



UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA

Facoltà di Scienze MM.FF.NN.
Corso di Laurea in Biologia
Curriculum Biologia Generale

TESI DI LAUREA

At the base of Batesian mimicry:
Evolvability of chromatic patterns in Vespidae and
Syrphidae

Alle origini di un mimetismo batesiano:
Evolvability dei patterns cromatici di Vespidae e Syrphidae

RELATORE: Prof. Alessandro Minelli
Dipartimento di Biologia

CORRELATORE: Dott. Daniele Sommaggio

LAUREANDA: Marta Marchini

Anno Accademico: anno 2008/2009

INTRODUZIONE

La colorazione degli animali svolge un ruolo importante nel modo in cui essi interagiscono con altre specie e con individui della stessa specie. Per questo motivo lo studio dei disegni e dei colori del corpo ha avuto un ruolo importante nella biologia evoluzionistica, sia in un contesto di selezione naturale che in termini di selezione sessuale.

Le differenze nell'aspetto, fra specie o fra singoli individui della stessa specie, sono dovute a schemi diversi nella distribuzione delle aree di sintesi di pigmenti e dei colori strutturali (Carroll, 2005).

Fin dalla prima illustrazione da parte di Bates (1862) di quello che ora chiamiamo il mimetismo batesiano, l'evoluzione del mimetismo ha svolto un ruolo importante nella discussione della selezione naturale (es., Wickler, 1991), ma il problema non è stato ancora affrontato da un punto di vista Evo-Devo.

L'Evo-Devo non apre il campo all'idea che singole mutazioni "miracolose" possano stravolgere il piano corporeo di una specie. I geni dello sviluppo rappresentano un insieme di possibilità d'innovazione e di percorsi di cambiamento, non canalizzazioni inevitabili. Essi sono una fonte di vincoli su cui poi agisce la selezione naturale in quanto è pur sempre un'opportunità ecologica a favorire una soluzione piuttosto che un'altra in termini di controllo genetico.

(Carroll, 2005)

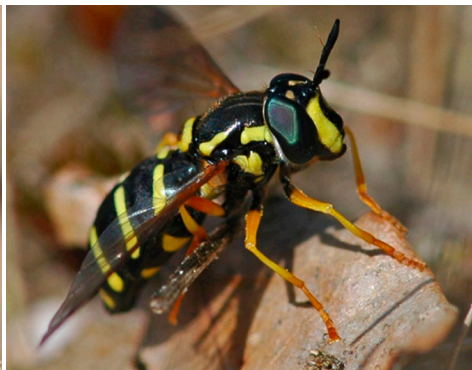
Capita molto di rado che la natura inventi qualcosa dal nulla, è più facile che rimodelli strutture esistenti servendosi dei geni già disponibili.

Nel mio lavoro considero l'ipotesi di un pattern cromatico comune tra Vespidae e Syrphidae. La colorazione gialla e nera di questi insetti è una colorazione aposematica, di avvertimento. Tra molte specie dei due gruppi vi è una relazione di mimetismo batesiano, che mette in relazione organismi di specie diverse ma simili in apparenza, dove solo la vespa è pericolosa o non commestibile.

Lo studio parte da osservazioni e ipotesi sulla base di queste premesse. Manca però una precisa conoscenza delle basi genetiche e dello sviluppo di questi caratteri.



Polistes gallicus (Vespidae)



Chrysotoxum vernale (Syrphidae)

MIMETISMO BATESIANO

Henry Walter Bates (1825-1892) fu un naturalista ed esploratore inglese, famoso per la sua spedizione in Amazzonia con Alfred Russel Wallace, iniziata nel 1848. Mentre Wallace tornò nel 1852, Bates vi rimase per oltre un decennio. Durante la sua permanenza in Amazzonia, l'osservazione delle farfalle lo portò a sviluppare quel concetto di mimetismo che porta oggi il suo nome (mimetismo batesiano), che si ha quando una specie commestibile imita una specie sgradevole o pericolosa.

Poco dopo il suo ritorno in Inghilterra il 21 novembre 1861 all'assemblea della Linnean Society di Londra presentò la sua teoria, la relativa pubblicazione uscì nel 1862.

Bates e Wallace ritenevano che il mimetismo Batesiano fornisse elementi di supporto alla teoria della selezione naturale. Si legga in proposito Darwin:

“Vi è un'altra classe di casi in cui una stretta rassomiglianza esteriore non dipende dall'adattamento ad abitudini di vita similari, ma è stata acquisita per necessità di protezione. Mi riferisco al modo stupefacente con cui certe farfalle, come è stato descritto per la prima volta da Bates, imitano altre specie del tutto distinte. Questo eccellente osservatore dimostra che in un territorio dove, per esempio, abbonda, in stormi variopinti, una *Ithomia*, spesse volte si troverà, commista allo stesso sciame, un'altra farfalla, precisamente una *Leptalis*, talmente simile all'*Ithomia* in tutte le sfumature e strisce colorate e persino nella forma delle ali, che il sig. Bates, pur avendo gli occhi resi acuti da undici anni di caccia alle farfalle, rimaneva continuamente ingannato, sebbene stesse sul chi vive. Quando imitatori ed imitati sono catturati e messi a confronto, si scopre che sono totalmente differenti nelle strutture essenziali ed appartengono non solo a generi distinti, ma spesso addirittura a famiglie distinte. Se questo mimetismo si fosse verificato solo in due o tre casi, sarebbe stato preso per una strana coincidenza. Ma se andiamo in un territorio diverso da quello dove la *Leptalis* imita l'*Ithomia*, troveremo altri imitatori e imitati, diversi dai precedenti ed altrettanto simili quanto a rassomiglianza reciproca. In complesso si contano non meno di dieci generi, alcune specie dei quali imitano altre farfalle. Gli imitatori e gli imitati abitano sempre nella stessa regione; non troviamo mai un imitatore che viva lontano dalla forma di cui è la contraffazione. Gli imitatori sono quasi invariabilmente insetti rari; gli imitati quasi in tutti i casi abbondano in grossi sciami.” (Darwin, 1872)

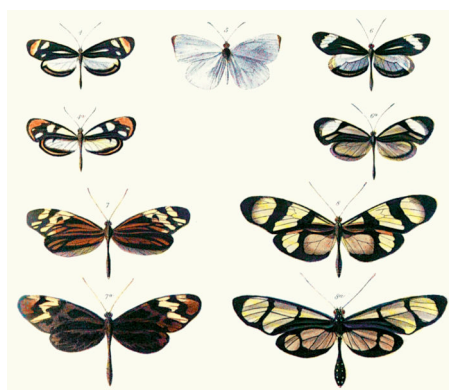


Tavola tratta da “Contributions to an insect fauna of Amazon Valley: Heliconidae”. Bates H. W. 1862. Illustra il mimetismo Batesiano tra specie Dismorphia (prima e terza fila) e vari Ithomiini (Nymphalidae) (seconda e ultima fila)

Il mimetismo si verifica quando una specie rara, innocua e commestibile (‘mimo’) evolve, giungendo ad assomigliare a un modello abbondante e pericoloso o non commestibile. I predatori, quando sono alla ricerca di cibo, incontrano più spesso i modelli, più abbondanti, piuttosto che i mimi, più rari, e così associano il colore del modello con la brutta esperienza, e quindi tendono ad evitarlo in futuro. L'evoluzione di una efficace difesa è costosa, e tali costi devono essere misurabili in termini di effettivi vantaggi.

Il vantaggio ottenuto dalle specie che imitano è proporzionale al loro grado di somiglianza con il modello e inversamente proporzionale al rapporto di abbondanza mimo/modello.

Diversi esperimenti suggeriscono che ci possono essere particolari circostanze in cui il mimo può essere più abbondante rispetto al suo modello ed altre in cui il mimo può essere meno fedele al modello. Si tratta di casi in cui i modelli o sono altamente nocivi, o il mimo ha basso valore nutrizionale, o quando è presente una preda alternativa più redditizia (Gilbert, 2005).

Più pericoloso o più tossico è il modello, più probabile è che anche una parziale somiglianza offra protezione a un mimo.

“La molto maggiore frequenza dell’imitazione tra gli insetti che non tra gli altri animali dipende probabilmente dalle loro piccole dimensioni; gli insetti non si possono difendere, con l’eccezione dei tipi provvisti di pungiglione, ed io non ho mai saputo che questi insetti col pungiglione imitino altri insetti, mentre invece sono imitati; gli insetti non possono sfuggire facilmente a volo agli altri animali che li predano; per questo, come la maggior parte delle creature deboli, ricorrono all’inganno ed alla simulazione.

Si deve osservare che il processo di imitazione non ha, probabilmente, mai avuto inizio tra forme dalla colorazione molto differente. Invece, partendo da specie già un po’ simili fra di loro, i mezzi di cui sopra potrebbero far acquisire una forte rassomiglianza, purché questa risultasse benefica; e se la forma imitata dovesse, col tempo, andare gradualmente modificandosi per una causa qualunque, la forma imitatrice sarebbe indotta a seguirne le tracce e quindi potrebbe modificarsi in modo pressoché illimitato, tanto che, alla fine, verrebbe ad assumere un aspetto od una colorazione completamente dissimili da quelli propri degli altri membri della famiglia cui appartiene.... Si rende necessario supporre in alcuni casi che insetti del passato, appartenenti a diversi gruppi separati, prima di differenziarsi fino ad avere l’aspetto attuale, già possedessero una casuale rassomiglianza con un insetto appartenente ad un altro gruppo, ben protetto, e che questa rassomiglianza fosse abbastanza accentuata da offrire una sia pur lieve protezione; questa sarebbe stata la base necessaria alla successiva acquisizione di una rassomiglianza quanto mai perfetta.” (Darwin, 1872)

Tra gli insetti, gli Imenotteri aculeati sono il gruppo che comprende il più alto numero di modelli imitati da mimi batesiani e i Ditteri comprendono il più numeroso gruppo di mimi. I ditteri mimi degli imenotteri appartengono per la maggior parte alla famiglia dei Sirfidi. Questa è una delle famiglie di Ditteri più numerose e più diversificate, con una distribuzione a livello mondiale e più di 5600 specie descritte (Rotheray, 1993; Rotheray e Gilbert, 1999). Il mimetismo è chiaramente un tema dominante dell’evoluzione di questo gruppo di mosche. Specialmente in Europa, i Sirfidi imitano per la maggior parte imenotteri aculeati, spesso Sociali, come vespe sociali, bombi e api.

Le vespe prese a modello sono rappresentate da tre gruppi principali: Vespidi (vespe sociali) e due gruppi di vespe solitarie, Eumenidi e Sfecidi (vespe scavatrici).

Nelle vespe solo la femmina presenta il pungiglione raramente vespe e api utilizzano le punture contro uccelli e sembrerebbe che gli effetti del veleno sulle mucose del canale digerente siano responsabili della loro nocività o non commestibilità (Mostler, 1935; Steiniger, 1937a, b; Liepelt, 1963). Per la maggior parte degli uccelli predatori le vespe e le api sono classificati come i modelli più nocivi (Gilbert, 2005).

La maggior parte degli studi sullo sviluppo del mimetismo e delle colorazioni di avvertimento negli insetti hanno considerato i predatori come la forza selettiva principale, ma è possibile che la concorrenza per le risorse alimentari possa anche facilitare la selezione per questi segnali.

Per esempio, quando le vespe sociali con colorazione aposematica visitano i fiori, spesso presentano un comportamento aggressivo verso gli altri organismi presenti. In queste circostanze, una rassomiglianza ad una vespa potrebbe fornire a un sirfide mimetico un accesso migliore alle risorse floreali riducendo la frequenza con cui è disturbato da altri impollinatori (Rashed e Sherratt, 2007).

Infatti, se una delle spiegazioni più popolari ritiene che la somiglianza della colorazione contribuisca a frenare la predazione da parte di vertebrati (per esempio, Mostler 1935; Dittrich ed altri 1993; Green ed altri 1999) e invertebrati (Kauppinen e Mappes 2003; vedi inoltre Rashed ed altri 2005), tuttavia, i sirfidi adulti visitano frequentemente i fiori per il nettare e il polline (Branquart e Hemptinne 2000; Gilbert 1981); così è immaginabile che la rassomiglianza ad una vespa o ad un ape inoltre possa servire a ridurre la frequenza e l'intensità delle interazioni competitive sulle inflorescenze, un fenomeno denominato come "mimetismo competitivo".

EVO-DEVO

La Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo (*Evolutionary Developmental Biology* o, per brevità, Evo-Devo; dal titolo del libro di Brian K. Hall, 1993) mette a confronto i processi di sviluppo delle diverse specie, nel tentativo di determinarne i cambiamenti nel corso dell'evoluzione.

Le origini di questa disciplina vanno ricercate nei recenti progressi della genetica dello sviluppo, che hanno permesso di avviare un programma comparativo che spazia dal livello molecolare a quello morfologico e nella crescente consapevolezza dei limiti del neo-darwinismo classico applicato all'evoluzione fenotipica.

Lo sviluppo è limitato da vincoli accumulati nel tempo che modellano la variazione (Maynard e Smith 1985; Wagner 2003) e l'espressione della variazione è strutturata dallo sviluppo (Waddington, 1957). La variazione è la materia prima della selezione, ma la sua generazione è un prodotto dello sviluppo.

Le due tradizioni di ricerca (biologia evoluzionistica e biologia dello sviluppo) si integrano pertanto nell'Evo-Devo.

La biologia dello sviluppo si interroga a riguardo dei problemi dell'ontogenesi. Cerca di capire le dinamiche dei processi che nel corso della vita di un organismo danno origine alla sua forma e quindi il modo in cui la variazione genetica viene tradotta in variazione fenotipica.

La biologia evoluzionistica cerca invece di capire come si genera e si modifica, nel tempo e nello spazio, la variabilità genetica e fenotipica che esiste all'interno delle popolazioni (e tra popolazioni e specie); si chiede quali siano i fattori determinanti (spesso storici) dell'evoluzione per spiegare la distribuzione di questi diversi fenotipi, cercando quindi spiegazioni del cambiamento evolutivo. Le risposte che ne risultano coinvolgono diversi fattori funzionali e ambientali e in questo quadro appaiono sempre più importanti i fattori dello sviluppo che condizionano il possibile operato della selezione naturale e della stessa deriva genetica.

I biologi dello sviluppo però spesso sbagliano nella sopravvalutazione di particolari fattori di natura genetica (Hendrikse et al., 2007).

Ci sono infatti due direzioni importanti in cui la generazione di variazione durante lo sviluppo è rilevante per la biologia evoluzionistica:

- il verso della direzione della variazione generata
- la modulazione della quantità della variazione generata

Per quanto riguarda il primo aspetto, la variazione generata ha spesso una direzione preferenziale e questo ha conseguenze evolutive (Maynard e Smith 1985). Lo studio della direzione canalizzata a livello della generazione della variazione cade sotto le rubriche della modularità dello sviluppo, dell'integrazione dei moduli costruttivi e dei vincoli (*constraints*) dello sviluppo. I modelli d'integrazione o di covariazione di strutture sono prodotti tramite la variazione nei processi dello sviluppo che interessano in modo disuguale le varie parti dell'organismo (Hallgrímsson, 2007). Pertanto la variazione fenotipica esposta alla selezione è realizzata dalla variazione dei processi di sviluppo.

Per quanto riguarda il secondo aspetto, si prende in considerazione quel processo di sviluppo che è rilevante per l'evoluzione perché modula l'espressione della variabilità genetica a livello fenotipico. In altre parole, l'architettura dei sistemi dello sviluppo può influenzare non solo il tipo e la direzione della variazione che questi generano ma anche la sua quantità.

La produzione di variazione è influenzata dall'esistenza di limiti all'interno dei quali l'architettura dello sviluppo consente di generare fenotipi (perché vi possono essere geometrie irraggiungibili anche se possiamo immaginare che sarebbero funzionalmente vitali) (Hendrikse et al., 2007).

Punto centrale dell'Evo-Devo è il concetto di *evolvability*, che definisce la capacità di un organismo o di una popolazione di generare la diversità genetica e di evolvere attraverso la selezione naturale; fornisce spiegazioni anche per molte caratteristiche osservate che possono essere apparentemente irrilevanti dal punto di vista adattativo o addirittura svantaggiose.

Gould (2002) riteneva che l'*evolvability* fosse un concetto coerente con le teorie darwiniane, nel senso che ben si concatenasse con il concetto di *exaptation*, ovvero con la cooptazione verso nuove specifiche funzioni di caratteri inizialmente evolutisi per altri motivi. Inoltre, secondo Gould, l'*evolvability* si traduce spesso nel riutilizzo di strutture già presenti, che vengono così a svolgere funzioni nuove, risolvendo quindi l'apparente paradosso che l'*evolvability* produrrebbe strutture che saranno oggetto della selezione nel futuro e non nel presente.

La biologia evoluzionistica dello sviluppo ci porta a una visione della natura in cui molti tradizionali concetti della morfologia, compresi quelli di tessuto o di segmento, apparentemente più facili da definire, appaiono sotto una nuova luce. A questi concetti, infatti, non corrispondono più delle unità date a priori, delle quali possiamo studiare l'evoluzione o mettere in evidenza i processi che le generano. A ciascuno di essi, invece, corrisponde una pluralità di strutture che sono il risultato di un intreccio di processi di sviluppo che danno loro origine e che nel corso dell'evoluzione possono esprimere, di volta in volta, forme che corrispondono più o meno bene, ma spesso solo in modo imperfetto, a quelle forme elementari (come, appunto, il segmento, o le regioni del corpo) alle quali eravamo abituati a ricondurle (Minelli, 2007).

COLORAZIONE DELLE VESPE

Sebbene la maggior parte dei Vespidi condivida una caratteristica livrea gialla e nera, nel dettaglio il pattern cromatico risulta molto vario e alle spesso ovvie differenze interspecifiche si aggiungono non di rado differenze a livello intraspecifico. Inoltre, vi sono anche vespe completamente nere o brune o completamente gialle, altre con colorazione gialla e bruna; ve ne sono di color blu metallizzato ed anche con disegno giallo e verde. Le parti di colore scuro sono dovute alla presenza di pigmenti melanici, complessi polimeri che si presentano in molte forme, con diverse sfumature: dal nero al bruno, al marrone rossiccio, al beige, al color cioccolato.

La pigmentazione melanica può avere molti ruoli, compresa la protezione dai danni della luce ultravioletta, la regolazione termica (si trova spesso in specie che vivono ad altitudini elevate e aiuta gli animali a riscaldarsi più velocemente), il camuffamento e la capacità di nascondersi, e altre funzioni. Poiché ci sono tante possibilità, è spesso difficile individuare con precisione il significato della colorazione melanica di una particolare specie (Carroll 2005).

Il modello di colorazione giallo nero di molte vespe (Enteman, 1904) risulta dalla sovrapposizione di due colori, il colore ipodermico visibile nelle zone libere dal pigmento più scuro della cuticola e il pigmento melanico associato alla chitina della cuticola. Il primo è sempre giallo, variando soltanto un poco tra specie diverse. L'altro varia notevolmente, da una sfumatura appena più scura del colore giallo ipodermico fino ad una tonalità che si avvicina al nero. L'effetto finale di nero è prodotto da almeno due diversi pigmenti cuticolari che sono distribuiti attraverso il tegumento chitinoso: il marrone opaco e il marrone-rosso. Dalla variazione quantitativa di questi pigmenti si ha la produzione di una gradazione infinita della tonalità.

Per quanto riguarda la distribuzione di questi colori nei tegumenti, Enteman osservò quanto segue:

- possono essere riconosciuti due tipi principali di pattern: (1) un pattern multicolore, dove il pigmento cuticolare occupa soltanto zone limitate e in diversa quantità, lasciando trasparire una decorazione gialla o ferruginosa più o meno evidente; (2) un pattern unicolore, dove il pigmento si estende oltre queste zone, in modo che l'intera superficie è più o meno soffusa del colore più scuro. Fra questi due tipi estremi esistono numerose transizioni.
- al termine della metamorfosi, quando l'insetto adulto assume la sua pigmentazione, il colore appare in primo luogo in zone ben precise e da qui si diffonde all'intorno, fino al completamento del pattern. Il colore ipodermico giallo è l'ultimo a comparire
- le zone dove il pigmento cuticolare inizia a comparire sono le stesse in molte specie differenti. Queste zone rappresentano i punti di inserzione sulla cuticola dei muscoli più importanti. Di conseguenza, le zone scure sono vincolate dalla struttura interna del corpo.
- i vari pigmenti cuticolari e il pigmento che dà il colore giallo ipodermico sono molecole simili tra loro

L'espressione dei geni responsabili della pigmentazione è diversamente regolata nelle diverse regioni del corpo. È ragionevole pensare che gran parte della

diversità nella colorazione di questi insetti sia dovuta a cambiamenti evolutivi nei sistemi di regolazione che controllano l'espressione di questi geni (Carroll 2005).

Sulla base di queste considerazioni, ci possiamo chiedere se ci sono dei vincoli nei processi di sviluppo, tali da rendere più probabile il parallelismo fra i pattern cromatici che possono comparire in gruppi diversi di insetti, rendendo in particolare più facile la condivisione di pattern cromatici fra Vespe e Sirfidi.

MATERIALI E METODI

Incuriosita dalla colorazione mimetica dei Sirfidi nei confronti delle Vespe e volendo affrontare una lettura di questo fenomeno in chiave evo-devo, ho pensato di confrontare nel dettaglio i pattern cromatici giallo neri delle une e degli altri, alla ricerca di eventuali vincoli di sviluppo, condivisi dai due gruppi, che facciano emergere il mimetismo dei Sirfidi come prodotto di un'exaptation a partire da pattern cromatici già disponibili per ragioni riconducibili alla meccanica dello sviluppo.

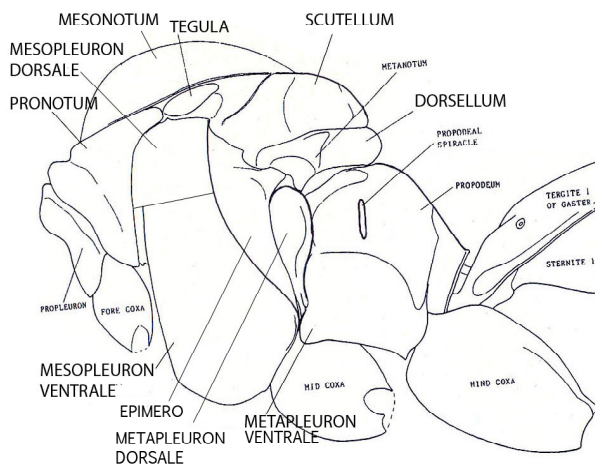
Il torace degli Imenotteri e dei Ditteri è molto diverso, il primo è caratterizzato da due paia di ali, il secondo da un solo paio. La presenza di un solo paio di ali determina uno sviluppo maggiore nei Ditteri della parte centrale del torace, mentre gli scleriti anteriori e posteriori sono molto ridotti.

Il mio contributo personale consiste, oltre che nell'analisi dei dati presentata nelle pagine seguenti, nella raccolta di dati relativi ai pattern cromatici delle diverse specie di Vespe, poi confrontati con quelli di un campione di Sirfidi, messo a mia disposizione dal dott. Daniele Sommaggio.

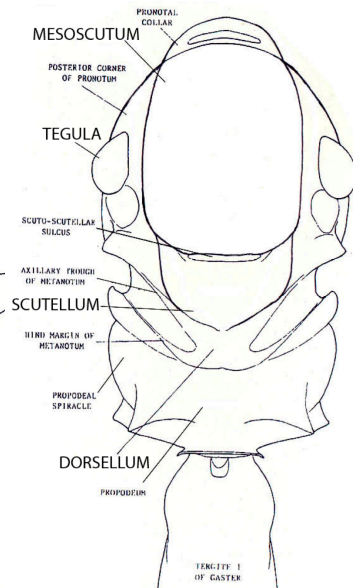
In questa ricerca ho ristretto lo studio della variazione fenotipica ai pattern cromatici del torace delle vespe, che ho studiato sulla collezione mondiale di questi Imenotteri radunata da Antonio Giordani Soika e conservata presso il Museo civico di Storia Naturale di Venezia.

Per ciascuno degli esemplari considerati ho registrato la colorazione presente in ciascuno degli scleriti seguenti:

Vespidae	Syrphidae
Pronoto	Humeri
Mesopleuron dorsale	Anepisterno
Mesopleuron ventrale	Katepisterno
Epimero	Anepimeron
Metapleuron dorsale	Katepimeron
Mesonoto	Mesonoto
Tegula	Tegula
Scutello	Scutello
Metapleuron ventrale	/
Dorsello	/



Visione laterale del torace di Vespa



Visione dorsale del torace di Vespa

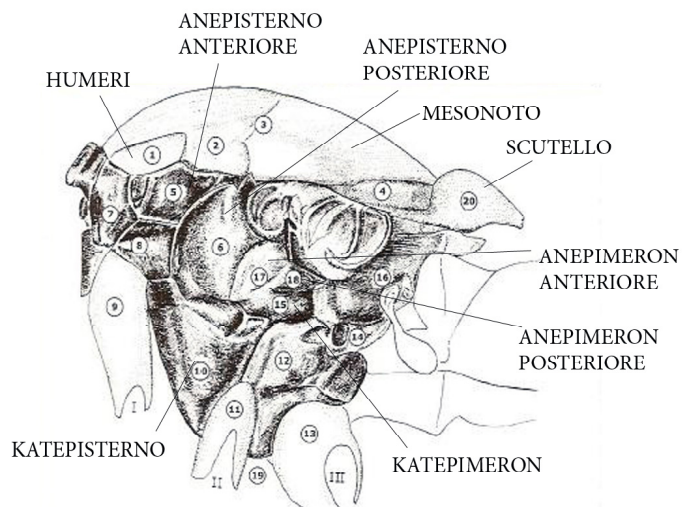
La colorazione del Pronoto delle Vespe spesso è molto particolare e presenta frequentemente margini colorati, ma nei Sirfidi gli Humeri sono piccoli scleriti sui quali è difficile identificare macchie e margini colorati. La colorazione del Pronoto quindi è stata semplicemente registrata come colorazione del fondo.

Ho esaminato esemplari di sesso femminile appartenenti a 357 specie di Vespidae. Numerose specie presentano differenze geografiche oppure individuali nel pattern cromatico, per cui ho registrato complessivamente 565 fenotipi. Nell'ambito di questi si possono individuare tre tipi di colorazione:

- giallo nera, aposematica
- chiara o verde, con possibile funzione criptica
- scura, con possibile funzione termoregolatrice

In questa tesi mi limito a considerare la colorazione aposematica giallo nera o giallo bruno, perché è questa che determina il segnale di avvertimento imitato da molti Sirfidi.

Consapevole della diversa conformazione del torace di Vespe e Sirfidi, ho utilizzato nella presentazione dei risultati un unico schema. Questo schema rappresenta il torace di Imenotteri ed è stato elaborato per essere più vicino possibile agli esemplari da me esaminati.



Torace di Sirfidi. Immagine tratta da "Hoverflies of Northwest Europe: identification keys to the Syrphidae". Van Veen, M., 2004

I dati sono stati da me raccolti sotto forma di matrice (vedi nel CD allegato, “Matrice Vespe”) in cui ogni riga corrisponde ad una specie o, in caso di variabilità intraspecifica, ad uno dei fenotipi osservati nell’ambito di una specie e ogni colonna ad un diverso sclerite toracico.

Per valutare in maniera globale la possibile esistenza, nei Vespidi e nei Sirfidi, di vincoli condivisi nello sviluppo di una colorazione gialla oppure nera in scleriti toracici omologhi, ho eseguito una Cluster Analysis su diverse matrici, ottenute come segue.

La matrice 1 corrisponde alla matrice globale per i Vespidi giallo neri, escludendo i fenotipi contenenti la colorazione bruna e aggiungendo i dati riguardanti i Sirfidi e prendendo in considerazione tutti gli scleriti con una precisa corrispondenza tra i due gruppi di insetti: Pronoto, Mesopleuron dorsale, Mesopleuron ventrale, Epimero, Metapleuron dorsale, Mesonoto, Scutello. La seconda è ristretta a Mesonoto e Scutello, la terza a Pronoto, Mesopleuron dorsale, Mesopleuron ventrale, Epimero, Metapleuron dorsale. La matrice 2 e la matrice 3 derivano dalla divisione in due della matrice 1, sono stati divisi i caratteri in matrice 2 e matrice 3 per vedere se ci sono pattern diversi nelle diverse regioni del corpo e se sono stati esplorati in modo differente nei due gruppi.

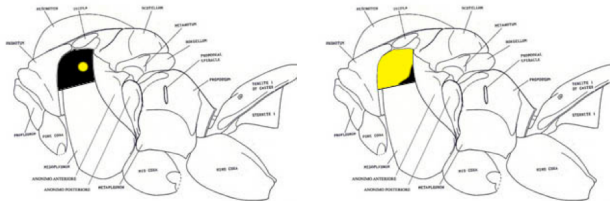
In queste tre matrici è stata usata una codifica binaria (0 per il nero, 1 per il giallo) e si sono eliminati i fenotipi ripetuti per poi elaborare i dati e produrre delle Cluster. Per semplicità si sono ridotti i nomi delle specie lasciando il genere seguito da un numero (vedi nel CD allegato, “Codice nomi”).

L’elaborazione dei dati attraverso Cluster Analysis è stata effettuata mediante il metodo Ward, distanze Euclidee con il software Kyplot.

RISULTATI

1. Vincoli di sviluppo condivisi fra Vespe e Sirfidi

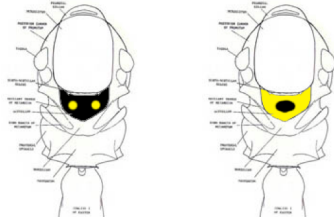
Nel Mesopleuron dorsale delle Vespe ho individuato due zone dove molto probabilmente si ha produzione rispettivamente di pigmento giallo ipodermico e di pigmento nero cuticolare. Un confronto con i Sirfidi rivela la presenza delle stesse zone di produzione del colore, suggerendo così un probabile vincolo (inerzia filogenetica) che verosimilmente ha facilitato l’evoluzione di pattern cromatici molto simili nei due gruppi di insetti.



Mesopleuron Dorsale: A sinistra, centro di produzione del colore giallo ipodermico; a destra, centro di produzione del nero cuticolare

Un’altra osservazione da me fatta riguarda la colorazione dello Scutello di Sirfidi e Vespe. In nessuno dei due gruppi si hanno fenotipi con fondo giallo e 2 macchie nere laterali, mentre sono molto comuni 2 macchie gialle su fondo nero.

Sempre a riguardo dello Scutello, non ci sono né Vespe né Sirfidi con fondo nero e macchie gialle centrali (in *Polistes gallicus 1* lo scutello da me registrato come nero con macchia centrale gialla è dubbio, più probabilmente si ha un fondo giallo e i margini di colorazione nera), sono comuni invece macchie nere centrali su fondo giallo.



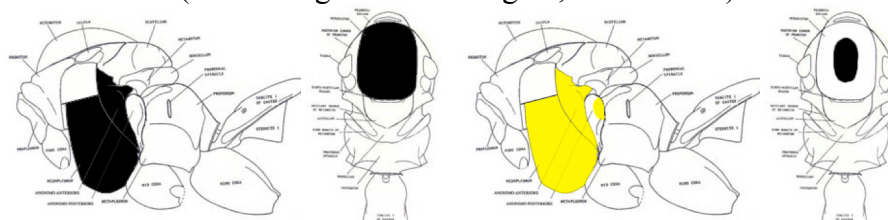
Scutello: A sinistra, macchie gialle su fondo nero; a destra macchia nera centrale su fondo giallo

Come nel caso di *Polistes gallicus 1* (Polistes 90) la codifica della colorazione non è stata particolarmente facile.

Durante l'analisi si riscontra che la maggior parte degli scleriti ha una colorazione con fondo nero, si ha una dominanza della colorazione nera cuticolare rispetto alla colorazione gialla ipodermica.

2. Pattern condivisi e pattern esclusivi delle Vespe e dei Sirfidi

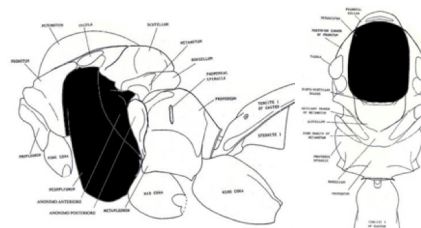
La Cluster Analysis 1 condotta sulla matrice totale mostra una sostanziale separazione fra i pattern giallo neri delle Vespe e quelli dei Sirfidi. La maggior parte di questi, infatti, forma un unico Cluster nel quale rimane aggregato solo un fenotipo di Vespe (*Brachygastra 14*). Questo Cluster (corrisponde ai pattern 1-A e 1-B) è caratterizzato dalla colorazione nera del fondo del Mesopleuron ventrale, dell'Epimero e del Mesonoto. Un secondo gruppo di Sirfidi si mescola invece a molti Vespidi nell'eterogeneo Cluster che raggruppa i fenotipi 1-F e 1-G, che condividono il fondo giallo del Mesopleuron ventrale e dell'Epimero, presentano una macchia gialla posteriore nell'Metapleuron dorsale e un macchia centrale nera nel Mesonoto (vedi dettagli nel CD allegato, "Matrice 1").



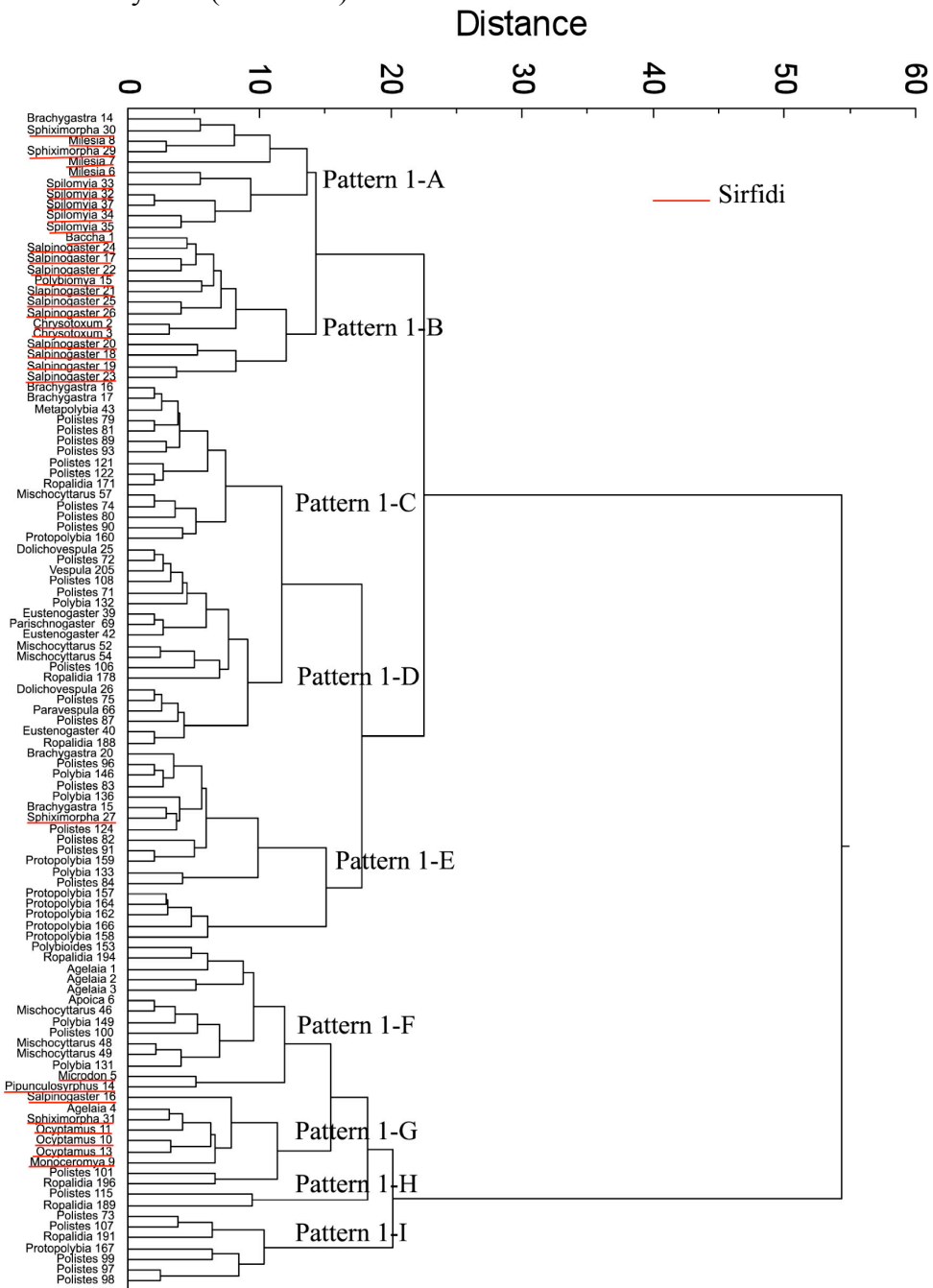
Le prime due immagini rappresentano la colorazione condivisa nel pattern 1-A e 1B; le altre due immagini rappresentano la colorazione condivisa nel pattern 1-F e 1-G

Complessivamente riconosco i 9 pattern seguenti:

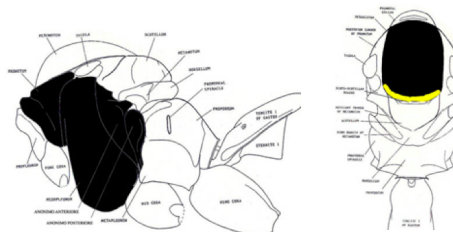
1-A condiviso da Sirfidi e dal fenotipo della *Vespa Brachygastra 14* (*Brachygastra bilineolata 1*). Presenta Mesopleuron dorsale e ventrale e Mesonoto con fondo nero ed a volte macchie gialle.



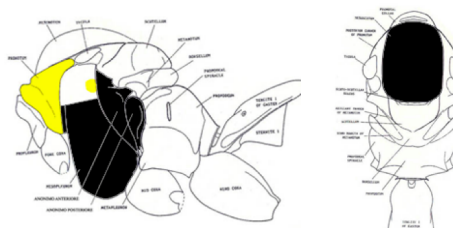
Cluster Analysis 1 (vedi testo)



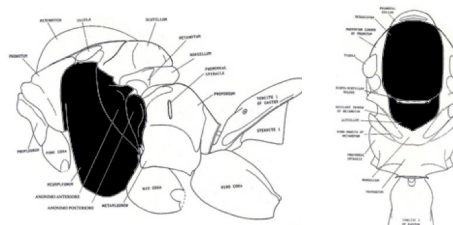
Interessante il pattern di *Brachygastra* 14 e *Sphiximorpha* 30 (*Sphiximorpha* sp n.2). Il pattern risulta essere molto simile tra i due, quello che li differenzia è la colorazione dello Scutello. Nel primo lo Scutello è nero mentre in *Sphiximorpha* è giallo.



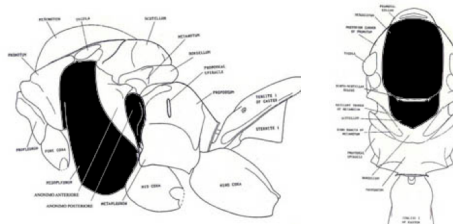
1-B presente solo nei Sirfidi. Presenta Mesopleuron ventrale e Mesonoto con fondo nero a volte con macchie gialle. Epimero e Metapleuron dorsale e posteriore a volte con macchie gialle anteriori.



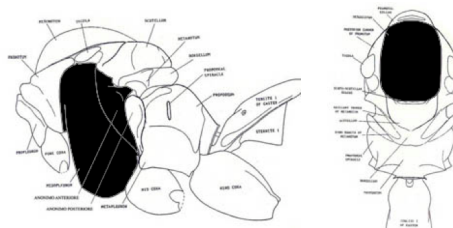
1-C presente solo in Vespe. Il Mesopleuron dorsale e ventrale hanno fondo nero e talvolta macchie gialle. Epimero a volte con macchia gialla ventrale, Metapleuron dorsale a volte con macchia gialla ventrale. Mesonoto a volte con due macchie o linee gialle.



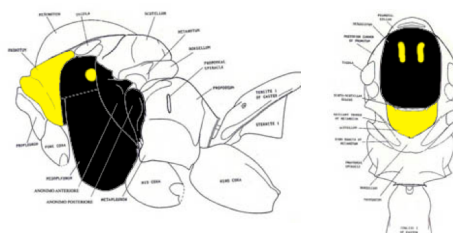
1-D presente solo in Vespe. Mesopleuron dorsale e ventrale, Metapleuron e Mesonoto hanno fondo nero a volte con macchie gialle. Scutello con fondo nero spesso con due macchie gialle laterali.



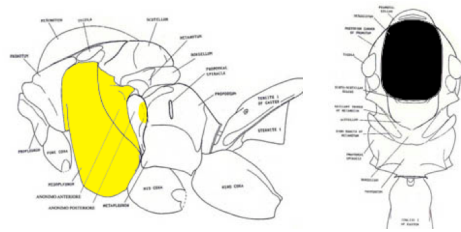
1-E presente in Vespe e nei Sirfidi *Sphiximorpha* 27 (*Sphiximorpha arietis*). Mesopleuron dorsale con fondo nero a volte con macchia posteriore gialla. Epimero a volte con macchia gialla ventrale. Mesopleuron ventrale e Mesonoto con fondo nero e a volte macchie gialle.



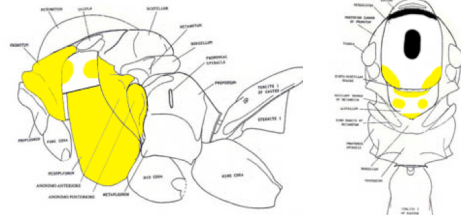
Interessante il pattern di *Brachygastra* 15 (*Brachygastra bilineolata* 2) e *Sphiximorpha* 27, in quanto risulta essere molto simile. Il secondo è diverso dal primo per la presenza di una macchia gialla dorsale nel Mesopleuron ventrale e di una macchia nera nello Scutello. Le due macchie nel Mesonoto possono essere più o meno estese.



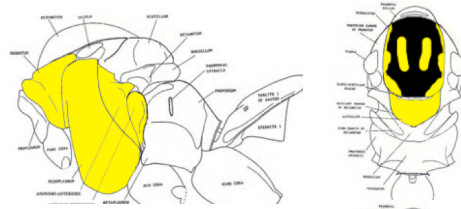
1-F soprattutto in Vespe. Il Mesopleuron dorsale e ventrale e l'Epimero hanno fondo giallo e possono avere macchie nere. Il Mesonoto ha fondo nero a volte presenza di macchia gialle.



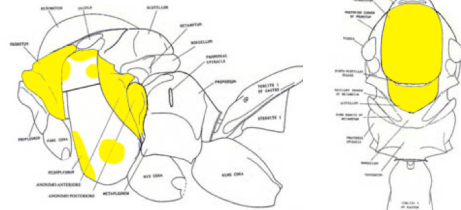
1-G presente sia in Vespe che in Sirfidi. Mesopleuron ventrale ed Epimero con fondo giallo a volte con macchie nere.



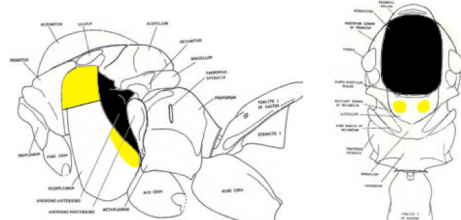
Il pattern della Vespa Agelaia 4 (*Agelaia pallipes 1*) e del Sirfide Sphiximorpha 31 (*Sphiximorpha 96-5*) risulta essere molto simile. Sphiximorpha presenta a differenza di Agelaia una macchia nera ventrale nel Mesopleuron ventrale e una macchia nera centrale nello Scutello.



1-H presente in due Vespe. Presenta Metapleuron dorsale, Mesonoto e Scutello con fondo giallo ma con possibili macchie nere.



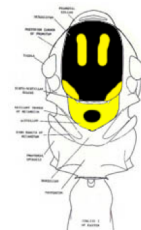
1-I presente solo in Vespe. Presenta Mesopleuron dorsale con fondo giallo e a volte con macchie nere; Epimero e Mesonoto con fondo nero e possibili macchie gialle.



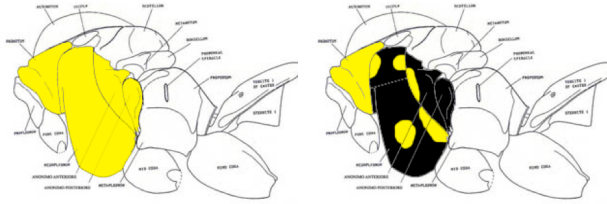
Le Cluster Analysis 2 e 3, condotte su due diverse selezione di caratteri, separano due componenti del pattern, rispetto alle quali Vespidi e Sirfidi rispondono nella maniera che segue.

Nella Cluster Analysis 2 prodotta dalla seconda matrice che contiene solo i dati relativi a Mesonoto e Scutello, i Sirfidi sono abbastanza mescolati con le Vespe, e non si notano divisioni sistematiche (vedi CD allegato, "Matrice 2").

In questa Cluster Polybia 149 (*Polybia singularis 1*) e Salpinogaster 20 (*Salpinogaster CR12*) hanno la stessa colorazione del Mesonoto e dello Scutello.

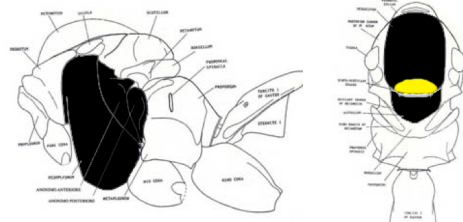


Questi due insetti hanno però una colorazione molto diversa negli altri scleriti, in Polybia 149 sono tutti gialli, mentre in Salpinogaster 20 hanno una colorazione particolare.



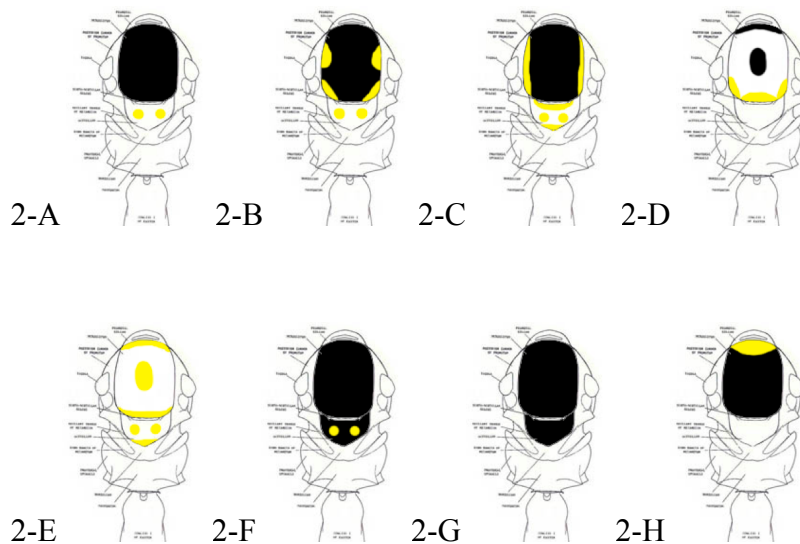
L'immagine a sinistra rappresenta la colorazione degli scleriti laterali in Polybia 149; a destra la colorazione degli scleriti laterali in Salpinogaster 20

In questa Cluster si notano anche dei pattern molto simili tra Sirfidi e Vespe, come la coppia già citata per il pattern 1-G, *Agelaia 4 (Agelaia pallipes 1)* e *Sphiximorpha 31 (Sphiximorpha 96-5)*, e la coppia *Brachygastra 14 (Brachygastra bilineolata 1)* e *Salpinogaster 21 (Salpinogaster gracilis)*, *Brachygastra 14* già citata per il pattern 1-A accostato a *Sphiximorpha 30*. Quest'ultima coppia ha Mesopleuron dorsale e ventrale, Epimero e Mesonoto con fondo nero e possibili macchie gialle.



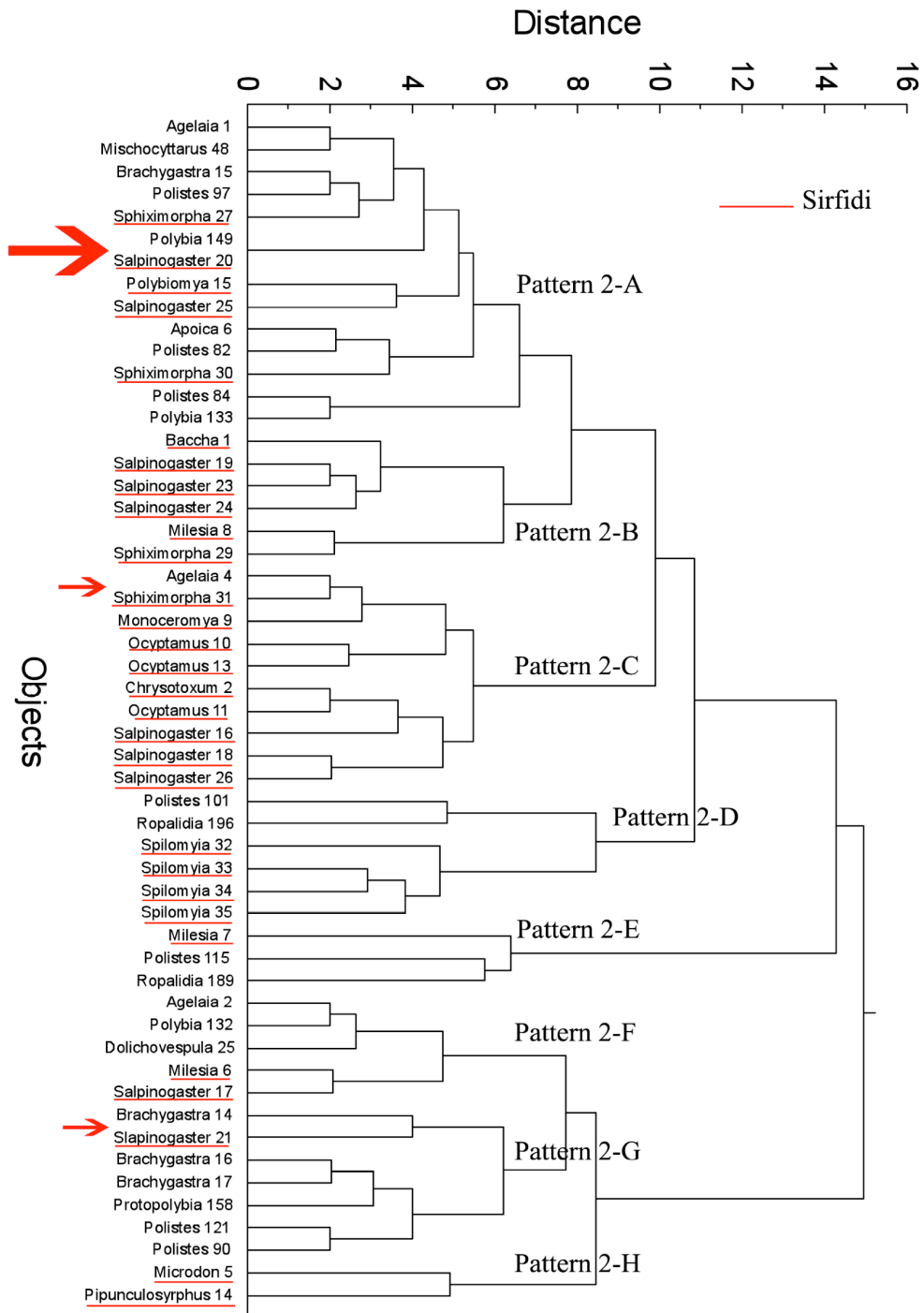
Nella Cluster Analysis 2 si individuano diversi pattern condivisi da Sirfidi e Vespe.

Ho raffigurato le caratteristiche comuni dei diversi pattern, naturalmente tra i diversi gruppi di organismi che condividono un pattern comune vi sono differenze nella colorazione.



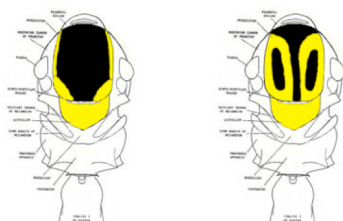
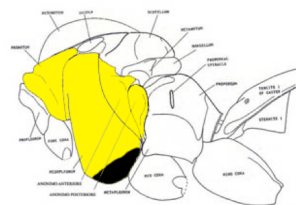
Il Pattern 2-B e il Pattern 2-H sono presenti solo nei Sirfidi, mentre gli altri Pattern sono condivisi da Sirfidi e Vespe. Si notano ricorrenti macchie gialle laterali sullo Scutello e ricorrente fondo nero del Mesonoto.

Cluster Analysis 2 (vedi testo)



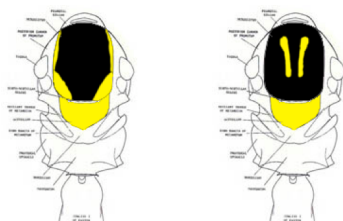
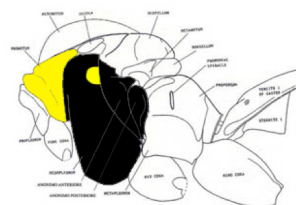
Nella Cluster Analysis 3 prodotta dalla terza matrice contenente i dati per Pronoto, Mesopleuron dorsale, Mesopleuron ventrale, Epimero e Metapleuron dorsale, si notano 2 pattern uguali tra Vespe e Sirfidi (vedi CD allegato, “Matrice 3”).

Tra *Ocyptamus* 11 (*Ocyptamus cultratus*) e *Ropalidia* 196 (*Ropalidia romandi cabeti* 1) si ritrova la stessa colorazione, diversa però è la colorazione del Mesonoto.



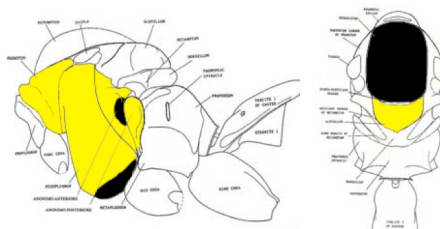
A sinistra, colorazione del Mesonoto e Scutello in *Ocyptamus* 11; a destra, colorazione del Mesonoto e Scutello in *Ropalidia* 196, quest'ultima molto comune nei Ditteri Cloropidi

Tra *Sphiximorpha* 29 (*Sphiximorpha sp n.1*) e *Brachygastra* 15 (*Brachygastra bilineolata* 2) si ritrova la stessa colorazione, quest'ultimo è già stato visto nella descrizione del pattern 1-E. Diversa è la colorazione del Mesonoto.

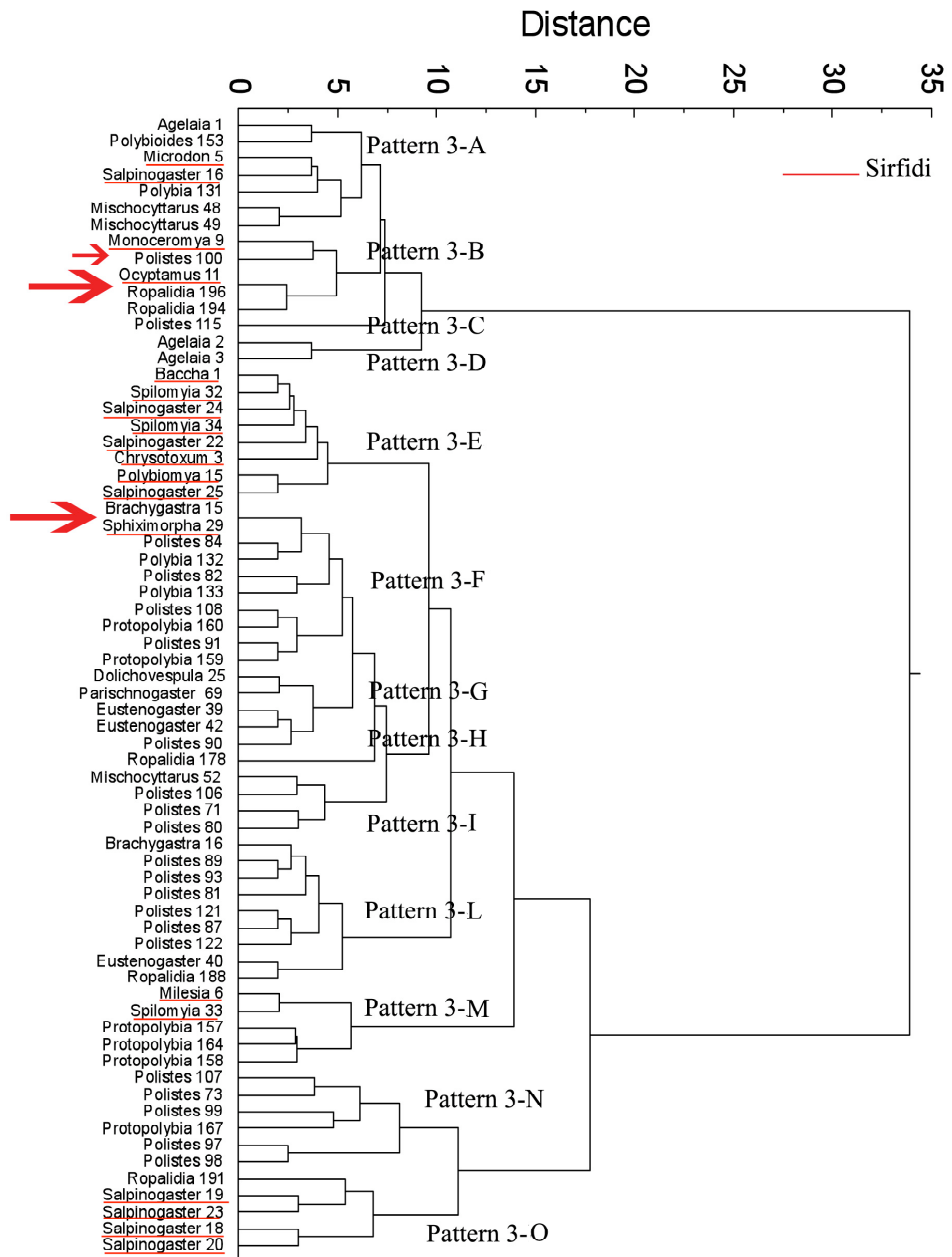


A sinistra, colorazione del Mesonoto e Scutello in *Sphiximorpha* 29; a destra colorazione del Mesonoto e Scutello in *Brachygastra* 15

Molto simili anche i pattern tra *Monoceromya* 9 (*Monoceromya vittipes*) e *Polistes* 100 (*Polistes lycus* 2). In *Monoceromya* 9 a differenza di *Polistes* 100 vi è una macchia nera ventrale nel Mesopleuron dorsale, nell'Epimero vi è anche una macchia nera anteriore, nel Mesonoto ci sono diverse macchie gialle e nello Scutello ha una macchia centrale nera. Nel pattern di *Polistes* 100 a differenza dell'altro vi è una macchia nera ventrale nell'Epimero.



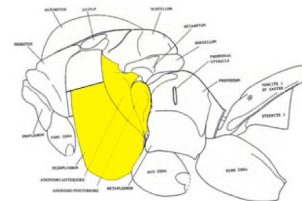
Cluster Analysis 3 (vedi testo)



Ho riportato i pattern riconoscibili nella Cluster Analysis 3, i Pattern 3-A, 3-B, 3-D, 3-H e 3-L sono condivisi da Vespe e Sirfidi, il Pattern 3-C è rappresentato solo da Sirfidi, gli altri pattern solo da Vespe. Si nota la presenza frequente di una macchia gialla posteriore nel Mesopleuron dorsale.

In questa Cluster ci sono dei pattern isolati rappresentati da Vespe, il pattern di *Polistes 115* (*Polistes rothney helvenaes 1*) (3-C), di *Agelaia 2* e *Agelaia 3* (*Agelaia areata 3* e *Agelaia constructa 1*) (3-D) e il pattern di *Ropalidia 178* (*Ropalidia decorata 1*) (3-H). Queste hanno una colorazione molto diversa rispetto ai Sirfidi.

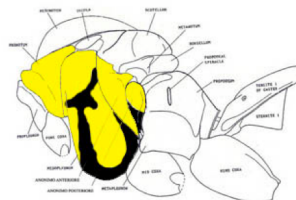
3-A



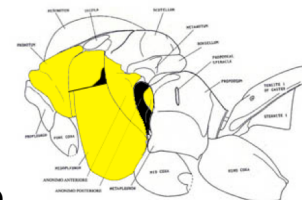
3-B



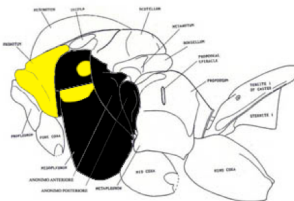
3-C



3-D



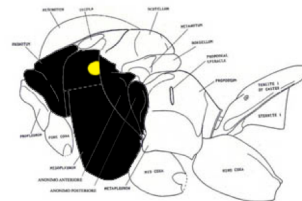
3-E



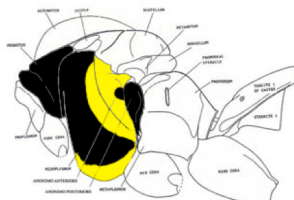
3-F



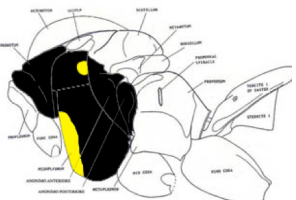
3-G



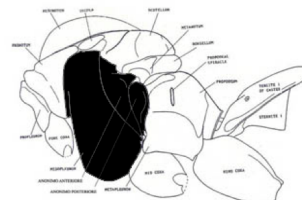
3-H



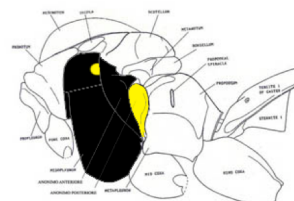
3-I



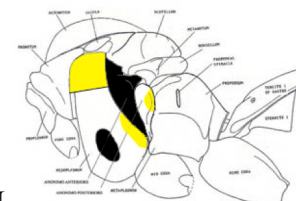
3-L



3-M



3-N



3-O



CONCLUSIONI

Il lavoro da me eseguito può essere considerato un esercizio per confrontarsi con il concetto di *Evolvability*, cioè la capacità di generare diversità genetica e di evolvere attraverso la selezione naturale.

L'identificazione, nell'ambito di singoli scleriti, di zone di produzione di pigmento giallo ipodermico e di pigmento nero cuticolare in posizioni equivalenti nei Sirfidi e nei Vespidi suggerisce la probabile esistenza di vincoli (inerzia filogenetica) che possono aver facilitato l'evoluzione di pattern cromatici molto simili nei due gruppi di insetti. Questi stessi vincoli, del resto, sembrano dimostrarsi anche in altri insetti, ad esempio nella colorazione del Mesonoto nei Ditteri Cloropidi.

Queste somiglianze, tuttavia, non si riscontrano a livello del complessivo pattern giallo nero del torace: nella Cluster Analysis che considera l'insieme degli scleriti, i Sirfidi e i Vespidi tendono infatti a raggrupparsi in gruppi distinti. Basi comuni, dunque, ma storie indipendenti e solo alla fine convergenti nella produzione di pattern superficialmente simili (giallo-nero) ma non uguali – simili, peraltro, quanto basta per garantire, molto probabilmente, il valore adattativo che viene loro comunemente attribuito.

RINGRAZIAMENTI

Desidero ringraziare per la collaborazione il Museo di Storia Naturale di Venezia. Ringrazio sentitamente il mio relatore, Prof. Alessandro Minelli, per la fiducia dimostratami nell'avermi proposto questo argomento di tesi, per la massima disponibilità nello svolgimento del lavoro e per avermi introdotto all'affascinante argomento dell'Evo-Devo.

Inoltre ringrazio il Dott. Daniele Sommaggio, mio correlatore, per la sua grande disponibilità, per avermi gentilmente fornito i dati riguardanti i Sirfidi e per i suoi preziosi suggerimenti.

Un pensiero alla mia famiglia, che mi ha sempre incoraggiato in tutte le mie scelte.

BIBLIOGRAFIA

Bates H.W. 1862 Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera Heliconidae. Transactions of the Linnean Society of London. 23:495-566.

Branquart E, Hemptinne J.L. 2000. Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). *Ecography*. 23:732–742.

Carroll S.B. 2005. *Endless Forms Most Beautiful*. Trad. It. *Infinite forme bellissime*, 2006. Codice edizioni, Torino.

Darwin C.R. 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Trad. It. *L'origine delle specie*, 2007. Newton Compton.

Dittrich W, Gilbert F, Green P, McGregor P, Grewcock D. 1993. Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of Royal Society of London, B, Biological Sciences*. 251:195–200.

Enteman W.M. 1904. *Coloration in Polistes*. Published by the Carnegie Institution of Washington. Washington D. C. Judd & Detweiler.

Gilbert F. 1981. Foraging ecology of hoverflies (Diptera, Syrphidae): morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*. 6:245–262.

Gilbert F. 2005. The evolution of imperfect mimicry. *Insect evolutionary ecology* (In Fellowes MDE, Holloway GJ, Rolff J (Eds.). CABI, Wallingford (UK) 231-288.

Gould S.J. 2002. *The structure of Evolutionary Theory*. Trad. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*. 2003. Codice Edizioni, pp. 1586-1594.

Green P.T., Gentle L., Peake T.M., Scudamore R.E., McGregor P.K., Gilbert F., Dittrich W.H. 1999. Conditioning pigeons to discriminate naturally lit insect specimens. *Behav Processes*. 46:97–102.

Hall B.K. 1993. *Evolutionary Developmental Biology*, Chapman & Hall, London.

Hallgrímsson B., Lieberman D.E., Young N.M., Parsons T.E. and Wat S. 2007. Evolution of Covariance in the Mammalian Skull. *Novartis Foundation Symposium 284 (Tinkering – The Microevolution of Development)*: 164-190.

Hendrikse J.L., Parsons T.E. and Hallgrímsson B., 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evolution & Development*. 9:393 –401.

Kauppinen J, Mappes J. 2003. Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*. 66:505–511.

Liepelt, W. 1963. Zur Schutzwirkung des Stachelgiftes von Bienen und Wespen gegenüber Trauerfliegenschnäpper und Gartenrotschwanz. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Zoologie und Physiologie*. 70:167-176.

Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., and Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quarterly Review of Biology*. 60: 265–287.

Minelli A. 2007. *Forme del divenire*. Giulio Einaudi editore, Torino.

Mostler, G. 1935. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 29:381-454.

Rashed A, Beatty C.D., Forbes M.R., Sherratt T.N. 2005. Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Anim Behav*. 70:1195–1202.

Rashed A. and Sherratt T. N. 2007. Mimicry in hoverflies (Diptera: Syrphidae): a field test of the competitive mimicry hypothesis. *Behavioral Ecology*. 18:337-344.

Rotheray, G.E. 1993. Colour guide to hoverfly larvae. *Dipterists Digest* 9:1-155.

Rotheray, G.E. and Gilbert, F. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127:1-112.

Steiniger, F. 1937a. "Ekelgeschmack" und visuelle Anpassung einiger Insekten (Fütterungsversuche an Vögeln. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 149:221-229.

Steiniger, F. 1937b. Beobachtungen und Bemerkungen zur Mimikryfrage. *Biologisches Zentralblatt*. 57:47-58.

Waddington, C.H. 1957. *The Strategy of the Genes*. MacMillan Company, New York.

Wagner, G.P., and Mezey, J.G. 2003. The role of genetic architecture constraints in the origin of variational modularity. In G. Schlosser and G.P. Wanger (eds.). *Modularity in Development and Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 338–358.

Wickler W. 1968. *Mimicry in Plants and Animals*. Trad. It. *Mimetismo animale e vegetale*, 1991. Franco Muzzio editore, Padova.

Fonti immagini a pagina 1: www.naturephoto-cz.com; www.corzonneveld.nl.