30' alle 19 30'; 3) dalle 19 30' alle 7 del giorno seguente. E' delimitata l'area delle misure effettuate mentre *Melitaea trivia* era presente nel territorio.

c) misure all'interno del territorio con *Melitaea trivia* presente: 1) misure effettuate mentre i maschi avevano comportamento aggressivo ed ali aperte; 2) con comportamento meno aggressivo ed ali prevalentemente chiuse.

d) tutte le misure: 1) mentre *Melitaea trivia* era presente; 2) con *Melitaea trivia* assente. Sono delimitate: l'area a forma di " C ", che racchiude le condizioni di assenza; l'area di presenza; le aree T_i e T_f, rispettivamente del transitorio iniziale e del transitorio finale, intersezione delle aree precedenti.

Nella figura 16a sono rappresentate, indipendentemente dall'altezza dal suolo e dall'orario, le misure effettuate sia all'esterno che all'interno del territorio mentre i maschi erano presenti nel territorio. Si può notare che oltre i 30 °C di temperatura dell'aria e per valori di umidità inferiori al 27 %, nonché per umidità superiori al

60% e temperature inferiori ai 22 °C circa *Melitaea trivia* non è presente nel territorio. I valori limite sono stati verificati con misure anche negli anni successivi sia nel territorio in esame che in altri territori. I punti rappresentativi, sia delle misure interne che esterne al territorio, ricadono nella medesima area del diagramma che appare ben caratterizzata e continua.

L'area del climogramma individuata rappresenta pertanto il campo termo-igrometrico di attività territoriale, e forse di attività in generale, di *Melitaea trivia*.

Si può notare che i punti rappresentativi delle misure effettuate all'esterno ed all'interno del territorio appartengono al medesimo campo di valori e pertanto la specie non riconosce il territorio in base al valore della temperatura. Vedremo che esso riconosce il territorio in un certo orario in base alla differenza di temperatura tra interno ed esterno, ma non è da escludere che concorrano anche altri fattori soprattutto quando la differenza di temperatura con il salire del sole si attenua.

Nella figura 16b sono indicate tutte le misure effettuate all'interno del territorio indipendentemente dall'altezza dal suolo, dall'orario e dalla presenza della specie. Con diverso simbolo sono indicate le misure effettuate durante la mattinata, dalle ore 7 alle 15 30', da quando il territorio è totalmente soleggiato fino a quando è totalmente in ombra, dalle 15 30' alle 19 30', con il territorio totalmente in ombra e quelle serali e notturne, dalle 19 30' alle 7 del mattino. Nel diagramma è anche delimitato il campo termo-igrometrico di attività di *Melitaea trivia* precedentemente definito.

Si può notare che:

a) tutti i punti rappresentativi di misure in presenza della specie nel territorio riferiscono a misure antimeridiane e quindi con il territorio, ed il trono in particolare, esposto al sole;

b) alcuni punti di misure antimeridiane sono fuori dal campo di attività della specie: si tratta di valori misurati all'inizio della mattinata quando la temperatura dell'aria è bassa, tenuto conto del valore dell'umidità, ed alla fine della mattinata con il territorio ed il trono in particolare ormai in ombra;

c) in altri orari della giornata, sia pomeridiani che notturni, nel territorio vi sono condizioni termo-igrometriche che rientrano nel campo di attività, ma la specie non frequenta il territorio evidentemente per l'assenza di irraggiamento solare che si conferma determinante nel riscaldamento degli individui durante l'attività territoriale.

Nel diagramma di figura 16c sono riportate le misure effettuate all'interno del territorio mentre *Melitaea trivia* era in esso presente. I punti sono differenziati in base al comportamento dei maschi; nella zona inferiore si ritrovano i valori misurati nel periodo finale della mattinata, mentre i maschi mostravano un comportamento, che diremo di abbandono, caratterizzato da minor aggressività, da posture ad ali chiuse e da voli in qualche modo anomali e disordinati rispetto allo standard. Si può notare che il comportamento di abbandono compare ad una umidità intorno al 37% e poi diviene sempre più frequente al di sotto del 35 %.

Nel diagramma di figura 16d sono evidenziate un'area a forma di "C", comprendente gran parte dei casi di assenza dei maschi, ed il campo termo-igrometrico di attività della specie; si può notare che le due aree all'estremo inferiore ed all'estremo superiore si intersecano individuando due campi Ti e Tf, che diremo rispettivamente di transitorio iniziale e finale.

La zona del transitorio iniziale comprende misure effettuate all'inizio dell'attività, intorno alle ore 9 dell'8 agosto 1994 ed è caratterizzata da una incostanza

della presenza di *Melitaea trivia* e da azioni poco aggressive; presenta temperature variabili da 22 a 24 °C e ad umidità dell'aria dal 58 ad oltre il 60 %. In tale periodo accade che i maschi si posino a terra, e, come osservato in altre stazioni nella prima generazione, che poggino il bordo delle ali sulla roccia affiorante.

La zona del transitorio finale è compresa tra valori di temperatura dell'aria da 25 a 30 °C e di umidità tra il 27 ed il 37 % e rappresenta chiaramente un campo di valori di incostanza della presenza di *Melitaea trivia*; in essa infatti sono contenuti anche diversi casi di assenza in ore del mattino (fig. 16b). Nell'area delle presenze (fig. 16d) si ritrovano anche punti di assenza. Il fatto non deve stupire giacché, mentre i punti di presenza sono significativi, punti di assenza temporanea dei maschi dal territorio sono sempre possibili anche durante l'attività territoriale.

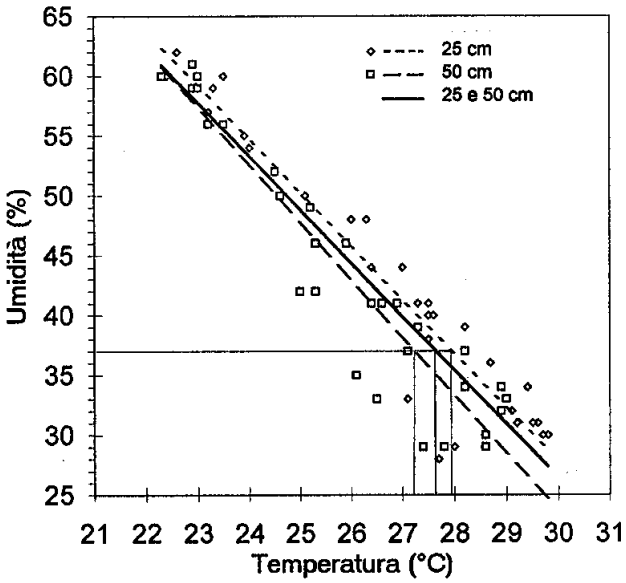


Fig. 17 - Condizioni microclimatiche all'altezza dei posatoi rilevate mentre *Melitaea trivia* era presente nel territorio. Sono indicati : i valori all'altezza di 25 e di 50 cm dal suolo con i relativi andamenti medi; l'andamento medio di tutti i valori (25 e 50 cm); il campo di temperatura media corrispondente al valore di umidità 37 %.

Nella figura 17 sono riportati gli andamenti medi dei punti del climogramma rilevati nello spazio aereo contenente le possibili posizioni di posa, ovvero a 25 cm ed a 60 cm dal suolo, e l'andamento medio di tutte le misure mentre la specie era presente nel territorio. Possiamo vedere che in corrispondenza del 37 % di umidità, valore cui comincia ad apparire il comportamento di abbandono, la temperatura media dell'aria alla quota dei posatoi si colloca tra 27 e 28 °C. Tali valori rappresentano pertanto le temperature dell'aria alle quali i maschi in posa iniziano a modificare il loro comportamento.

I MECCANISMI DI RICERCA E DI PERMANENZA NEL TERRITORIO

I bruchi, il cui ritrovamento è abbastanza facile ispezionando la pianta nutrice, sono reperibili in aree molto più vaste dei territori ed anche relativamente distanti da questi, segno che le femmine, dopo l'accoppiamento, avvenuto nei pochi casi osservati al margine o nei pressi del territorio, vagano ovunque alla ricerca di

verbasco. Esse possono avere caratteristiche del tutto diverse da quelle ecotonali tipiche dei territori: si possono trovare ad esempio in prati aperti che, nella prima generazione, sono caratterizzati anche da erbe alte. In esse la specie può sfarfallare anche numerosa, e gli adulti, di entrambi i sessi, debbono pertanto cercare e riconoscere i territori, giacché gli incontri casuali in tali aree e comunque al di fuori dei territori, come si è potuto constatare, non portano all'accoppiamento.

Esaminando la figura 1 appare del tutto evidente che non solo i territori si trovano sui rilievi, ma appaiono disposti a schiera su di essi, costituendo in tal modo una vera e propria rete di intercettazione delle femmine. Possiamo supporre che l'arrivo da parte delle femmine nei territori sia casuale ma determinato dalla pulsione verso i punti elevati come osservato in numerose specie di lepidotteri.

La presenza sul lato ovest di ostacoli, alberi nella maggior parte dei casi, oltre a condizionare il microclima dei territori crea le condizioni per cui gli individui di *Melitaea trivia* raggiungano i territori provenendo sostanzialmente da est. Il fatto probabilmente è tutt'altro che secondario giacché se essi provengono tutti dalla stessa direzione viene agevolato il controllo visivo del territorio da parte dei maschi. Possiamo pertanto supporre che alla pulsione verso l'alto sia associato l'orientamento della ricerca dei territori rispetto al sole: in particolare sia le femmine che i maschi nel cercare i territori "fuggono dal sole" e le femmine, come ha dimostrato la presenza di importanti zone di sfarfallamento ad est dei territori, dopo l'accoppiamento vanno verso il sole.

Dalla distribuzione dei territori appare altresì che non tutti i rilievi ospitano territori (fig. 1) e che i maschi si concentrano soltanto in aree particolari apparentemente del tutto simili ad altre. E' evidente che, considerata la costanza di anno in anno della posizione dei territori (dal 1984 ad oggi nulla è cambiato), questi debbano avere caratteristiche particolari tali da renderli in qualche modo "riconoscibili" quantomeno dai maschi. Riassumendo gli aspetti comuni già analizzati ricordiamo che i territori si trovano in aree con manto erbaceo basso e che nel primo pomeriggio sono in parte o del tutto ombreggiati; va anche ricordato che sono riparati dai venti prevalenti. Nessuna importanza hanno invece le specie vegetali presenti e la morfologia del suolo.

Nelle aree ecotonali sono poche le zone che presentano le caratteristiche anzidette, ma esse sono certamente in numero superiore a quello effettivo dei territori. Peraltro la stessa eterogeneità dei territori, pur avendo alcune caratteristiche comuni, rende assai improbabile che *Melitaea trivia* possa individuarli sulla base di stimoli visivi, per cui l'indagine è stata orientata verso le caratteristiche microclimatiche.

Affinché sia possibile identificare nell'andamento del microclima il meccanismo di riconoscimento del territorio da parte dei maschi è necessario che questo vari nell'arco della giornata in modo tale da attrarli all'inizio e durante la mattinata e da allontanarli alla fine; essendo i territori permanenti, il meccanismo deve essere costante sia durante le due generazioni, in giugno ed in agosto, sia di anno in anno. Lo studio, come vedremo, ha mostrato che la differenza di temperatura dell'aria tra l'interno e l'esterno del territorio risponde a tali requisiti.

Avevamo già visto trattando del microclima (fig. 12) che durante la mattinata vi è un periodo in cui la temperatura all'esterno del territorio è maggiore di quella all'interno e le osservazioni mostrano che proprio durante tale periodo, se i valori di temperatura ed umidità sono idonei, *Melitaea trivia* frequenta il territorio. Nel

diagramma di figura 18 sono riportati gli andamenti medi per ciascuna delle 6 quote dal suolo nelle 24 ore della differenza tra la temperatura interna, misurata sulla verticale del trono, e la temperatura esterna al territorio, misurata ad alcuni metri oltre il confine, in assenza di *Melitaea trivia*.

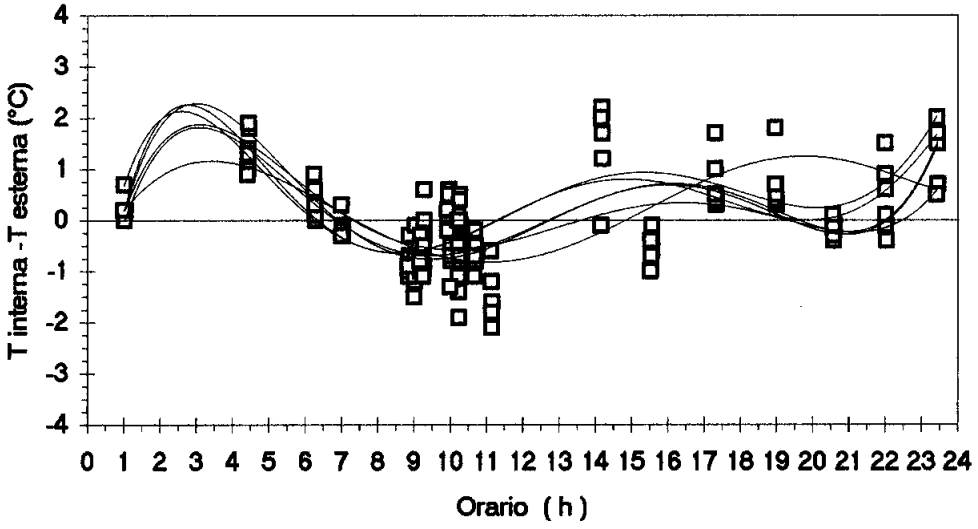


Fig. 18 - Evoluzione nelle 24 ore della differenza tra la temperatura interna, misurata sulla verticale del trono, e la temperatura esterna al territorio, misurata ad alcuni metri oltre il confine, in assenza di *Melitaea trivia*. Sono riportati gli andamenti medi per ciascuna delle 6 altezze di misura dal suolo.

Gli andamenti rivelano la presenza di un periodo in cui la temperatura esterna al territorio è maggiore di quella del trono, evidenziando in tal modo che tale caratteristica microclimatica è tipica del sito; essa è attribuibile alla diversa escursione termica e temporale del territorio, in ombra nel pomeriggio, contrariamente alle aree esterne antistanti che sono sempre in pieno sole.

La coincidenza temporale del periodo con differente temperatura tra interno ed esterno con la presenza dei maschi ha fatto supporre che il riconoscimento dei territori, e quindi sia la permanenza in essi che la stessa ricerca, fosse governato proprio da tale differenza di temperatura; a conferma del fatto l'abbandono del territorio avviene proprio quando la temperatura interna diventa superiore a quella esterna.

Per comprendere il meccanismo di orientamento verso il territorio e di allontanamento da esso, possiamo analizzare la distribuzione dei valori della temperatura nello spazio territoriale aereo anche se l'imprecisione delle misure di temperatura, determinata in particolare dalla invasività della tecnica, non ci consente di dare una risposta definitiva.

All'inizio della mattinata nelle zone esterne al territorio, anche distanti da esso e dove i maschi sfarfallano, la temperatura è da ritenersi maggiore di quella dei territori giacché le aree tipiche ove nasce la pianta nutrice sono sempre in pieno sole.

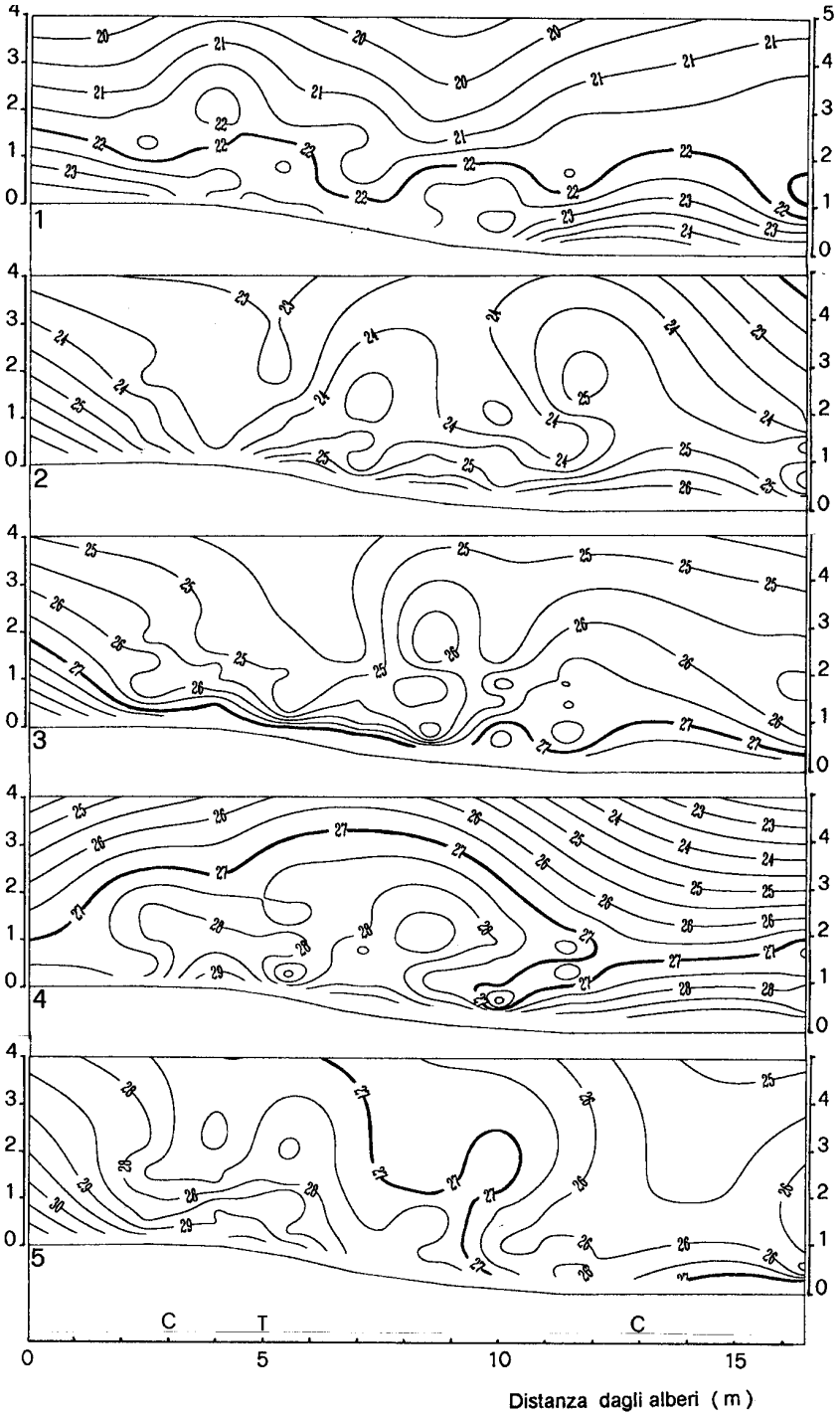


Fig. 19 - Ricostruzione della distribuzione della temperatura dell'aria lungo la sezione di misura (cfr. fig. 5b) nei seguenti orari: 1) 8h 38'; 2) 9h 42'; 3) 10h 43'; 4) 11h 41'; 5) 12h 36'. In ordinata è riportata l'altezza dal profilo del suolo in metri ed in ascissa la distanza dagli alberi. Sono evidenziate con tratto grosso le isoterme 22 e 27 °C e, sulla ascissa, la posizione del trono T ed i confini del territorio C.

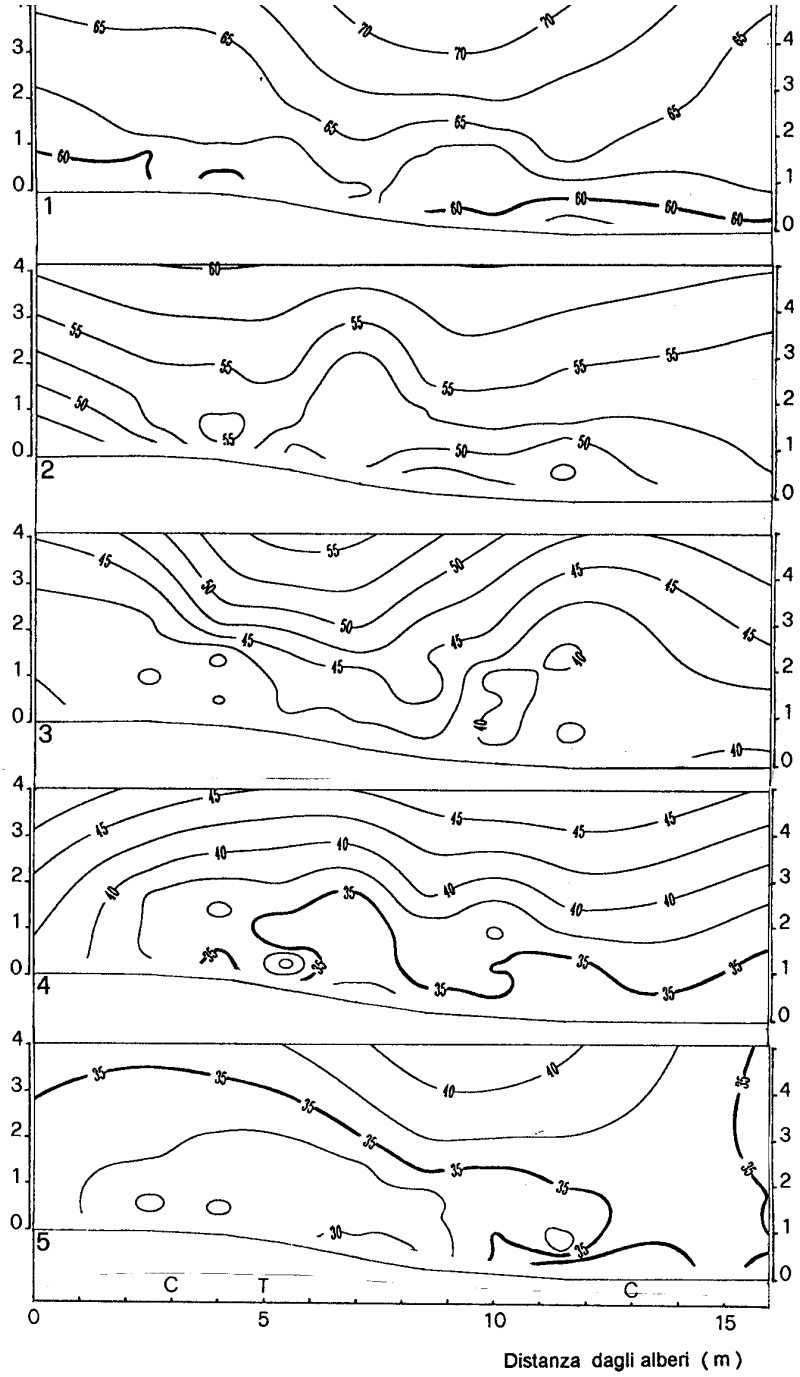


Fig. 20 - Ricostruzione della distribuzione della umidità dell'aria lungo la sezione di misura (cfr. fig. 5b) nei seguenti orari: 1) 8h 38'; 2) 9h 42'; 3) 10h 43'; 4) 11h 41'; 5) 12h 36'. In ordinata è riportata l'altezza dal profilo del suolo in metri ed in ascissa la distanza dagli alberi. Sono evidenziate con tratto grosso le isoumidità 60 e 35 % e, sulla ascissa, la posizione del trono T e i confini del territorio C.

I maschi iniziano a volare ad una quota di poco superiore alla vegetazione erbacea e quando giungono nel territorio incontrano aria più fredda, per evitare le perdite di calore per convezione forzata con l'aria, scendono verso il suolo e si posano in riscaldamento.

Potremmo pertanto dire che il volume di aria dello spazio territoriale aereo, che all'inizio della mattinata è a temperatura più bassa rispetto allo spazio circostante, si comporta come un pozzo freddo che cattura i maschi vaganti negli spazi culminali dei rilievi.

Nelle figure 19 e 20 sono riportate rispettivamente le ricostruzioni in diversi orari della distribuzione lungo la sezione verticale della temperatura e dell'umidità dell'aria mediante curve isovalore; sono in particolare evidenziate le isoterme 22 e 27 °C e le isoumidità 35° e 60 % che, come si è già visto (fig. 16d), condizionano la attività territoriale della specie.

Alle ore 8 38' (fig. 19-1) la isoterma 22 °C, temperatura minima per l'attività di *Melitaea trivia,* è mediamente entro un metro di altezza dal suolo all'interno del territorio, mentre all'esterno è più in alto tra 1 e 2 m. Parimenti prossima al suolo è la isoumidità 60 % (fig. 20-1).

Grazie al riscaldamento solare verso quell'ora cominciano a presentarsi nel territorio le condizioni minime per l'attività dei maschi mentre al di sopra delle superfici isovalore anzidette le condizioni sono più severe giacché la temperatura dell'aria è più bassa e l'umidità è più alta.

Finché la isoterma 22 °C rimane prossima al suolo i maschi che si innalzano in volo sono sottoposti ad un rapido raffreddamento e sono costretti a ridiscendere rapidamente verso il suolo oppure, seguendo le isoterme, ad uscire dal territorio verso zone d'aria più calde.

Con il passare del tempo l'aria dello spazio aereo territoriale si scalda progressivamente; la isoterma 22 °C si porta più in alto e già alle ore 9 42' (figg. 19-2 e 20-2) i valori di temperatura e di umidità rientrano ovunque nel campo di idoneità per l'attività di *Melitaea trivia.* Anche in tali condizioni il meccanismo di "cattura" dei maschi da parte del territorio permane perché anche all'esterno del territorio la temperatura si è innalzata raggiungendo valori ancora maggiori di quelli all'interno. L'effetto attrattivo del pozzo freddo comincia però ad attenuarsi, giacché le caratteristiche termo-igrometriche dell'aria dello spazio territoriale aereo superiore sono meno proibitive, e dobbiamo pensare pertanto che i maschi, che entrano ed escono dal territorio anche frequentemente, debbano averne acquisita anche una conoscenza visiva giacché, ad esempio, rientrano nello stesso territorio e non in quello adiacente.

Alle ore 10 43' (fig. 19-3) troviamo la isoterma 27 °C a circa a 30 cm dal suolo, al di sotto della altezza massima dei posatoi, spighe che raggiungono anche i 60 cm di altezza. I maschi in tali condizioni possono ancora sostare in posa ed aumentare la temperatura per irraggiamento. Ma in poco tempo la isoterma 27 °C raggiungerà l'altezza dei posatoi. In quelle condizioni i maschi non potranno mantenersi a lungo in posizione di posa e dovranno ridurre, adottando posture idonee, la velocità di riscaldamento. Inizieranno quindi i comportamenti di abbandono del territorio già descritti.

Alle 11 41' (fig. 19-4) la isoterma 27 °C ha già ampiamente superato l'altezza dei posatoi ed in qualche zona, e sul trono in particolare, la temperatura ha quasi raggiunto il valore limite dei 30 °C. In tali condizioni i maschi non riescono a restare nel territorio e se ne allontanano ponendo fine alla attività territoriale. Il meccanismo del pozzo freddo non esiste più, anzi lo spazio territoriale aereo è più caldo dello spazio aereo esterno ed i maschi, precedentemente "catturati" ora vengono "cacciati" dal territorio.

Ancora più alta è la temperatura alle ore 12 36' (fig. 19-5), quando ogni maschio ha lasciato il territorio e l'ombra ha ormai quasi coperto il trono.

E' naturale chiedersi dove vadano i maschi dopo l'abbandono del territorio. Nel merito abbiamo soltanto poche informazioni e possiamo formulare soltanto alcune ipotesi.

E' probabile che i maschi non si disperdano più di tanto e cessino ogni attività abbastanza rapidamente. A volte sono stati osservati in posa, completamente inerti ad ali chiuse, nei dintorni del territorio al mattino prima dell'inizio delle attività e talora in riscaldamento ad ali aperte; è probabile che fossero rimasti in zona fin dal giorno precedente, anche perché, in tutti questi anni, non si è mai avuto occasione di incontrarli nel pomeriggio in attività né nei dintorni dei territori né in altri siti. Diverso invece è il caso delle femmine, osservate in qualche caso nel pomeriggio lontane dai territori.

LA TERMOREGOLAZIONE CORPOREA, LA TEMPERATURA CRITICA ED I VOLI DI RAFFREDDAMENTO

La frequenza di battito delle ali è correlata alla temperatura muscolare, per cui i lepidotteri iniziano a volare soltanto quando quest'ultima raggiunge il valore di idoneità meccanica al volo e, per portarsi a tale temperatura, utilizzano sorgenti di calore interne o esterne.

La maggior parte delle farfalle crepuscolari o notturne si riscaldano vibrando con veloci contrazioni muscolari (shivering), mentre i ropaloceri ed altri lepidotteri ad attività diurna si riscaldano esponendosi al sole (basking): alcune specie si espongono al sole lateralmente con le ali chiuse, lateral-basking, mentre altre espongono il dorso aprendo le ali, dorsal-basking (Bernd, 1996).

La temperatura corporea dei lepidotteri ad abitudini diurne dipende essenzialmente dall'irraggiamento solare, dal calore metabolico e dal calore scambiato con l'aria per convezione.

Soltanto l'irraggiamento solare incidente direttamente sul corpo contribuisce al riscaldamento; è dimostrato infatti che le ali non hanno alcuna capacità di trasferimento al corpo della energia radiante assorbita sotto forma di calore per la scarsa circolazione di emolinfa e che, in condizioni di laboratorio, l'angolo formato dalle ali non incide sulla temperatura corporea quando il flusso d'aria è parallelo al corpo (Bernd, 1996).

La quantità di calore metabolico prodotto in volo dai lepidotteri è importante, infatti il 94% dell'energia spesa viene restituita sotto tale forma e soltanto il 6% come lavoro meccanico; la massima quantità sviluppabile è correlabile alla massa muscolare toracica e, a parità di altre condizioni, al peso dell'insetto.

Il calore sviluppato dipende altresì dalla frequenza del battito e quindi dal tipo di volo. Alcuni ropaloceri adottano, se indisturbati, un tipo di volo assai caratteristico. Diversi satiridi, tra cui *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758) e *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), e pieridi, come *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758), adottano un volo a balzi caratterizzato da bassa frequenza del battito alare. Ad alta frequenza è invece il volo battuto dei ropaloceri più piccoli, licenidi ed esperidi, ma anche, tra i più grandi, quello delle pieridi e quello potente delle vanesse. Il volo indisturbato di *Limenitis reducta* Staudinger, 1901 è invece di tipo misto, con planate più o meno lunghe intervallate da un veloce battito di ali. Anche i maschi di *Melitaea*

trivia ricordano nei loro voli indisturbati quello di *Limenitis reducta* Staudinger, 1901. Tutte le specie tuttavia, se disturbate, sono in grado di fuggire velocemente con un volo battuto a frequenza maggiore e, più in generale, adottano tipi di volo diversi in relazione alle esigenze di comportamento. *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758), sfruttando le correnti ascensionali, veleggia mentre controlla il territorio, ma se deve riportarsi sui posatoi o deve aggredire un altro maschio, adotta un volo veloce ad alta frequenza.

Durante il volo lo smaltimento del calore per convezione è affidato alla ventilazione forzata dell'aria esercitata dalle ali sul corpo e viene sottratto alla massa muscolare toracica grazie alla circolazione corporea di emolinfa tipicamente verso l'addome o altre parti del corpo che funzionano come radiatori. La quantità e la direzione di scambio, dipendono dalla velocità relativa dell'aria rispetto al corpo e dalla differenza tra la temperatura corporea e quella dell'aria stessa. Affinché ci sia cessione di calore dal corpo all'aria è necessario che la temperatura del primo sia superiore.

Lo scambio termico durante il volo è condizionato dalla velocità relativa dell'aria rispetto al corpo e quindi non dalla velocità di volo che è assai più modesta. Essa dipende, a parità di altre condizioni, dalla frequenza di battito e quindi dal tipo di volo. Analogamente a quanto si è visto per la produzione di calore anche la frequenza di battito avrà, per una certa specie, pur sempre con una certa variabilità individuale, un valore massimo cui compete un valore massimo della velocità relativa dell'aria.

La velocità dell'aria, quando la farfalla è in posa, dipende unicamente dai moti convettivi naturali, sia in piccola che in grande scala, e la configurazione dei territori di *Melitaea trivia*, riparati dai venti prevalenti, riduce tali moti pressoché unicamente a quelli determinati dalle differenze termiche locali. Le ali, pur non partecipando direttamente allo scambio termico, se il moto dell'aria non è parallelo al corpo ostacolano i moti convettivi e si ritiene che influenzino non poco lo scambio termico e quindi il raffreddamento (Bernd, 1996). Sebbene non vi sia dubbio che alcuni ninfalidi quando si posano in terra impediscano la circolazione dell'aria al di sotto del corpo poggiando le ali al suolo, l'importanza del fenomeno durante la posa su steli d'erba è ancora da dimostrare.

Le ali invece hanno sicuramente un effetto non secondario sulla differenza di temperatura tra aria circostante e corpo e quindi sullo scambio termico.

Le diverse parti del corpo e le ali in particolare presentano temperature assai diverse e ciò è determinato per l'appunto alla più o meno importante circolazione dei fluidi tra le diverse parti ed al permanere di una continua situazione di transitorio che impedisce il raggiungimento dell'equilibrio termico tra le parti stesse.

Per avere qualche riferimento quantitativo riassumiamo alcune caratteristiche relative ai maschi di *Melitaea trivia* delle dimensioni più frequenti nella seconda generazione: a) apertura alare misurata con i bordi posteriori delle ali anteriori circa 30 mm; b) superficie superiore delle ali circa 376 mm^2; c) superficie dorsale del corpo circa 24 mm^2; d) superficie totale di contatto con l'aria circa 800 mm^2; e) peso totale non essiccato 0,0549 g; f) peso delle sole ali 0,0068 g. La temperatura delle ali e del corpo esposti al sole aumentano la propria temperatura con diversa velocità in ragione del diverso rapporto tra la superficie irradiata ed il peso, pari a circa 55300 mm^2/g nelle ali e circa 500 mm^2/g nel corpo.

Anche le variazioni di temperatura corporea per convezione dipendono dal rapporto tra superficie di contatto con l'aria e peso e quindi durante il volo le ali si raffreddano più rapidamente del corpo. Ma quando la farfalla torna in posa le ali, considerando uguali tempi di irradiazione, raggiungono temperature assai più elevate di quelle del corpo e scaldano l'aria a loro contatto creando intorno al corpo un guscio di aria continuamente rinnovato, ma mantenuto a temperatura costante dall'irraggiamento, più caldo dell'aria circostante. Tale "effetto guscio" diminuisce notevolmente la differenza di temperatura tra l'aria a contatto con il corpo ed il corpo stesso contribuendo certamente non poco a ridurre le perdite di calore per convezione. Per avere un riferimento ricordiamo alcuni valori relativi al papilionide *Pachliopta aristolochiae* (Fabricius, 1775) il cui torace impiega circa 8 minuti per raggiungere la temperatura di circa 42°C a partire da 25°C in pieno sole, mentre le ali, per raggiungere la temperatura di 46 °C, impiegano 30 secondi (Bernd, 1996).

Non sappiamo quale sia la temperatura corporea massima che i maschi di *Melitaea trivia* possono raggiungere durante la posa né durante il volo, ma le misure e la analisi del comportamento ci permettono di individuarne il campo.

Essi ogni qual volta si posano dopo un volo, espongono il dorso all'irraggiamento solare e quando la temperatura dell'aria raggiunge i 27-28 °C essi chiudono le ali sottraendo il dorso all'irraggiamento solare.

I maschi durante le loro evoluzioni territoriali adottano quasi sempre il volo battuto ed in tali condizioni sia la quantità di calore metabolico prodotta che la ventilazione sono al massimo della loro capacità. Se il maschio, quando la temperatura dell'aria è inferiore a 27-28 °C si espone al sole, significa che durante il volo vi è stata perdita di calore; se alla temperatura di 27-28 °C chiude le ali significa invece che non vi è stata perdita di calore ovvero che il sistema non è stato in grado di smaltire completamente il calore metabolico prodotto. La temperatura di equilibrio dell'aria, ovvero il valore per cui il calore metabolico prodotto è uguale al calore ceduto all'ambiente per convezione, è quindi situato proprio intorno a 27-28 °C.

La temperatura toracica durante il volo è certamente maggiore di 27-28°C e probabilmente molto maggiore. Per avere una idea di quale possa essere tale temperatura è interessante ricordare che la temperatura dannosa per molti dei tessuti animali è intorno ai 45° C e molti insetti a circa 50°C subiscono un serio stress termico se vengono impedite opzioni comportamentali o fisiologiche per sottrarsi a tali temperature (Bernd, 1996).

In conclusione durante la attività territoriale, che si svolge quando la temperatura dell'aria è compresa tra 22 e 27-28°C, la temperatura corporea dei maschi oscilla in modo intermittente tra due valori: la temperatura di idoneità al volo e la temperatura critica. Il campo di tali temperature è probabilmente non molto ampio giacché se così fosse dovremmo attenderci significative ripercussioni sulla frequenza e sulla distribuzione delle diverse tipologie di azione durante la mattinata ma ciò, come vedremo nel successivo capitolo, non risulta evidente.

Alla luce di tutto ciò analizziamo il comportamento di *Melitaea trivia* dapprima durante la posa e poi durante il volo.

I maschi di *Melitaea trivia* adottano il dorsal-basking posandosi sull'apice di erbe e spighe e talvolta, all'inizio della mattinata, in terra. L'assorbimento del calore di irraggiamento direttamente dal corpo dipende dall'angolo d'incidenza dei raggi

solari e con il salire del sole e l'aumentare della temperatura dell'aria cambiano la loro posizione e il grado di apertura delle ali.

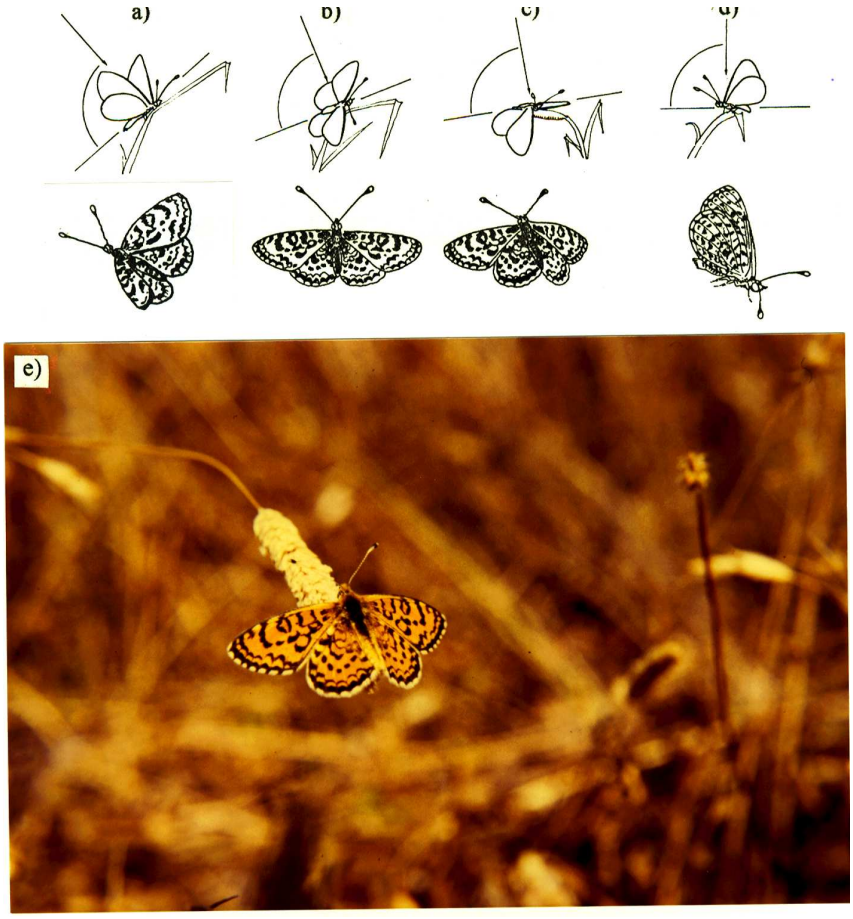


Fig. 21 - Le posture assunte dai maschi di *Melitaea trivia* per regolare la velocità di assorbimento del calore in funzione della posizione del sole e della temperatura dell'aria: a) b) e c) con il capo verso l'alto ed il corpo ortogonale ai raggi del sole varia l'angolo di apertura delle ali; d) con il capo verso il sole serra del tutto le ali; e) un maschio posato in riscaldamento su una spiga, con le ali a formare un angolo maggiore di 180°.

Per tal motivo all'inizio della mattinata, quando la temperatura dell'aria è più bassa, il maschio in posa sopra uno stelo dispone il corpo ortogonalmente ai raggi del sole, con il capo verso l'alto e le ali, aperte, a formare un angolo inferiore ai 180° (fig. 21a). In tali condizioni assorbe il massimo calore per irraggiamento diretto al corpo ed ostacola il ricambio dell'aria compresa tra le ali ed a contatto con il dorso. Le ali non costituiscono un grande ostacolo per i moti convettivi ascensionali giacché il corpo, ortogonale ai raggi del sole a quell'ora basso sull'orizzonte, è pressoché verticale. La posizione a "V" delle ali ha forse una qualche influenza sui i moti orizzontali determinati dal vento che pur debole, in quanto i territori sono riparati, con l'aria relativamente fredda all'inizio della mattinata potrebbero causare un raffreddamento relativamente veloce. Importante è certamente l'effetto del guscio termico ed un qualche contributo al riscaldamento dell'aria compresa tra le ali è da attribuirsi anche al recupero dei raggi riflessi dalle ali stesse.

Man mano che il sole sale verso lo zenit e l'irraggiamento diventa più forte *Melitaea trivia*, mantenendo sempre il corpo ortogonale ai raggi solari, ne segue l'orientamento e distende le ali che ora, con le coste delle anteriori allineate, formano un angolo piatto (fig. 21b). In tal modo sia il corpo che le ali assorbono la massima quantità di calore per irraggiamento e l'effetto guscio esplica la sua azione pienamente. Inoltre le ali il cui angolo rispetto al suolo è diminuito ora ostacolano maggiormente i moti convettivi naturali.

Quando l'irraggiamento solare raggiunge la massima intensità e la temperatura minima dell'aria nello spazio territoriale aereo è abbastanza alta, pur mantenendo il corpo ortogonale ai raggi del sole, *Melitaea trivia* apre ulteriormente le ali a formare un angolo maggiore di 180 ° (fig. 21c e 21e): il calore assorbito dalle ali per irraggiamento diminuisce, in quanto l'angolo d'incidenza è superiore ai 90°, e la pagina inferiore delle ali permette una maggiore ventilazione dirigendo l'aria ascendente verso il corpo. Adottando quest'ultima posizione forse Melitaea trivia rallenta la velocità di riscaldamento ed in tal modo può restare in posa più a lungo, almeno per il tempo necessario a recuperare l'affaticamento del volo.

Quando la temperatura minima dell'aria dello spazio aereo raggiunge i 27-28 °C *Melitaea trivia* comincia ad assumere frequentemente una nuova posizione (fig. 21d): ruota il proprio corpo ponendo la fronte verso il sole e, con il corpo ancora ortogonale ai raggi, chiude le ali. Il dorso non è più esposto e le stesse ali con la loro posizione deviano i raggi del sole senza assorbirne praticamente il calore. La assunzione di tale postura indica, come si è già discusso, che *Melitaea trivia* non ha più bisogno di scaldarsi e quindi la posa è finalizzata quasi unicamente al recupero dell'affaticamento. Ma ormai la differenza tra la temperatura critica e la temperatura dell'aria è troppo piccola per consentirle di smaltire il calore metabolico e durante l'ultimo volo il maschio non è riuscito più a raffreddarsi. Si posa quindi per recuperare l'affaticamento ma la sua temperatura corporea è prossima a quella critica. Riesce forse a diminuire leggermente la sua temperatura per convezione naturale e spicca il volo per raffreddarsi, ma nonostante adotti un volo a bassa frequenza di battito, questo provoca un immediato aumento della temperatura corporea, già prossima a quella critica, costringendo il maschio a posarsi. Il maschio effettua infatti voli molto brevi nei pressi del posatoio che sembrano le reazioni deboli, che verranno esaminate nel prossimo capitolo, ma non lo sono in quanto effettuati senza alcuna provocazione.

Questo insieme di atteggiamenti, la postura ad ali chiuse ed i voli maldestri, costituiscono il comportamento preliminare all'abbandono del territorio già citato.

A mattinata inoltrata (figg. 19-4 e 19-5) anche nella parte alta dello spazio territoriale aereo la temperatura è ormai prossima a 27-28°C e in tali condizioni il maschio non riesce a raffreddarsi, nemmeno durante i voli verso l'alto, non può posarsi in alcun posatoio senza aumentare comunque la sua temperatura corporea né può recuperare in alcun modo le forze. L'ambiente è diventato del tutto proibitivo e i maschi di *Melitaea trivia* lasciano il territorio seguendo gli stessi stimoli termici che in precedenza ne avevano determinato l'individuazione: le zone esterne infatti sono a quell'ora meno calde di quelle interne ed anche più ventilate

La adozione di ciascun tipo di comportamento o postura particolare interessa quasi contemporaneamente tutti i maschi del territorio evidenziando piccole differenze di resistenza individuale.

Esaminiamo ora cosa accade durante il volo.

Senza nessuna apparente ragione i maschi spesso interrompono la loro posa ed effettuano voli nel territorio; circa 245 sequenze elementari registrate nei quattro giorni sono iniziate in tal modo.

Esaminando le traiettorie di volo (fig. 13) si rilevano forme più o meno lineari e forme chiuse. Le prime appaiono semplici trasferimenti nel territorio da o verso il trono; le seconde mostrano che il maschio, spesso giunto al bordo del territorio, ritorna indietro riposandosi in qualche caso nella medesima posizione di partenza. Ci si chiede per quale motivo, specialmente se ha conquistato il trono e quindi la miglior posizione di controllo visivo del territorio, il maschio lo abbandoni.

Quando il maschio è in posa, l'irraggiamento ne aumenta progressivamente la temperatura. Se, raggiunta la temperatura critica, restasse ulteriormente fermo si riscalderebbe eccessivamente, per cui deve interrompere la posa ed effettua un volo ad una quota costante intorno ai 40-50 cm dal suolo che ne provoca il raffreddamento. Se volasse verso l'alto il raffreddamento sarebbe ancor più efficace, giacché la temperatura dell'aria è ancor più bassa, ma esso non ha alcun interesse ad abbassare molto la temperatura corporea né a maggior ragione di compiere sforzi inutili. Vola infatti a bassa quota ove la temperatura dell'aria, comunque più bassa di quella corporea, è maggiore che non in alto.

Il volo spontaneo è quindi un volo di raffreddamento che risponde alla esigenza vitale di regolazione della temperatura corporea ma produce anche un secondo effetto molto importante.

Quando il maschio inizia il volo di raffreddamento è in condizioni ottimali che vengono perdute durante il tragitto per il raffreddamento. Tale fatto, pur rispondendo ad un'esigenza vitale, sembrerebbe portarlo ad una situazione di svantaggio rispetto agli altri maschi presenti nel territorio e forse la selezione di tale comportamento non avrebbe avuto senso dal punto di vista evolutivo.

In realtà il volo di raffreddamento aumenta il vantaggio del maschio che lo effettua. Infatti se consideriamo due maschi presenti in posa nel territorio colui che effettua per primo il volo di raffreddamento ha raggiunto per primo le condizioni termiche mentre l'altro, che non è evidentemente in condizioni ottimali, se è reattivo si alza in volo interrompendo sia il recupero termico che fisico e peggiorando ulteriormente le proprie condizioni. Il volo di raffreddamento quindi mantiene colui che lo effettua sempre in condizioni termiche e fisiche migliori rispetto agli altri maschi. Sul significato di tale vantaggio torneremo nel seguito.

IL COMPORTAMENTO TERRITORIALE DI *MELITAEA TRIVIA*

Durante la presenza nel territorio i maschi di Melitaea trivia alternano periodi di posa a periodi di attività.

Nei quattro giorni di rilievo sono state registrate le durate di 1170 pose di maschi nel territorio. Il valore più frequente della durata si colloca intorno ai 20 secondi (fig. 22a) e le pose di durata inferiore a tale valore rappresentano circa il 40 % del totale. Durante la mattinata i dati mostrano mediamente un andamento leggermente decrescente ed asintotico (fig. 22b) riferibile probabilmente all'aumento della radiazione solare.

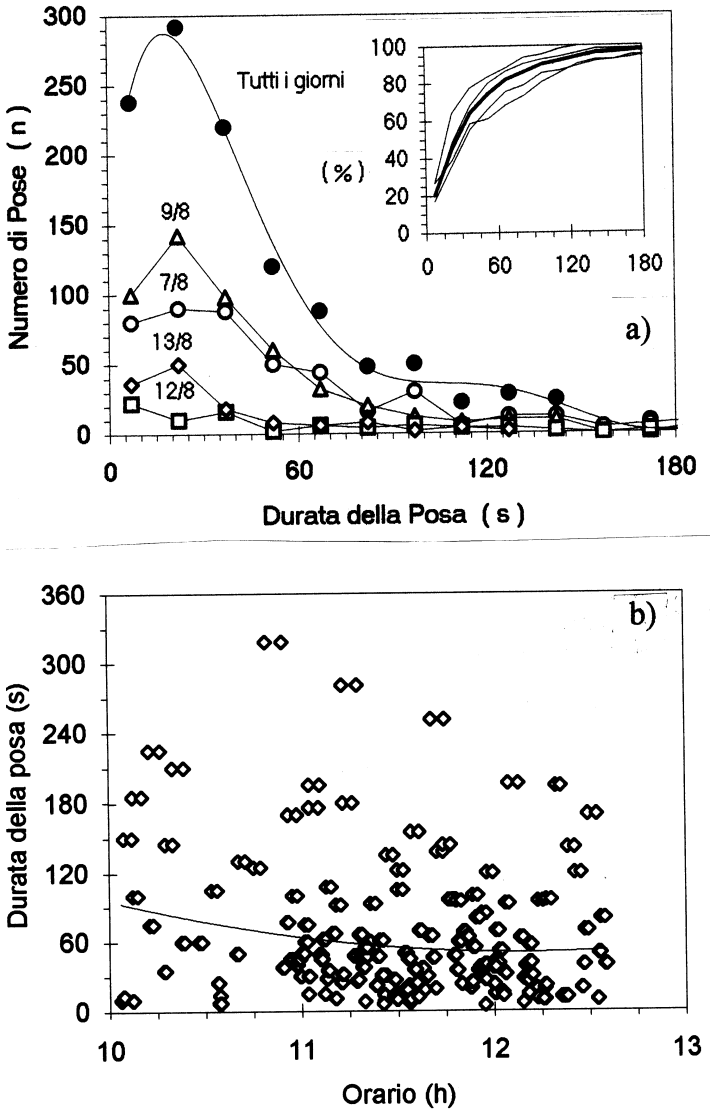


Fig. 22 - La durata delle pose dei maschi di *Melitaea trivia* nel territorio: a) distribuzione della durata per ciascun giorno di rilievo e di tutti i giorni insieme, in numero e in frequenza cumulata; b) distribuzione delle pose durante la mattinata del 7 agosto 1986. A ciascuna posa corrispondono due simboli, corrispondenti agli orari d'inizio e di fine, e sull'ordinata ne è riportata la durata in secondi.

Le azioni tipiche del comportamento territoriale si manifestano quando un maschio residente interagisce con altre entità. Ciò avviene rispetto al movimento di qualsiasi oggetto volante all'interno dello spazio territoriale aereo, sia essa un altro maschio o una femmina, sia un'altra specie di lepidottero o un altro insetto e persino, come si è osservato in un caso, un uccello di piccole dimensioni; un elevato livello di reattività è stato riscontrato anche in prove effettuate con zimbelli, vuoi verosimili

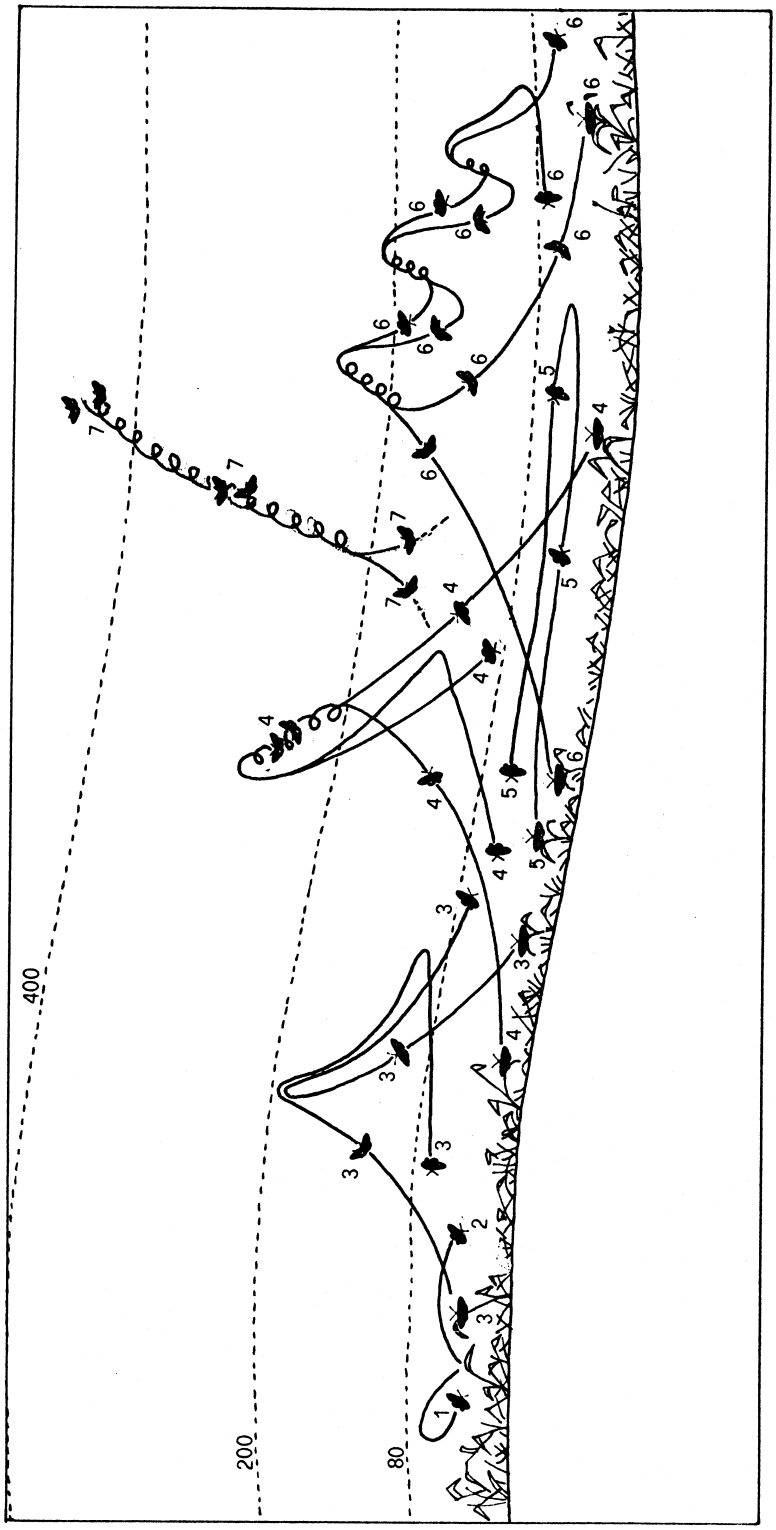


Fig. 23 - Gli incontri tra maschi di *Melitaea trivia* tracciati schematicamente nello spazio aereo territoriale: 1 - 2) reazioni deboli; 3) semplice innalzamento; 4) incontro con contatto; 5) volo di raffreddamento; 6) incontro con innalzamenti consecutivi; 7) la fase di contatto porta i maschi in alto fino ad uscire dallo spazio territoriale aereo.

vuoi del tutto differenti da *Melitaea trivia* o da un lepidottero, quali sassolini o altri oggetti.

Il tipo di reazione non è sempre lo stesso: a volte resta indifferente altre volte spicca il volo che si svolge con durate diverse, riconducibili al suo status termico e fisico, e secondo traiettorie dipendenti dalla natura del provocatore.

Esaminiamo ora le reazioni attive ovvero quelle in cui il maschio entra in movimento.

Le reazioni deboli (fig. 23) si manifestano come un breve distacco dal posatoio con immediato atterraggio nella medesima posizione o nelle vicinanze, o come un volo, sempre breve, di trasferimento da un lato all'altro del territorio. Di norma si concludono prima che cessi lo stimolo che le ha provocate e l'aggressore non raggiunge mai l'aggredito.

Quando la femmina di *Melitaea trivia* entra nel territorio vola lentamente; se si posa non assume alcun orientamento particolare rispetto al sole e per lo più bottina i fiori con ali chiuse o socchiuse, postura questa adottata anche dai maschi in nutrizione.

Se un maschio presente nel territorio vede volare la femmina si dirige sopra di essa ed entrambi, dopo un breve volo nuziale, si posano in terra all'interno o all'esterno del territorio. La copula segue quasi immediatamente senza particolari comportamenti (fig. 24).

Fig. 24 - Una coppia di *Melitaea trivia* in copula, in alto la femmina ed in basso il maschio, e una femmina mentre bottina fiori di *Eryngium amethystinum* L.

Si è già detto che i cosiddetti voli di pattugliamento non hanno come obbiettivo la tale scopo infatti ricerca del partner e sono provocati da esigenze di raffreddamento, infatti, se la femmina è posata nel territorio i maschi, pur in volo, restano insensibili alla sua presenza come del resto rispetto a qualsiasi altra entità che non sia in volo. Talvolta si è osservato che se i maschi volando si imbattono in una

femmina o in un altro maschio non reattivo posati nel territorio si fermino indugiando per qualche attimo ma poi vadano via; commenteremo questo fatto nelle conclusioni trattando degli incontri nelle aree di sfarfallamento.

Quando il provocatore è un altro maschio la reazione si differenzia, da quanto abbiamo visto in occasione dell'incontro con la femmina, già durante la fase di avvicinamento. Il residente si alza in volo e, dirigendosi sul provocatore, cerca di portarglisi sopra analogamente a quanto fa con la femmina. Il comportamento "avvicinarsi portandosi sopra", che viene adottato verso qualsiasi entità entri nel territorio, ci induce a ritenere che il maschio consideri qualsiasi entità come una possibile femmina. Non appena il provocatore vede il maschio reagente adotta il medesimo comportamento ed in tal modo si avvicinano l'un l'altro alzandosi progressivamente fino ad un paio di metri dal suolo secondo traiettorie distinte e convergenti (fig. 23). Nella maggior parte dei casi, prima di giungere "a contatto", uno dei due desiste dalla ascesa e ridiscende verso il suolo seguito per qualche istante dall'altro. L'azione, dopo un semplice innalzamento, si conclude con la posa di entrambi nel territorio nella maggior parte dei casi.

Se nessuno dei due desiste durante l'innalzamento, i maschi giungono a breve distanza ed inizia una seconda fase, anch'essa di norma un'ascensione, che definiamo di contatto. Essa si svolge secondo due modalità principali: nella prima l'ascensione è meno veloce ed i contendenti si portano l'uno sull'altro alternativamente, restando anche per qualche istante in volo librato; nel secondo caso i due salgono, grosso modo secondo una stretta spirale, mantenendosi l'uno quasi sempre sopra l'altro.

Anche in tale caso la fase di contatto termina quando uno dei due desiste e scende a posarsi nel territorio o fuggendo da esso; l'altro lo segue per qualche istante e poi si posa anch'esso. Accade anche che i due, durante questa interazione di contatto, si portino via via più in alto, anche a sette-otto metri di altezza, e che talora si allontanino entrambi dal territorio sparendo alla vista. Spesso dopo pochi secondi rientrano l'uno qualche secondo dopo l'altro nel territorio.

A volte l'incontro tra i due maschi assume un'articolazione più complessa: si ha una sequenza di innalzamenti, effettuati in rapida successione, in genere senza alcuna fase di contatto. La quota raggiunta negli innalzamenti, mai più di tre e di norma senza fase di contatto, è via via inferiore ed anche in questo caso l'incontro termina quando uno dei due desiste.

Nella maggior parte dei casi, l'84 % del numero totale, gli incontri coinvolgono soltanto due soli maschi, ma frequenti sono anche i casi in cui sono coinvolti anche tre o talora quattro maschi, risultandone una dinamica caotica pur sempre caratterizzata da innalzamenti.

Le azioni descritte non rappresentano comportamenti diversi ma soltanto parti di un continuum che viene interrotto quando almeno uno dei maschi, a causa del raffreddamento durante il volo, desiste dalla azione e torna in posa per riscaldarsi. L'autonomia di volo, e quindi la durata del singolo volo, dipende infatti dalla temperatura corporea iniziale.

Esaminiamo cosa accade quando la temperatura dell'aria è inferiore a 27-28°C.

Al termine di ciascun volo il maschio, la cui temperatura corporea è certamente inferiore a quella critica a causa del raffreddamento subito, si espone al sole ed inizia a riscaldarsi. La temperatura corporea inizia a crescere e, se non

avviene alcuna provocazione, raggiunge il valore critico costringendo il maschio ad effettuare un volo di raffreddamento. Il maschio durante la attività territoriale ha sempre una temperatura corporea superiore al valore di idoneità meccanica e, quando viene provocato, spicca il volo ed inizia ad eseguire la sequenza di azioni che portano all'accoppiamento se il provocatore è una femmina. Non è però scontato che esso riesca a compiere l'intera sequenza. Se la temperatura corporea al momento della provocazione è di poco superiore al valore di idoneità meccanica al volo, esso riesce ad eseguire soltanto una reazione debole, giacché il raffreddamento esaurisce rapidamente la sua autonomia di volo; se invece il provocatore giunge più tardi, consentendo il raggiungimento di una temperatura corporea maggiore, al limite quella critica, quanto più sarà alta la temperatura tanto più lungo sarà il volo e quindi la possibilità di eseguire la intera sequenza.

La temperatura corporea quindi varia in modo intermittente tra diversi valori che dipendono dagli eventi:

a) durante la posa la temperatura cresce a partire dal valore risultante dal raffreddamento causato dal volo precedente fino ad un valore di inizio del nuovo volo, dipendente dal tempo di arrivo del provocatore, e che può essere al massimo pari alla temperatura critica;

b) durante il volo la temperatura corporea, se la temperatura dell'aria è inferiore a 27-28 °C, diminuisce a partire dalla temperatura di inizio volo fino ad un valore dipendente, a parità di condizioni ambientali, dalla durata della azione che termina quando almeno uno dei due contendenti raggiunge la temperatura minima di idoneità al volo.

Abbiamo detto precedentemente che il maschio durante la attività mantiene sempre una temperatura corporea almeno uguale al valore di idoneità meccanica al volo; tale affermazione deriva dalle osservazioni ma meriterebbe qualche ulteriore approfondimento. Infatti se la temperatura corporea scendesse al di sotto della temperatura minima di idoneità durante il volo non sarebbero più capaci di volare e dovrebbero bloccarsi e cadere inerti. Tale evento non è mai stato osservato ed inoltre se i maschi in posa vengono disturbati fisicamente (e non provocati da una entità) non sono mai imbelli ma sempre in grado di fuggire. Dobbiamo concludere che essi interrompono il volo prima che il raffreddamento porti la loro temperatura corporea al disotto della temperatura minima di idoneità meccanica al volo.

Ma allora per quale motivo nel 50 % circa dei casi di provocazione i maschi restano indifferenti? Non abbiamo elementi per rispondere e l'ipotesi più semplice è la attribuzione dei casi di indifferenza ad un generico affaticamento fisico che deve essere recuperato durante la posa. Una analisi più puntuale ci porta anche a prendere in considerazione l'ipotesi di assuefazione allo stimolo ovvero ad un affaticamento del sistema nervoso centrale (Tinbergen, 1994), si è notato infatti che i casi di indifferenza si manifestano dopo che il maschio ha risposto attivamente a tre-quattro azioni.

Un ultimo aspetto da analizzare è per quale motivo quando i maschi giungono a contatto continuino nella loro ascensione finché uno dei due non desiste per raffreddamento. L'unica ipotesi ovvia è la mancanza da parte del presunto partner di un qualche segnale comportamentale o d'altro tipo che dia l'avvio al volo nuziale. Si noti che il maschio che resiste più a lungo, quando l'altro scende, lo segue per qualche istante ma poi sistematicamente abbandona l'inseguimento. Il segnale atteso non è pertanto la discesa ma qualcos'altro che le osservazioni dei voli nuziali non

hanno del tutto chiarito; possiamo soltanto sottolineare che il maschio che desiste per primo si disimpegna scendendo rapidamente verso il suolo, mentre il comportamento della coppia, maschio femmina, durante il volo nuziale è quello tipico dei corteggiamenti in volo di molte farfalle caratterizzati da, volo librato, giravolte e piroette.

Quando il provocatore non è un individuo di *Melitaea trivia* il maschio inizia l'azione di avvicinamento, che non causa alcun innalzamento giacché l'intruso prosegue per la sua strada risultandone un inseguimento più o meno lungo secondo il percorso imposto dalla traiettoria del secondo. Il residente segue il visitatore, talora fino al margine del territorio, e poi torna indietro posandosi a volte nella medesima posizione iniziale. L'intruso, quasi sempre un lepidottero di specie diversa, di solito transita indifferente o, se raggiunto, di norma fugge spaventato ma alcune specie quando vengono raggiunte oppongono una certa resistenza talora contrattaccando decisamente. Piuttosto aggressivi sono alcuni licenidi, quali *Heodes tityrus* (Poda, 1761), *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761*), Aricia agestis* ([Denis e Schiffermüller], 1775) e *Lysandra coridon* (Poda, 1761), alla cui reazione segue un inseguimento veloce, a zig zag, e la fuga del maschio di *Melitaea trivia* che può concludersi con l'abbandono del territorio. Seppur raramente anche l'incontro con farfalle che non oppongono alcuna resistenza e di norma cacciate con estrema facilità, ad esempio *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), può provocare la fuga del maschio dal territorio ma ciò è da attribuirsi unicamente allo status dell'aggressore.

A conclusione di questo capitolo analizziamo la distribuzione delle diverse azioni durante la mattinata. Nella figura 25 è illustrata su diversi tracciati temporali le diverse tipologie di provocazione e di reazione dei maschi di *Melitaea trivia* del 7 agosto 1986. Troviamo innanzitutto evidenziati attraverso la diminuzione della frequenza delle azioni i periodi di transitorio iniziale, più lungo, e finale, più breve, già illustrati trattando del campo termoigrometrico di attività della specie. Il periodo di regime della attività territoriale dura dalle ore 10 30' alle ore 12 20' circa. In esso la frequenza delle diverse tipologie di reazione è sostanzialmente costante. Le reazioni aggressive appaiono meno frequenti fino alle ore 11 ma, come si può notare dai diagrammi delle provocazioni, ciò è dovuto alla mancanza di provocazioni. E' interessante notare che anche i voli di raffreddamento appaiono regolarmente distribuiti durante la mattinata il che significa che il raggiungimento del valore critico della temperatura corporea è anch'esso del tutto casuale nel tempo, in quanto determinato più dal casuale presentarsi dei provocatori, che spesso sono altre specie di lepidotteri, piuttosto che dal crescere dell'irraggiamento solare e della temperatura dell'aria.

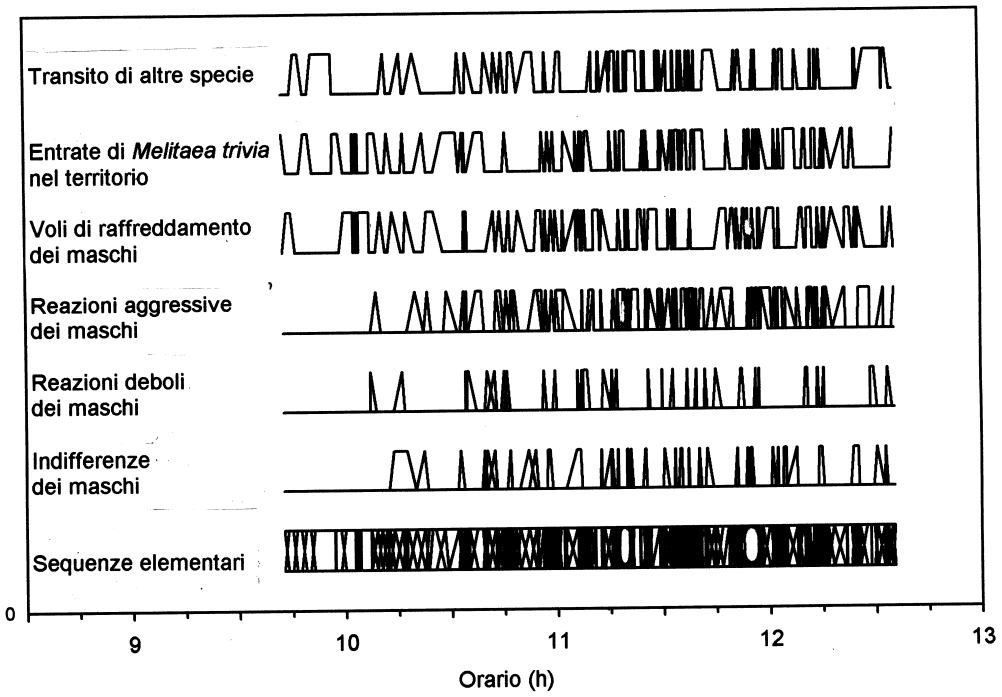


Fig. 25 - Distribuzione delle provocazioni (transito di altre specie, entrate di maschi di Melitaea trivia nel territorio, voli di raffreddamento) e delle reazioni (aggrressive, deboli, indifferenze) durante la mattinata. In basso è evidenziata la distribuzione delle sequenze elementari.

La temperatura dell'aria quindi condiziona la durata dei singoli voli e quella della attività territoriale, ma non l'evolversi della attività territoriale stessa. Le osservazioni su *Melitaea trivia* confermano un fatto già noto in letteratura (Bernd, 1996) e cioè che la temperatura corporea di idoneità meccanica e quella critica non dipendono dalla temperatura dell'aria.

LO STIMOLO DELLE "AGGRESSIONI"

L'evidente incapacità dei maschi di riconoscere i conspecifici ci ha indotto ad analizzare le reazioni alle diverse entità per tentare di comprendere se esista una qualche preferenza e quindi uno stimolo scatenante oltre all'essere in volo.

Nei quattro giorni di rilievo il numero di maschi provocati da lepidotteri è stato 811 ed i provocatori sono stati per 362 volte altri maschi di *Melitaea trivia,* e per 449 volte altre specie di lepidotteri. La femmina di *Melitaea trivia* si è presentata una sola volta. Oltre ai lepidotteri sono state rilevate reazioni anche ad altri insetti ed in particolare a ditteri ed imenotteri che però, anche per il basso valore statistico, non tratteremo.

Alcune delle altre specie di ropaloceri sono apparse con buona frequenza nel territorio (tab.1) per cui è possibile definire la capacità di riconoscimento dei conspecifici da parte dei maschi di *Melitaea trivia* ed avanzare qualche considerazione statisticamente significativa.

I casi di non indifferenza rappresentano il 67,12 % del totale dei casi di provocazione da parte di un altro maschio di *Melitaea trivia* e, con una sola eccezione, la frequenza di reazione ai conspecifici è superiore a quella verso ciascuna delle altre specie.

Tab. 1 - Le risposte dei maschi di *Melitaea trivia* alle provocazioni dei conspecifici e delle altre specie di lepidotteri durante i 4 giorni di rilievo. I dati relativi a *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) comprendono anche *Plebicula thersites* (Cantener, 1834).

Specie provocatrice	Numero totale delle reazioni (n)	Reazioni di indifferenza (n)	Reazioni di non indifferenza (n)	Reazioni di non indifferenza (%)	Reazioni di non aggressione (n)	Reazioni di aggressione (n)	Reazioni di aggressione (%)
DATI STATISTICAMENTE SIGNIFICATIVI							
Melitaea trivia (Denis & Schiffermüller,1775)	362	119	243	67,12	169	193	53,31
Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758)	28	9	19	67,86	13	15	53,57
Colias crocea (Geoffroy, 1785)	91	30	61	67,03	39	52	57,14
Polyommatus icarus (Rottemburg, 1775)	128	49	79	61,72	65	63	49,22
Maniola jurtina (Linnaeus, 1758)	94	36	58	61,70	44	50	53,19
Iphiclides podalirius (Linnaeus, 1758)	46	19	27	58,69	24	22	47,82
DATI STATISTICAMENTE NON SIGNIFICATIVI							
Papilio macaon (Linnaeus, 1758)	1	0	1	100,00	0	1	100,00
Mesoacidalia aglaja (Linnaeus, 1758)	2	0	2	100,00	0	2	100,00
Hipparchia fagi (Scopoli, 1763)	2	0	2	100,00	0	2	100,00
Neohipparchia statilinus (Hufnagel, 1776)	1	0	1	100,00	0	1	100,00
Chazara briseis (Linnaeus, 1764)	1	0	1	100,00	0	1	100,00
Erynnis tages (Linnaeus, 1758)	7	2	5	71,43	4	3	42,86
Melitaea didyma (Esper, 1777)	9	4	5	55,56	6	3	33,33
Pieris brassicae (Linnaeus, 1758)	6	3	3	50,00	5	1	16,67
Melanargia russiae (Esper, 1784)	10	5	5	50,00	5	5	50,00
Agrodiaetus dolus (Hübner, 1823)	3	2	1	33,33	3	0	0,00
Lysandra coridon (Poda, 1761)	3	2	1	33,33	2	1	33,33
Pararge aegeria (Linnaeus, 1758)	6	4	2	33,33	4	2	33,33
Colias australis Verity, 1911	7	5	2	28,57	5	2	28,57
Quercusia quercus (Linnaeus, 1758)	2	2	0	0,00	2	0	0,00
Lycaeana phlaeas (Linnaeus, 1761)	1	1	0	0,00	1	0	0,00
Vanessa cardui (Linnaeus, 1758)	1	1	0	0,00	1	0	0,00
TOTALE DATI STATIST. NON SIGNIFICATIVI	62	31	31	50,00	38	24	38,71
Specie diverse da *Melitaea trivia*	449	174	275	61,25	223	226	50,22
TUTTE LE SPECIE	811	293	518	63,87	392	419	51,66

L'eccezione riguarda *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758) che presenta una frequenza del 67,86 %, leggermente superiore, ma il fatto potrebbe dipendere dal modesto numero di casi registrati, pari a 28; si tratta comunque di una frequenza elevata che manteniamo nei casi significativi.

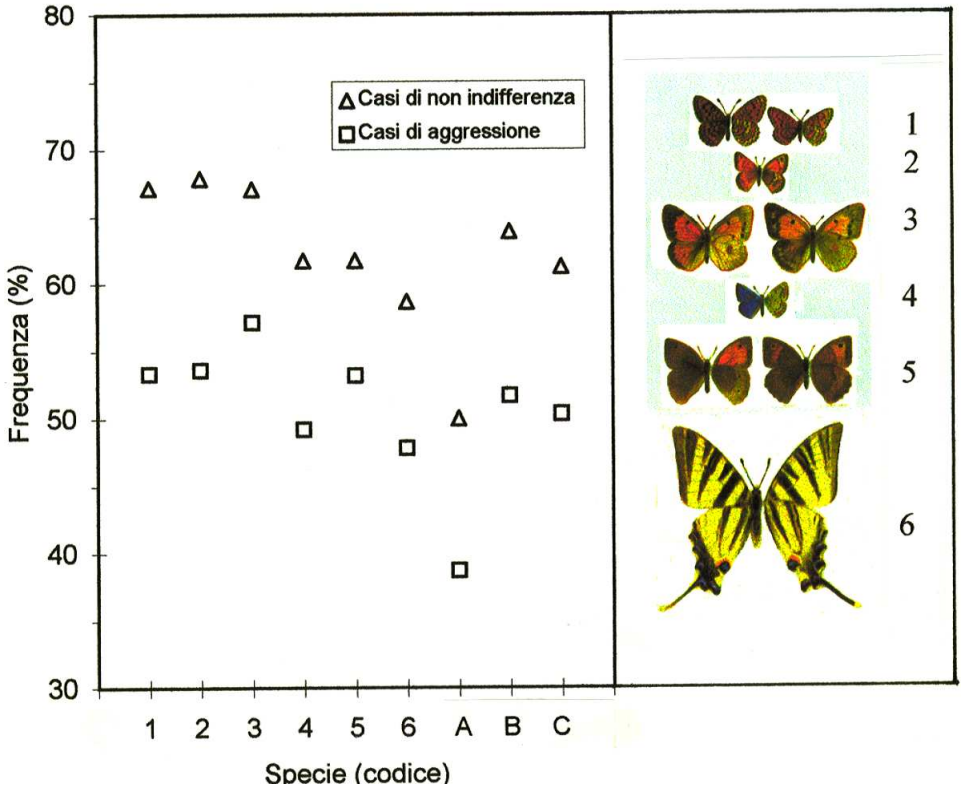


Fig. 26 - Frequenza delle risposte dei maschi alle provocazioni messe in atto dalle diverse specie nei quattro giorni di rilievo: 1) reazioni di non indifferenza; 2) reazioni "aggressive" ovvero indicative di uno stato ottimale. I numeri in ascissa indicano la specie del provocatore ed in particolare: 1) maschio di *Melitaea trivia* ([Denis & Schiffermüller], 1775); 2) *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758); 3) *Colias croceus* (Geoffroy, 1785); 4) *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) o *Plebicula thersites* (Cantener, 1834); 5) *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758); 6) *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758); A) altre specie di lepidotteri non comprese nei punti precedenti; B) tutte le specie; C) tutte le specie diverse da *Melitaea trivia* ([Denis & Schiffermüller], 1775).

Nel diagramma di figura 26 sono riportate in ordinata le percentuali delle reazioni di non indifferenza (le reazioni con movimento) e di reazione aggressiva, (ovvero tutte le reazioni esclusi i casi di indifferenza e di reazione debole) dei maschi alle entità riportate in ascissa. Le diverse specie, i cui dati sono statisticamente significativi, sono riportate lungo l'ascissa in ordine di frequenza di "non indifferenza" decrescente; le specie caratterizzate da un basso numero di casi registrati, sono state raggruppate in una sola categoria; sono anche indicati i valori relativi a "tutte le specie", compresa *Melitaea trivia*, ed a tutte le specie diverse da essa.

I dati mostrano che la frequenza di reazione ad alcune specie è praticamente identica a quella di reazione da parte di *Melitaea trivia* verso i conspecifici confermano la assoluta incapacità di riconoscimento della specie; si tratta in particolare di *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758) e di *Colias crocea* (Geoffroy, 1785). I valori della frequenza relativi *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) (o *Lysandra thersites* (Cantener, 1834)) ed a *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), intorno al 62 %, seppur leggermente inferiori mostrano anche in tale caso una forte incapacità di riconoscimento che nel caso di *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758), con il 58,69 % si attenua leggermente. Nel gruppo di specie "non significative" la frequenza è del 50 %.

Nel complesso possiamo quindi affermare che la specie non distingue i conspecifici dalle altre specie seppur con qualche lieve differenza tra di loro.

Per comprendere appieno il significato dei valori numerici dianzi esposti occorre ricordare che la reattività dei maschi dipende anche dal loro stato fisico. Se distinguiamo le reazioni "di non aggressione" (indifferenza e reazioni deboli), da quelle "di aggressione" (inseguimenti e "scontri"), sia i valori della frequenza relativi a "tutte le specie" che quelli relativi a "non *Melitaea trivia*" si equivalgono e sono molto prossimi al 50 %. Tale valore indica chiaramente che il valore del 50% della frequenza di risposte aggressive dei maschi di *Melitaea trivia* ad un qualsiasi invasore è unicamente legato allo status fisico e quindi che corrisponde al 100% delle risposte se consideriamo solo i casi di provocazione effettuati in presenza di maschi in status ottimale.

Se consideriamo la brevissima durata delle singole sequenze in rapporto alle durate delle presenze nel territorio dei maschi, possiamo estendere il valore del 50% anche in senso temporale ovvero che per metà del tempo di permanenza nel territorio la specie non è in uno stato fisico ottimale. L'affermazione riguarda in media la specie nel suo complesso e non i singoli maschi; vedremo infatti che i maschi hanno singolarmente un diverso grado di reattività e che alcuni permangono quindi in condizioni ottimali più a lungo di altri.

I dati suggeriscono anche qualche considerazione sulla importanza relativa del colore e delle dimensioni del provocatore capaci di innescare la reazione. Notiamo che i valori della frequenze delle reazioni di non indifferenza agli individui di *Coenonympha pamphilus* e di *Colias crocea* sono quasi uguali, poco più del 67%, a quelli dei maschi di *Melitaea trivia.* Si tratta di specie con colori, dal giallo al rosso, relativamente vicini ed è bene ricordare che alcuni individui di *Melitaea trivia*, seppur in netta minoranza, sono molto chiari. Dal punto di vista delle dimensioni ricordiamo che la prima generazione di *Melitaea trivia* è più grande ed omogenea, ma in media un poco più piccola di *Colias Crocea*, mentre la seconda generazione, più variabile, presenta individui di dimensioni identiche a quelle di *Coenonympha pamphilus* ed a volte inferiori. Le reazioni ai maschi di *Polyommatus icarus* (o *Lysandra thersites*) ed a *Maniola jurtina* presentano gli stessi valori pari a circa il 62 %. Dall'esame comparato parrebbe che le dimensioni del licenide simili a quelle degli individui della seconda generazione di *Melitaea trivia* prevalgano sul colore di *Maniola jurtina*, invero più vicino a quello della specie. Un ruolo forse non secondario ha anche il volo veloce del licenide ma che pare non prevalere sui colori rossi o gialli nel caso di *Coenonympha pamphilus* e di *Colias crocea* che, se indisturbate, hanno un volo lento. Non sorprende infine il fatto che le reazioni a *Iphiclides podalirius*, lontano per colore e dimensioni, registrino il minor valore

percentuale. Per trarre confermare tali osservazioni e trarne qualche conclusione di carattere generale sugli stimoli sarà utile effettuare prove con zimbelli.

IL SUCCESSO NELL'ACCOPPIAMENTO

Le osservazioni hanno mostrato che la femmina di *Melitaea trivia* giunge nel territorio e si accoppia con il primo maschio che incontra senza operare una scelta tra i maschi presenti nel territorio. I maschi quindi per accoppiarsi devono:
a) trovarsi nel territorio all'arrivo della femmina;
b) avvistarla subito ed essere quindi posati nella migliore posizione di controllo visivo del territorio;
c) essere reattivi, ovvero essere "riposati", e possedere una temperatura corporea sufficientemente elevata per riuscire a raggiungere la femmina, seguirla nel volo nuziale ed accoppiarsi con essa.

Affinché un singolo individuo abbia successo nell'accoppiamento alle tre condizioni suddette occorre aggiungerne una quarta: raggiungere per primo la femmina, tanto meglio se da solo.

L'attività territoriale porta a conferire ad un maschio proprio le quattro condizioni quattro suddette ed esso, "campione tra i maschi", si accoppierà. Naturalmente più maschi possono risultare idonei contemporaneamente, ed infatti si è avuto occasione di osservare due maschi che si contendevano a terra una femmina dopo aver portato entrambi a compimento l'intera sequenza di azioni propedeutiche alla copula.

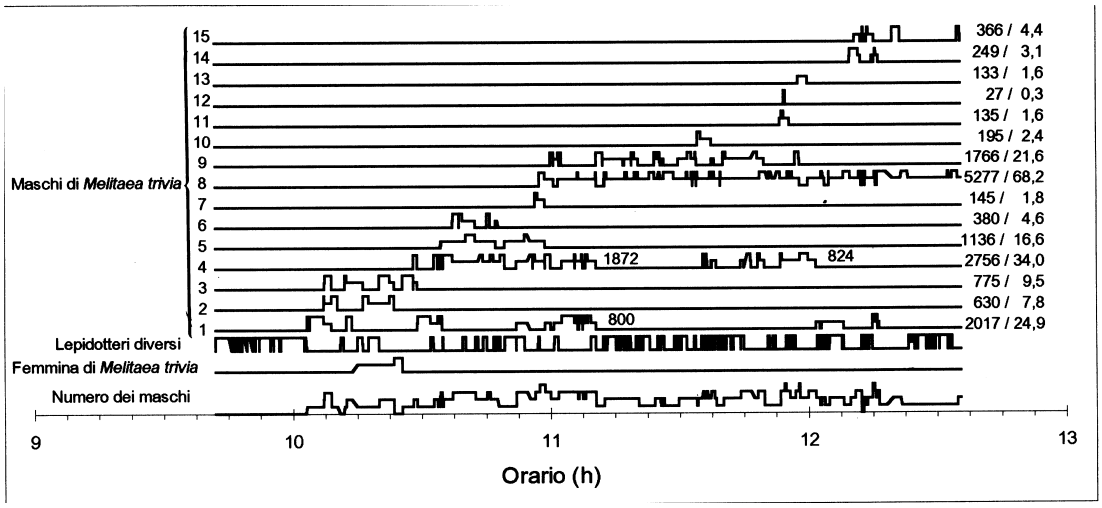


Fig. 27 - Le presenze di tutti gli attori nel territorio durante la mattinata del 7 agosto. Nel primo tracciato in basso è indicato il numero dei maschi presenti contemporaneamente nel territorio il valore varia da 0 a 4. Negli altri tracciati la linea di base indica l'assenza mentre ogni punto diverso indica la presenza della entità indicata in legenda. Nei tracciati dei maschi sono evidenziati, separati da una barra, la durata di presenza in secondi e la relativa percentuale sul tempo totale di registrazione.

Nei quattro giorni di rilievo hanno visitato il territorio diverse specie di insetti ed la frequenza delle visite ha presentato notevoli fluttuazioni sia nell'ambito della stessa mattinata sia da giorno a giorno. Analizzeremo con un certo dettaglio gli avvenimenti del 7 agosto 1986, i cui diagrammi di presenza dei diversi attori nel tempo sono illustrati in figura 27.

Nel primo tracciato in basso è riportato il numero, da 0 a 4, dei maschi di *Melitaea trivia* presenti contemporaneamente nel territorio.

Gli altri tracciati riguardano la presenza della femmina; la presenza di individui di altre specie; le presenze dei singoli individui maschi di *Melitaea trivia* indicati con un numero di identificazione. Lo scostarsi dallo "0" di ogni tracciato indica la presenza della entità. Per ciascun maschio, a fianco o in prossimità dei relativi tracciati, sono indicate le durate dei periodi di presenza, al netto anche da assenze momentanee, in secondi ed in percentuale sulla durata totale della registrazione.

Dall'analisi della distribuzione e delle durate in secondi degli intervalli di presenza rileviamo che:

a) il maschio n. 8 è presente per circa 1,5 ore pressoché ininterrottamente dal suo arrivo ed i periodi di assenza sono rari e brevissimi; anche il 5, benché per un periodo assai più breve, è presente quasi ininterrottamente dal suo arrivo;

b) nei maschi 9 e 4, dopo il loro arrivo, i periodi di assenza aumentano e diventano più lunghi pur restando sempre inferiori a quelli di presenza;

c) nei maschi 2 e 3, presenti globalmente per 10 - 15 minuti, i periodi di assenza hanno durata paragonabile a quelli di presenza;

d) il maschio 1 ha periodi di presenza di durata simili ai precedenti ma quelli di assenza sono molto più lunghi; esso si presenta nel territorio più volte nella mattinata dopo lunghi periodi di assenza;

e) i maschi 6, 14 e 15 sono presenti per tempi brevissimi, al massimo qualche minuto, ed alcuni , 7, 10, 11, 12 e 13 appaiono per qualche secondo in una sola azione.

In termini di durata e continuità della presenza abbiamo quindi una casistica pressoché continua a partire dal numero 8 che mostra decisamente le caratteristiche di maschio residente nel territorio, agli ultimi che, con le loro sporadiche e brevi comparse, sono chiaramente connotabili come visitatori occasionali del territorio.

Le registrazioni condotte negli altri giorni hanno mostrato le stesse tipologie di presenza ma anche casi in cui lo stesso maschio ha assunto a volte caratteristiche di residente ed altre di visitatore occasionale.

L'analisi comparativa delle presenze evidenzia che il riuscire a permanere nel territorio non è una caratteristica tipica dell'individuo, bensì un aspetto relativo tra gli individui: durante la mattinata la presenza contemporanea di individui più forti e meno forti, porta taluni a divenire residenti nel territorio ed a rivestire il ruolo di visitatori occasionali. Possiamo anche notare che i visitatori occasionali si presentano verso la fine della mattinata: essi sono probabilmente maschi vaganti esclusi da tutti i territori.

E' stato dimostrato come il trono rappresenti la posizione di posa più frequente e quindi quella da tutti più ambita e probabilmente quella che garantisce il miglior controllo visivo del territorio. Se quest'ultimo assunto è vero il maschio ne trae certamente un vantaggio, giacché avvisterà per primo la femmina, ma l'analisi dei tempi di presenza ha mostrato anche che al possesso del trono è associato un ulteriore vantaggio: il maschio che lo detiene, o che comunque sosta ad una distanza mediamente minore da esso rispetto agli altri maschi, riesce a restare più a lungo nel territorio.

Esaminando il numero dei maschi presenti contemporaneamente nel territorio notiamo (fig. 27) che: dalle ore 10 alle 10 30' prevale la presenza di un solo maschio,

quindi fino alle 11 15' diventano spesso 3 e talora 4, dalle 11 15' alle 11 45' sono in prevalenza 2 ed in subordine 1, quindi di nuovo 3 ed anche 4 fino alle 12 20' e poi 1 soltanto fino alla fine della attività territoriale.

I dati mostrano che: a) nei periodi iniziale e finale, in presenza di condizioni termo-igrometriche di transitorio per l'attività della specie, nel territorio vi è un solo maschio e non mancano brevi periodi di assenza totale; b) nel resto della mattinata vi sono quasi sempre almeno 2 maschi residenti ed i periodi di presenza contemporanea di 3 o 4 maschi sono determinate quasi sempre dall'arrivo di visitatori occasionali.

Analizzando le presenze individuali delle coppie di residenti contemporanei si sono constatate diverse situazioni:

a) uno dei due è presente con maggiore continuità dell'altro che, dopo un certo, periodo pur lungo, abbandona il territorio: è ad esempio il caso dell'individuo 8 rispetto al 9 nel 7 agosto; chiameremo il primo, che possiede il territorio anche quando l'altro è assente e ne mantiene il controllo anche contro gli altri invasori, padrone del territorio, ed il secondo satellite;

b) le caratteristiche dei periodi di presenza dei due sono simili ed il secondo arrivato sostituisce il primo cacciandolo dal territorio; può anche accadere che le parti s'invertano nuovamente durante la mattinata ed i ruoli di padrone e satellite vengano assunti una volta dall'uno ed una volta dall'altro per periodi relativamente significativi;

c) i maschi non assumono decisamente alcuno dei ruoli ovvero se lo scambiano continuamente.

Il termine satellite è utilizzato in modo proprio (Beani in Mainardi, 1992) e essere padrone o satellite assume una particolare rilevanza per la probabilità di successo nell'accoppiamento; l'assunzione dei due ruoli dipende dalla "forza" relativa dei contendenti.

Abbiamo visto che le evoluzioni tra i maschi sono sostanzialmente azioni preliminari all'accoppiamento per cui non ha senso parlare di scontri, di vincitori e perdenti, ma per sinteticità ed espressività useremo termini del genere.

Prima di esaminare le azioni dei contendenti, per meglio definire il concetto di possesso o padronanza del territorio, occorre individuare il criterio in base al quale in uno scontro la vittoria possa essere attribuita all'uno o all'altro dei contendenti. Il premio è la permanenza attiva nel territorio e quindi la maggior probabilità di incontro con le femmine.

Per valutare quale sia il vincitore quando entrambi restano nel territorio dobbiamo identificare l'individuo che resta più a lungo nel territorio e trovare qualche indicatore che lo caratterizzi rispetto all'avversario.

Partendo dalla ovvia considerazione che se uno dei due dopo l'incontro si allontana dal territorio è sicuramente un perdente, si è pensato che la distanza dal "centro" del territorio fosse un buon criterio di individuazione del il vincitore di uno scontro. Come "centro" è stato assunto il trono giacché se tutti i maschi ambiscono a tale posa evidentemente ne debbono trarre un vantaggio nella competizione.

I dati rilevati confermano tale ipotesi. Nella figura 28 è riportata, ad esempio, la distanza dal trono assunta dai maschi 8 e 9 nel giorno 7; il maschio presente più a lungo e quindi padrone del territorio è stato l' 8, per oltre 1,5 ore, e la distanza dal trono delle sue posizioni di posa è quasi sempre inferiore a quella di tutti gli altri maschi ed in particolare di quella del 9 suo diretto competitore e, come vedremo, satellite.

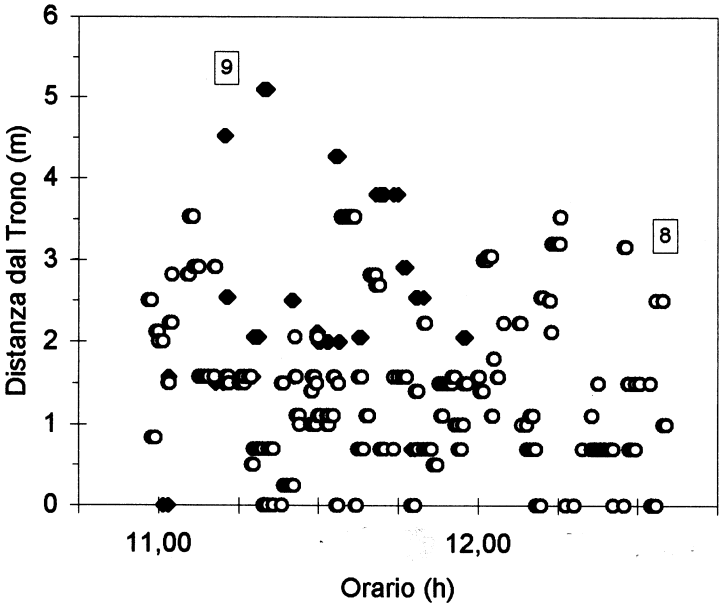


Fig. 28 - Evoluzione della distanza dal trono dei maschi di *Melitaea trivia* n. 8 e 9 il 7 agosto 1986. L'8 è il padrone ed il 9 è il satellite.

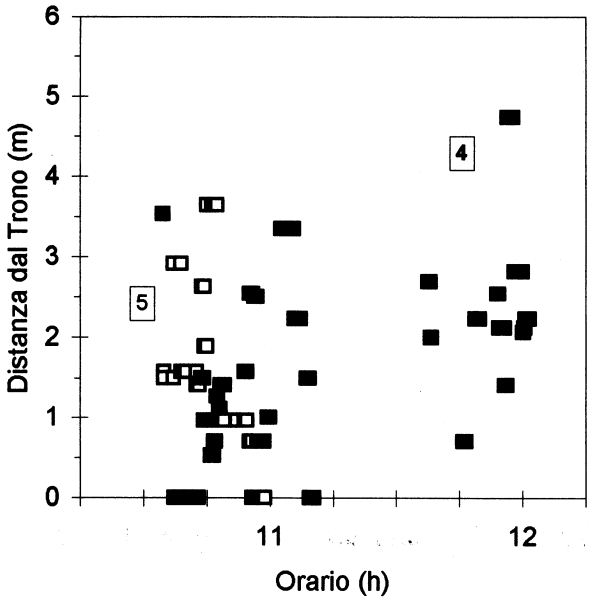


Fig. 29 - Evoluzione della distanza dal trono dei maschi di *Melitaea trivia* n. 4 e 5 il 7 agosto 1986. Tra i due si ha un avvicendamento nei ruoli di padrone e di satellite.

Analoghe osservazioni sono state effettuate sulle altre coppie di maschi presenti contemporaneamente e nei casi di inversione dei ruoli tra due maschi si osserva che mentre la distanza del padrone che verrà sostituito aumenta, quella del satellite, dapprima superiore, diminuisce.

Un caso ben evidente di scambio dei ruoli è illustrato in figura 29 e riguarda i maschi 4 e 5, dove si osserva che quando la distanza del primo aumenta quella del

secondo, dapprima superiore, diminuisce e viceversa; si noti che il 4 vincitore sul 5 cederà nei confronti del 8 (fig. 28).

Si sarà notato che i diagrammi delle figure 28 e 29 sono in parte sovrapponibili temporalmente. Si preferito separare nei due diagrammi le azioni delle due coppie di contendenti, e togliere peraltro la presenza di altri attori, per illustrare più efficacemente l'andamento relativo delle distanze. E' evidente che vi sono state interazioni anche tra i quattro protagonisti descritti ma l'occasione ci permette di evidenziare un aspetto a volte osservato. Capita infatti che la non sincronizzazione dello status fisico dei maschi presenti porti, anche se per periodi brevi, alla presenza nello stesso territorio di due coppie padrone satellite gravitanti sullo stesso trono.

In conclusione il possesso del territorio è temporaneo ed il padrone, cioè il maschio che mantiene per maggior tempo il possesso del trono o la cui distanza di posa da esso è mediamente la minore, resta all'interno del territorio più a lungo di tutti gli altri maschi.

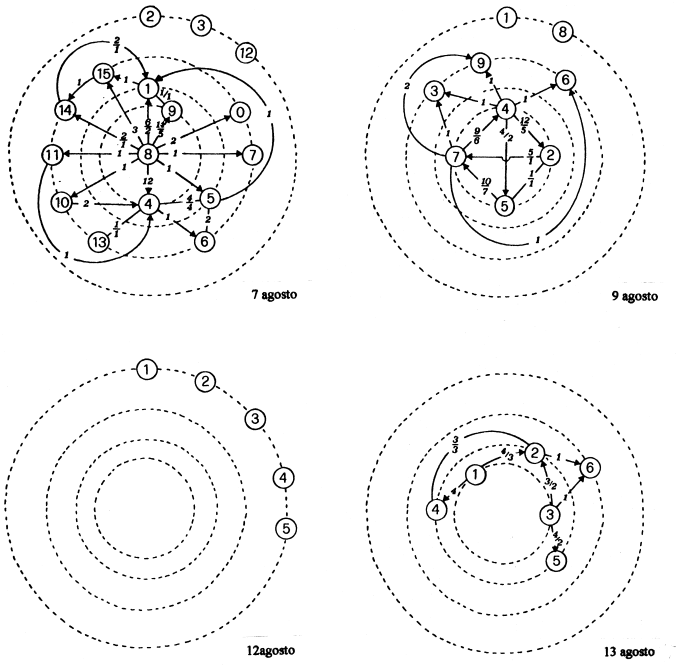


Fig. 30 - Diagrammi planetari di gerarchia dei diversi giorni di rilievo (spiegazioni nel testo).

Sulla base del criterio che attribuisce la vittoria al maschio che dopo lo scontro si trova a minor distanza dal trono, sono stati redatti i diagrammi planetari di dominanza o di gerarchia tra i maschi di figura 30. Il maschio che vince più "scontri" è considerato il più forte, ovvero il padrone del territorio, mentre l'altro è il satellite. In essi i singoli maschi sono rappresentati da un cerchietto numerato e le frecce connettono tra loro gli individui che si "scontrano"; la freccia è diretta dal maschio più forte a quello più debole; presso ciascuna freccia è riportato il rapporto tra il numero di "scontri" vinti dal maschio più forte e quelli vinti dal più debole. Gli "scontri" conclusisi in parità, ovvero con l'abbandono del territorio da parte di tutti i contendenti, non sono riportati.

Gli individui sono dislocati sulle diverse orbite in base al loro rapporto "gerarchico"; se un maschio domina il territorio per gran parte della mattinata è collocato al centro; sulla prima orbita sono posti i padroni che si alternano ed i satelliti del primo e così via fino ai visitatori occasionali ed ai maschi che, non connessi da vettori, non hanno partecipato agli "scontri".

Il diagramma del 7 agosto mostra che l'8 ha vinto sistematicamente quasi tutti gli "scontri", sia con il 9 suo satellite, sia con gli altri maschi; in particolare l'8 è stato per tutto il periodo di presenza e per gran parte della mattinata il padrone assoluto del territorio. Notiamo altresì che il rapporto tra gli altri contendenti, quando esiste, è più equilibrato: tra il 4 ed il 5 non si stabilisce alcuna gerarchia permanente e tra di essi, come abbiamo visto, vi è stato un avvicendamento dei ruoli.

Sia nel giorno 9 che nel 13 tra i maschi non si è stabilito alcun solido rapporto gerarchico ed infatti frequenti sono stati i casi di sostituzione.

Nel giorno 12 i maschi non si sono mai scontrati.

Cogliamo l'occasione della evidente diversità dei diagrammi, dal punto di vista nel numero dei maschi e delle azioni, per ricordare che essa è stata determinata dal variare delle condizioni macroclimatiche. In particolare nei giorni 10 ed 11 agosto piovve abbondantemente e si può notare come a partire dal giorno 12, ove i 5 maschi non hanno avuto alcun incontro, si passi al giorno 13 con un nuovo aumento dell'attività.

L'analisi dei rapporti tra i residenti nei diversi giorni mostra che anche i ruoli di padrone e satellite sono categorie relative e non assolute; in particolare non è vero a priori che nella mattinata si stabilisca un padrone del territorio; è vero invece che tutto dipende dalla forza relativa dei maschi messi a confronto.

Abbiamo adottato sinora i termini di padrone, satellite e gerarchia senza alcuna spiegazione; per comprendere il significato dell'uso di tali termini prendiamo in considerazione le azioni di due residenti contemporanei ed in particolare dei maschi numero 8 e 9 del giorno 7 agosto.

Nella figura 31 sono illustrati diversi tracciati riguardanti tutte le loro reazioni, sia reciproche che a tutti gli intrusi, dalle ore 10 45' alle ore 12 15' ed in particolare per l'intero periodo di presenza del satellite 9.

Il livello di zero dei tracciati a) e b) indica l'assenza del maschio dal territorio.

I tre livelli maggiori di zero si riferiscono a reazioni indicative di uno status ottimale del maschio ed in particolare: 1 incontri con semplice innalzamento o con contatto tra maschi; 2 inseguimento di altre specie; 3 volo di riscaldamento.

I tre livelli minori di zero si riferiscono a reazioni indicative di uno status non ottimale del maschio ed in particolare: 4 fuga dal territorio senza incontro con l'avversario; 5 reazione debole; 6 indifferenza.

I tracciati illustrano rispettivamente:

a) reazioni del maschio 9;

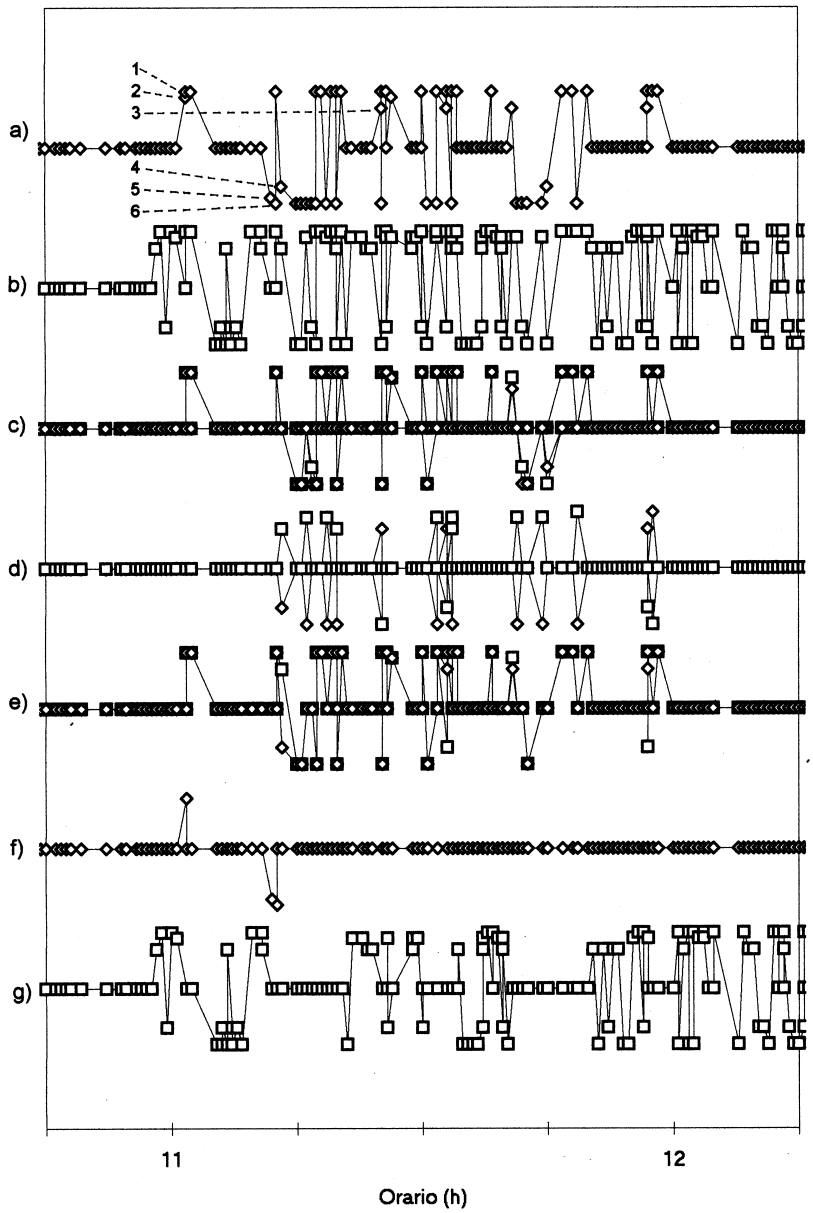


Fig. 31 - Rapporto tra 8, il padrone, e 9, il satellite, nel giorno 7 agosto. I tracciati illustrano rispettivamente: a) azioni o reazioni del maschio n . 9; b) azioni o reazioni del maschio n. 8; c) casi in cui 8 e 9 si trovano nello stesso status; d) casi in cui 8 e 9 non si trovano nello stesso status; e) reazioni sincronizzate di 8 e 9; f) casi di provocazione in cui soltanto il 9 è presente nel territorio; g) casi di provocazione in cui soltanto l' 8 è presente nel territorio. Il livello di zero dei tracciati a) e b) indica la assenza del maschio dal territorio. In tutti i tracciati i tre livelli maggiori di zero si riferiscono ad azioni indicative di uno status ottimale del maschio ed in particolare: 1 incontri con semplice innalzamento o con contatto tra maschi; 2 inseguimento di altre specie; 3 volo di riscaldamento. I tre livelli minori di zero si riferiscono a reazioni indicative di uno status non ottimale del maschio ed in particolare: 4 fuga dal territorio senza incontro con l'avversario; 5 reazione debole; 6 indifferenza.

b) reazioni del maschio 8;
c) casi in cui 8 e 9 si trovano nello stesso status;
d) casi in cui 8 e 9 non si trovano nello stesso status;
e) reazioni sincronizzate di 8 e 9;
f) casi di provocazione in cui soltanto il 9 è presente nel territorio;

g) casi di provocazione in cui soltanto l' 8 è presente nel territorio;

Analizzando le presenze si nota che mentre l'8 è quasi sempre presente nel territorio (fig. 31b), il 9 è spesso assente (fig. 31a); inoltre le poche assenze dell'8 si concentrano nella parte iniziale e nella parte finale del periodo di presenza contemporanea.

Nei tracciati c) e d) sono riportate soltanto le azioni in cui entrambi i maschi partecipano; nel primo tracciato sono riportate le reazioni riferibili allo stesso status, ottimale o no, mentre nel secondo soltanto quelle in cui i due maschi si trovano in un diverso status. Possiamo notare (fig. 31c) che quando sono nello stesso status compiono quasi sempre la stessa azione; in particolare si "scontrano" 21 volte ed una volta partecipano insieme all'inseguimento di un'altra specie mentre 7 volte restano entrambi indifferenti alla provocazione di un intruso. Quando si differenziano il numero 8 reagisce con maggiore intensità rispetto al 9; ad esempio se arriva un intruso l'8 reagisce debolmente mentre il 9 resta indifferente.

Quando si trovano invece in uno status opposto, l'uno ottimale e l'altro no, (fig. 31d) su 14 casi per 10 volte il numero 8 effettua una reazione indicativa di uno status ottimale.

Il tracciato e) rappresenta tutte le reazioni sincronizzate dei due maschi, ovvero tutti i casi in cui entrambi i maschi sono presenti quando vi è una provocazione; questa quindi può essere messa in atto da uno dei due o da un'altra entità.

Possiamo notare che i tracciati a) ed e) sono pressoché identici ovvero che quando è presente il 9 è quasi sempre presente anche l'8. Le differenze sono evidenziate nel tracciato f) che mostra i soli tre casi di provocazione in cui il 9 è l'unico residente; esaminando il tipo di reazione, notiamo che una volta insegue una specie diversa, una volta reagisce debolmente e l'altra resta indifferente.

Il tracciato g) mostra analogamente i casi in cui l'8 è l'unico residente. Esso, che come avevamo già visto è risultato occupare più a lungo il territorio, reagisce un numero di volte assai superiore e le sue reazioni si alternano tra indicative e non indicative di uno status ottimale.

Lo stesso tipo di risultati ottenuti dall'analisi del periodo di compresenza tra i maschi 8 e 9 del giorno 7 agosto sono stati ottenuti analizzando i casi analoghi dello stesso giorno e del giorno 9 agosto.

Per valutare la probabilità di successo dei diversi maschi che si presentano nel territorio durante la mattinata possiamo utilizzare, quando i casi sono abbastanza numerosi, la frequenza dei casi in cui il maschio risponde alle provocazioni in rapporto al numero di provocazioni a cui assiste. Infatti essi non riconoscono la femmina e pertanto la risposta attiva a qualsiasi provocazione rappresenta un potenziale approccio che, se il maschio è in condizione ottimale ed il provocatore è effettivamente una femmina, può portare all'accoppiamento. Potremmo anzi dire che se un maschio raggiunge da solo una femmina l'accoppiamento è certo giacché essa non sceglie.

Calcoliamo allora a titolo di esempio la probabilità di accoppiamento dei maschi 8 e 9 rispettivamente padrone e satellite. Ciò ci permetterà anche di valutare l'importanza ai fini riproduttivi della assunzione dell'uno o dell'altro ruolo da parte dei maschi.

Un maschio ha la certezza o comunque una elevatissima probabilità di accoppiarsi quando, in presenza di un intruso (potenzialmente una femmina):

a) è solo nel territorio ed è in stato ottimale: la circostanza si è presentata 28 volte per l'8 ed una volta per il 9;

b) entrambi i residenti sono presenti ma solo uno si trova in condizione ottimale: 10 volte l'8 e 4 volte il 9.

Quando invece entrambi i maschi sono in condizioni ottimali e presenti nel territorio la probabilità di successo dell'uno o dell'altro dipende dal completamento o meno dell'intera sequenza di azioni fino alla copula e quindi dalla "resistenza o forza" individuale. Nonostante la leggera prevalenza di resistenza del maschio 8 rispetto al 9 (fig. 31c), possiamo attribuire ad entrambi lo stesso valore di probabilità ed adottare, per i 23 casi verificatisi, un ponderatore pari al 50%.

Durante il periodo di presenza contemporanea nel territorio, durato circa una ora (fig. 31) sono avvenute 101 provocazioni risultando una probabilità di successo nell'accoppiamento del maschio n. 8, il padrone, pari al 49 % e del n. 9, il satellite, pari al 16 %. Se invece supponiamo che, anche quando entrambi riescano a raggiungere contemporaneamente la femmina, il maschio più forte abbia l'esclusiva dell'accoppiamento le probabilità di successo diventano rispettivamente 61 % e 5 %.

Possiamo anche calcolare la probabilità di accoppiamento della femmina, ovvero la probabilità che ha un intruso di incontrare un maschio in status ottimale quando entra nel territorio. Nel caso specifico la probabilità è pari circa al 66 % ed è data dal rapporto tra numero di casi in cui l'intruso è "aggredito" da almeno un maschio ed il numero dei casi, 101, in cui esso è entrato nel territorio.

I valori ottenuti mettono in luce il forte vantaggio del maschio padrone rispetto al satellite cui resta comunque una possibilità di accoppiamento.

CONCLUSIONI

Lo studio protrattosi per diversi anni con osservazioni e misure ha permesso di conoscere il comportamento territoriale di *Melitaea trivia* ([Denis e Schiffermüller], 1775) ed altri aspetti etologici della specie

Quando gli adulti sfarfallano, anche numerosi nelle estese aree ove nasce verbasco, iniziano a volare in lungo ed in largo senza alcuna apparente meta e gli incontri casuali con i conspecifici, sia maschi che femmine, li lascia pressoché indifferenti ed in particolare non portano all'accoppiamento. La differenza tra aree di sfarfallamento e territori di corteggiamento è messa in evidenza dalla assenza, nelle prime, di qualsiasi attività territoriale; in esse inoltre si trovano unicamente individui molto freschi mentre nei territori si trovano maschi di ogni età, da freschi a logori.

Ben presto i maschi nel loro vagare raggiungono le sommità dei rilievi ove seguendo il gradiente termico locale raggiungono i territori. Anche le femmine raggiungono i territori sulla base della pulsione verso i punti elevati e, senza operare alcuna selezione, si accoppiano con il primo maschio in essi incontrato. La ricerca e l'abbandono del territorio sono determinati dalla temperatura ed in particolare dal gradiente termico; il territorio si comporta come un pozzo freddo che cattura i maschi quando la temperatura dell'aria, a pari quota dal suolo, è più bassa che nelle aree esterne e li espelle quando la temperatura all'altezza dei posatoi supera la temperatura critica di 27 °C - 28°C ed il gradiente verso le aree esterne si inverte.

I maschi dunque adottano nella ricerca del partner una strategia di attesa e la selezione del miglior riproduttore é affidata alla attività territoriale, che si manifesta con una serie di azioni, tutte interpretabili in termini di termoregolazione corporea,

riconducibili essenzialmente a tre soltanto: il riscaldamento, il volo di raffreddamento ed il comportamento nuziale.

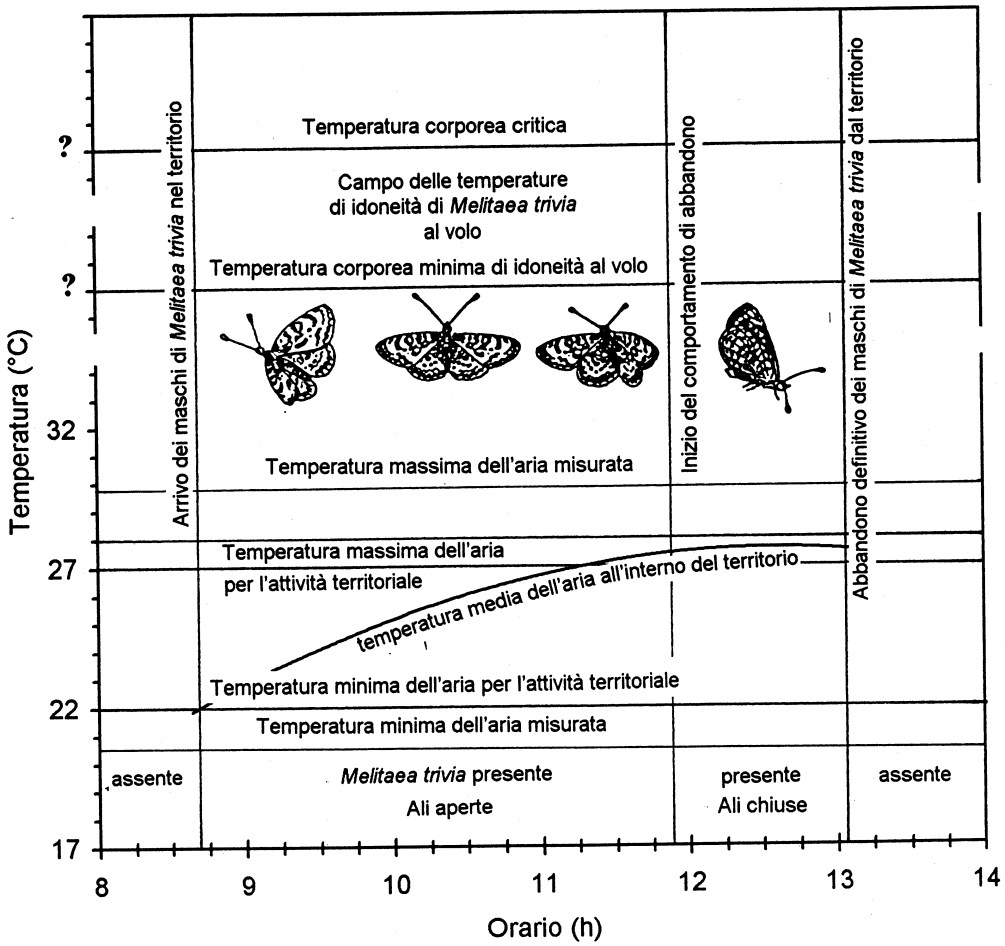


Fig. 32 - Rappresentazione schematica delle condizioni termiche relative all'attività territoriale di M*elitaea trivia*

Nella figura 32 viene fornito un quadro riassuntivo. Si tratta di una ricostruzione che utilizza in modo combinato le misure di temperatura e le posture assunte dai maschi per la termoregolazione corporea nell'agosto del 1994 con i comportamenti territoriali registrati nell'agosto del 1986. Nel diagramma sono rappresentate le posture assunte dai maschi in funzione della temperatura dell'aria, mentre non sono riportate le tipologie delle azioni e delle reazioni giacché il loro manifestarsi, come abbiamo visto, ne è indipendente (fig. 25).

Nel territorio sono quasi sempre presenti più maschi; alcuni permangono in esso e diventano residenti, altri si presentano come visitatori occasionali e probabilmente vagano da un territorio all'altro alla ricerca di una improbabile affermazione.

Lo studio ha anche evidenziato che nel territorio quasi sempre sono presenti almeno due maschi e che tra questi si può stabilire un rapporto "gerarchico" per cui l'uno assume il ruolo di padrone del territorio e l'altro di satellite. La durata del rapporto può essere assai variabile, vi possono anche essere inversioni dei ruoli, ma accade anche che il rapporto tra due maschi sia costante, nel senso che l'uno resta

sempre padrone e l'altro satellite, e si protragga per oltre un'ora e mezza. Il padrone del territorio è il maschio che detiene più a lungo il possesso del trono, la miglior posizione di controllo visivo del territorio, e la sua permanenza nel territorio ha durata maggiore. Esso inoltre è più reattivo del satellite ed è dimostrato che assai raramente quest'ultimo riesce a reagire, e quindi a raggiungere una eventuale femmina, senza che anche il padrone reagisca.

La probabilità di accoppiamento del padrone è assai più elevata di quella del satellite. I valori relativi ai maschi 8 e 9, la coppia che più a lungo è rimasta nel territorio, calcolati nella ipotesi di accoppiamento certo per il padrone nel caso di raggiungimento contemporaneo della femmina e nel caso di pari probabilità, sono: 61 e 49% per il primo e 5 e 16 % per il secondo.

Accade anche che nei rari casi in cui il padrone è non reattivo o è impegnato con altre entità il satellite riesca a "vincere la competizione" con un altro invasore. E' ovvio che se quest'ultimo fosse una femmina il satellite riuscirebbe ad accoppiarsi, ma se si tratta di un altro maschio la sua azione, indebolendo il nuovo concorrente, nel complesso va maggiormente a favore di colui che ha la massima probabilità di accoppiamento, ovvero del padrone.

Il fatto che il satellite, un maschio certamente forte tanto da competere con il padrone e capace in sua temporanea indisponibilità di "vincere" gli altri invasori, venga in parte inibito all'accoppiamento appare una diseconomia in termini evolutivi. Esso potrebbe infatti conquistare un altro territorio invece di restare in un ruolo subalterno e scarsamente produttivo per l'accoppiamento. Infatti se da un lato il vantaggio di essere padrone di un territorio è chiaro, meno chiaro è il vantaggio, derivante dalla selezione dei più forti da destinare all'accoppiamento, dato al miglioramento della specie dal ruolo del satellite. Il rafforzamento della specie parrebbe più veloce se i maschi più forti si distribuissero nei diversi territori, mentre alcuni di loro vengono bloccati, catturati oseremmo dire, nel ruolo di satellite, tanto da non potersi escludere che un territorio venga posseduto da un maschio più debole del satellite di un altro territorio.

Tale ragionamento ci porta alla ragionevole ipotesi che alcuni territori siano migliori di altri; in prima approssimazione possiamo ipotizzare che un maschio abbia maggior probabilità di accoppiamento come satellite in un buon territorio piuttosto che padrone in uno cattivo, ma cosa rende un territorio migliore di un altro non è noto. Forse i territori migliori sono quelli caratterizzati da una maggiore costanza nel tempo delle condizioni di pozzo freddo e quindi capaci di catturare un numero maggiore di maschi. Ma questa considerazione ci porta inevitabilmente a chiederci per quale motivo se vi sono più maschi il territorio avrebbe una maggiore capacità di attrazione delle femmine insensibili al pozzo freddo.

Si ritiene che la concentrazione dei maschi costituisca un rafforzamento del segnale attrattivo delle femmine di tipo visivo o, ma non è noto per *Melitaea trivia*, di tipo chimico. Probabilmente l'arrivo delle femmine nei territori è del tutto casuale e la pulsione verso la sommità dei rilievi e la localizzazione dei territori su quasi tutte le cime aumentano notevolmente la probabilità di un loro arrivo. Peraltro la probabilità che la femmina venga fermata da un maschio fuori dal territorio è nulla e quindi prima o poi dovrà necessariamente passare nel territorio ove invece la probabilità di accoppiamento è molto elevata: nel caso esaminato l'intruso, possibile femmina, trova nel 66% dei casi di entrata nel territorio almeno un maschio un condizioni ottimali.

Abbiamo visto che solo apparentemente i maschi difendono il territorio dagli altri maschi e da qualsiasi altra specie, ma in realtà il loro non è un comportamento aggressivo: essi corteggiano qualsiasi entità nella ipotesi che sia una femmina.

Infatti, pur esistendo una risposta differenziata alle provocazioni messe in atto dai lepidotteri di diversa specie ed una qualche preferenza per i conspecifici, i maschi non sono in grado di riconoscere gli individui della propria specie. C'è da chiedersi quale sia il vantaggio evolutivo di tale incapacità giacché essa comporta un dispendio energetico certamente notevole se, come ha mostrato lo studio, il 51 % delle azioni sono in risposta ad altre specie di lepidotteri. Lo studio fornisce una risposta al quesito infatti, riassumendo, abbiamo:

a) il maschio risponde alle provocazioni se non è affaticato;

b) la sua permanenza nel territorio e la probabilità di successo riproduttivo sono tanto maggiori quanto maggiore è la sua autonomia di volo;

c) la autonomia di volo è tanto maggiore quanto più la sua temperatura corporea è prossima a quella critica;

d) quando il maschio aggredisce un altro maschio e "vince lo scontro" diminuisce la probabilità di successo dell'avversario;

e) se il maschio raggiunge la temperatura critica e non vi è alcun provocatore, presunta femmina, deve comunque ridurre la sua temperatura e per tal motivo deve comunque effettuare voli di raffreddamento che, come abbiamo visto, diminuiscono la probabilità di successo degli eventuali maschi reattori presenti nel territorio.

f) sia le "aggressioni" ai provocatori, e quindi anche le risposte alle specie diverse, che i voli di raffreddamento operano una selezione tra i maschi mettendo alla prova la loro capacità di mantenere le caratteristiche di cui ai punti a), b) e c).

Dobbiamo quindi concludere che non esiste un meccanismo in atto che porti a selezionare il maschio capace di riconoscere i conspecifici e la femmina in particolare.

Per contro un maschio che avesse imparato a riconoscere i conspecifici, o addirittura la femmina, non risponderebbe alle altre provocazioni ma, restando in posa raggiungerebbe spesso la temperatura critica. Dovrebbe quindi effettuare continuamente voli di raffreddamento e ciò, oltre a costare in termini energetici più o meno ugualmente, non porterebbe ad alcuna selezione tra i maschi.

E' interessante notare che il comportamento del maschio capace di riconoscere la femmina altro non sarebbe che quello di ricerca attiva del partner, tipico di tante altre specie.

Ci si chiede come mai in *Melitaea trivia* si sia sviluppato un territorialismo così spiccato e, lungi dal voler rispondere al quesito, qualche considerazione può essere fatta.

Tra le specie di lepidotteri che volano nei prati ove sfarfalla *Melitaea trivia* troviamo altre specie molto simili nell'aspetto, quali *Melitaea didyma* (Esper, 1777), *Mellicta athalia* (Rottemburg, 1775) e *Melitaea phoebe* ([Denis e Schiffermüller], 1775), sia durante la prima che durante la seconda generazione, che invece non frequentano le aree ecotonali ove sono i territori (tab. 1). Anche gli individui di tali specie si pongono in riscaldamento ma soltanto all'inizio della mattinata e la loro strategia di ricerca del partner è di tipo perlustrativo; nei prati si nota infatti un incessante andirivieni dei maschi che si fermano e tentano approcci con ogni farfalla di color rosso e non solo.

Tale quadro suggerisce una ipotesi interessante riguardo affermazione del comportamento territoriale in *Melitaea trivia*.

Inizialmente la specie frequentava alla ricerca del partner sia i prati aperti che le aree ecotonali al loro margine, avevano quindi una strategia di tipo perlustrativo e tendevano ad imparare a riconoscere le femmine. La ricerca del partner nei prati non era probabilmente premiata con l'accoppiamento quanto quella nelle aree ecotonali, infatti nei primi, ove volavano e volano tuttora specie simili, molti incontri erano infruttuosi perché le femmine erano "diluite" in un numero maggiore di individui. A poco a poco la percentuale dei maschi frequentatori dell'ecotono è aumentata a scapito dei perlustratori dei prati affermando la strategia di attesa rispetto alla ricerca attiva del partner. Le evoluzioni della attività territoriale dei maschi sarebbero poi il risultato della esigenza di raffreddamento e della differenza delle condizioni termiche tra i prati e l'ecotono.

L'ipotesi appare suffragata da testimonianze della evoluzione del comportamento ancora presenti: la nascita degli adulti nei prati aperti ove nasce verbasco e la "sterilità degli incontri casuali tra maschi e femmine, il raggiungimento dei territori e la selezione dei maschi attraverso la attività territoriale, il "ricordo" del periodo perlustrativo (ovvero una qualche seppur assai modesta capacità di riconoscere i conspecifici), la copula e la dispersione delle femmine nei prati aperti a cercare la pianta nutrice per deporvi le uova.

RINGRAZIAMENTI. Un sincero ringraziamento va agli amici Carlo Prola e Piero Provera, al Prof. Giancarlo Chiatti per le discussioni sugli scambi termici, al Dr. Alberto Zilli, per l'aiuto nella ricerca bibliografica, per la lettura del manoscritto e le preziose osservazioni, ed infine al Prof. Valerio Sbordoni per lo stimolo ed il sostegno senza i quali non avrei mai completato il lavoro.

RIASSUNTO

Si riferisce sui risultati di osservazioni e misure di campagna riguardanti il comportamento territoriale di *Melitaea trivia* ([Denis e Schiffermüller], 1775) nei dintorni di Vallemare (provincia di Rieti) nell'Appennino centrale.

Vengono descritti e discussi: la distribuzione e le caratteristiche dei territori, le condizioni termoigrometriche di attività della specie, i meccanismi di ricerca e di permanenza nel territorio, la regolazione della temperatura corporea dei maschi durante il riscaldamento ed in volo, le azioni del comportamento territoriale, lo stimolo scatenante e le condizioni di successo nell'accoppiamento.

Viene infine proposta una ipotesi sulla evoluzione del comportamento territoriale nella specie.

SUMMARY

The territorial behaviour of *Melitaea trivia* ([Denis e Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae).

On the basis of field observations carried out in the sorroundings of Vallemare (Central Apennines, Latium, province of Rieti) a global account on the territorial behaviour of *Melitaea trivia* ([Denis e Schiffermüller], 1775) is given. Particular attention was dedicated to describing and analysing the most important aspects involved with the territorial behaviour by males of the species, i.e. site selection, characteristics and distribution of territories, external thermic conditions allowing territorial activity, thermoregulation by the individuals during basking and flight, stimulus-response relationship between interacting individuals and stereotyped sequences thereto, as well as conditions enhancing successful meeting with sexual partners. The whole information also provides a basic toward an understanding of the evolution of territorial behaviour in *Melitaea trivia*.

BIBLIOGRAFIA

BERND, H. 1996. The Thermal Warriors Strategies of Insect Survival. Harvard University Press, Cambridge, Massachussetts, and London, England, 221 pp..

CHINERY, M. 1990. Farfalle d'Italia e d'Europa. De Agostini - Collins, Novara, 320 pp..

GUILLAME, P. 1973. Psicologia animale. Sansoni, Firenze, 228 pp..

HIGGINS, L.G., RILEY, N.D. 1970. A field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. Collins, London, 380 pp..

HINDE, R.A. 1980. Il comportamento degli animali. Edagricole, Bologna, 734 pp..

IMMELMANN, K. 1988. Introduzione all'etologia. Bollati Boringhieri, Torino, 323 pp..

MAINARDI, D. 1992. Dizionario di Etologia. Giulio Einaudi editore, Torino, 868 pp..

MANNING, A. 1985. Il comportamento animale. Boringhieri, Torino, 411 pp..

PORTIER, P. 1949. La biologie des Lepidopteres. Paul Lechevalier Editeur, Paris, 642 pp.

PROLA C., PROVERA P., RACHELI T., SBORDONI V. 1978. I macrolepidotteri dell'Appennino Centrale, Parte I, Diurna, Bombyces e Sphinges. Fragmenta Entomologica, Roma (1978) 14: 1-217.

SBORDONI, V., FORESTIERO, S. 1984. Il mondo delle farfalle. Arnoldo Mondadori Editore, Milano, 312 pp..

TINBERGEN, N. 1994. Lo studio dell'istinto. Adelphi Ed., Milano, 313 pp..

VERITY,R. 1950. Le farfalle diurne d'Italia .Vol. IV. Casa Editrice Marzocco, Firenze, 380 pp..