

## 1. INTRODUZIONE

Il mimetismo è una forma di difesa adottata dalle prede per proteggersi dagli attacchi dei predatori. È un adattamento che provoca generalmente un dispendio energetico nel predatore per individuare la preda. Esistono varie forme di difesa basate su stratagemmi diversi, come la sintesi e/o accumulo di sostanze chimiche nocive, rivestimenti esterni non commestibili, difese comportamentali oppure forme e colorazioni particolari.

Proprio in quest'ultima rientra il mimetismo. Alla base del mimetismo vi è la comunicazione tra due individui: la preda, ovvero l'organismo che produce il segnale visivo, e il predatore che lo riceve. Il mimetismo si può dividere in due categorie: **criptico** e **aposematico**. Il mimetismo criptico, o camuffamento, è la capacità di un organismo di confondersi con l'ambiente in cui vive cercando uno sfondo il più simile possibile alla propria livrea, oppure modificando la propria colorazione al variare di quella dell'ambiente circostante, sfumando e rendendo quasi invisibili i bordi. In questo caso sono prodotti colori, disegni e forme che rendono sia i predatori sia le prede poco appariscenti nell'ambiente che li circonda. Si parla di aposematismo quando la pericolosità e/o tossicità di un organismo vengono segnalate con colorazioni molto vistose, ammonitrici di un pericolo per chiunque volesse avvicinarsi, che si traduce nella capacità di secernere e/o iniettare sostanze chimiche più o meno tossiche, o di essere gli stessi organismi inappetibili o disgustosi al predatore. In questa categoria rientrano il mimetismo *Mulleriano* e il mimetismo *Batesiano*.

Il segnale visivo diventa fondamentale in quanto un predatore che abbia fatto una serie di esperienze negative "assaggiando" una preda disgustosa e vistosamente appariscente, sarà in grado di associare al messaggio visivo aposematico la sensazione di disgusto ed eviterà di predare nuovamente individui che presentano quelle specifiche caratteristiche cromatiche. A differenza delle prede criptiche che fanno di tutto per nascondersi, le specie aposematiche hanno abitudini diurne ed evidenziano la loro presenza, proprio per ammonire chi tentasse di catturarle. I colori maggiormente diffusi e usati come segnale di avvertimento, sono il giallo e il nero, ma anche il rosso, l'arancione, l'azzurro e tutti i colori accesi, che accostati tra loro creano un pattern molto vistoso e facile da ricordare.

## 2. MIMETISMO MULLERIANO E BATESIANO

Il mimetismo Mulleriano, descritto nel 1879 dallo zoologo tedesco Fritz Müller, consiste in una particolare relazione che si stabilisce tra due o più specie inappetibili che adottano una colorazione aposematica molto simile: in questo modo il segnale di pericolo converge nello stesso pattern cromatico. Queste specie realmente pericolose per il predatore diventano co-mimi e possono beneficiare

della protezione conferita dal segnale. Pochi individui di quelle specie saranno sacrificati a causa della predazione da parte di un predatore ingenuo. Una volta che quest'ultimo avrà imparato ad evitare le prede con quella colorazione tutti i co-mimi ne trarranno vantaggio, avendo un tasso di mortalità pro capite inferiore rispetto ad altre prede non aposematiche o con caratteristiche cromatiche diverse. Per questo il mimetismo Mulleriano è considerato una relazione mutualistica tra i co-mimi.

Il beneficio derivato dalla strategia Mulleriana è una relazione positiva dipendente dalla frequenza del segnale: più quel segnale è comune, maggiore sarà il giovamento per i co-mimi, e maggiore sarà la selezione contro pattern cromatici diversi, promuovendo così un monomorfismo (Turner, 1987; Joron and Mallet, 1998; Mallet and Joron, 1999). Questa relazione mutualistica è comune in molte specie d'invertebrati, come farfalle e bombi, ma anche di vertebrati come alcune rane velenose del Sud America (Symula et al., 2001) (Fig. 1a, 1b).



Fig. 1a: *Dendrobates azureus*



Fig. 1b: *Dendrobates pumilio*

Il mimetismo Batesiano, descritto dal naturalista inglese H. W. Bates nel 1862, consiste nel fatto che una specie commestibile, per evitare la predazione, imita le caratteristiche cromatiche di una specie non commestibile e/o pericolosa, che i predatori hanno già imparato ad evitare. Bates considerò ciò come un inganno reso possibile in quanto il predatore generalizza il segnale appreso. Per queste ragioni il mimetismo Batesiano è considerato una relazione parassitaria tra una specie non commestibile, il **modello**, e una invece commestibile, il **mimo** (Bates, 1862). Quando il predatore avrà imparato ad evitare il modello, eviterà anche il mimo. È quindi una relazione dannosa per la sopravvivenza del modello, perché i mimi parassitano il segnale, riducendone la veridicità. Affinché il mimetismo Batesiano non risulti dannoso per i modelli, e i mimi possano trarne vantaggio, questi ultimi devono essere relativamente rari, in quanto “più comune è il mimo, più instabile diventa la strategia mimetica” (Lea and Turner, 1972; Lindström et al., 1997).

Un tipico esempio di mimetismo Batesiano è dato dai vespidi, che fungono da modelli, e i sirfidi, che sono i mimi, in quanto presentano una colorazione aposematica a strisce gialle e nere, nonostante siano specie commestibili (Fig. 2). Altro esempio è rappresentato dalla farfalla monarca, modello inappetibile, e dalla

farfalla viceré, mimo appetibile (Fig. 3).



Fig. 2



Fig. 3

Nella Fig. 2 sono rappresentati a sinistra una vespa, *Vespa maculifrons*, che è la specie pericolosa, e un sirfide, *Chrysotoxum festivum*, che è il mimo commestibile.

Nella Fig. 3 sono rappresentate a sinistra la farfalla monarca, specie tossica che funge da modello, e la farfalla viceré, mimo commestibile.

La differenza chiave tra questi due tipi di mimetismo consiste in qual è la parte che beneficia della somiglianza venutasi a creare. Nel mimetismo Mulleriano tutti i co-mimi non sono commestibili e traggono vantaggio favorendo l'apprendimento del predatore affinché li eviti come pasto. Al contrario invece, nel mimetismo Batesiano, i mimi si basano su un tranello, infatti se non presentassero colorazione aposematica, sarebbero specie facilmente predate, e per questo sono loro a trarne beneficio (Fisher, 1930; Nur, 1970; Matthews, 1977; Turner, 1987).

Altra differenza consiste nel fatto che nel mimetismo Mulleriano, i mimi generalmente convergono allo stesso pattern cromatico, i mimi Batesiani invece si muovono nella stessa direzione di quella del modello, per guadagnare da esso protezione; si viene così a creare un vero e proprio conflitto d'interessi tra mimi e modello che sfocia in una guerra coevolutiva (Brower and Brower, 1972). Il mimo Batesiano deve tenersi al passo con il proprio modello, infatti la pressione selettiva su di esso per guadagnarsi la protezione, è generalmente maggiore rispetto a quella che agisce sul modello affinché riesca a sottrarsi dal mimo (Nur, 1970). Il mimetismo Batesiano dunque promuove un continuo cambiamento nel tempo, mentre il Mulleriano porta ad una stabilizzazione attorno ad un determinato pattern cromatico (Brower and Brower, 1972).

Le due dinamiche mimetiche differiscono inoltre per gli effetti che hanno sulla dimensione delle popolazioni. Nel caso del mimetismo Mulleriano, quando due specie non commestibili convergono diventando co-mimi, andranno ad aumentare la dimensione della popolazione d'individui che hanno lo stesso tipo di colorazione aposematica. Ne consegue che le popolazioni di specie non commestibili che hanno dimensioni maggiori, sono più difese dagli attacchi dei predatori, rispetto a popolazioni di dimensioni inferiori. Viceversa, i mimi Batesiani sono maggiormente protetti se appartengono a popolazioni di piccole dimensioni, questo perché la protezione del modello verrebbe ridotta in grandi popolazioni, talmente tanto da ottenere l'effetto opposto di quello desiderato, cioè

rendere il predatore più disposto a rischiare di cibarsi di prede con quelle caratteristiche cromatiche (Pilecki and O'Donald, 1971) (Fig. 4).



Fig. 4 - differenze nelle dinamiche tra mimetismo Batesiano e Mulleriano

### 3. LO SPETTRO MIMETICO: DAL QUASI-BATESIANO AL SUPER-MULLERIANO, PASSANDO PER IL QUASI-MULLERIANO

I mimetismi Mulleriano e Batesiano sono considerati i componenti originari di uno spettro mimetico (Turner et al., 1984). A questi si sono aggiunte altre teorie che si basano su una probabile differenza di commestibilità tra modelli e mimi, e queste sono il mimetismo **quasi-Batesiano**, il **quasi-Mulleriano** e il **super-Mulleriano**, che diventano ulteriori membri dello spettro mimetico. Il mimetismo quasi-Batesiano apparentemente assomiglia al mimetismo Mulleriano (Speed, 1993), in quanto le prede sono tutte non commestibili e difese, ma tra i co-mimi esiste una differenza nel grado di tossicità. Le specie più tossiche vengono considerate modelli, mentre quelle meno tossiche, i mimi (Speed, 1993, 1999; Mallet, 1999); ne consegue che le specie meno tossiche riducono la protezione dei membri più difesi (Huheey, 1976, 1984; Owen and Owen, 1984; Speed, 1993; Speed et al., 2000), rallentando così il processo di apprendimento del predatore, rappresentando un costo per le specie considerate modello, e aumentando il parassitismo nei loro confronti. Le dinamiche del mimetismo quasi-Batesiano possono spiegare l'esistenza di mimi Mulleriani polimorfici in quanto "la selezione tende a diversificare, piuttosto che purificare" (Turner and Speed, 1996). Studi recenti (Balogh et al., 2008) suggeriscono che si possa parlare di "mimetismo quasi-Mulleriano" (Speed and Turner, 1999) quando un mimo indifeso, invece di danneggiare il modello, lo favorisce.

Il mimetismo super-Mulleriano invece, riguarda i casi in cui un mimo meno difeso porta maggiori benefici (è vantaggioso) al modello rispetto ad un altro mimo ugualmente difeso. È stato dimostrato infatti che il modello può beneficiare ancora di più nel caso in cui venga imitato da un mimo meno sgradevole, in confronto ad un mimo con lo stesso livello di non commestibilità (tossicità), perché la variazione delle difese delle prede migliora l'apprendimento del predatore.

Questo può far aumentare l'effetto del mimetismo super-Mulleriano per mimi sgradevoli, e del mimetismo quasi-Mulleriano per mimi commestibili.

#### **4. L'IMPORTANZA DELL'APPRENDIMENTO DEL PREDATORE E DELLA PRESENZA DI PREDE ALTERNATIVE**

Un ruolo centrale e fondamentale nelle dinamiche del mimetismo lo giocano i predatori. Infatti la psicologia dei predatori è la chiave per spiegare il perché le prede tossiche e inappetibili adottino come strategia antipredatoria un pattern di colori vistoso, piuttosto che una colorazione che li camuffi e li renda meno visibili. I predatori imparano in maniera molto più veloce ad evitare segnali cromatici che sono fortemente in contrasto con il background visivo.

Il tasso di apprendimento di un predatore può essere aumentato da una variazione delle difese nella comunità delle prede: l'elemento chiave di questo processo, formulato dalla teoria di Rescorla e Wagner, è l'influenza della sorpresa, l'animale cioè impara ad associare degli stimoli in relazione alla discrepanza tra cosa si aspetta che accada e ciò che accade realmente, e l'associazione avviene quando ciò che accade è inaspettato. Così se si applica questo concetto al mimetismo, il predatore impara ad evitare una preda aposematica formando un'associazione tra l'apparenza e la non commestibilità, e il tasso di costruzione dell'associazione è maggiore nel primo incontro con la preda, quando il fatto che questa risulti immangiabile è totalmente inaspettato. Negli incontri successivi il tasso di apprendimento diminuirà fino a stabilizzarsi al momento in cui l'acquisizione si è completata. In una relazione mimetica il predatore può incontrare diverse prede che variano nelle loro difese, e questo gli può provocare ulteriori grandi sorprese, e aumentare il tasso di apprendimento. Quindi la varietà nelle difese chimiche attuate dalle prede aumenta l'apprendimento dei predatori (Ruxton and Speed, 2005; Skelhorn and Rowe, 2005). Skelhorn e Rowe (2005), con i loro studi, usando come predatori polli domestici e come prede delle briciole colorate trattate con sostanze chimiche non commestibili, hanno dimostrato che la presenza in una popolazione di prede artificiali all'apparenza identiche ma con diverse difese chimiche, può portare ad un aumento del tasso di apprendimento del predatore, e questo può favorire lo sviluppo di relazioni super-Mulleriane. Nel 2007, Ihalainen et al. studiando le dinamiche mimetiche e le variazioni quantitative nella non commestibilità, scoprirono che prede con diversi livelli di tossicità non vi era un aumento della mortalità dovuta alla predazione rispetto a situazioni in cui tutte le prede hanno uno stesso livello di tossicità. Per confermare ciò, altri studi dovrebbero essere fatti ma la differenza nei gradi di non commestibilità resta il principale candidato nel favorire e aumentare l'apprendimento.

Inoltre nella capacità di evitare prede con livelli tossici tali da risultare letali,

gioca un ruolo fondamentale l'ereditabilità comportamentale, trasmessa dai genitori alla prole (Smith 1975, 1977). Negli altri casi l'apprendimento è autonomo, ed è stato riscontrato in molti taxa, sia tra gli invertebrati, come mantidi (Berenbaum and Miliczky, 1984; Bowdish and Bultman, 1993) e libellule (Baird, 1991; Kauppinen and Mappes, 2003), sia tra i vertebrati, come cinciarelle (Alatalo and Mappes, 1996), galline (Gittleman and Harvery, 1980), rospi (Brower et al., 1970), lucertole (Boyden, 1976), serpenti (Terrick et al., 1995) e pesci (Tulloroth, 1998).

Nella dieta dei predatori non rientrano solamente le prede aposematiche, i mimi infatti costituiscono una piccola percentuale delle prede catturate (Mallet, 1999); la restante è rappresentata da prede criptiche e completamente commestibili, definite prede alternative. È di fondamentale importanza considerare le prede alternative in quanto la loro presenza può avere conseguenze che alterano le dinamiche che si stabiliscono tra modello e mimi, sia nel mimetismo Mulleriano che Batesiano, ed effetti sulla relativa pressione esercitata dai predatori.

La disponibilità di prede alternative in genere aumenta la sopravvivenza dei mimi perché i predatori si nutrono maggiormente di prede criptiche piuttosto che aposematiche, tendendo quindi a lasciare mimi e modelli intoccati, anche se si tratta di mimi imperfetti. Però l'effetto delle prede alternative non è lo stesso nei due tipi di mimetismo.

Andando nello specifico, nel mimetismo Mulleriano, la disponibilità di prede alternative ha un effetto sul numero totale dei co-mimi predati, ma non sulla loro relativa mortalità (che rimane la stessa); questo indica che se cambiasse il tasso di mortalità, la selezione esercitata dal predatore rimarrebbe simile. Inoltre sono stati riscontrati alcuni vantaggi per i modelli Mulleriani in quanto è stato dimostrato che i predatori imparano ad evitare più facilmente i co-mimi quando le prede alternative sono abbondanti.

Da diversi studi (Holling, 1965; Getty, 1985; Nonacs, 1985; Hetz and Slobodchiikokk, 1988) è emerso che la disponibilità delle prede alternative è un fattore che riveste una maggiore importanza nel mimetismo Batesiano, in quanto va ad incidere sulla mortalità relativa dei mimi. Quando le prede alternative sono scarse, i mimi Batesiani sono pesantemente predati dai predatori, ma quando queste aumentano, la predazione diventa casuale, e i mimi Batesiani non hanno bisogno di un'accurata somiglianza ai loro modelli inappetibili. Normalmente un surplus di mimi Batesiani risulta dannoso per il modello, a meno che a quest'abbondanza ne corrisponda un'altra di prede alternative (Holling, 1965; Getty, 1985).

Esperimenti effettuati da Lindström et al. (2004), utilizzando come modello di predatori le cinciarelle *Parus major* (foto a destra), hanno dimostrato che fintanto che i predatori sono in grado di distinguere i



modelli dai mimi Batesiani, in scarsità di prede alternative, i mimi non ricavano alcun beneficio dalla relazione mimetica, in quanto predati a tassi maggiori rispetto alle prede criptiche. Da questo ne consegue che anche il mimetismo imperfetto diventa una strategia sconveniente quando mancano le prede alternative, e può essere selezionato negativamente dall'azione predatoria (Mappes and Alatalo, 1997; Caley and Schluter, 2003). Questo perché nel mimetismo imperfetto i mimi presentano gradi di non commestibilità diversi, alcune prede quindi non presentano livelli di tossicità tali da scoraggiare il predatore, soprattutto in condizioni di scarsità di altre prede.

Dal momento in cui invece le prede alternative diventano abbondanti, la pressione predatoria sui mimi imperfetti diminuisce, avvantaggiando così le relazioni mimetiche Batesiane, anche imperfette; quindi i mimi imperfetti trovano beneficio in una situazione di alta disponibilità di prede alternative (Edmunds, 2000; Johnstone, 2002). Prede alternative presenti in abbondanza hanno un impatto maggiore sul mimetismo imperfetto Batesiano (quasi-Batesiano) che sul Mulleriano, e ciò suggerisce che le dinamiche dei due sistemi sono differenti.

Mettendo a confronto i mimi e modelli Batesiani e Mulleriani, dagli esperimenti di Lindström et al. (2004) si è notato che i mimi sono mangiati entrambi con alta frequenza rispetto ai relativi modelli, e questo viene ricondotto al fatto che si tratta di mimi imperfetti, che non ottengono pienamente vantaggi dalla loro somiglianza ai modelli. Ciò potrebbe suggerire che i predatori possono selezionare negativamente i mimi imperfetti dalle popolazioni di prede. Nel caso del mimetismo Mulleriano, poiché la predazione si avvicina molto ad una predazione casuale, si può ipotizzare che mimi imperfetti non dovrebbero essere selezionati negativamente. Altri studi (Kokko et al., 2003) confermano il fatto che i mimi non devono essere per forza tossici tutti allo stesso modo per creare relazioni mutualistiche tra modelli e mimi (classico mimetismo Mulleriano) (Mallet, 1999), e che al contrario, i mimi non devono essere completamente commestibili per danneggiare il modello e produrre le dinamiche tipiche del mimetismo quasi-Batesiano (Speed 1993; Speed et al., 2000). Anche mimi completamente difesi possono mostrare un mimetismo quasi-Batesiano, se la mancanza di cibo, quindi di prede alternative, diventa una minaccia per la fitness dei predatori più seria rispetto alla tossicità delle prede.

Il mimetismo quasi-Batesiano si stabilisce con maggior probabilità se i predatori sopportano la tossicità delle prede abbastanza bene ma sono limitati dal consumo di cibo (bassa densità delle prede). Aumenta la probabilità che si instauri un mimetismo quasi-Batesiano se i predatori beneficiano nel tasso di cattura di prede criptiche. Prede alternative possono convertire una relazione mutualistica come la Mulleriana in una parassitaria quasi-Batesiana, in relazione al comportamento del predatore (Kokko et al., 2003). Si è in precedenza detto che la disponibilità di prede alternative è più importante nel mimetismo Batesiano, ma può diventare

cruciale anche nel mimetismo Mulleriano, se opera il quasi-Batesiano; le prede alternative sembrano influire sull'apprendimento del predatore quando è presente una preda aposematica (Lindström et al., 2001).

Le prede alternative possono agire in diversi modi: per esempio se la loro densità è comparabile con quella delle prede aposematiche, può essere che i segnali del modello non siano appresi dal predatore a meno che il predatore abbia avuto sufficienti esperienze negative con le prede aposematiche. Se avviene ciò, mimi leggermente difesi (imperfetti) possono aiutare il predatore affinché arrivi alla soglia di dove inizia l'apprendimento, creando una relazione mutualistica tra mimo e modello. Se invece la densità delle prede alternative è bassa, l'apprendimento avviene senza il mimo, e il mimo non ottiene benefici. Il Mulleriano sarà vantaggioso nel caso in cui i predatori hanno problemi a trovare prede alternative. Mentre se le prede alternative sono abbondanti, le differenze di commestibilità possono aumentare tra modello e mimi senza causare un grave costo per mimi e i modelli.

## 5. ANELLI MIMETICI

Gli anelli mimetici sono relazioni Mulleriane tra due o più specie. Sono chiamati “anelli” in quanto ogni specie appartenente a queste relazioni influenza le altre, e viene a sua volta influenzata da queste. Questi tipi di relazioni sono comuni tra i bombi e le farfalle, tra queste in particolar modo le farfalle appartenenti al genere *Heliconius* (Fig. 5).



**Fig. 5** – Esempio di anello mimetico. Le popolazioni di *Heliconius melpomene* e *H. erato* che vivono nel bacino superiore del fiume Huallaga (Perù) hanno una colorazione differente rispetto a quelle del bacino inferiore. Quest'ultime costituiscono un anello mimetico di specie inappetibili, che include altre quattro specie di *Heliconius* e altri tre generi di farfalle (colonna centrale).

In una stessa regione possono essere presenti molti anelli mimetici, ciascuno dei quali è costituito non solo da mimi Mulleriani ma anche da mimi Batesiani e quasi-Batesiani (Futuyma, 2008). Per un mimo Batesiano commestibile

risulta vantaggioso entrare a far parte di un anello mimetico, andando ad assomigliare ai co-mimi Mulleriani non commestibili. Di fondamentale importanza si è rivelato il fatto che mimi Batesiani possono influenzare fino al punto di potenziare le relazioni del mimetismo Mulleriano; di conseguenza il mimetismo Batesiano può incoraggiare la formazione degli anelli mimetici. Studi svolti da Franks e Noble nel 2003, grazie a tre esperimenti diversi, hanno dimostrato che:

1. mimi Batesiani che entrano in un anello mimetico, si avvicinano al modello senza badare a quanto differenti siano i relativi fenotipi iniziali nonostante la capacità del predatore di generalizzare il segnale. Ciò dimostra che vi è una maggiore pressione selettiva che spinge le specie commestibili ad assomigliare ai modelli rispetto a quella del modello a divergere.

2. il mimetismo Mulleriano affinché si formi un anello mimetico, si basa su un'iniziale somiglianza tra le specie coinvolte e questa potrebbe essere dovuta a diverse cause come la selezione sessuale, la deriva genetica, similitudini filogenetiche, ecc.

3. il mimetismo Batesiano può essere una delle forze che guidano i mimi Mulleriani a convergere insieme, malgrado una mancanza iniziale di somiglianza. I mimi Batesiani possono favorire le relazioni Mulleriane e influenzare l'evoluzione degli anelli mimetici. Se i mimi Batesiani guidano specie difese verso il mimetismo Mulleriano, ci si dovrebbe aspettare la formazione di grandi anelli mimetici con un numero grande e proporzionale di parassiti Batesiani, piuttosto che piccoli anelli.

La domanda che i due scienziati si sono posti riguarda il perché i co-mimi Mulleriani di una stessa regione geografica, appartenenti allo stesso ecosistema, non convergono in un grande anello mimetico, guadagnando una massima protezione, invece di formare numerosi e diversi anelli mimetici. Tutti i mimi potrebbero trarne vantaggio, e nel caso in cui i mimi Mulleriani non convergono in un grande anello mimetico, la presenza di mimi Batesiani dovrebbe comunque spingere loro a farlo.

Gli studi di Franks e Noble (2002) dimostrano che in natura grandi anelli mimetici non sono previsti, in quanto è raro che una mutazione si estenda su tutti i mimi, e quindi sia quindi in grado di colmare il gap fenotipico. I fenotipi degli anelli sono sufficientemente diversi così che il predatore non può sbagliarsi e confondersi tra i vari membri di anelli mimetici. I singoli anelli una volta formati, mantengono la loro identità, nonostante perturbazioni o azione della deriva genetica (Turner, 1977; Sheppard et al., 1985).

In accordo con la seconda ipotesi, è stato dimostrato che la presenza di mimi Batesiani può selezionare positivamente dei mutanti che possiedono la colorazione di quell'anello e aumentare la probabilità che evolvano un'iniziale somiglianza a specie non commestibili. La pressione Batesiana sugli anelli

mimetici ha il potenziale di spingere un anello nel range di un altro anello aiutando a colmare una grande differenza fenotipica tra i due; quindi aumentano la possibilità che due anelli mimetici convergano uno dentro l'altro.

Vi è però una soglia oltre la quale un aumento di specie appetibili non riduce il numero degli anelli mimetici, cioè non ne promuove più la convergenza. Quando gli anelli mimetici hanno abbastanza membri, possono tollerare la presenza di un mimo Batesiano, però questa situazione può in realtà persistere fin tanto che altri mimi Batesiani non invadano l'anello, in un numero sufficiente da destabilizzarlo.

I mimi Batesiani all'interno di una stessa popolazione, talvolta presentano un polimorfismo nel quale ciascuna forma è simile a un diverso modello non appetibile. Al contrario invece, i mimi Mulleriani non presentano quasi mai polimorfismo in una stessa popolazione. Alcune specie presentano varianti geografiche caratterizzate da differenti colorazioni aposematiche e che partecipano ad anelli mimetici differenti (Futuyma, 2008).

## **6. CONCLUSIONI**

Il mimetismo Mulleriano e quello Batesiano, pur basandosi su strategie allo stesso tempo simili (assunzione di colorazioni aposematiche) e diverse (uno si basa su una "cooperazione" e l'altro su un inganno) hanno lo stesso scopo, che è quello di consentire la sopravvivenza delle specie che adottano tali sistemi. È proprio la sopravvivenza il fine principale da inseguire per poter garantire la continuazione della specie. Ed è così che dietro ad una colorazione bella e variopinta, c'è molto di più, e cioè il risultato della selezione naturale che consente di affrontare l'eterna lotta preda-predatore. Inoltre queste due strategie non sono isolate, ma si vanno ad intrecciare, stabilendo equilibri tanto importanti quanto delicati, facili da distruggere.

## 7. LETTERATURA CITATA

- Alatalo R.V., Mappes J., 1996. Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382, 708–709.
- Baird J.M., 1991. Behavioral ecology of foraging in *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *J. Insect Behav.*, 10, 655–678.
- Balogh A.C.V., Gamberale-Stille G., Leimar O., 2008. Learning and the mimicry spectrum: from quasi-Bates to super-Müller. *Anim. Behav.*, 76, 1591–1599.
- Bates H.W., 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley (Lepidoptera: Heliconidae). *Trans. Linn. Soc. Lond.* 23, 495–556.
- Berenbaum M.R., Miliczky E., 1984. Mantids and milkweed bugs: efficacy of aposematic coloration against invertebrate predators. *Am. Midl. Nat.*, 1, 64–68.
- Bowdish T., Bultman T.L., 1993. Visual cues used by mantids in learning aversion to aposematically colored prey. *Am. Midl. Nat.*, 129, 215–222.
- Boyden T.C., 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, 30, 73–81.
- Brower L.P., Pough F.H., Meck H.R., 1970. Theoretical investigations of automimicry, Single trial learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 66, 1059–1066.
- Brower L.P., Brower J.V.Z., 1972 Parallelism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry. In: *Ecological essays in honour of G. Evelyn Hutchinson*, vol. 44 (ed. E.A. Deevey), pp. 59–67. Transactions of the Connecticut Academy of Science.
- Caley M.J., Schluter D., 2003. Predators favour mimicry in a tropical reef fish. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 270, 667–672.
- Edmunds M., 2000. Why are there good and poor mimics? *Biol. J. Linn. Soc.* 70, 459–466.
- Fisher R.A., 1930. *Genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Franks D.W., Noble J., 2002. The Origins of Mimicry Rings. *Artificial Life VIII*, Standish, Abbass, Bedau (eds), MIT Press, pp 186-191.
- Franks D.W., Noble J., 2003. Batesian mimics influence mimicry ring evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271, 191–196.
- Futuyma D.J., 2008. *L'evoluzione*. Zanichelli Editore, 511-535.
- Getty T., 1985. Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model-mimic complexes. *Am. Nat.*, 125, 239–256.
- Gittleman J.L., Harvery P.H., 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286, 149–150.
- Hetz M., Slobodchikoff C.N., 1988. Predation pressure on an imperfect Batesian

- mimicry complex in the presence of alternative prey. *Oecologia* 76, 570–573.
- Holling C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 45, 3–60.
- Huheey J.E., 1976. Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian–Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. *Evolution*, 30, 86–93.
- Huheey J.E., 1984. Warning coloration and mimicry. In: *Chemical Ecology of Insects* (eds Bell, W.J., Carde, R.T.). Chapman & Hall Ltd, London, pp. 257–297.
- Ihalainen E., Lindström L., Mappes J., 2007. Investigating Müllerian mimicry: predator learning and variation in prey defences. *J. Evol. Biol.*, 20, 780–791.
- Johnstone R.A., 2002. The evolution of inaccurate mimics. *Nature*. 418, 524–526.
- Joron M., Mallet J., 1998. Diversity in mimicry: Paradox or paradigm? *Trends Ecol. Evol.* 13:461–466.
- Kauppinen J., Mappes J., 2003. Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Anim. Behav.*, 66, 505–511.
- Kokko H., Mappes J., Lindström L., 2003. Alternative prey can change model-mimic dynamics between parasitism and mutualism. *Ecol. Lett.* 6, 1068–1076.
- Lea R.G., Turner J.R.G., 1972. Experiments on mimicry II: The effect of a Batesian mimic on its model. *Behaviour* 38, 131–151.
- Lindström L., Alatalo R.V., Lyytinen A., Mappes J. 2001. Strong antiapostatic selection against novel rare aposematic prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 98, 9181–9184.
- Lindström L., Alatalo R.V., Lyytinen A., Mappes J., 2004. The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Müllerian mimics. *Evolution*, 58, 1294–1302.
- Lindström L., Lyytinen A., Mappes J., Ojala K., 2006. Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry. *Anim. Behav.*, 72, 323–333.
- Mallet J., 1999. Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. *Evol. Ecol.*, 13, 777–806.
- Mallet J., Joron M., 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry. Polymorphism, shifting balance, and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30, 201–233.
- Mappes J., Alatalo R. V., 1997. Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution* 51, 2048–2051.

- Matthews E.G., 1977. Signal-based frequency-dependent defense strategies and the evolution of mimicry. *Am. Nat.* 111, 213–222.
- Nonacs P., 1985. Foraging in a dynamic mimicry complex. *Am. Nat.* 126, 165–180.
- Nur U., 1970. Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry. *Am. Nat.* 104, 477–486.
- Owen R.E., Owen A.R.G., 1984. Mathematical paradigms for mimicry: recurrent sampling. *J. Theor. Biol.*, 109, 217–247.
- Pilecki C., O'Donald P., 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. *Evolution*, 55, 365-370.
- Ruxton G.D., Speed M.P., 2005. A taste for mimicry. *Nature*, 433, 205-207.
- Sheppard P.M., Turner J.R.G., Brown K.S., Benson W.W., Singer M.C., 1985. Genetics and the evolution of Mullerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 308, 433–607.
- Skelhorn J., Rowe C., 2005. Tasting the difference: do multiple chemicals interact in Müllerian mimicry? *Proc. R. Soc. Lond. B*, 272, 339-345.
- Smith S.M., 1975. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187, 759–760.
- Smith S.M., 1977. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265, 535–536.
- Speed M.P., 1993. Mullerian mimicry and the psychology of predation. *Anim. Behav.*, 45, 571-580.
- Speed M.P., 1999. Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evol. Ecol.* 13, 755–776.
- Speed M.P., Alderson N.J., Hardman C., Ruxton G.D. 2000. Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267, 725–731.
- Speed M.P., Turner J.R.G., 1999. Learning and memory in mimicry: II. Do we understand the mimicry spectrum? *Biol. J. Linnean Soc.*, 67, 281-312.
- Symula R., Schulte R., Summers K., 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 2415–2421.
- Terrick T.D., Mumme R.L., Burghardt G.D., 1995. Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.*, 49, 857–866.
- Tullroth A., 1998. Evolution of warning coloration in the nudibranch *Polycera quadrilineata*. PhD Thesis, University of Göteborg, Göteborg.
- Turner J.R.G., 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evol. Biol.* 10, 163–206.
- Turner J.R.G., 1984. Mimicry: the palatability spectrum and its consequences. In:

The Biology of Butterflies (Ed. R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery), pp. 141-161. New York: Academic Press.

Turner J.R.G., 1987. The evolutionary dynamics of Batesian and Müllerian mimicry: similarities and differences. *Ecol. Entomol.* 12, 81–95.

Turner J.R.G., Speed M., 1996. Learning and memory in mimicry. I. Simulations of laboratory experiments. *Proc. R. Soc. Lond. B* 351, 1157–1170.

### **Siti web consultati**

- <http://advocacy.britannica.com/blog/advocacy/2008/10/2008-%E2%80%93-the-year-of-the-frog/>
- <http://www.naturfoto-cz.de/>
- <http://www.grotonarthropods.org/hymenoptera-bees.php>
- <http://www.corzonneveld.nl/selected/turkey08/Eml/Chrysotoxum%20intermedium%2044%20med.jpg>
- <http://home.cogeco.ca/~lunker/mimicry.htm>
- [http://it.wikipedia.org/wiki/File:Monarch\\_Butterfly\\_17-03-2006\\_6-44-40\\_p.m..JPG](http://it.wikipedia.org/wiki/File:Monarch_Butterfly_17-03-2006_6-44-40_p.m..JPG)