

R. BANI (*)

EVOLUZIONE PER INCREMENTO DEI LEGAMI

Un modello interpretativo della socialità nei Mammiferi

Riassunto — L'esistenza del legame sociale, conseguente all'attrazione durevole tra i conspecifici, e il suo instaurarsi in base alle classi di età-sesso, sono due fatti elementari sufficienti per costruire un modello dell'evoluzione sociale basato su un certo numero di possibili organizzazioni distribuite in vari livelli di socialità e lungo diverse vie di incremento dei legami. Tre ordini di Mammiferi sono stati esaminati e le loro organizzazioni corrispondono ad una parte di quelle teoricamente prevedibili: le specie si collocano facilmente nel modello suggerendo che ogni organizzazione sociale non è altro che una variante particolare del fenomeno generale. Questo lavoro propone un criterio per la comparazione tra le organizzazioni sociali, spiega i frequenti parallelismi tra taxa, fornisce solidità ai concetti di «grado di socialità» e di «evoluzione sociale», propone cioè una sintesi nel complesso campo della socialità animale.

Abstract — *Evolution through the increment of social bonds.* Social bonds are the result of stable attractions between conspecifics, and are established on the basis of age/sex classes. These two elementary facts are sufficient to construct a model of social evolution based on the possible number of organizations which determine various levels of sociality and distinct pathways for increasing social complexity. Three orders of Mammals were examined and their social organization corresponded, in part, to those theoretically predicted. This good correspondence suggests that specific social organizations are only variants of a general phenomenon. This work proposes a criterion for the comparison of social organization and explains the frequent parallelism between different phyletic lines. In addition, the model brings increased precision to the concepts of «social grades» and of «social evolution», and provides a new synthetic framework for animal sociality.

Key words — Mammals - Social bond - Social structure - Social evolution.

(*) Per richiedere gli estratti: Dipartimento di Biologia Animale e Genetica, Via Romana 17, Università di Firenze.

1 SOCIALITÀ COME ORGANIZZAZIONE SPAZIALE

Molti sono gli aspetti della socialità animale ed ognuno può essere utilizzato come parametro per l'analisi e il confronto tra le diverse organizzazioni intraspecifiche: ad esempio i tipi di territorialismo (LEUTHOLD, 1977), l'aggressività dentro e tra i gruppi, o ciascuna «Qualità della socialità» di WILSON (1975). In questa analisi vengono esaminate le strutture associative realizzate dagli individui di una popolazione specifica in conseguenza dei comportamenti reciproci, strutture intese strettamente come strutture spaziali cioè corrispondenti alla distribuzione degli individui nell'ambiente; la spazialità, importante aspetto della socialità secondo Mc BRIDE (1971), LEUTHOLD (1977) e KUMMER (1971), sarà quindi il criterio qui seguito. Iniziamo da due definizioni.

GLEN Mc BRIDE (1971): «La più semplice definizione di una società è una non casuale distribuzione degli animali nello spazio, presentata dal comportamento spaziale degli animali verso i vicini piuttosto che dalle discontinuità dell'ambiente fisico» (The simplest definition of a society is a non random distribution of animals in space, arising from the spacing behavior of animals to neighbors rather than from discontinuities in the physical environment).

WILLIAM ETKIN (1964a): «Considereremo i gruppi come «sociali» quando i membri restano insieme come un risultato delle loro risposte sociali l'uno verso l'altro piuttosto che dalle reazioni verso altri fattori nel loro ambiente» (We shall regard groups as «social» when the members stay together as a result of their social responses to one another rather than by responses to other factors in their environment).

Le cause della vicinanza tra conspecifici sono molteplici ma sembrano separabili in due casi generali: (1) esiste una chiara attrazione reciproca, e si può parlare correttamente di associazioni, oppure (2) non esiste alcuna attrazione ma più conspecifici risultano vicini in conseguenza della comune parallela attrazione verso una certa entità, e la vicinanza è resa possibile dall'assenza di una significativa repulsione reciproca. Così fino a 42 orsi polari, animali tipicamente solitari, sono stati osservati intorno alla carcassa di una balena (BANFIELD, 1974) e ciascuno si preoccupa solo di sfamarsi senza prestare particolare attenzione agli altri. Più tigri si tollerano mangiando alla stessa carcassa e diversi maschi seguono talvolta la stessa femmina in estro (SCHALLER, 1967), fatto questo riscontrato anche nel pu-

ma (EWER, 1973); non diverso è il caso di quegli animali, repulsivi nella vita attiva, che convergono nello stesso rifugio dando raggruppamenti per dormire o ibernare. Esiste d'altronde un accordo generale, ad esempio WILSON (1975), HINDE (1974), LEUTHOLD (1977), ETKIN (1964a), EIBL-EIBESFELDT (1967), sull'utilità di distinguere tali fenomeni di vicinanza spaziale non dovuti a mutua attrazione ma alla comune risposta allo stesso oggetto fonte di stimoli come aggregazioni.

2 LEGAME SOCIALE E CLASSI DI ETÀ-SESSO

Diciamo in generale che un individuo (soggetto) presenta verso un conspecifico o altra entità (oggetto) tre possibili tendenze: 1. Repulsione, che induce individui e gruppi alla reciproca lontananza, 2. Indifferenza, o tolleranza, che consente la vicinanza delle aggregazioni, 3. Attrazione che induce ad associarsi. È però importante anche la durata dell'attrazione, per cui il corteggiamento e la lotta nelle specie solitarie sono solo delle momentanee associazioni, incontri di breve durata, mentre sono qui considerate le associazioni stabili per un certo tempo, per una parte dell'anno (stagionali) o per più anni (durevoli). Sono da considerare associazioni, in una popolazione specifica, quelli insieme stabili (gruppi, bande, unità sociali, società) dovuti alla prolungata attrazione tra i partecipanti, ed il legame sociale può essere definito come risultato o effetto dell'attrazione prolungata che un individuo prova verso il conspecifico e per la quale tende a restare vicino a questo, per quanto più tempo è possibile nel corso delle sue attività giornaliere e compatibilmente con le altre sue necessità. Esistono anche legami non sociali perché rivolti ad entità extraspecifiche; ogni legame si stabilisce (1) per mutua attrazione tra i due oppure (2) per la sola attrazione dell'uno verso l'altro che risulta indifferente, non è cioè repulsivo ma nemmeno attratto, com'è particolarmente evidente nel legame tra animale e area familiare, o territorio o tana, entità chiaramente inerti nei suoi confronti.

In una popolazione specifica i legami sono spesso stabiliti tra taluni individui e non tra altri, ovvero un certo soggetto ricerca comunemente un determinato individuo cui associarsi e non un conspecifico qualsiasi: i comportamenti associativi dipendono in larga parte dal sesso e dall'età del soggetto e sono rivolti ad oggetti-conspecifici

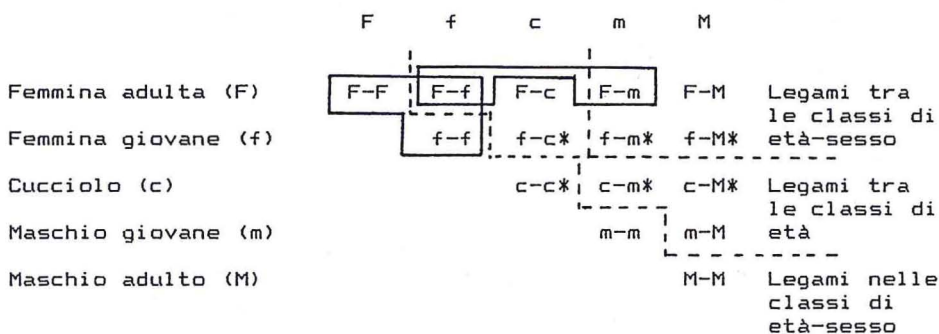
di determinato sesso ed età, col risultato che le direzioni di legame, quindi le specifiche vicinanze di due individui, si caratterizzano secondo le classi di età-sesso. L'insieme-specie è per sua natura suddiviso in categorie o classi di individui omogenee per sesso ed età ma anche per i comportamenti e i segnali che esprimono verso i conspecifici; per GEORGE B. SCHALLER (1963), ad esempio, esse determinano in larga parte le interazioni sociali nel gorilla. Tra gli studiosi esiste una diffusa convergenza di opinioni sulla loro importanza sociobiologica, ad esempio MC BRIDE (1964, 1971), LEUTHOLD (1977), SCOTT (1956), HINDE (1974), mentre altri le hanno utilizzate nei loro studi in natura, ad esempio SCHALLER (1963, 1967, 1974, 1977), KUMMER (1968), SINCLAIR (1977), GEIST (1971). Utilizzeremo qui la distinzione in maschi e femmine e, per l'età, in neonati o cuccioli (età di stretta dipendenza dalla madre), giovani (età di relativa indipendenza dalla madre, caratterizzata dallo sviluppo corporeo fino alla maturità sessuale, comprendendo anche i subadulti come giovani maturi sessualmente) e adulti (età di stabilità corporea e di piena capacità riproduttiva). Ovviamente le classi di età sfumano e si continuano, e lo sviluppo può presentarsi in un'ampia varietà morfologica: così GEIST (1971) distingue nel bighorn (*Ovis canadensis*), in base alla forma del corpo e delle corna, quattro classi di maschi sessualmente maturi e otto classi complessive, e simili sono le distinzioni di SCHALLER (1977) per i caprini dell'Himalaya. Seguiremo però la suddivisione proposta perché corrisponde alle fasi essenziali dello sviluppo e può così agevolare la comparazione tra le specie: nella sua semplicità è adeguata e sufficiente per questa analisi.

3 DIREZIONI E STRUTTURAZIONE DEI LEGAMI

Poiché soggetto e oggetto di ogni interazione appartengono all'una o all'altra classe di età-sesso, tutte le possibili direzioni di interazione tra gli individui derivano dalle combinazioni tra le classi, com'è illustrato nello schema 1; considerando ogni legame caratterizzato dalla sua sola direzione, ogni organizzazione sociale si distingue: (1) per quante direzioni di legame presenta e (2) da quali direzioni si tratta. E l'evoluzione sociale si caratterizza per la comparsa di sempre nuovi legami (direzioni) per cui sempre più individui delle diverse classi si associano, evoluzione che inizia dal gradino zero rappresentato dalle specie (precedenti ai Mammiferi) prov-

SCHEMA 1 - DIREZIONI DEI LEGAMI

Direzioni individuabili tra le classi di età-sesso e selezione per il successivo lavoro.



Semplificazioni * Legami trascurati

Legami raccolti

F-m e F-f = F-mf
 F-F, F-f e f-f = F-Ff

viste di qualsiasi legame sociale, e completata dal coinvolgimento di più individui di tutte le classi in conseguenza dell'esistenza di tutti, o quasi, i legami. Troviamo inoltre linee evolutive, o vie, che dalla fase iniziale arrivano a quella finale attraverso gradi progressivi di socialità, e livelli di legami distinti dal numero delle direzioni presenti. Partendo da zero legami, il primo legame può presentarsi in ognuna delle 15 direzioni possibili dando il livello delle organizzazioni ad un solo legame e ciascuna sarà l'inizio di una via evolutiva; il secondo legame comparirà in una qualsiasi delle 14 direzioni rimaste, esclusa cioè quella già comparsa, e avremo il livello delle organizzazioni con due legami; il terzo comparirà tra le 13 restanti (escluse le due già presenti) portando al livello delle organizzazioni con tre legami. Livelli quindi con crescente numero di direzioni-legami, ciascuno comprendente tutte le organizzazioni con eguale numero di legami ed ogni organizzazione è uno stadio di una via evolutiva, tutte le vie passano dal primo all'ultimo livello. Vediamo di analizzare matematicamente questa ipotesi e di arrivare a dei risultati utilizzabili.

Quante le combinazioni ottenibili da 15 possibili direzioni prendendole una alla volta (presenza di un legame), due alla volta (due

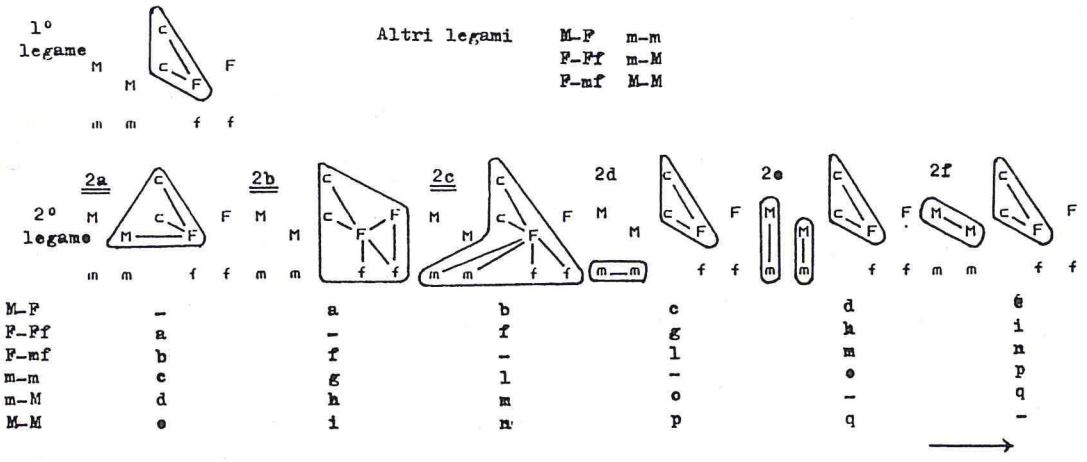
legami), tre alla volta (tre legami), fino alla copresenza di tutte le direzioni? Essendo il numero delle combinazioni uguale a 2 elevato alla n , otteniamo 2 elevato alla 15-esima cioè 32768 combinazioni, ovvero un numero eccessivo ed inutile da esaminare. Semplifichiamo il problema tralasciando le direzioni dove i legami compaiono tardivamente rispetto alle altre per cui la loro presenza o assenza non altera l'unità sociale, cioè legami la cui comparsa non modifica l'associazione. Così due o più cuccioli vivono vicini per il comune legame con la madre e la comparsa del legame tra loro (legame c-c) non altera l'associazione madre-prole; il legame maschio adulto-cucciolo (M-c) compare dopo quello tra i sessi (M-F) e la sua presenza o assenza non altera la distribuzione spaziale. Tralasciamo pure i legami tra giovani maschi e giovani femmine (m-f) e tra giovani e cuccioli (m-c, f-c) perché tardivi rispetto ad altri legami che hanno già reso tali individui spazialmente vicini; i legami trascurati sono segnati con asterisco nello schema 1. Altri legami possono essere raccolti perché compaiono insieme: col legame tra femmine adulte (F-F) troviamo comunemente sia il legame tra femmine adulte e subadulte (F-f) sia quello instaurato tra queste ultime (f-f), così pure, per altre vie, al legame tra femmina adulta e giovane maschio (F-m) si accompagna quello tra femmina adulta e giovane femmina (F-f). Esiste forse una facile tendenza alla comparsa di quest'ultimo legame perché la femmina adulta può considerare la giovane sia come femmina, accomunandola alle altre femmine (per cui F-f risulta uguale a F-F), sia come giovane, accomunando i due sessi nell'unico segnale di giovani (F-f risulta uguale a F-m). Trascurare e raccogliere i legami sono scelte forzate, certamente semplificative ma anche estremamente utili perché consentono di diminuire fortemente il numero delle combinazioni da esaminare. Infine tra i sette legami rimasti quello madre-prole (F-c), presente in tutti i Mammiferi, può essere escluso dalle combinazioni perché già presente in tutte; si consideri che i sei legami rimasti combinati tra loro prendendoli 1, 2, 3, 4, 5, 6 alla volta danno 2 elevato alla sesta possibilità cioè 64, un numero evidentemente possibile da esaminare.

Nello schema 2 si trovano le matrici combinatorie dei legami scelti: partendo da un livello privo di legami intraspecifici o livello zero (non indicato), il primo legame poteva comparire in una delle diverse possibili direzioni che nei Mammiferi è stata sicuramente quella femmina-prole (F-c) posta come unico esempio del primo livello di scelte combinatorie. Il secondo legame poteva comparire in

ogni altra direzione esclusa quella F-c, e otteniamo così le formule del secondo livello; ogni formula del secondo livello combinata con le direzioni di legame che ancora non presenta dà origine a formule con tre legami e queste, combinate a loro volta, originano quelle a quattro legami. Ogni volta si passa al superiore livello di legame mentre i legami ancora da acquistare diminuiscono, ripetendo infatti l'operazione suddetta si arriva infine all'unica formula possibile comprendente tutte e sette le direzioni di legame; il risultato ottenuto nell'insieme è la strutturazione dei legami teoricamente prevedibile e le conseguenti possibili organizzazioni intraspecifiche. Sono poste in evidenza le formule riscontrate nei Mammiferi qui trattati con le quali ho sviluppato lo schema 3 per mettere in risalto i passaggi e le principali vie evolutive: è una costruzione parziale ma più immediata e facile da utilizzare dello schema 2. In ambedue ogni organizzazione intraspecifica è riassunta da una «stella a cinque punte» (succinta rappresentazione di una popolazione nelle cinque classi di età-sesso con due individui per classe) provvista dei legami caratteristici, per cui la stella-popolazione specifica può essere seguita nelle trasformazioni sociali dal primo al settimo livello, risultando evidente come la struttura dei legami si altera e le unità sociali (distinte dalle linee chiuse o come individui solitari) si modificano di conseguenza all'acquisizione, o perdita, dei legami.

SCHEMA 2 - COMBINAZIONI DEI LEGAMI

Matrici delle combinazioni dei legami scelti e livelli di legame, dal 1° al 7°, con le organizzazioni ed unità sociali possibili e i passaggi dall'uno all'altro livello. Sono evidenziate le formule utilizzate nello schema 3.



Segue schema 2

3° *pegame*

M-F	-	-	-	-	-	a	b
F-Ff	-	a	-	c	d	-	-
F-mf	a	-	l	f	g	-	m
M-M	b	e	-	h	i	m	n
m-m	e	f	h	-	l	n	p
M-H	d	g	i	l	-	o	q

4° *pegame*

M-F	-	-	-	-	-	-	-
F-Ff	-	-	-	-	-	a	b
F-mf	-	a	-	c	e	-	-
m-m	a	-	d	e	f	g	h
m-H	b	d	-	f	-	h	i
M-H	c	e	f	-	-	i	-

4° *pegama*

M-F	q	b	c	d	e	f	g
F-Ff	-	-	-	-	-	-	-
F-mf	-	-	-	m	n	o	p
m-m	m	m	n	-	-	p	-
m-H	n	e	-	-	p	-	-
M-H	n	o	-	p	-	-	q

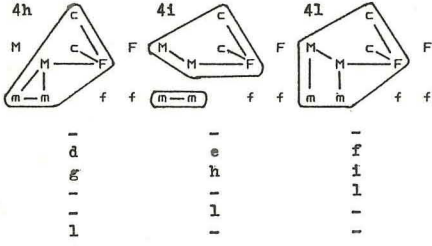
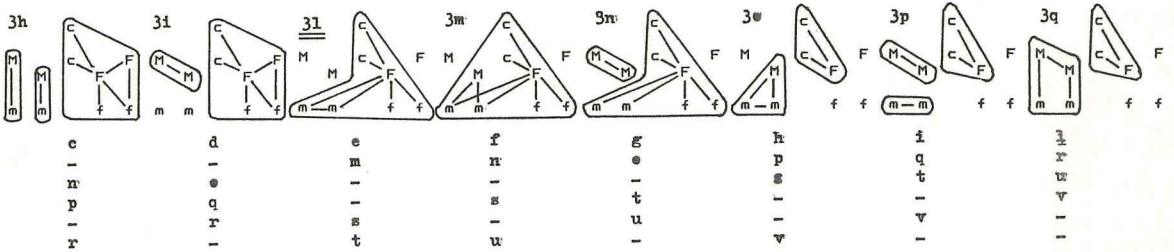
5° *pegame*

M-F	-	-	-	-	-	-	-
F-Ff	-	-	-	-	-	-	a
F-mf	-	-	-	a	b	c	-
m-m	-	a	b	-	-	d	-
m-H	a	-	c	-	d	-	-
M-H	b	c	-	d	-	-	e

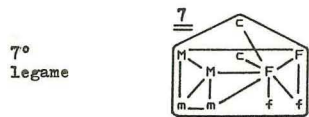
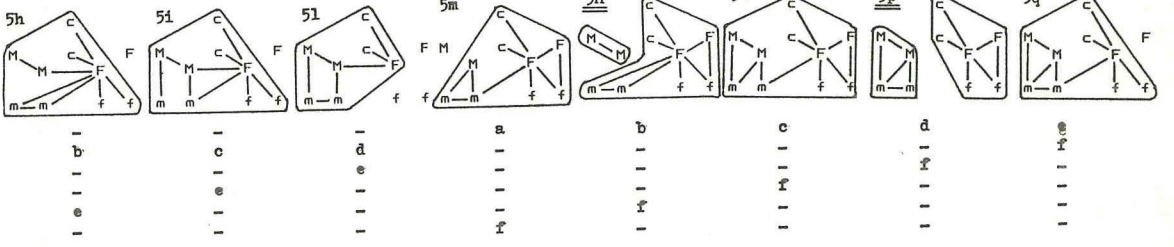
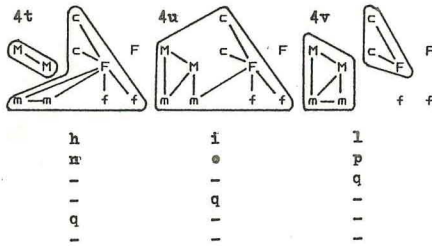
6° *pegame*

M-F	-	-	-	-	-	a
F-Ff	-	-	-	-	a	-
F-mf	-	-	-	a	-	-
m-m	-	-	a	-	-	-
m-H	-	a	-	-	-	-
M-H	a	-	-	-	-	-

Segue schema 2



(segue) →



4 UNITÀ SOCIALE E STRUTTURA SOCIALE

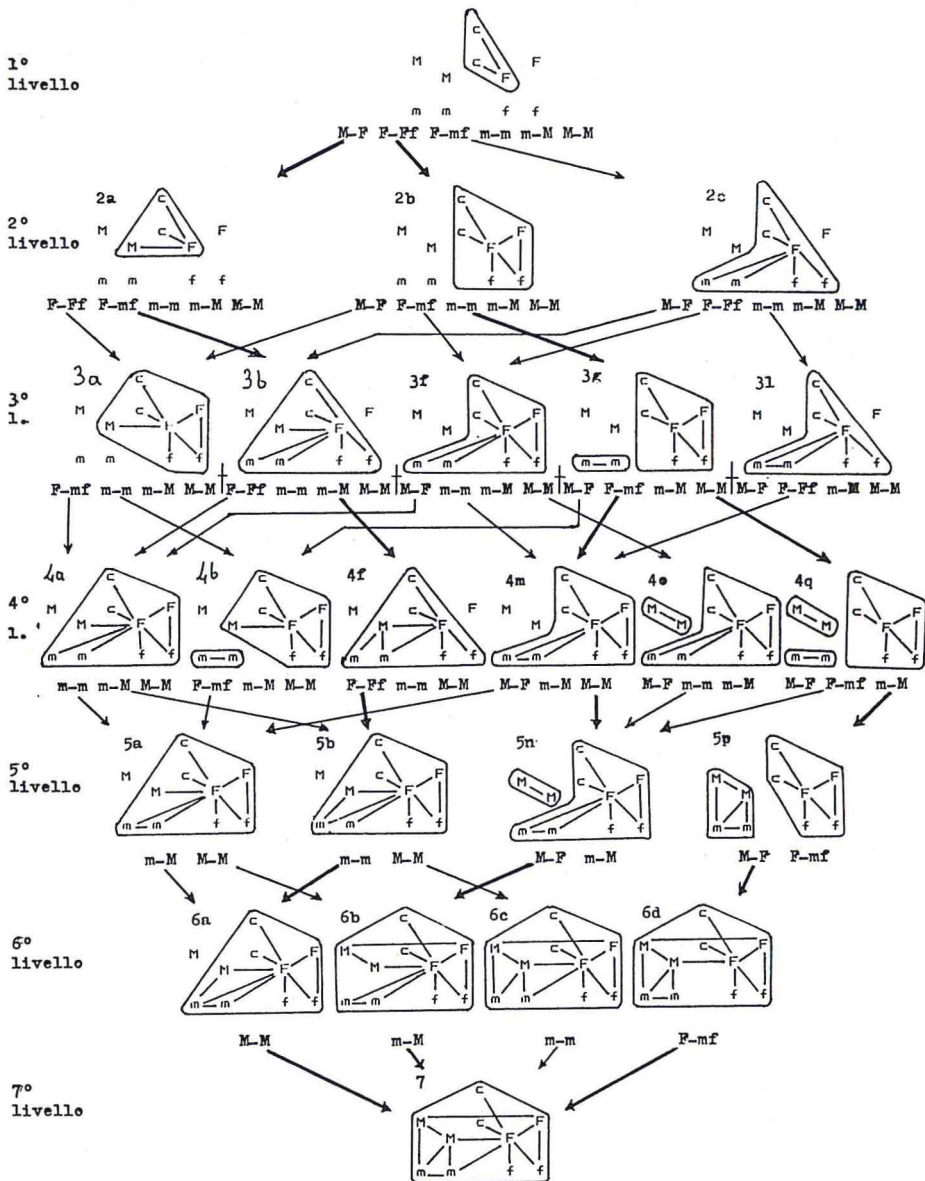
La seguente condizione è forse generale tra le specie: la struttura dei legami in una popolazione ne determina l'organizzazione spa-

ziale portando alla vicinanza tra determinati individui delle classi di età-sesso e, quindi, alla costituzione di precise unità sociali. La comparsa o scomparsa di un legame altera sicuramente la struttura dei legami ma non sempre altera le unità sociali, e questo per il fenomeno della convergenza sociale. Ad esempio, il legame F-c esiste tra la madre e ciascuno dei suoi cuccioli che risultano vicini in conseguenza del comune legame con la madre, perciò l'eventuale comparsa del legame tra i cuccioli non altera l'unità sociale. Nel gruppo poligamo, o unità ad un solo maschio dei Primati, il legame tra femmine può anche non esistere come nell'amadriade (KUMMER, 1968), ma esse restano insieme per il comune legame col maschio e la reciproca tolleranza. Terremo presente questo divario tra unità sociale, in quanto insieme di individui, e struttura sociale, in quanto articolazione dei legami; evidentemente una unità sociale è resa possibile da un minimo «scheletro» di legami tra i partecipanti, mancando uno dei quali viene a mancare l'unità stessa, mentre per il resto ogni altra direzione tra i partecipanti può essere indifferentemente costituita da una convergenza o da un legame senza che questo alteri l'unità sociale. Ad esempio i gruppi sociali, insieme di più individui di tutte le classi di età-sesso, presentano minime strutture di legami capaci di tenere insieme i partecipanti però con numerose convergenze, sostituibili con legami fino alla massima strutturazione che coinvolge tutti i partecipanti; negli schemi 2 e 3 le formule 6b, 6c, 6d e 7 sono distinte strutture di legami del gruppo sociale e il legame tra giovani maschi (m-m) che, ad esempio, diversifica la 6c dalla 7 può anche non esistere ed essi continueranno a convivere per il comune legame coi maschi adulti. Altri di questi fenomeni di «isomeria» esistono tra le formule 3f e 4m, che sempre danno l'organizzazione della specie in gruppi di femmine e maschi adulti solitari, e tra 4o e 5n, gruppi di femmine e gruppi di maschi adulti, tra 4a, 5a, 5b, 6a, gruppi poligami e maschi adulti solitari.

5 L'EVOLUZIONE SOCIALE NEI MAMMIFERI

L'ipotesi formulata per comprendere la natura delle organizzazioni intraspecifiche è quindi relativamente semplice: (1) il legame è conseguenza dell'attrazione durevole che si attua in una qualche direzione, tra un soggetto e un oggetto, (2) le direzioni possibili sono determinate dai segnali degli individui e questi si diversificano per

SCHEMA 3 - EVOLUZIONE SOCIALE PER INCREMENTO DEI LEGAMI Livelli di legame, vie principali (in **grassetto**), strutture di legami e unità sociali.



l'appartenenza alle classi di età-sesso, (3) le direzioni di legame sono comparse gradualmente. Perciò le combinazioni dei sette legami prescelti mostrano, nelle matrici dello schema 2, i possibili passaggi

dell'evoluzione sociale: (1) attraverso i livelli di legame, dal primo livello (mammiferi solitari) al settimo (gruppi sociali), (2) lungo distinte vie evolutive e (3) passando dall'uno all'altro stadio di organizzazione intraspecifica. Dal fatto che ogni direzione di legame esiste o non esiste deriva tra l'altro una separazione piuttosto netta tra i vari livelli, stadi e vie evolutive. La comparsa di nuovi legami porta in generale a stadi e livelli di maggior socialità, in quanto coinvolgono un maggior numero di individui delle classi di età-sesso, così pure la loro scomparsa determina la discesa a stadi e livelli di minor socialità; gli schemi illustrano inoltre la varietà delle possibili organizzazioni sociali, con formule diverse per la maggiore o minore socialità e, nello stesso livello, formule con ugual numero di legami ma in diverse direzioni.

L'organizzazione sociale minima presente nei Mammiferi è superiore alla minima dei Pesci, Anfibi e Rettili: anche nei più solitari esiste il legame madre-prole (F-c) e la conseguente unità sociale. Il fatto poi che questo stadio di minima socialità (gli individui vivono solitari ma le femmine adulte passano un certo periodo di tempo coi figli) sia presente in quasi tutti gli ordini, come risulta da numerosi dati ad esempio raccolti da WILSON (1975), può dirci due cose: (1) tale stadio è comparso coi primi mammiferi e (2) costituisce l'organizzazione basilare da cui sono partite le filogenesi degli ordini per acquisire i successivi gradi di socialità. Alcuni ordini, cioè Monotremi, Insettivori, Sdentati e Folidoti, sono del tutto rimasti all'organizzazione solitaria, così come quasi tutti i Marsupiali che però presentano una maggior socialità nei Falangeridi e Macropodidi (WILSON, 1975); sono però i Placentati ad avere realizzato una vera e propria 'radiazione evolutiva' nella socialità presentando in quasi tutti gli ordini dei gradi sociali superiori. Verificheremo la costruzione qui proposta nei Primati, Carnivori e Artiodattili, ma è evidente che anche altri ordini possono esser esaminati e sicuramente non si discostano da quanto previsto; per esempio nei Roditori troviamo specie solitarie, monogame, poligame e in gruppi sociali (MAINARDI, 1975; EISENBERG, 1967). Nello schema 4 sono riportati per un confronto i gradi o tipi di organizzazione sociale riconosciuti da alcuni autori e dei quali parleremo volta volta, a sinistra gli stadi individuati secondo questa ricerca ciascuno distinto con le sue unità sociali e accompagnato da una possibile denominazione sintetica, quindi dalle strutture, o formule, dei legami (sigle riferite agli schemi 2 e 3). La prima serie di stadi (via intersessuale) si trova nella parte

SCHEMA 4 - *Confronto con altre classificazioni. Stadi evolutivi e unità sociali individuati in questa ricerca confrontati con i gradi di organizzazione sociale proposti da altri autori.*

Unità sociale	In questa ricerca	Strutture	Eisenberg 1966	Per gli Ungulati Leuthold 1977 «type of social org.»	Per i Primati Crook e Gartlan 1966 «grades of social org.» Eisenberg <i>et al.</i> 1972	Per i Canidi Fox 1975 «types»
1. Gruppo materno 2. Individui solitari	Asocialità (dei Mammiferi)	1	a. *Adulti solitari tranne che nella formazione di coppie; territoriali o no.	3a. Individui solitari, femmine con immaturi, Chevrotaïn e altri (classe A di Jarman**)	Specie solitaria	Tipo I. Solitario Volpe rossa
1. Famiglia limitata 2. Individui solitari	Ipomonogamia	2a		3b. Coppie permanenti con o senza immaturi. Dik-dik, orbi. (classe A)	Famiglia parentale	Tipo II. Coppia permanente Coyote
1. Famiglia estesa 2. Adulti solitari	Epimonogamia	3b, 4f				
1. G. poligamo esteso 2. Maschi adulti sol.	Poligamia-monoandria	5a, 5b 4a, 6a	b. Grandi branchi. Harem permanente posseduto dal maschio territoriale; unità femmine-progenie alleate tra loro			
1. G. poligamo esteso 2. G. maschi adulti	Poligamia-poliandria	legami M-F e M-M non copresenti		1c. Stabili gruppi femmine, giovani e un maschio ad. Gruppi soli maschi. Zebra.		
1. G. presociale 2. Maschi sol. o gruppo	Presocialità	legame M-M solo per diversa età		Grado V. Gruppi ad un solo maschio. Gradi III e IV. Gruppi con molti maschi adulti		
1. G. sociale	Socialità	7, 6b 6c, 6d	c. Grandi branchi. Sottogruppi unisessuali. Parecchi maschi associati alle femmine...	Id. Ampie schiere di ambo i sessi. Maschi adulti e sub-adulti in propri sottogruppi. Bufalo cafro (classe E).	Intermedia tolleranza «age-graded-males group» Massima tolleranza dei maschi «multimale group»	Tipo III. Gruppo Cuon e lupo
1. G. femmine limitato 2. Maschi solitari	Ipopoligamia-monoandria	2b	d. Piccoli gruppi di femmine alleate con prole; maschi solitari.			
1. G. femmine limitato 2. G. maschi giovani 3. Maschi adulti sol.	Ipopoligamia-subpoliandria-eumonoandria	3g	e. Grandi branchi. Harem stagionali posseduti dal maschio; femmine alleate. come c. ed e.	4. 5a, 5b, a) gruppi di femmine e immaturi, b) maschi adulti solitari, c) gruppi di maschi scapoli. Generuk, impala e altri (classi B, C, D di Jarman). Id. come sopra		
1. G. femmine limitato 2. G. maschi giovani 3. G. maschi adulti	Ipopoligamia-subpoliandria-eupoliandria	4q				
1. G. femmine limitato 2. G. maschi (M e m)	Ipopoligamia-poliandria	5p				
1. G. materno esteso 2. Adulti solitari	Episocialità	2c, 3j	come c. ed e.			
1. G. femmine esteso 2. Maschi adulti sol.	Epipoligamia-eumonoandria	3f, 4m		2a. Piccoli gruppi di femmine e giovani, maschi adulti associati brevemente o solitari. Facocero.		
1. G. femmine esteso 2. G. maschi adulti	Epipoligamia-eupoliandria	4o, 5n		1b. Gruppo di femmine e giovani maschi, maschi sessualmente maturi soli o in gruppo. Elefante.		

* per Eisenberg i simboli distintivi sono attribuiti da chi scrive; ** riferimento alle classi di Jarman effettuato da Leuthold; G = gruppo.

sinistra dello schema 3, la seconda e terza serie (vie intrasessuali) nella sua parte destra; lo schema 4 serve soprattutto al confronto tra i dati teoricamente prevedibili, secondo la costruzione qui effettuata, e le sintesi preminentemente empiriche effettuate da altri autori; il confronto con i dati sperimentali è riassunto negli schemi 5, 6 e 7.

6 PRIMATI

Oggetto di numerosi fruttuosi studi in natura quindi con una relativa abbondanza di dati sulla loro vita sociale, i Primati sono stati pure oggetto di sintesi sociali-ecologiche da parte di CROOK e GARTLAN (1966) e di EISENBERG, MUCKENHIRN e RUDRAN (1972): ho trascurato l'aspetto ecologico e adattativo limitandomi a riportare nello schema 4 i «Grades of social organization» riscontrati da tali autori. Lo schema 5 contiene invece, in alto, gli stadi (e le unità sociali tipiche) della via intersessuale alla quale sembra essersi limitata l'evoluzione sociale dei Primati, le specie sono ordinate in verticale per gruppi sistematici ciascuna con l'indicazione del suo stadio sociale secondo i dati forniti dagli autori indicati a lato. L'attribuzione ad un certo grado sociale viene effettuata in base alle unità sociali più marcate e stabili, dovute cioè ai legami di maggior intensità, talora però esistono legami meno intensi che uniscono tali unità in associazioni più ampie ma meno marcate e stabili: la specie non è per questo attribuita ad uno stadio di superiore socialità ma il fatto viene indicato col segno (+). L'esistenza di legami relativamente forti che talora vengono a mancare viene invece indicata col segno (—). Dobbiamo tenere presente che l'evoluzione sociale dei Primati non è affatto un fenomeno omogeneo essendo avvenuta dentro le singole superfamiglie e famiglie, tra le quali sono intervenute considerevoli evoluzioni parallele (EISENBERG *et al.*, 1972) col notevole ruolo della separazione geografica, i Ceboidi nelle Americhe e i Lemuri nel Madagascar. Sono d'accordo con ALISON JOLLY (1966): «I Lemuri perciò forniscono una terza, indipendente linea evolutiva che compare con le linee dei primati sociali del Vecchio e del Nuovo Mondo» (Lemurs thus provide a third, independent evolutionary line to compare with the New World and Old World lines of social primates) e sono pure d'accordo nel trovare le tracce dell'origine là dove le tre linee si somigliano. Nello schema 5 sono separabili per

lo meno cinque linee di evoluzione sociale (*Lemuridae*, *Indriidae*, *Ceboidae*, *Cercopithecoidea*, *Hominoidea*), è però prudente considerare le specie attuali come testimonianze piuttosto frammentarie di una lunga storia di progressi e regressi, con organizzazioni complesse attuali derivate da forme semplici ma anche con organizzazioni semplici derivate da passate forme più complesse, e questo in conseguenza del mutare dell'adattamento.

Lo stadio iniziale dell'ordine può essere stato quello solitario, diffuso nei bassi Mammiferi e presente in diverse Proscimmie, da cui derivò la famiglia primitiva costituita da una coppia di adulti legati e dalla loro discendenza immatura (EISENBERG *et al.*, 1972) per comparsa del legame tra i sessi (M-F) cui spesso segue il legame tra padre e prole. Ma all'inizio può anche trovarsi questo secondo stadio presente nei più primitivi Primati, le tupaie (MARTIN, 1968), e dal quale derivarono per progressi e regressi tutte le altre organizzazioni sociali; però la monogamia delle tupaie può anche essere una acquisizione successiva. Troviamo in ogni caso questi due stati (formule 1 e 2a) diffusi nelle Proscimmie; dalla monogamia primitiva, per comparsa di legami verso la prole avanzata, giovani e subadulti di ambo i sessi (famiglia estesa) e poi dei legami tra adulti dello stesso sesso, si è passati al gruppo sociale del *Lemur catta* e *Lemur macaco* (JOLLY, 1966; SUSSMAN, 1979), e del sifaka, *Propithecus verreauxi*. Questo ultimo sembra presentare tracce evidenti di una tale origine: vive sicuramente in gruppi di più individui adulti di ambo i sessi ma limitati nel numero, 1-4 maschi e 1-5 femmine (JOLLY, 1966; RICHARD, 1979), e spesso con organizzazioni più semplici fino al gruppo familiare (RICHARD, 1979), la sua struttura sociale consiste infatti in una stabile coppia maschio-femmina che tollera altri maschi e femmine adulti (HLADIK, 1979). Presumibilmente come famiglia primitiva si originarono i Ceboidi passando poi alla famiglia estesa che caratterizza l'intero gruppo dei Callitricidi (KLEIMAN, 1977) mentre i Cebidi sono arrivati ad una organizzazione che può definirsi come presociale in quanto simile ma non uguale al gruppo sociale e della quale parlerò tra breve. Tra i Primati del Vecchio Mondo gli Ilobatidi sono rimasti alla famiglia estesa (CHIVERS, 1979) mentre i tre Pongidi attuali sono situati in tre stadi sociali ben diversi.

Lo scimpanzé è organizzato in quattro tipi di bande: gruppo delle madri, gruppo dei maschi adulti, gruppo di adulti (ambo i sessi), gruppo misto (ambo i sessi e tutte le età) (REYNOLDS, 1965); bande

SCHEMA 5 - *Primate*

	1. Famiglia estesa		1. Gruppo poligamo esteso			2. Maschi adulti o gruppo		
	2. Adulti solitari	1. Individui solitari	2. Maschi adulti	1. G. presociale		1. G. poligamo esteso	2. Maschi solitari o gruppo	
						1. Gruppo sociale		
Tupaiformes								
<i>Tupaia glis tupaia</i>		○						Roonwal e Mohnot 1977, Martin 1968
<i>Psilocercus lowii psilocerco</i>		○						Napier e Napier 1967
Lemuriformes <i>Lemuridae</i>								
<i>Microcebus murinus microcebo</i>		○						Napier e Napier 1967
<i>Lepilemur mustel. lepilemure</i>		○						Napier e Napier 1967, Hladik 1979
<i>Phaner furcifer valuvi</i>		○						Charles-Dominique e Petter 1980
<i>Lemur catta, L. macaco, L. fulvus</i>								Jolly 1966, Sussman 1979
<i>Indridae Daubentonidae</i>								
<i>Propithecus verreauxi sifaka</i>								Jolly 1966, Richard 1979
<i>Indri indri indri</i>		○						Pollock 1977, Hladik 1979
<i>Daubentonia madagasc. ayè-ayè</i>		○						Napier e Napier 1967
Lorisiformes								
<i>Loris tardigradus lori gracile</i>		○						Napier e Napier 1967, Hladik 1979
<i>Perodicticus potto potto</i>		○						Napier e Napier 1967, Kingdon 1971
<i>Nycticebus coucang nitticebo</i>		○						Napier e Napier 1967, Roonwal e Mohnot 1977
Ceboidea <i>Cebidae</i>								
<i>Aotus trivirgatus aoto</i>		○						Napier e Napier 1967, Hladik 1979
<i>Callicebus moloch, C. torquatus</i>		○						Aldrich-Blake 1970, Kinzey 1977
<i>Pithecia sp. pithecia</i>		○						Napier e Napier 1967
<i>Saimiri sciureus saimiri</i>								Eisenberg <i>et al.</i> 1972
<i>Cebus capucinus cappuccina</i>								Hladik 1979
<i>Alouatta seniculus aluatta</i>								Klein e Klein 1979
<i>A. villosa, A. palliata</i>								Aldrich-Blake 1970, Eisenberg <i>et al.</i> 1972
<i>Ateles geoffroyi atele Geoffroy</i>								Hladik 1979, Napier e Napier 1967

Segue: SCHEMA 5

<i>A. belzebuth</i> atele belzebù						Klein e Klein 1979, Eisenberg <i>et al.</i> 1972
<i>Callithricidae</i>						
<i>Callithrix jacchus</i> uistiti	○					Kleiman 1977, Napier e Napier 1967
<i>Leontideus rosalia</i> leontocebo	○					Kleiman 1977
<i>Saguinus</i> sp. tamarinini	○					Kleiman 1977, Hladik 1979
<i>Cercopithecoidea Cerco. cidæ</i>						
<i>Macaca</i> sp. macachi					○	Chance e Jolly 1970, Napier e Napier 1967
<i>Papio cynocephalus</i>					○	Altmann e Altmann 1970
<i>P. ursinus</i> , <i>P. anubis</i> babbuini					○	Altmann e Altmann 1970, Harding 1979
<i>P. hamadryas</i> amadriade		○+				Kummer 1968
<i>Mandrillus leucoceph.</i> drillo			○+			Eisenberg <i>et al.</i> 1972
<i>Theropithecus gelada</i> gelada						Crook 1966
<i>Cercocebus torquatus</i>					○	Eisenberg <i>et al.</i> 1972, Struhsaker 1979
<i>C. albigena</i> cercocebi					○	Aldrich-Blake 1970
<i>Cercopithecus aethiops</i>					○	Eisenberg <i>et al.</i> 1972, Struhsaker 1979
<i>C. mitis</i> , <i>C. ascanius</i>				○		Aldrich-Blake 1970, Struhsaker 1979
<i>Erythrocebus patas</i> pata				○		Chance e Jolly 1970, Crook 1966
<i>Colobidae</i>						
<i>Presbytis rubicundus</i>				○		Napier e Napier 1967
<i>P. senex</i> , <i>P. johni</i> , <i>P. geei</i>				○		Hladik 1979, Roonwal e Mohnot 1977
<i>P. entellus</i> , <i>P. cristatus</i>					○	Roonwal e Mohnot 1977, Eisenberg <i>et al.</i> 1972
<i>Colobus badius</i> colobo					○	Struhsaker e Oates 1979, Clutton-Brock 1979
<i>C. abyssinicus</i> guereza				○		Struhsaker e Oates 1979, Clutton-Brock 1979
<i>Hominoidea Hylobatidae</i>						
<i>Symphalangus syndact.</i> siamang						Chivers 1979, Napier e Napier 1967
<i>Hylobates lar</i> gibbone						Chivers 1979, Roonwal e Mohnot 1977
<i>H. hoolock</i> hulock						Roonwal e Mohnot 1977
<i>Pongidae</i>						
<i>Pongo pygmaeus</i> orangò						Horr 1979, Rodman 1977
<i>Gorilla gorilla</i> gorilla	○					Schaller 1963
<i>Pan troglodytes</i> scimpanzé					—○	Chance e Jolly 1970, Reynolds 1965

SCHEMA 6 - Carnivori

	1. Gruppo sociale		1. Gruppo materno		2. G. maschi	
	1. Famiglia estesa		1. Gruppo femmine			
	2. Adulti solitari	2. Maschi solitari				
	1. Famiglia limitata		1. Gruppo femmine			
	2. Individui solitari		2. Gruppo maschi			
	1. Gruppo materno		1. Gruppo femmine			
	2. Individui solitari		2. G. maschi giovani			
			3. G. maschi adulti			
Mustelidae <i>Mustelinae</i>						
<i>Mustela</i> sp. ermellino, donnola	○				Banfield 1974, Ewer 1973, Lockie 1966	
<i>Martes</i> sp. martora, faina	○				Banfield 1974, Ewer 1973	
<i>Gulo gulo</i> ghiottone	○				Banfield 1974, Ewer 1973	
<i>Lutrinae</i> e <i>Melinae</i>						
<i>Lutra lutra</i> lontra europea	○			○	Ewer 1973	
<i>Enhydra lutris</i> lontra marina				○+	Ewer 1973	
<i>Meles meles</i> tasso					Kruuk 1978	
Procyonidae						
<i>Procyon lotor</i> orsetto lavatore	○				Ewer 1973	
<i>Nasua narica</i> coati	○			○	Ewer 1973, Smythe 1970	
<i>Potos flavus</i> kinkajou	○				Ewer 1973	
Ailuridae e Ursidae						
<i>Ailurus, Ailuropoda</i> panda	○				Ewer 1973	
<i>Ursus</i> sp. orsi	○				Ewer 1973	
Viverridae <i>Viverrinae</i>						
<i>Viverra</i> sp., <i>Genetta</i> sp.	○				Dorst e Dandelot 1972, Dücker 1972, Kingdon 1971	
<i>Herpestinae</i>						
<i>Herpestes edwardsi</i> mangusta ind.	○				Ewer 1973	
<i>H. ichneumon</i> icneumone	○				Dücker 1972, Ewer 1973	
<i>Mungos mungo</i> mangusta striata		○			Ewer 1973, Kingdon 1971	
<i>M. gambianus</i> , <i>M. obscurus</i>		○			Dorst e Dandelot 1972, Ewer 1973	

Segue: SCHEMA 6

<i>Suricata suricatta</i> suricatta							Dorst e Dandelot 1972, Dücker 1972
Hyaenidae							
<i>Proteles cristatus</i> protele	○						Kingdon 1971
<i>Hyaena brunnea</i> iena bruna	○						Dorst e Dandelot 1972
<i>Hyaena hyaena</i> iena striata		○					Kingdon 1971
<i>Crocuta crocuta</i> iena macchiata							Kruuk 1972
Canidae							
<i>Canis lupus</i> lupo comune					○		Klinghammer 1979, Fox 1975, Banfield 1974
<i>C. lupus niger</i> lupo rosso					○		Riley e Mc Bride 1975
<i>C. lupus fam. dingoo</i> dingoo					○		Grzimek 1972
<i>C. latrans</i> coyote							Gier 1975, Banfield 1974, Fox 1975
<i>C. aureus</i> sciacallo dorato					○		Golani e Keller 1975, Kingdon 1971
<i>C. mesomelas</i> sc. gualdrappa					○		Dorst e Dandelot 1972, Kingdon 1971
<i>Atopex lagopus</i> volpe polare					○		Chesemore 1975, Banfield 1974
<i>Vulpes vulpes</i> volpe rossa	○						Ables 1975, Lloyd 1975, Fox 1975
<i>Lycan pictus</i> licaone							Kühme 1965, Dorst e Dandelot 1972
<i>Cuon alpinus</i> cuon alpino							Schaller 1967, Fox 1975
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>					○		Lord 1961
<i>Speothos venaticus</i> speoto							Kleiman 1972
<i>Dusicyon gymnocercus</i> dusicione	○						Grzimek 1972
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	○						Kleiman 1972, Grzimek 1972
<i>Otocyon megalotis</i> otocione					○		Dorst e Dandelot 1972
Felidae							
<i>Felis silvestris</i> gatto	○						Leyhausen 1979
<i>F. caracal</i> caracal	○						Kingdon 1971
<i>Lynx lynx</i> lince	○						Ewer 1973, Banfield 1974
<i>Puma concolor</i> puma	○						Ewer 1973, Banfield 1974
<i>Panthera pardus</i> leopardo	○						Schaller 1974, Dorst e Dandelot 1972
<i>P. tigris</i> tigre	○						Schaller 1967
<i>P. leo</i> leone	○						Schaller 1974, Bertram 1978
<i>Acinonyx chiniae</i>							
<i>Acinonyx jubatus</i> ghepardo						○	Schaller 1974, Eaton 1970

Segue: SCHEMA 7

	1. G. poligamo	1. G.F limitato	2. M e m solitari
	2. G. maschi	1. G.F limitato	2. G.m giovani
	1. G. poligamo	3. M adulti solitari	
	2. Maschi solit.	1. G.F limitato	2. G.m giovani
	1. Famiglia limitata	3. G.M adulti	
	2. Individui solitari	1. G.F limitato	2. G. maschi
	1. Gruppo materno	1. G.F esteso	2. M solitari
	2. Individui solitari	1. G.F esteso	2. G. M
			1. G. sociale
<i>Bovinae</i>	O		Wünschmann e Klös 1968
<i>Bubalus depressicornis</i> anoa	O		Wünschmann e Klös 1968
<i>B. arnee</i> arnee bufalo indiano		0+	Wünschmann e Klös 1968
<i>B. arnee mindorensis</i> tamarù			Sinclair 1977
<i>Syncerus caffer</i> bufalo cafro		O	Schaller 1967
<i>Bos gaurus</i> gaur		O	Wünschmann e Klös 1968
<i>B. sauveli</i> couprey			Wünschmann e Klös 1968
<i>B. javanicus</i> banteng		O	Wünschmann e Klös 1968
<i>B. taurus</i> bue domestico			Schloeth 1961
<i>B. mutus</i> yack		-O	Wünschmann e Klös 1968
<i>Bison bison</i> bisonte americano			Wünschmann e Klös 1968, Banfield 1974
<i>B. bonasus</i> bisonte europeo			Wünschmann e Klös 1968
<i>Alcelaphinae</i>			
<i>Alcelaphus buselaphus</i> alcelafò			Dorst e Dandelot 1972, Leuthold 1977, Walther 1968b
<i>Damaliscus lunatus</i> damalisco		O	Leuthold 1977, Kingdon 1971
<i>D. dorcas</i> bontebock		O	Leuthold 1977
<i>Connochaetes gnou</i> gnu coda bianca		0+	Leuthold 1977
<i>C. taurinus</i> gnu striato		0+	Estes 1966, Leuthold 1977
<i>Hippotraginae</i>			
<i>Hippotragus niger</i> antilope nera		0+	Dorst e Dandelot 1972, Kingdon 1971
<i>H. equinus</i> antilope equina	O		Walther 1968b, Kingdon 1971

Segue: SCHEMA 7

<i>Reduncinae</i>										
<i>Kobus ellipsiprymnus</i> kob										Dorst e Dandelot 1972, Leuthold 1977
<i>K. kob</i> kob dell'Uganda										Leuthold 1977, Walther 1968b
<i>Redunca</i> sp. cervicapre										Dorst e Dandelot 1972, Leuthold 1977
<i>Pelea capreolus</i> ant. capriolo										Dorst e Dandelot 1972
<i>Antilopinae</i>										
<i>Gazella granti</i> gazzella Grant										Estes 1967, Leuthold 1977
<i>G. thomsoni</i> gazzella Thomson										Estes 1967, Leuthold 1977
<i>Antilope cervicapra</i>										Schaller 1967
<i>Litocranius walleri</i> generuk										Leuthold 1977
<i>Antidorcas marsupialis</i>										Leuthold 1977
<i>Aepyceros melampus</i> impala										Leuthold 1970, Leuthold 1977
<i>Saiginae</i>										
<i>Saiga tatarica</i> saiga										Schaller 1977
<i>Caprinae</i>										
<i>Nemorhaedus goral</i> goral										Schaller 1977
<i>Capricornis sumatraensis</i> serau										Schaller 1977
<i>Budorcas taxicolor</i> takin										Schaller 1977
<i>Ovibos moschatus</i> bue muschiato										Schaller 1977, Banfield 1974
<i>Rupicapra rupicapra</i> camoscio										Walther e Grzimek 1968
<i>Oreamnos americanus</i> capra d. nevi										Walther e Grzimek 1968, Schaller 1977, Banfield 1974
<i>Capra ibex</i> stambecco										Schaller 1977, Grzimek et al. 1968
<i>C. falconeri</i> markor										Schaller 1977
<i>C. aegagrus</i> capra										Schaller 1977
<i>Ammotragus lervia</i> ammotrago										Dorst e Dandelot 1972
<i>Hemitragus jemlahicus</i> tar										Schaller 1977
<i>Pseudois nayaur</i> baral										Schaller 1977
<i>Ovis ammon aries</i> pecora										Grubb e Jewell 1966
<i>O. ammon orientalis</i> muflone										Schaller 1977
<i>O. ammon polii</i> argali d. Pamir										Schaller 1977
<i>O. canadensis</i> bighorn										Geist 1971, Banfield 1974

fluide, a composizione mutevole perché individui e sottogruppi passano dall'una all'altra, senza però una prolungata solitudine. Si tratta forse di una regressione rispetto al gruppo sociale, cioè il gruppo misto, avvenuta sia per la diminuita individualità dei legami (i legami tra individui generici prevalgono sui legami tra precisi individui) sia per l'attenuarsi del legame tra i sessi (M-F) per cui facilmente si formano bande di soli maschi e sole femmine, cioè unità sociali come il 5n. Il Gorilla non presenta il legame tra maschi adulti (maschi dalla schiena argentata) che vivono legati alle femmine nei gruppi poligami oppure solitari associandosi all'uno o all'altro gruppo poligamo per breve tempo e alla periferia senza però una chiara tendenza a legarsi in presenza del maschio dominante (SCHALLER, 1963). L'orango infine vive essenzialmente solitario (HARR, 1979; RODMAN, 1977).

Interessante l'evoluzione dei Cercopitecoidei per la variabile costituita dal legame tra maschi adulti, la cui acquisizione è avvenuta gradualmente attraverso due passaggi finora non previsti tra gli stadi 6a e 7. Lo stadio 6a deriva dal simile 5b, ambedue con gruppi poligami e maschi adulti solitari, a sua volta originatosi probabilmente (schema 3) dalla famiglia estesa presente nei Callitricidi e Ilobatidi, per comparsa del legame tra femmine adulte (F-F) ed in collegamento con l'accentuato dimorfismo sessuale dei Cercopitecoidei. La comparsa del legame intrasessuale (M-M) consente ai maschi di vivere insieme, ma nello stadio intercalare dei gruppi poligami e gruppi di maschi i legami M-F e M-M non sono copresenti per cui il maschio si lega o alle femmine o agli altri maschi ma non con ambedue contemporaneamente, i due legami esistono ma non coesistono nell'individuo. Esperimenti in cattività condotti sul *amadriade* dimostrano che i maschi senza femmine stanno tra loro vicini e si puliscono a vicenda mentre con le femmine presenti si tengono distanti e non si puliscono: «il legame tra due maschi regredisce ad un primitivo, più ostile stadio appena sono aggiunte le femmine» (the bond between two males regresses to an earlier, more hostile stage as soon as females are added) (KUMMER, 1979). Il secondo stadio intercalare consiste nello «age-graded-males troop» proposto da EISENBERG *et al.* (1972) come una forma organizzativa intermedia tra «unimale troop» (gruppo poligamo) e «multimale troop» (gruppo sociale). Caratterizzato dalla presenza di più maschi adulti, femmine adulte, giovani e immaturi di ambo i sessi, è però utile distinguerlo dal vero e proprio gruppo sociale perché (1) tra i maschi esiste una

gerarchia fondata sull'età, (2) per l'assenza o carenza di maschi pienamente maturi di simile età, (3) per l'instabilità che lo caratterizza con tendenza a scindersi in gruppi «animale» (apoblastosi). Punto chiave è l'intolleranza del dominante verso i maschi della stessa età che vengono cacciati dal gruppo, cosa che non accade nei veri gruppi sociali; evidentemente il dominante lega coi maschi adulti purché non abbiano la stessa sua età: tale classe di età non è evidentemente omogenea ma presenta più classi di individui che si riconoscono per appartenere all'una o all'altra classe. Il dominante appartiene ad una di queste, riconosce e non tollera i maschi della propria classe di età mentre accetta e si lega, seppure instabilmente, ai maschi adulti di diversa età. Sotto questo aspetto risulta essere uno stadio di passaggio dalla gerarchia biologica, fondata sull'età, alla gerarchia sociale, fondata sull'aggressività o su altri fattori sociali: il dominante nel gruppo poligamo si lega solo ai maschi giovani e subadulti, nel gruppo presociale si lega anche ai maschi adulti ma di diversa età, nel gruppo sociale si lega a tutti i maschi adulti ed il rango sociale non è più connesso all'età. Esempi di Cercopitecoidi appartenenti a questi diversi stadi organizzativi si trovano nello schema 5.

Direi quindi che le organizzazioni sociali dei Primati corrispondono alla costruzione teorica anche se la formulazione originaria necessita di due corollari per i due stadi intercalari: (1) non necessariamente i legami presenti nella specie sono copresenti nell'individuo, cioè due tendenze possono essere strutturate in modo antitetico per cui l'instaurarsi dell'una esclude l'altra, (2) le classi di età essenziali qui utilizzate dovrebbero talvolta essere suddivise in un maggior numero per spiegare più adeguatamente certe strutture di legami.

7 CARNIVORI

Dai dati raccolti nello schema 6 risulta che le famiglie dei Carnivori Fissipedi possono raccogliersi, dal punto di vista dell'evoluzione sociale, in tre casi: (1) famiglie totalmente con specie solitarie, (2) famiglie sostanzialmente solitarie ma con alcune specie a maggior grado di socialità, (3) famiglie con molte specie sociali. Ursidi e Ailuridi sono solitari, i cospecifici si tollerano solo negli amori o ad una fonte di cibo. Nei Mustelidi l'intera sottofamiglia dei Mustelini è solitaria (EWER, 1973), la lontra marina (*Enydra lutris*) vive

in gruppi di soli maschi separati dai gruppi di femmine e prole (EWER, 1973), presenta cioè legami intrasessuali ma non intersessuali, mentre nel tasso europeo (*Meles meles*) i gruppi unisessuali sono chiaramente territoriali verso il proprio sesso, ma con territori maschili e femminili sovrapposti, col frequente risultato della promiscuità in gruppi sociali (KRUUK, 1978). Pure i Procionidi sono solitari con l'eccezione del coati dal naso bianco (*Nasua narica*), studiato da J.H. KAUFMANN (riportato in EWER, 1973) e da SMYTHE (1970), le cui unità femmine-progenie sono quasi sempre associate in gruppi comprendenti fino a quattro femmine adulte mentre i maschi vivono solitari. I Felidi rappresentano la terza famiglia di carnivori quasi interamente con specie solitarie: dal gatto (LEYHAUSEN, 1979), alla tigre (SCHALLER, 1967), al leopardo africano (SCHALLER, 1974), i Felini si caratterizzano per l'accentuato individualismo e la conseguente rarefazione della popolazione come parte integrante della loro specializzazione adattativa di carnivori solitari. Oltre all'unità femmina-prole, una breve parentesi di socialità può essere costituita dalla tendenza tra tigri, leopardi e puma, del maschio e della femmina a convivere per alcuni giorni, restando e cacciando insieme, tendenza limitata però al solo periodo di estro e da considerarsi solo momentanea attrazione sessuale; i Felini si tollerano pure intorno ad una carcassa o nel seguire una femmina in calore (EWER, 1973; SCHALLER, 1967).

L'organizzazione territoriale e sociale del leone è stata accuratamente studiata da GEORGE B. SCHALLER (1974) nel Parco Nazionale di Serengeti: leoni e leonesse vivono sia solitari che in gruppi unisessuali, presentandosi inoltre come nomadi, soprattutto i solitari, oppure residenti cioè legati ad una precisa area familiare. Ogni gruppo di leonesse e cuccioli vive in un'area difesa dai gruppi dello stesso sesso ed è chiuso alle femmine estranee, così pure i maschi adulti, solitari o in gruppi di due-tre, circa della stessa età e derivati dallo stesso gruppo di madri, difendono la propria area dagli altri maschi. Il sovrapporsi delle aree maschili e femminili porta alla convergenza durevole e alla convivenza degli individui occupanti la stessa area, costituendo un gruppo sociale però non coesivo perché non derivato da legami intersessuali. L'organizzazione sociale meglio definita può quindi ritenersi quella in gruppi di femmine e gruppi di maschi per età, ogni gruppo chiuso e coesivo; l'elasticità organizzativa della specie è d'altronde indicata dalla capacità dei due gruppi di convivere come gruppo sociale (organizzazione superiore riassun-

ta nello schema 6 dal segno (+) vicino al cerchietto) come pure dalla diffusa esistenza solitaria (organizzazione inferiore riassunta dal segno (-)). Altra specie interessante è quella del ghepardo (*Acinonyx jubatus*) perché, seguendo le osservazioni di SCHALLER (1974) e EATON (1970), presenta un'organizzazione intraspecifica del tutto particolare, finora non considerata e riferibile, forse, alla formula 3p dello schema 2: le femmine non presentano legami con adulti, vivono solitarie con o senza prole, mentre i maschi provenienti dalla stessa covata divenuti subadulti lasciano la madre restando però insieme, per cui spesso troviamo gruppi stabili di due-quattro maschi adulti o subadulti.

Troviamo infine i Viverridi, Ienidi e Canidi che, separatamente e partendo da specie solitarie, raggiungono l'organizzazione in gruppi sociali attraverso la monogamia; mi limiterò alla descrizione dei Canidi, il più conosciuto e chiaro esempio di evoluzione per via familiare. Specie quali il duscione, il criscione e la volpe rossa sono chiaramente solitarie, con femmine che allevano la prole e il maschio attratto dalla femmina negli amori, ma quest'ultima presenta anche un breve periodo di legame del maschio con la femmina e la prole, procurando il cibo e restando coi figli fino alla loro autosufficienza (ABLES, 1975). Altre presentano uno stabile legame tra i sessi che collaborano nella cura della prole, questa però, divenuta autosufficiente, abbandona i genitori: ad esempio il coyote (*Canis latrans*) (GIER, 1975), il lupo rosso (RILEY e Mc Bride, 1975), l'urocione (*Urocyon cinereoargenteus*) (LORD, 1961), ed altri. Si tratta della famiglia limitata cui è seguita la famiglia estesa, una più complessa struttura di legami (formule 3b, 4f) per la quale la coppia adulta oltre ad allevare i cuccioli convive con i subadulti di ambo i sessi, riscontrabile nello sciacallo dorato (*Canis aureus*) (GOLANI e KELLER, 1975; KINGDON, 1971), nello sciacallo della gualdrappa (*Canis mesomelas*) (DORST e DANDELLOT, 1972; KINGDON, 1971), nell'otocione (*Otocyon megalotis*) (DORST e DANDELLOT, 1972). I gruppi sociali, con legami che uniscono stabilmente più individui di tutte le classi di età e sesso, sono tipici del cuon alpino (FOX, 1975; SCHALLER, 1967), licaone (KÜHME, 1965) e lupo (BANFIELD, 1974; FOX, 1975; KLINGHAMMER, 1979), oltre che del cane domestico rinselvatichito come il dingo australiano (GRZIMEK, 1972). Le forme sociali della famiglia sono chiaramente limitate ed evidenti, M.W. Fox (1975) riconosce i tre tipi di organizzazione riportati nello schema 4: tipo I solitario, esempio la volpe rossa, tipo II coppie permanenti, il coyote, tipo III coppie

integrate in un gruppo, il lupo e il cuon (1964b). Ed anche riferendosi all'osservazione di WILLIAM ETKIN sull'organizzazione sociale del lupo, «Il gruppo sembra essere derivato dall'unità familiare, consistendo nel padre e madre e progenie di ambedue i sessi e di diversi anni successivi» (The pack appears to be derived from the family unit, consisting of father and mother and offsprings of both sexes and of several successive years), non è difficile tracciare le tappe e i modi dell'evoluzione sociale dei Canidi. Essa porta dall'organizzazione solitaria alla famiglia limitata, con la comparsa del legame tra i sessi (M-F), cui è sicuramente seguito quello del padre con la prole com'è evidente nel coyote, quindi alla famiglia estesa quando i genitori convivono anche con i subadulti, maschi e femmine, per la comparsa dei legami reciproci. Il prolungarsi della tolleranza e legame nei confronti dei figli anche quando sono adulti, cioè l'acquisizione del generale legame tra adulti però con il rispetto di rango e riproduttivo della coppia fondatrice, struttura che appare evidente nel lupo, costituisce il passaggio dalla famiglia estesa al gruppo sociale. Quella dei Canidi è una evoluzione particolarmente semplice e ricca di esempi, cioè di specie nei diversi stadi, e nello schema 3 può così riassumersi: dallo stadio 1 al 2a, quindi al 3b e 4f, per la contemporanea comparsa dei legami M-M e F-F allo stadio 7; anche Ienidi e Viverridi sembrano aver seguito la stessa linea evolutiva che possiamo per le sue caratteristiche distinguere come via familiare.

8 ARTIODATTILI

Due sintesi sugli ungulati sono riassunte nello schema 4: si tratta delle organizzazioni sociali distinte da JOHN F. EISENBERG (1966) (riportate da WILSON, 1975) e dei «Types of social organization» distinti da WALTER LEUTHOLD (1977) per gli ungulati africani e basate primariamente sul criterio delle relazioni spaziali quali l'area familiare. Di questo autore, oltre alle definizioni dei singoli «types», sono riportate le specie citate ad esempio e le classi di JARMAN (1974) per le antilopi e i bufali africani, così come LEUTHOLD stesso le ha integrate nella sua classificazione. Gli stadi, o gradi, dell'evoluzione sociale degli Artiodattili sono riassunti nello schema 7: pur rappresentando solo una piccola parte di tutte le organizzazioni teoricamente possibili (schema 2), esse nondimeno costituiscono la maggior

parte dei tipi di organizzazione riscontrabili nei Mammiferi. La loro evoluzione si presenta come una vistosa radiazione iniziata dalle forme solitarie e che, nelle singole famiglie e sottofamiglie, ha portato a gradi avanzati di socialità, distribuendo le specie attuali a vari livelli e su più vie di evoluzione: l'ordine si presenta con una vera e propria radiazione evolutiva nella socialità. Proprio la ricchezza di forme organizzative, distribuite su più livelli e vie, mi ha indotto a scegliere questo ordine pur difficile da esaminare, e di grande aiuto mi è stato il confronto tra gli stadi teoricamente prevedibili e le classificazioni di LEUTHOLD e EISENBERG.

In molte famiglie troviamo specie solitarie. Talora (1) si tratta delle forme primitive affini ai lontani capostipiti e quindi significative testimoni dell'inizio dell'evoluzione sociale: primitivo e solitario è il babirusa tra i Suidi, lo sono i Tragulidi per il sottordine Ruminanti (Ruminantia), il mosco e il muntjak per i Cervidi, l'okapia per i Giraffidi, i cefalofi per i Bovidi. Altre (2) lo sono in conseguenza di successivi adattamenti che hanno imposto la rarefazione della popolazione e la vita solitaria a specie che già presentavano un certo grado di socialità. Talora viene percorsa la via intersessuale, si instaura il legame maschio-femmina (M-F) formando coppie stabili che allevano la prole, o gruppi poligami, con i maschi esclusi solitari o riuniti in piccoli gruppi, ottenendo harem e 'bachelors herd'. Ma la via maestra è quella intrasessuale con formazione del gruppo di femmine adulte con prole accompagnate dalle femmine giovani e subadulte: gruppo poliginico o delle madri o 'nursery herd', una unità sociale presente in moltissime specie. Si tratta probabilmente di un'acquisizione precoce, schema 3, che aggira l'ostacolo della competizione tra i maschi e raggiunge il risultato di proteggere la prole tramite l'unione delle madri, unione oltretutto di facile estensione per un legame (quello F-F) che può coinvolgere due-tre individui, come nel cinghiale comune (*Sus scrofa*) (FRÄDRICH, 1968) e nel facocero (LEUTHOLD, 1977), oppure centinaia come nei Cervidi e Bovidi. In questa via i maschi adulti e subadulti rappresentano la variabile indipendente: il loro modo di legarsi o non legarsi determina le possibili organizzazioni e la varietà sociale di molti Artiodattili. Infine per talune specie è pure indicata l'organizzazione sociale che caratterizza il periodo riproduttivo quando si diversifica da quella degli altri periodi dell'anno, per esempio il cervo rosso o nobile (*Cervus elaphus*) passa buona parte dell'anno in gruppi unisessuali mentre nel periodo degli amori i maschi adulti rompono i legami reciproci,

diventano territoriali e fortemente poligami, per poi tornare alla precedente organizzazione (LOWE, 1966). Questo alternarsi stagionale delle organizzazioni è presente in molte specie, lo considero però effettivamente esistente solo se stabile per un certo periodo e non come rapporto momentaneo tra i sessi: il maschio che visita un gruppo di femmine per accoppiarsi e poi andarsene non può considerarsi legato ad esse, non forma un harem e non siamo in presenza di una organizzazione poligama.

Tra i non ruminanti i Suidi presentano vari gradi sociali: dal solitario babirusa alla famiglia dell'ilochero, ai gruppi di femmine estesi e maschi solitari del cinghiale e facocero (FRÄDRICH, 1968) da cui può essere derivata, per comparsa dei legami M-F e M-M l'organizzazione in gruppi poligami e gruppi di maschi che sembra caratterizzare il potamocero (KINGDON, 1971); cinghiale nano e pecari, dell'affine famiglia dei Taiassuidi, vivono invece in gruppi sociali. Negli Ippopotamidi, l'ippopotamo nano vive in coppie e l'ippopotamo anfibio in gruppi sociali con un sottogruppo centrale assai stabile di femmine adulte, subadulti e prole, circondato dai maschi (DORST e DANDELLOT, 1972; FRÄDRICH e LANG, 1968), il che potrebbe anche indicare una derivazione dalla via intrasessuale; secondo LEUTHOLD (1977) presenterebbe invece una diversa organizzazione. I Camelidi si collocano nella via poligama, con i maschi adulti esclusi solitari nel cammello o riuniti in gruppi nella vigogna; quest'ultima (*Lama vigugna*), studiata da C.B. KOFORD e W.L. FRANKLIN (risultati riassunti in WILSON, 1975), vive in gruppi di un maschio adulto territoriale, alcune femmine e la prole, mentre altri maschi subadulti e giovani vivono in bande; divenuti però adulti si isolano, stabiliscono un territorio e catturano delle femmine libere formando un proprio harem. In particolare direi che questa organizzazione rappresenta un buon esempio dello stadio 4b, schemi 2 e 3.

Nei Ruminanti la vita solitaria è passata con continuità dai Tragulidi ai più primitivi rappresentanti dei Cervidi e Bovidi, rispettivamente i Moschini e i Cefalofini; nei Cervidi poi si continua dal mosco al muntjak al cervo porcino, forse il più primitivo rappresentante vivente dei Cervini. In questi ultimi troviamo una successione di gradi sociali tra sambar (*Cervus unicolor*), cervo a labbra bianche (*Cervus albirostris*) e cervo rosso (*Cervus elaphus*): il gruppo poliginico è costante mentre si incrementano i legami tra i maschi che passano da solitari a gruppi di soli giovani e a gruppi di tutti i maschi. Secondo le osservazioni di SCHALLER (1967), nel barasinga esiste un'or-

ganizzazione sociale fluida e mutevole durante l'anno: negli amori, da dicembre a marzo, si formano gruppi misti di accoppiamento come pure gruppi unisessuali, i quali soli persistono terminato tale periodo ma sono destinati a sparire entro pochi mesi; per buona parte dell'anno i cervi maschi vivono solitari e così pure le cerva, anche se per minor tempo. Tra le altre specie, cervo virginiano e alce sono solitari (de Vos *et al.* 1967), il capriolo è sostanzialmente solitario ma forma pure associazioni deboli; il caribù vive in gruppi distinti per sesso e per età, di soli maschi giovani e soli maschi adulti, formando pure ampie associazioni migratorie di cui essi sono i sottogruppi (BANFIELD, 1974), infine anche il cervo delle pampas risulta curiosamente organizzato in stabili coppie con prole (HECK *et al.* 1968). Tra i ruminanti la giraffa costituisce un frammento isolato non comparabile della evoluzione sociale, ed è interessante perché sembra presentare pressoché tutte le direzioni di legame ma tutte sostanzialmente deboli, col risultato che non esiste nessuna unità costante, le associazioni sono di vario tipo (di soli maschi, di sole femmine, di tutte le classi di età-sesso, di giovani), sono frequenti ma blande, con individui che entrano ed escono liberamente (gruppi aperti) dando gruppi con composizione variabile, e pure il legame madre-prole è blando (i dati sono ripresi da LEUTHOLD, 1977). Evidentemente esistono legami sociali in più direzioni ma sono deboli e non individualizzati, o lo sono di rado, per cui ognuno è attratto dagli altri ma con scarsa e mutevole intensità; poiché i più marcati legami o gruppi sono quelli unisessuali ho situato la specie a questo stadio, indicando però la notevole mutevolezza con i segni (+) e (—) insieme.

Nella grande famiglia Bovidi l'evoluzione sociale sembra essere avvenuta talora tra le sottofamiglie e talora al loro interno. Dai solitari Cefalofini possono essere derivati i solitari Raficeri e gli altri Neotragini che però vivono in coppie: dich-dich, saltarupe, oribi; la via intersessuale è stata pure percorsa da alcuni Reduncini, la cervicapra e l'antilope capriolo. Nella via dei legami intrasessuali troviamo invece tutti gli Alcelafini, Antilopini (con l'eccezione dell'antilope cervicapra) e alcuni Tragelafini, organizzati socialmente in: 1) gruppi di femmine con prole, 2) gruppi di maschi giovani e subadulti, 3) maschi adulti solitari e territoriali; organizzazione caratteristica dei territori africani e distinta da WALTER LEUTHOLD (1977) come «S.O. Type 5a» cui è affine la «S.O. Type 5b» tipica del kob dell'Uganda (*Kobus kob*). L'origine può anche rintracciarsi nel tragelafino striato

(*TRAGELAPHUS SCRIPTUS*) che è solitario; rappresenta in ogni caso un'organizzazione già piuttosto complessa considerato che richiede l'esistenza del legame tra femmine (F-F e F-f) e del legame tra giovani maschi (m-m): sarebbe interessante trovare gli anelli di passaggio e ricostruire l'origine di una organizzazione evidentemente adattativa all'habitat della savana. Il gruppo poliginico esteso dell'antilope nera (*Hippotragus niger*) è forse derivato dalla precedente organizzazione per comparsa del legame tra maschi giovani e subadulti col gruppo delle femmine (F-m), i maschi adulti restano solitari, passaggio da 3g a 4m nello schema 3.

Interessante la varietà sociobiologica della sottofamiglia Bovini; una sua lettura può iniziare col genere *Bos* nel quale troviamo il gaur e il couprey organizzati in gruppi di femmine, gruppi di maschi subadulti e maschi adulti solitari, o presenti occasionalmente nell'uno o nell'altro gruppo. Da questa organizzazione (tipo 3g) può essere derivata quella del banteng (tipo 4m) per comparsa del legame tra femmine e maschi subadulti (F-m), e quella del bue (studiato allo stato libero da SCHLOETH, 1961) e dello yack (tipo 4q) per comparsa del legame tra maschi adulti. Il bisonte americano, genere *Bison*, sembra avere integrato il gruppo dei maschi giovani nel gruppo poliginico essendo caratterizzate da gruppi di femmine estesi e gruppi di maschi adulti (tipo 5n derivato dal 4m o, più verosimilmente, dal 4q). Il bufalo cafro (SINCLAIR, 1977) presenta unità sociali analoghe al bue e allo yack coi maschi coetanei, o quasi, in gruppi chiusi seppure una parte, fatto comune nei Bovini, conduce vita solitaria; queste unità si associano in ampie mandrie nei luoghi aperti e con cibo abbondante. Particolare è il genere *Bubalus*: l'arni o bufalo indiano sembra vivere in gruppi poligami estesi e maschi adulti solitari, tipo 5a, forse derivabile dal 4m presente nel banteng; solitari sono il tamarù, costretto a vivere disperso dalla boscaglia dalla pressione esercitata dall'uomo (WÜNSCHMANN e KLÖS, 1968), e l'anoa, due probabili esempi di riadattamento alla vita solitaria, acquisita secondariamente da antenati a maggior socialità. Certamente un accurato confronto tra le organizzazioni sociali e la filogenesi della sottofamiglia porterebbe a risultati interessanti per ricostruirne l'evoluzione sociale. Anche nella sottofamiglia Caprini troviamo specie disperse come il solitario goral e il serau che vive in gruppi familiari, ma le altre specie presentano il gruppo poliginico che è spesso esteso anche ai maschi subadulti, con maschi adulti solitari nel camoscio e ammotrago oppure raccolti in gruppo come nell'*Ovis am-*

mon (pecora, muflone, argali) o nel genere *Capra* (markor, capra comune). Nel bue muschiato i maschi adulti vivono sia solitari che in gruppi di due o tre, e forse lo stesso accade per il takin. Esiste spesso un marcato sottogruppo dei giovani maschi, giovani avanzati e subadulti, nei gruppi di femmine estesi, per esempio nella pecora di Soay rinselvaticita (GRUBB e JEWELL, 1966). Poiché specie affini alle precedenti sono organizzate in gruppi di maschi adulti e subadulti e in gruppi di femmine con immaturi, si potrebbe sostenere l'origine di questa organizzazione col fatto che il sottogruppo dei giovani ha indebolito il legame con le madri e acquisito un legame coi maschi adulti dando origine appunto a tale organizzazione. La successione degli stadi potrebbe essere, in sintesi per la sottofamiglia: dal 4m al 5n e quindi, passando attraverso il 4q, al 5p; con quest'ultima organizzazione i giovani maschi sono sempre al sicuro dai predatori e diviene possibile la trasmissione dell'area familiare dalle vecchie alle nuove generazioni, come accade nel bighorn (GEIST, 1971). Le organizzazioni descritte sono quelle fuori dal periodo degli amori durante il quale, presso diversi Bovini e Caprini, gli individui e i gruppi unisessuali confluiscono in gruppi sociali.

9 L'EVOLUZIONE DEL LEGAME SOCIALE

È stata sviluppata una teoria che con pochi elementi spiega la natura delle organizzazioni intraspecifiche nei Mammiferi e le loro trasformazioni, quindi sono stati portati i dati a sostegno di tale teoria: è evidente che la progressiva strutturazione dei legami secondo le classi di età-sesso costituisce l'asse portante o scheletro fondamentale della loro evoluzione sociale. Restano da chiarire i motivi per cui di tutte le possibili vie di incremento dei legami, delle quali lo schema 2 è già una succinta esposizione, solo poche vengono percorse. La radice comune delle diverse vie nei Mammiferi è il legame femmina-prole (F-c) che già garantisce notevolmente, tramite l'allattamento, la cura e la difesa dai pericoli, la sopravvivenza dei figli e la continuità del corredo genetico. Il secondo legame poteva comparire in ogni altra direzione, casualmente, però i legami maschio-femmina (M-F) e femmina-femmina (F-F) sono gli unici (1) articolati con quello femmina-prole e che (2) affiancano almeno un altro adulto alla madre nella difesa della prole; in generale qualsiasi legame associando gli individui ne aumenta la sopravvivenza, ma

i suddetti legami, oltre a questo, aumentano anche la probabilità di far proseguire i propri cromosomi attraverso i figli, presentano cioè una maggior *fitness* rispetto agli altri. Ed è probabilmente per questo che i molti tentativi dei Mammiferi di superare l'organizzazione solitaria sono avvenuti quasi esclusivamente attraverso la famiglia limitata e il gruppo poliginico, per solo dopo avvenire con una relativa maggior libertà di scelta: la via intersessuale prosegue con la famiglia estesa e il gruppo sociale nei Canidi, Viverridi, Ienidi, Lemuriformi, Ceboidi, e con le diverse forme poligame nei Cercopitecoidi e nei Camelidi, la via intrasessuale prosegue nella dicotomia tra gruppo poliginico limitato oppure esteso ai subadulti, ambedue diffusi negli Artiodattili. Anche i casi di specie sociali isolate, senza continuità nella famiglia o sottofamiglia sistematica, come pure gli altri ordini qui non esaminati, presentano organizzazioni situate quasi sempre lungo tali vie; e sono interessanti le eccezioni come il ghepardo perché proprio ponendosi al di fuori delle vie principali confermano la sostanziale validità delle regole individuate. Un altro fattore ha influenzato l'evoluzione sociale: la competizione tra i maschi per l'accesso alle femmine può ben spiegare la poligamia, che aumenta la *fitness* del maschio con harem, com'è stato riconosciuto da CHARLES DARWIN (1871) e più volte riconsiderato (ad esempio GOSS-CUSTARD *et al.*, 1979), ma direi si pone in secondo luogo rispetto alla primaria utilità di aiutare la madre nella protezione della prole. Se la collaborazione tra maschio e femmina e tra le femmine spiega i primi passi dell'evoluzione sociale, la competizione tra i maschi porta talora alla via poligama mentre ha sicuramente ostacolato il loro associarsi com'è dimostrato dalla generale tardiva comparsa del loro legame (M-M) rispetto agli altri legami.

BIBLIOGRAFIA

- ABLES E.D. (1975) - Ecology of the red fox in America. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution'. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 216-235.
- ALDRICH-BLAKE F.P.G. (1970) - Problems of social structure in forest monkeys. In: J.H. Crook, curatore, 'Social behaviour in birds and mammals, essays on the social ethology of animals and man'. Academic Press, New York: 79-101.
- ALTMANN S.A., ALTMANN J. (1970) - Baboon ecology: african field research. S. Karger, Basel.
- BANFIELD A.W.F. (1974) - The mammals of Canada. University of Toronto Press, Toronto.

- BERTRAM B.C.R. (1978) - Kin selection in lions and in evolution. In: T.H. Clutton-Brock e P.H. Harvey, curatori, 'Readings in sociobiology'. W.H. Freeman and Company, S. Francisco: 160-182.
- CHANCE M.R.A., JOLLY C.J. (1970) - Social groups of monkeys, apes and men. *Trad. it.*, 1972, 'La vita sociale delle scimmie: gruppi sociali di scimmie, antropoidi e uomini'. Aldo Garzanti Editore, Milano.
- CHARLES-DOMINIQUE P., PETTER J.J. (1980) - Ecology and social life of *Phaner furcifer*. In AA.VV. 'Nocturnal malagasy primates: ecology, physiology and behavior'. Academic Press, New York: 80-95.
- CHESEMORE D.L. (1975) - Ecology of the arctic fox (*Alopex lagopus*) in North America: a review. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution'. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 143-163.
- CHIVERS D.J. (1979) - The siamang and the gibbon in the Malay peninsula. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 285-316.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1979) - Primate social organization and ecology. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 503-512.
- CROOK J.H. (1966) - Gelada baboon herd structure and movement: a comparative report. In: P.A. Jewell e C. Loizos, curatori, 'Play, exploration and territory in mammals'. Academic Press inc., London 238-256.
- CROOK J.H., GARTLAN J.S. (1966) - Evolution of primate societies. *Nature*, London, **210** (5042): 1200-1203.
- DARWIN C. (1871) - The descend of man, and selection in relation to sex. *Trad. it.*, 1972, 'L'origine dell'uomo e la selezione sessuale'. Newton Compton editori, Roma.
- DORST J., DANDELLOT P. (1972) - Guide des grands mammifères d'Afrique. Delachaux et Niestle, Neuchatel.
- DÜCKER G. (1972) - Viverridi e protelidi. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 12: 163-208.
- EATON R.L. (1970) - Group interactions, spacing and territoriality in Cheetahs. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **27** (4): 481-491.
- EIBL-EIBESFELDT I. (1967) - Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung Ethologie. *Trad. it.*, 1976, 'I fondamenti dell'etologia'. Adelphi edizioni, Milano.
- EISENBERG J.F. (1967) - A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior. *Proceedings of the United States National Museum*, Washington, **122** (3597): 1-51.
- EISENBERG J.F., MUCKENHIRN N.A., RUDRAN R. (1972) - The relations between ecology and social structure in primates. *Science*, **176**: 863-874.
- ESTES R.D. (1966) - Behaviour and life history of the wildbeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). *Nature*, London, **212** (5066): 999-1000.
- ESTES R.D. (1967) - The comparative behavior of Grant's and Thomson's gazelles. *Journal of Mammalogy*, **48** (2): 189-209.
- ETKIN W. (1964a) - Co-operation and competition in social behavior. In: W. Etkin, curatore, 'Social behavior and organization among vertebrates'. University of Chicago press, Chicago: 1-34.

- ETKIN W. (1964b) - Types of social organization in birds and mammals. In: W. Etkin, curatore, 'Social behavior and organization among vertebrates'. University of Chicago press, Chicago: 256-298.
- EWER R.F. (1973) - The carnivores. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- FOX M.W. (1975) - Evolution of social behavior in canids. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution'. Van Nostrand Reinhold Company New York: 429-460.
- FRÄDRICH H. (1968) - Suidi e pecari. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 81-111.
- FRÄDRICH H., LANG E.M. (1968) - Gli ippopotami. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano vol. 13: 112-133.
- GEIST V. (1971) - Mountain sheep: a study in behavior and evolution. University of Chicago Press, Chicago.
- GIER H.T. (1975) - Ecology and social behavior of the coyote. In: M. W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution'. Van Nostrand Reinhold, Company, New York: 247-262.
- GOLANI I., KELLER A. (1975) - A longitudinal field study of the behavior of a pair of golden jackals. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 303-335.
- GOSS-CUSTARD J.D., DUNBAR R.I.M., ALDRICH-BLAKE F.P.G. (1979). Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 485-502.
- GRUBB P., JEWELL P.A. (1966) - Social grouping and home range in feral Soay sheep. In: P.A. Jewell e C. Loizon, curatori, 'Play, exploration and territory in mammals'. Academic Press London: 179-210.
- GRZIMEK B. (1972) - I canidi (limitatamente al dingo). In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 12: 222-320.
- GRZIMEK B., HEINEMANN D., WENDT H. (1968) - I tilopodi. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 134-156.
- GRZIMEK B., NIEVERGELT B., HEINEMANN D. (1968) - Capre e pecore. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 506-538.
- HARDING R.S.O. (1979) - Pattern of movement in open country baboons. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 235-242.
- HECK L. (1968) - I ruminanti (limitatamente ai tragulini). In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 157-162.
- HECK L., WENDT H., MÜLLER-USING D., GRZIMEK B. (1968) - I cervidi. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 163-266.
- HINDE R.A. (1974) - Biological bases of human social behaviour. *Trad. it.*, 1977, 'Le basi biologiche del comportamento sociale umano'. Nicola Zanichelli, Bologna.
- HLADIK C.M. (1979) - Ecology, diet and social patterning in Old and New World primates. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 513-542.

- HORR D.A. (1979) - The Borneo orang-utan. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 317-321.
- JOLLY A. (1966) - Lemur behavior: a Madagascar field study. University of Chicago Press, Chicago.
- KINGDON J. (1971) - East african mammals: an atlas of evolution in Africa. Academic Press, London, voll. I, IIIC, IIID, IV.
- KINZEY W.G. (1977) - Diet and feeding behaviour of *Callicebus torquatus*. In T.H. Clutton-Brock, curatore, 'Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes'. Academic Press London: 127-151.
- KLEIMAN D.G. (1972) - Social behavior of the maned wolf (*Chrysocion brachyurus*) and bush dog (*Speothos venaticus*): a study in contrast. Journal of Mammalogy, **53** (4): 791-806.
- KLEIMAN D.G. (1977) - curatrice. The biology and conservation of the *Callitrichidae*. Articoli di J.F. Eisenberg, G.A. Dawson, P.F. Neyman, R. Castro e P. Soini, C.H. Freese, G. Epple, H.O. Box, R.J. Hoage, D.G. Kleiman. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KLEIN L.L., KLEIN D.J. (1979) - Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 107-132.
- KLINGHAMMER E. (1979) - curatore. The behavior and ecology of wolves. Articoli di R.O. Peterson, R. Peters, E. Klinghammer e L. Laidlaw, G. Moran e J.C. Fentress. Garland STPM Press, New York.
- KRUUK H. (1972) - The spotted hyaena: a study of predation and social behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- KRUUK H. (1978) - Spatial organization and territorial behaviour of the european badger *Meles meles*. Journal of Zoology, **184** (1): 1-19.
- KÜHME W. (1965) - Communal food distribution and division of labour in african hunting dogs. Nature, London, **205** (4970): 443-444.
- KUMMER H. (1968) - Social organization of hamadryas baboons: a field study. University of Chicago Press, Chicago.
- KUMMER H. (1971) - Spacing mechanisms in social behavior. In: J.F. Eisenberg e W.S. Dillon, curatori, 'Man and beast: comparative social behavior'. Smithsonian Institution Press, Washington: 219-234.
- KUMMER H. (1979) - Dimensions of a comparative biology of primate groups. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 375-390.
- LEUTHOLD W. (1970) - Observations on the social organization of impala (*Aepyceros melampus*). Zeitschrift für Tierpsychologie, **27** (6): 693-721.
- LEUTHOLD W. (1977) - African ungulates: a comparative review of their ethology and behavioral ecology. Springer-Verlag, Berlin 1977.
- LEYHAUSEN P. (1979) - Cat behavior: the predatory and social behavior of domestic and wild cats. Garland STPM Press, New York.
- LLOYD H.G. (1975) - The red fox in Britain. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 207-215.

- LOCKIE J.D. (1966) - Territory in small carnivores. In: P.A. Jewell e C. Loizos, curatori, 'Play, exploration and territory in mammals'. Academic Press London: 143-165.
- LORD R.D., JR. (1961) - A population study of the gray fox. *American Midland Naturalist*, **66** (1): 87-109.
- LOWE V.P.W. (1966) - Observations on the dispersal of red deer on Rhum. In: P.A. Jewell e C. Loizos, curatori, 'Play, exploration and territory in mammals'. Academic Press London: 211-228.
- MAINARDI D. (1975) - La scelta sessuale. Boringhieri editore, Torino.
- MARTIN R.D. (1968) - Reproduction and ontogeny in tree-shrews (*Tupaia belangeri*) with reference to their general behaviour and taxonomic relationship. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **25** (4): 409-495.
- MC BRIDE G. (1964) - A general theory of social organization and behaviour. In: E.M. Banks, curatore, 'Vertebrate social organization'. Dowden, Hutchinson e Ross, inc., Stroudsburg Pennsylvania: 87-119.
- MC BRIDE G. (1971) - The nature-nurture problem in social evolution. In: J.F. Eisenberg e W.S. Dillon, curatori, 'Man and beast: comparative social behavior'. Smithsonian Institution Press, Washington: 35-56.
- NAPIER J.R., NAPIER P.H. (1967) - A handbook of living primates. Academic Press, London.
- POLLOCK J.I. (1977) - The ecology and sociology of feeding in *Indri indri*. In: T.H. Clutton-Brock, curatore, 'Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes'. Academic Press, London: 38-68.
- REYNOLDS V. (1965) - Some behavioural comparisons between the chimpanzee and the mountain gorilla in the wild. *American Anthropologist*, **67** (3): 691-706.
- RICHARD A. (1979) - Intra-specific variation in the social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 23-52.
- RILEY G.A., MC BRIDE R.T. (1975) - Status of the red wolf in the United States. In: M.W. Fox, curatore, 'The wild canids: their systematics, behavioral, ecology and evolution. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 263-279.
- RODMAN P.S. (1977) - Feeding behaviour of orang-utans of the Kutai Nature Reserve, East Kalimantan. In: T.H. Clutton-Brock, curatore, 'Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes'. Academic Press, London: 384-413.
- ROONWAL M.L., MOHNOT S.M. (1977) - Primates of South Asia. President and Fellows of Harvard College.
- ROWELL T.E. (1979) - Forest living baboons in Uganda. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 211-234.
- SCHALLER G.B. (1963) - The mountain gorilla: ecology and behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHALLER G.B. (1967) - The deer and the tiger: a study of wildlife in India. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHALLER G.B. (1974) - The Serengeti lion: a study of predator-prey relations. University of Chicago Press, Chicago.

- SCHALLER G.B. (1977) - Mountain monarchs: wild sheep and goats of the Himalaya. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHLOETH R. (1961) - Das soziale Leben des Camarque-Rindes. Zeitschrift für tierpsychologie, 18: 574-627. Riportato in H.O. Box 1973, 'Organization in animal communities'. Trad. it., 1974, 'L'organizzazione sociale degli animali', Nicola Zanichelli, Bologna.
- SCOTT J.P. (1956) - The analysis of social organization in animals. In: E.M. Banks, curatore, 'Vertebrate social organization'. Dowden, Hutchinson e Ross, Stroudsburg, Pennsylvania: 213-220.
- SINCLAIR A.R.E. (1977) - The african buffalo: a study of resource limitation of populations. University of Chicago Press, Chicago.
- SMYTHE N. (1970) - The adaptive value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). Journal of Mammalogy, 51 (4): 818-820.
- STRUHSAKER T.T. (1979) - Correlates of ecology and social organization among african cercopithecines. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 391-404.
- STRUHSAKER T.T., OATES J.F. (1979) - Comparison of the behavior and ecology of red colobus and black-and-white colobus monkeys in Uganda: a summary. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 165-186.
- SUSSMAN R.W. (1979) - Ecological distinction in sympatric species of lemur. In: R.W. Sussman, curatore, 'Primate ecology: problem-oriented field studies'. John Wiley and sons, New York: 53-84.
- VOS A. DE, BROKX P., GEIST V. (1967) - A review of social behavior of the north american cervids during the reproductive period. American Midland Naturalist 77 (2): 390-417.
- WALTHER F. (1968a) - Cefalofini, neotragini e tragelafini. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 334-360.
- WALTHER F. (1968b) - Alcelafini, ippotragini e reduncini. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 428-456.
- WALTHER F., GRZIMEK B. (1968) - I caprini. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 489-505.
- WILSON E.O. (1975) - Sociobiology: the new synthesis. Trad. it., 1979, 'Sociobiologia: la nuova sintesi'. Nicola Zanichelli, Bologna.
- WÜNSCHMANN A., KLÖS H.G. (1968) - I bovini. In: B. Grzimek, curatore, 'Vita degli animali'. Bramante editrice, Milano, vol. 13: 361-427.

(ms. pres. il 18 giugno 1986; ult. bozze il 23 aprile 1987)

