

Il mistero irrisolto dei sosia imperfetti

Una vaga somiglianza con animali pericolosi può bastare per salvare la vita a una preda e gli studi cognitivi potrebbero aiutarci a capire finalmente perché

LARS CHITTKA E DANIEL OSORIO

LMIMETISMO – il fenomeno per cui alcuni organismi tendono ad assomigliare ad altri, spesso per dare un avvertimento ai predatori o per ingannarli – fornisce esempi di evoluzione adattativa così impressionanti, che dovrebbero indurre anche lo scettico più irriducibile a credere nei principi dell'evoluzione. Bruchi assolutamente innocui prendono l'aspetto di serpenti velenosi, mentre la cosiddetta rana pescatrice (in realtà un pesce) offre un'esca che assomiglia a un pesciolino. In molti altri casi, tuttavia, la somiglianza tra il mimo e il suo modello è sorprendentemente vaga. Questo mimetismo imperfetto rende perplessi i biologi evuzionisti, dato che ci si aspetterebbe che la selezione naturale fosse in grado di fare un lavoro migliore. Prendiamo i sirfidi: le loro strisce gialle e nere possono ricordare quelle di una vespa a un osservatore inesperto, ma la forma del corpo, il modo di volare e la disposizione dei colori permettono di riconoscerli facilmente come insetti del tutto innocui (fig. 1). E tuttavia, la loro strategia funziona. I colori di questi ditteri forniscono una protezione che non avrebbero se fossero, per esempio, di un marrone uniforme. Il sospetto che questi mimi imperfetti non fossero affatto dei mimi era stato confutato già nel 1935, quando Gerhard Mostler mostrò che uccelli di varie specie, allevati in laboratorio e privi di esperienza, attaccavano con entusiasmo bombi, api, vespe e i loro mimi, ma imparavano a ritrarsene e ad evitare anche mimi relativamente rozzi dopo un incontro poco felice con una vespa. I sirfidi quindi praticano effettivamente il cosiddetto mimetismo batesiano, in cui un animale commestibile mima l'aspetto di un modello nocivo. Mimi imperfetti si trovano anche fra i vertebrati, come per esempio alcuni serpenti dell'America del Nord.

Sono stati proposti molti scenari evolutivi per spiegare il fenomeno. Un'ipotesi, abbastanza difficile da verificare, suggerisce che i mimi non abbiano avuto

ancora il tempo sufficiente per convergere in pieno col modello. Un'altra possibilità è che modelli e mimi siano impegnati in una «corsa agli armamenti» evolutiva, in cui il modello subisce una pressione a differenziarsi dal mimo. Questo accade quando i predatori diventano più inclini ad attaccare una preda nociva dopo aver assaggiato individui di specie somiglianti ma commestibili. Alcuni ricercatori hanno messo in relazione il grado di somiglianza con le frequenze relative di mimi e modelli, mentre altri hanno invocato le esigenze diverse a cui deve rispondere la disposizione dei colori degli animali, che portano a compromessi fra le strategie di avvertimento e, per esempio, i vincoli della termoregolazione. Il numero di opinioni contrastanti espresse in riviste di alto profilo indica chiaramente che i biologi sono affascinati dal problema, ma anche che devono ancora essere raccolte buone prove sperimentali a sostegno di molti di questi modelli. La nostra opinione è che non possiamo quantificare le pressioni evolutive sulla disposizione dei colori degli animali, senza considerare ciò che sappiamo delle capacità cognitive dei predatori. In alcuni casi, a nostro parere, le particolarità della psicologia dei predatori possono dare come risultato l'immunità completa dei mimi, anche se questi assomigliano solo parzialmente ai propri modelli e i predatori sono in grado di distinguerli; l'effetto finale è l'assenza di una pressione selettiva che possa incrementare la somiglianza tra un mimo e il suo modello.

Una semplice spiegazione psicologica della risposta dei predatori al mimetismo parziale potrebbe essere che i predatori evitino istintivamente ogni disegno a strisce. Queste predisposizioni innate esistono effettivamente, ma in genere sono deboli, e possono essere sovrascritte dall'apprendimento. Per questo motivo, le spiegazioni correnti del mimetismo imperfetto chiedono invece in causa le esperienze individuali dei predatori con modelli sgradevoli, e le loro reazioni ai



CORTESIA LIN EVANS

Il falco «codarossa» (*Buteo jamaicensis*) è un predatore di media grandezza che si ciba indifferentemente di piccoli mammiferi, uccelli, rettili, e vari tipi di insetti, oltre a piccoli crostacei. Uno spiacevole incontro con un vespa tende a generare riflessi condizionati per cui lo porta ad evitare insetti con strisce colorate (mimetismo parziale)

mimi determinate da queste esperienze. Ricordiamo tre fra le precedenti spiegazioni psicologiche del mimetismo imperfetto: 1) differenze nel sistema visivo tra umani e insettivori (in genere uccelli predatori) implicherebbero che ciò che per un osservatore umano costituisce una somiglianza insufficiente possa in realtà apparire come un mimetismo perfetto ad alcuni predatori; 2) in presenza di numerosi modelli aposematici (i cui colori cioè indicano che sono in grado di difendersi), i mimi cercherebbero di trovare un compromesso assumendo un aspetto intermedio fra tutti questi; 3) la generalizzazione compiuta dai predatori a partire da prede distinguibili ma simili potrebbe fornire protezione sufficiente anche ai mimi imperfetti. Queste spiegazioni non si escludono fra di loro, e le prove empiriche sono scarse. Tuttavia, i processi di apprendimento dei predatori che sono stati proposti nel contesto del mimetismo sono essenzialmente pavloviani, dato che invocano solo semplici processi di memorizzazione delle informazioni, di generalizzazione e di oblio, e così non riescono a catturare in pieno la gamma di abilità cognitive a cui i predatori possono fare ricorso. La cognizione può essere definita come l'abilità di usare

rappresentazioni interne di informazioni acquisite in occasioni distinte, e di combinarle per generare nuova informazione e applicarla per aumentare l'adattamento. Un esempio classico è la mappa cognitiva, in cui i soggetti integrano informazioni provenienti da cammini già percorsi per calcolare nuove rotte. Esiste oggi nello studio del comportamento animale un'inclinazione diffusa a indagare i livelli di complessità cognitiva che gli animali possono raggiungere. Non applicare i frutti di queste ricerche al complesso degli studi naturalistici costituirebbe un grosso errore: non possiamo continuare a considerare gli animali come semplici «macchine a riflessi condizionati» se vogliamo capire la complessità delle interazioni fra segnalatori e riceventi, specialmente quelle in cui i riceventi possono combinare assieme esperienze con più di un segnalatore in modo da formarsi regole per il comportamento adattativo. Discuteremo qui due abilità cognitive che consentono ai predatori di prendere decisioni efficaci sull'opportunità di attaccare, mantenendo allo stesso tempo basso il rischio di confondere un mimo appetitoso con il suo modello nocivo. Questi processi possono essere sfruttati da mimi imperfetti.



Alcuni bruchi per difendersi dai predatori assumono una colorazione assai simile a quella delle vespe. Il fenomeno è conosciuto anche sotto il nome di mimetismo imperfetto.

L'esperienza quotidiana mostra che i compiti percettivi difficili richiedono più tempo di quelli semplici. Se il tempo a disposizione per i giudizi più complessi è limitato, è più facile commettere errori. Consideriamo un'ipotetica gara di calcio in cui una squadra indossa una maglia verde, e l'altra una maglia turchese. I due colori si distinguono facilmente, ma se i giocatori si spostano continuamente e si mescolano fra di loro, il tempo per classificarli come membri dell'una o dell'altra squadra sarà scarso. Il risultato sarà la confusione fra verde e turchese, che renderà la gara molto meno godibile. Viceversa, quando evitare errori è essenziale, si ha bisogno di più tempo. Un raccoglitore di funghi dev'essere doppiamente sicuro di non aver confuso la mortale *Amanita phalloides* con la somigliante ma commestibile *Amanita citrina*. Se dopo un esame accurato c'è ancora qualche dubbio, un falso allarme è ovviamente preferibile a un errore fatale. Comprendere questi compromessi tra velocità e accuratezza è parte essenziale della moderna teoria delle decisioni.

Nelle api e nei topi, proprio come negli esseri umani, la capacità di discriminazione sensoriale migliora tipicamente con l'aumentare del tempo disponibile per la decisione, e compiti difficili di distinzione fra oggetti richiedono più tempo per essere risolti con efficacia elevata. I compromessi tra velocità e accuratezza hanno origine dal bisogno di campionare l'informazione nel tempo in presenza di rumore di fondo, in modo che gli elementi a favore di opzioni opposte si accumulino fino a raggiungere la soglia in cui una decisione diventa possibile. Così, benché le cause fisiche dei compromessi tra velocità e accuratezza possano talvolta consistere in processi sensoriali di basso livello, elaborare strategie che tengano conto di questi limiti fisici richiede con-

sapevolezza degli errori e attenzione, che sono invece processi cognitivi. Nell'economia complessiva della natura, questi compromessi rivestono probabilmente un'importanza fondamentale per i processi decisionali animali, ma la loro rilevanza nella vita animale è diventata solo di recente oggetto di considerazione. Ci sono implicazioni ovvie per i predatori, quando bisogna distinguere i mimi dai modelli nocivi a cui somigliano, specialmente in situazioni in cui il tempo a disposizione è limitato, come quella in cui la preda può fuggire o si compete con altri per appropriarsene. I dati sul compromesso tra velocità e accuratezza negli uccelli predatori sono ancora insufficienti, ma qui di seguito suggeriremo alcuni possibili percorsi futuri di ricerca.

Un test adeguato dell'interazione fra tempo a disposizione e precisione della scelta deve impiegare prede che appaiono solo brevemente, o che si muovono invece di stare ferme, e senza limiti di tempo. Poiché esistono problemi etici con gli esperimenti in cui gli uccelli possono essere punti da insetti, non è possibile usare prede vive; le ricompense negative dovranno dunque consistere di cibo reso sgradevole con una soluzione amara di chinina. Sarà essenziale variare il tempo di esposizione della preda o la sua velocità di movimento, come pure il numero (e forse la direzione del movimento) delle prede commestibili e non commestibili, per emulare le condizioni movimentate che i predatori devono affrontare in natura. Dovrebbero essere esaminate sia scelte successive che simultanee.

Sarà per prima cosa necessario quantificare il compromesso tra velocità e accuratezza in base alla somiglianza fra modelli non commestibili e mimi commestibili. Si può dare rilievo all'accuratezza (variando la severità della punizione per gli errori) oppure alla velo-

A



B



C



D



E



F



CORTESIA AUTORE

In A e B due tipi di vespa comune (rispettivamente *Dolichovespula media* e *Polistes spec.*). Nelle foto da C a F un classico esempio di insetti che ricorrono a mimetismo imperfetto (in sequenza *Eupeodes spec.*, *Syrphus spec.*, *Helophilus pendulus*, e *Clytus arietis*)

cità (limitando il tempo a disposizione per un attacco). Una volta che questi dati di base siano stati ottenuti, due predizioni saranno particolarmente degne di essere messe alla prova. La prima è che se la discriminazione fra un modello e un mimo costa un tempo sensibilmente maggiore, anche mimi relativamente poco accurati potranno avere il tempo di fuggire. Consideriamo la nostra risposta a un sirfide giallo e nero che ci si avvicina in un giorno d'estate: la nostra prima reazione sarà probabilmente di temporaneo allarme, anche se un esame

ravvicinato (ma che richiede tempo) può stabilire che l'insetto è innocuo. La seconda previsione è che un predatore, sottoposto a limiti di tempo, eviterà distinzioni troppo prolungate tra modelli dotati di difese e mimi parziali commestibili, e adotterà invece una politica *safety first* evitando tutti gli insetti con aspetto simile. Questa predizione potrebbe essere messa alla prova offrendo tre tipi di prede che varino per colorazione e per sapore. Per esempio la preda A rossa e non commestibile (il modello aposematico); la preda B arancione (il

A



B



In A, B e C, tre tipi di bombi (rispettivamente *Bombus lapidarius*, *B. terrestris* e *B. pratorum*), imenotteri alati dal corpo tozzo e lunghi da 24 a 30mm. Sono facilmente riconoscibili per il corpo peloso e l'addome sferico.

In D una mosca (*Volucella bombylans*) che pratica mimetismo imperfetto. Se un predatore dovesse valutare solo la dimensione della mosca la potrebbe considerare come appartenente alle prime tre specie.

C



D



CORTESIA AUTORE

mimo simile ad A ma commestibile); la preda F blu e commestibile, ma distinta da A. Un predatore ottimale dovrebbe scegliere B e F, ma c'è naturalmente il rischio di commettere errori «confondendo» A con B. Così, in una situazione in cui il tempo è limitato, i predatori dovrebbero scegliere sempre l'opzione sicura F. Tuttavia, questo comporterebbe sistematicamente falsi allarmi, in cui la vantaggiosa scelta B viene evitata, dimezzando il tasso di cattura. Gli esperimenti dovrebbero identificare la gamma di somiglianza all'interno della quale i compromessi tra velocità e accuratezza comportano non solo che i mimi parziali godano di una protezione dai predatori maggiore di quella degli insetti commestibili privi di colorazione aposematica, ma anche – ed è il punto fondamentale – che ogni ulteriore incremento nella somiglianza al modello non conferisca benefici maggiori in termini di *fitness*.

L'altro processo cognitivo di cui tenere conto è la categorizzazione dei tipi di cibo da parte degli animali. La categorizzazione ci permette di classificare gli stimoli, attribuendo loro un significato (per esempio in quanto cani, gatti, sedie, tavoli, etc.) indipendentemente dalla loro forma e dal loro colore individuali. Va notato che la categorizzazione è diversa dalla generalizzazione. La generalizzazione consente agli animali di attribuire

proprietà comuni a oggetti che vengono percepiti come distinti; tuttavia, il grado di somiglianza può variare senza soluzione di continuità, come quando uno percepisce una maggiore somiglianza del giallo con l'arancione piuttosto che con il rosso, e allo stesso modo del giallo con il *lime* piuttosto che con il verde. Su un asse sensoriale continuo, come lo spettro visibile, l'ampiezza della generalizzazione a partire da uno stimolo di un dato valore (come la lunghezza d'onda della luce), corrisponde tipicamente a una funzione gaussiana centrata su quel valore. Ci si aspetta che l'ampiezza della generalizzazione sia correlata a soglie di discriminazione sensoriale, e quindi al compromesso tra velocità e accuratezza. In confronto, le categorie hanno confini netti – un oggetto appartiene a una categoria oppure no – e possono includere membri di vario tipo o anche completamente diversi fra di loro, come cani e frutti. Tuttavia, una categoria possiede qualche caratteristica fondamentale che è comune a tutti i suoi membri. La categorizzazione può anche essere interpretata come una strategia per economizzare la memoria: estraendo gli indizi che definiscono una classe di oggetti, invece che un oggetto singolo, un animale può fare a meno di memorizzare l'aspetto di dozzine di oggetti rilevanti.

Un predatore privo della capacità di categorizzare ef-

fettuerebbe giudizi quasi totalmente sballati: proviamo a pensare a un animale che dopo essere stato punto sulla lingua da un bombo nero e rosso, tratti i bombi a strisce nere/gialle/bianche come potenzialmente commestibili. La categorizzazione ha dunque un valore adattativo, ma comporta il rischio di errori da «falsi allarmi», come nel caso in cui mimi commestibili cadano in una categoria evitata (anche se non direttamente somiglianti a una preda aposematica). È stato dimostrato che piccioni e polli sono in grado di formarsi categorie; per esempio, J. Cerella ha presentato prove convincenti che i piccioni riconoscono le foglie di quercia come una categoria naturale. In particolare, dopo aver appreso la forma di una singola foglia, non operano distinzioni all'interno di una vasta gamma di foglie di quercia, ma distinguono con sicurezza le quercie da altre specie di alberi. Allo stesso modo delle foglie, insetti aposematici come vespe, bombi e pentatomidi hanno forme caratteristiche che gli uccelli possono riconoscere come generi naturali; in alternativa, gli uccelli possono classificare le livree delle prede a seconda che contengano o meno più di un colore (indipendentemente dalle particolari combinazioni).

Ci dobbiamo chiedere se, invece di limitarsi ad associare una data disposizione di colori con un'esperienza spiacevole, i predatori apprendano le regole per classificare colorazioni analoghe, come quelle esibite da insetti tossici, in modo da predire se una specie non familiare di insetti risulterà commestibile o meno. Nell'educazione degli esseri umani, una strategia di successo consiste nell'apprendere prima le regole e poi le eccezioni. Se gli uccelli imparano prima i principi di base della colorazione di ammonimento, allora anche mimi imperfetti potrebbero godere di protezione, specialmente quando i predatori si trovino a dover effettuare giudizi rapidi. Per esempio, dopo che un predatore ha avuto incontri spiacevoli con due specie distinte di bombo, potrebbe formarsi delle categorie in base alla forma della preda e non al suo colore, ed evitare in seguito tutti i bombi a prescindere dallo schema di colorazione delle loro strisce.

Una questione particolarmente interessante riguarda il modo in cui gli animali stabiliscono categorie dopo aver ricevuto un numero di stimoli distinti ma con proprietà comuni. Si ritiene generalmente che gruppi di specie predate simili ma distinguibili formino i cosiddetti «anelli mimetici» (fig. 2): le specie partecipanti praticano spesso il mimetismo mülleriano («onesto»), in cui diverse specie dotate di difese convergono verso un aspetto comune, in modo che individui di una specie possano approfittare dell'esperienza di un predatore nell'incontro con un membro di una specie differente. Esistono prove sperimentali del fatto che gli uccelli sono capaci di stabilire categorie di colori ben definite a partire da esempi

differenti. In natura, dopo essere stati esposti a due o più specie diverse di prede (ad esempio vespe) che differiscono per forma e colore ma hanno in comune uno schema di strisce ad elevato contrasto, gli uccelli possono formarsi categorie in base alla disposizione dei colori e senza tenere conto della forma, includendovi perciò anche alcuni mimi imperfetti (come i sirfidi), nonostante la forma differente dei loro corpi. Tali questioni possono essere affrontate sperimentalmente in maniera diretta, ricorrendo all'esposizione a successive prede diverse. Capire come gli uccelli predatori classifichino la gamma di schemi di colori esibiti dagli imenotteri e dai loro mimi, a seconda dell'esperienza individuale, e quali indizi estraggano per formarsi categorie, permetterà di comprendere meglio l'evoluzione del mimetismo, e fornirà inoltre un contesto naturalistico all'interno del quale si potranno porre domande più generali sui processi cognitivi che sono alla base del riconoscimento di oggetti nelle specie non umane. Le differenze fra le risposte successive all'addestramento con esempi singoli e multipli daranno importanti informazioni sulla storia naturale degli anelli mimetici e sui processi cognitivi che ne stanno alla base. Una predizione importante (e non ancora sottoposta ad esperimento) è che se i predatori usano l'esperienza con tipi diversi di prede per apprendere delle regole, invece di limitarsi a memorizzare l'aspetto di prede singole, allora differenti individui predatori dovrebbero formarsi differenti categorie, ciascuna comprendente tipi diversi di prede, a seconda dell'esperienza individuale.

In conclusione, lo studio del mimetismo è uno dei campi più venerabili e allo stesso tempo più dinamici della biologia organica. Gli sviluppi recenti nella ricerca sulla cognizione animale rendono oggi possibile comprendere non solo come gli animali percepiscono i sistemi di mimetismo, ma anche in che modo immagazzinano le informazioni su tali sistemi, in che modo queste si consolidano o cambiano con l'esperienza e col tempo, e in che modo gli animali possono dedurre le regole generali che legano la colorazione e la commestibilità delle loro prede. Incorporare limiti realistici di tempo e la velocità dell'elaborazione dell'informazione visiva dei predatori nel progetto dei futuri esperimenti, dovrebbe aiutarci a capire sotto quali condizioni i processi cognitivi dei predatori possono talvolta permettere la sopravvivenza dei mimi imperfetti.

Lars Chittka, School of Biological and Chemical Sciences, University of London

Daniel Osorio, School of Life Sciences, University of Sussex, Brighton

©Chittka e Osorio. *PLoS Biol.* 2007 December; 5(12):e339