

CESARE F. SACCHI
Dipartimento di Genetica e Micr., sez. di Ecologia.
Piazza Botta, 10 - 27100 Pavia

RICERCHE SULLA STRUTTURA DEGLI ECOSISTEMI: INVITO AL "CENONE"

- 1) *L'aperitivo: introduzione al problema.*
- 2) *Il piatto forte: mimetismo.*
- 3) *I contorni: mutualismi.*
La simbiosi madreporica
Mirmecofilia
Mutualismi indiretti.
- 4) *Dolce e frutta: zoogamia e zoocoria.*
Impollinazione
Disseminazione
Coevoluzione fra piante ed animali.
- 5) *Il caffè ed il conto: obiezioni e prospettive.*

Ringraziamento
Bibliografia

*I like, my dear Lord, the road
you are travelling, but I don't
like the pace you are driving...*
SYDNEY SMITH,
Letter to Lord John Russell

RIASSUNTO

Significato teorico e prospettive pratiche della nuova categoria riduzionistica proposta da LAMOTTE et BLANDIN (1985), il "cenone", destinato ad identificare ed analizzare "nuclei duri" nella struttura degli ecosistemi, son brevemente trattati in questo saggio. Il "cenone" è, ovviamente, discusso in paragrafi con titoli gastronomici. Nell'*Aperitivo* (Introduzione) vengono presentati alcuni aspetti dell'eterna polemica fra riduzionismo ed olismo nella ricerca ecologica attuale. Il *Piatto Forte* (Mimetismo); i *Contorni* (Mutualismi); *Frutta e Dolce* (Zoogamia e zoocoria) introducono all'esame di alcuni possibili "nuclei duri" cenonici. Al *Caffè* (Obiezioni) si rileva la limitata utilità metodologica della nuova categoria subsistemica, troppo comprensiva, non veramente originale, con significato teorico

eterogeneo, e d'utilità pratica non superiore a quella di categorie riduzionistiche e gerarchizzanti da tempo in uso. Tuttavia il "cenone" è un indice sensibile del rinnovato interesse, da parte di tanti ecologi europei, per lo studio analitico di problemi, un tempo accantonati, come "non da ecologi" o prettamente "naturalistici", da qualche scuola estremistica di olisti scatenati (il *Conto*: Prospettive).

SUMMARY

AN INVITATION TO THE GRAND SUPPER

The theoretical meaning and practical implications of the new reductionistic category, proposed by LAMOTTE & BLANDIN (1985) to supply coevolutionary "hard-cores" to the analytical studies in ecosystems, is discussed in this paper. As the name suggested by the French authors is "cénon" to be translated into Italian by "cenone" - usually intended in our language as "grand supper" - the five chapters of the present article are given gastronomic titles. The *Aperitif* (the Introduction) summarizes a few aspects of the eternal antithesis reductionism versus holism. The *Main Course* (Mimicry) together with the *Vegetables* (Mutualisms) and the *Dessert* (Pollen and seed dispersal by animals) introduce critical examples of the "cenonic" hard-cores. At the *Coffee* (Objections and Perspectives) the use of such a comprehensive category is recognized as doubtfully expressive at a theoretical level and too heterogeneous for a practical ecological work. The "cénon" approach is nevertheless to be retained as an important symptom of the renewed interest of European ecologists towards a class of analytically concrete problems previously discarded as "unecological", or merely "naturalistic" by certain extremistic schools of immoderately holistic ecologists (the *Bill*).

1) L'APERITIVO: INTRODUZIONE AL PROBLEMA

Con una sua rassegna recente (1987) il Mc INTOSH tenta di far luce sull'alquanto caotica situazione culturale della sinecologia teorica, come, almeno, si verifica oltre Atlantico. Popperismo ed empirismo; olismo e riduzionismo, oltre ad un certo numero d'altre posizioni filosofoidi in "-ismo", fanno colà da emblema e da bandiera di scuole e di gruppi in polemiche aspre, non di rado astiose, condite, tanto per rimanere in rima, da opportunismi d'obbligo e da spizzichi non indifferenti di conformismo.

Per il noto principio della limitazione nelle risorse energetiche d'individuo - e di specie - che il LOEHLE (1988) ricupera fra i principi

universali dell'ecologia, tanta energia dialettica, spesa in queste dispute sugli universali, più convenienti al robusto fideismo di controversisti della Riforma che alle proverbiali prudenza e modestia del ricercatore sperimentale, è certamente sottratta a più circoscritte, ma più accessibili e concrete, ricerche analitiche.

Per fortuna, comunque, molte di quelle parole sono sepolte in simposi e riviste locali cui solo l'uso della lingua inglese promette una diffusione un po' men provinciale ed effimera, culturalmente e geograficamente, di quella che arride agli atti di certi nostri sodalizi, od "atenei", strapaesani.

Ci sembra che il Mc INTOSH tratti l'intera materia con un impalpabile humour britannico, nel suo apparentemente impersonale elenco di posizioni e contrapposizioni di pensiero. Tuttavia la sua appartenenza genealogica alla patria di Hume non par capace di nascondere una certa simpatia, o comprensione benevola, per una impostazione di ricerca che si è sviluppata, anche in America, negli ultimi anni. È un'impostazione che viene definita "nuova" - ovviamente da chi la segue. È infatti non solo nostrana l'abitudine di definire "nuove" le idee che pratichiamo personalmente, e "vecchie", od almeno, generosamente, "invecchiate" quelle di colleghi e concorrenti.

La via "nuova" della sinecologia rivisita problemi in realtà vecchi come la biologia, se non di più. Ma, nota il Mc INTOSH, tali problemi sono stati sottovalutati, accantonati o perfino spregiati all'epoca del trionfante olismo sistemistico, perchè catalogati "problemi da naturalisti", cioè, non da "ecologi". Non si vede, intanto, perchè non possa considerarsi "naturalista" chi, comunque, studia la natura. E men che mai chi, riconoscendone da un'approfondita preparazione culturale varietà, mobilità, mutevolezza, non ritiene obbligatorio soggiacere in ecologia a quella che il Mc INTOSH chiama la *physics envy*, e che più malignamente io tradurrei in "smania" o "moda" o "complesso" della fisica (*).

(*) La concezione per cui "il naturalista" sarebbe, in ecologia, una sorta di *minus habens* passatista, non è morta e sembra dura a morire. La "storia naturale" è vista come una congerie di idee personali, associata a "concetti prescientifici" che, purtroppo, "persistono nei libri di testo e nella letteratura popolare", sterili di critica ed incapaci di previsioni (PETERS, 1988; l'autore cita frequentemente se stesso a conferma delle proprie idee). Anche nozioni come "pressione predativa, pressione competitiva, nicchia, popolazione, ecosistema" e "gran parte dell'ecologia" si traducono in concetti "vaghi" "trattati come se fossero precisi". Buon per noi che il PETERS, concludendo una sparata che vorrebbe dissacrante, "nuova", "rivoluzionaria" ma che scade a pretestuosa, stucchevole, o magari spassosa, si dichiari "restio (*loath*) a prescrivere nuovi indirizzi creativi per la scienza" (!!!). Conosciamo peraltro il PETERS in buoni lavori da "naturalista" (PETERS & DE BERNARDI, 1987). Sarebbe

I rapporti che intercorrono in ecologia fra il modo di pensare, e di lavorare, olistico e riduzionistico sono stati pure discussi in un simposio organizzato, negli Stati Uniti, in coincidenza col Congresso INTECOL. Ne sono stati tratti cinque contributi, pubblicati nel 1988. Se ne ricava l'impressione generale che si vada affermando, o riaffermando, tra gli ecologi la convinzione che non sussista contrapposizione, ma piuttosto complemento, od alternativa di lavoro, fra le due vie, nessuna delle quali sarebbe più importante, più costruttiva, più moderna dell'altra, ad entrambe dovendosi riconoscere proprie capacità euristiche secondo le prospettive e gli scopi, anche pratici, che si propongono le singole ricerche.

Il simposio è introdotto dal WIEGHERT con una certa critica semantica e con una sofferta rinuncia alla *physics envy* cara ai sinecologi modellisti. Segue il WILSON, con un contributo specialistico, sulle comunità di insetti decompositori coprofili e dei loro foretici. Il WILSON liquida in modo disinvolto e personale, con una veduta che qualifica di olistica, alcuni problemi di convergenze selettive. Il microbiologo FLANAGAN constata, con esperienze personali, la necessità di entrambi i metodi per sfuggire a quello che gli sembra un duplice pericolo: l'estremismo riduzionistico ("autonomia delle [singole] entità" floristiche e faunistiche) e quello olistico, in cui scorge una "tirannia dei sistemi". Prospettive simili per il mammalogo LIDICKER, cui dobbiamo, accanto ad una sintesi storica più penetrante di quella del WILSON, una personale accezione del termine "ecosistema", che gli pare troppo incerto e riduttivo rispetto a "paesaggio" (landscape).

Più equilibrato e meglio preparato sembra il contributo del REDFIELD. Questi, senza dichiaratamente attingere, come invece WIEGHERT e WILSON, a particolari sussidi finanziari per sostenere il proprio filosofico sforzo (*effort*) ha raccolto l'opinione di parecchi specialisti, in vari settori delle discipline ecologiche. Metodo di lavoro prettamente riduzionistico, per un sinecologo, ma di razionale obiettività, che gli consente di sfuggire al personalismo di altri Autori, e di concludere in modo convincente. Il REDFIELD rammenta le diverse tappe che una ricerca ecologica dovrebbe percorrere: raccolta di dati, deduzione di considerazioni generali, verifica sperimentale della bontà di queste, giudizio, positivo o no, sul procedimento seguito, sulla base dei concetti più o meno solidi ottenuti. È

tuttavia consigliabile una rilettura del RICKLEFS (1987) il quale invita gli ecologi ad "allargare i loro concetti di processi cenotici, incorporando dati dalla sistematica, dalla biogeografia, dalla paleontologia, nelle analisi dei disegni ecologici e nei colaudi delle teorie delle comunità".

più o meno quanto, in sede diversa, sostiene lo HALLA (1988) in polemica con un olistismo quasi caricaturale, certo volutamente, del FAGERSTROEM (1987).

Interessa comunque rilevare che alcuni degli ecologi intervistati dal REDFIELD vedono nel riduzionismo una via metodica più raffinata, concreta ed attuale nei nostri tempi, confinando agli anni '70 il trionfo olistico. Un'impressione simile proviene da BOUCHER, JAMES & KEELER (1982) che esprimono un certo rammarico apparente per l'affermarsi di punti di vista "individualistici" a fronte di concezioni "organismiche" di ecosistemi e biocenosi, che sarebbero un po' passate di moda. Rammarico in fondo di prammatica, per specialisti di mutualismo...

Azzeccato il parere che esprime il CALOW (1987) nel presentare la sua nuova rivista d'ecologia funzionale. Con sano buon senso britannico, egli rileva che, in realtà, nessuno è mai, in assoluto, olista né riduzionista. Nel ricercatore più spassionato non v'è mai *tabula rasa* di idee generali precostituite, nell'aggredire con freddezza un problema; né vi è mai alcuno tanto "filosofo" da sottrarsi alla necessità di dati analitici empirici a collaudo di sintesi ipotetiche.

Sembra dunque in atto il ritorno, smaltita la venerabile sbornia olistica, a strumenti di lavoro gradualistici ed obiettivamente gerarchizzanti, nello studio di biocenosi ed ecosistemi. Attenzione "nuova" viene rivolta a fatti pochi anni orsono considerati come "marginali" o "secondari", quando non trattati come "cause di disturbo" metodologiche in ottimistiche inquadrature teoriche, o come irritanti variazioni di rassicuranti spartiti interpretativi. Fatti, però, che al "naturalista", non portato né obbligato, per indole o per cultura, tanto spesso "riduzionistica", ad ignorarli in nome di semplificazioni cosmiche, hanno tutt'altro valore. Essi sono motivi di precipuo interesse in campi specifici, di base ed applicativi; sono risposte al sempre intenso bisogno di buoni dati comparativi sottolineato dallo HALLA (cit.) e gradini, gravosi, ma indispensabili, per raggiungere livelli sintetici, forse non sempre brillanti e godibili come piacerebbero al FAGERSTROEM (cit.) ma capaci di fornire caute ipotesi costruttive sul funzionamento delle realtà ambientali.

Facciamo il punto della situazione. Da un lato si riconoscono paradigmi metodologici di portata generale, talora accettabili come "leggi" (MURRAY, 1986; LOEHLE, 1988) costruiti secondo logiche rigorose, ma d'importanza limitata nella pratica ambientale a causa della loro stessa generalità, che può sconfinare nell'ovvietà. D'altro canto si fa sempre più sentito il bisogno di abbandonare orizzonti di pretese vastità einsteiniane per una ricerca concreta e precisa di cause e correlazioni su piani riduzionistici che, peraltro, si appoggi-

no su discipline più sperimentali e più sperimentate, su metodi più precisamente analitici, su problemi e su oggetti meglio circoscrivibili. Indice di tendenze gradualistiche e particolaristiche, non certamente di complicità culturali, l'affermazione venuta in proposito, da due ecologi di origini ed esperienze diverse, per esprimere, in modo indipendente, ed a poca distanza di tempo, analoghi bisogni e sbocchi metodologici (BARBAULT, 1984: *retour au génétique*; CALOW, 1987: *back to genes*).

Sono queste, evidentemente, questioni di pura scienza di più o meno alta base, con limitate influenze sulle realtà e gli sviluppi dell'ecologia applicata, anche ai tempi d'oro delle famose "scatole nere" — oggi un po' stantie a forza d'essere poco aerate — del produttivismo imperante sui mercati ecologici. Si procedette allora a tracciare schemi comparativi, mutuando dall'economia concetti e vocaboli, con intenti generosi, ma con risultati sovente affrettati, tra i paesaggi creati dalla natura e quelli più radicalmente antropizzati. Tentativi dettati anche dal senso di pericolo, di frustrazione, di colpa emergenti nella comunità internazionale, non soltanto scientifica, dell'ultimo dopoguerra. Ma, passando da quanto rimane d'ecosistemi "naturali" ad ecosistemi foggianti dall'uomo e per l'uomo, non si poté evitare di rendersi conto come preme all'operatore-produttore umano la soluzione dei problemi "naturalistici" quotidiani, con attenzione sempre rivolta, più che a panoramiche di grandiosità planetaria, alle componenti edafiche, climatiche, florifaunistiche, demografiche, competitive, parassitarie, predatorie... Dalle interazioni di queste, normali e patologiche, dipende in concreto la produzione biologica necessaria. L'impostazione e la soluzione di simili problemi sono motivo e garanzia di un'agricoltura e d'un'acquicoltura razionali e ragionevoli e, insieme, chiave interpretativa accessibile per i meccanismi dell'ecosfera.

In questa prospettiva, il rilancio forse più esplicito e deciso d'un'ecologia "naturalistica" viene da Parigi. Rilancio partito da una scuola che affonda radici culturali e metodi di lavoro nella concreta e conseguente chiarezza che si vuole caratteristica nazionale della scienza d'Oltralpe; una scuola che offre da anni un contributo significativo alla via "nuova" del Mc INTOSH che, per essa, è la via di sempre.

La proposta della scuola di Parigi riguarda il "cenone" (*cénon*), una categoria ultima arrivata (per ora...) nel campo, non povero di concetti, né della nomenclatura relativa, della sinecologia. È probabilmente ancora in corso di più accurata elaborazione, ma i tratti principali sono stati esposti da LAMOTTE et BLANDIN (1985) e da LAMOTTE (1988). Il concetto di "cenone", considerato centrale in una visione dinamica della struttura ecosistemica, ci sembra interes-

sante sotto il profilo critico e proponibile anche in questa sede alla discussione dei colleghi (Fig. 1).

Il “cenone” è, in sostanza, una frazione di biocenosi, un subsistema, che presenta caratteri di concretezza particolarmente evidenti, e può quindi sottoporsi ad analisi obiettivamente raffinate ed a valutazioni causali approfondite.

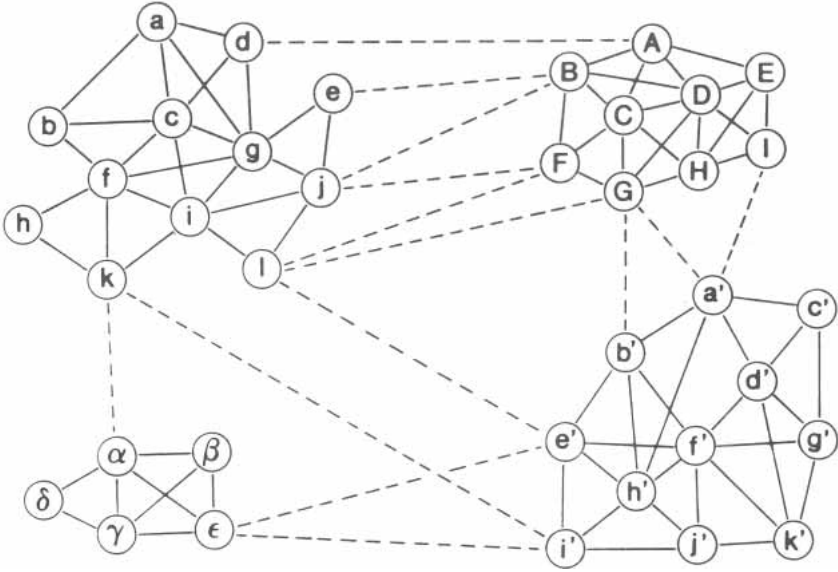


Fig. 1. Ecosistema e “cenoni” sec. LAMOTTE & BLANDIN, 1985. I cerchi rappresentano i “grani” (nuclei) “d’interazioni dense” (*cenoni*). Le linee intere fra un nucleo e l’altro indicano relazioni necessarie e strette; le tratteggiate, interazioni lasse od occasionali. Anche la diversa distanza fra nuclei è intesa a configurare differenti intensità d’interazioni. Per semplicità gli Autori non danno la natura delle interazioni stesse. L’ecosistema comprende i nuclei densi e la loro rete interattiva.

Nel “cenone” si inquadrano specie collegate fra loro da particolari rapporti, per i quali si costituisce il “nucleo denso” o “nucleo duro” del subsistema. Questi rapporti sono, per LAMOTTE et BLANDIN, essenzialmente di tipo coevolutivo. Gli esempi che essi propongono non danno però alla “coevoluzione” il senso proprio, ristretto ad “adattamenti multipli guidati” dalla selezione (EASTOP, 1981) o di “mutamento evolutivo nel carattere degli individui di una popolazione in risposta a caratteri degli individui di una seconda popolazione, seguito da risposta evolutiva nella seconda ai mutamenti nella prima” (JANZEN, 1980). Si tratterebbe piuttosto di interazioni

adattative generali tra due (o più) organismi, come anche in JANZEN (cit.) si propone di accettare. Alcuni casi rientrano più propriamente nell'evoluzione sequenziale (JERMY, 1984) che si ha quando l'evoluzione di un organismo "segue", nel tempo e nei risultati, quella di un altro.

Useremo il significato proprio parlando di "coevoluzione stretta"; in altri casi, per avvenimenti coevoluiti in senso più largo (o "diffuso": JANZEN, cit.) il termine verrà spesso sostituito da altri, come interazioni adattative, compresenze, convergenze evolutive e simili, secondo le opportunità offerte dai casi discussi.

Le prospettive che gli *hardcores* evolutivi dei subsistemi, basate su problemi sorti col nascere stesso dell'evoluzionismo e dell'ecologia, aprono ai cultori di rami diversi della biologia sono vaste. Potremo, da ecologi, avere come commensali evoluzionisti, genetisti di popolazione, biogeografi, protezionisti della natura. Diamo dunque un'occhiata al ricco ed appetitoso menù culturale del "cenone" e scegliamone qualche piatto. Lasceremo tuttavia da parte, senza troppo rammarico, antipasti un po' insipidi, come le famose "regole ecologiche" - pur se richiamate dagli anfitrioni di Parigi - nelle quali la componente fenotipica (ecomorfotica) è troppo spesso presente, se non predominante (SACCHI & TESTARD, 1980). Salteremo anche minestre un po' scotte, come gli interminabili problemi di speciazioni allopatriche, condite o no col sugo più fresco di meccanismi etologici e funzionali, sinergici od alternativi, passando, senz'altro, al piatto forte della lista.

2) IL PIATTO FORTE: MIMETISMO

I fenomeni che coinvolgono imitazioni da parte degli esseri viventi, e specialmente imitazioni di altri organismi, o parti di essi, rimangono da un secolo argomenti di alto interesse per gli appassionati di coevoluzione. Un grande contributo è tuttora dato dalle scuole inglesi. Molti dei risultati più convincenti sono pubblicati a cura della Linnean Society di Londra, dimostrando che la brezza di Downe House spira sempre, gagliarda e costruttiva, fino a Piccadilly.

In queste nostre considerazioni, estendiamo il termine di "mimetismo" a fenomeni che in una classificazione più precisa (ENDLER, 1981) andrebbero catalogati come omocromie, cripsi, mascheramenti. Nell'accezione comune, il mimetismo comprende l'imitazione, da parte di un organismo, del proprio contesto ambientale, entro il quale tende a confondersi, sia che l'imitazione riguardi in modo generico il paesaggio, sia componenti ben precise di questo. Distin-

zioni del tipo rammentato sopra sono certamente indispensabili per l'evoluzionista, ma meno necessarie per l'ecologo, i cui concetti di "paesaggio" e di "sfondo" (*background*) sono spesso più ampi e meno singolarmente precisabili. Escludiamo, ovviamente, i fenomeni di parallelismo adattativo che conducono più specie ad aspetti e comportamenti analoghi come risposta ad analoghe sollecitazioni ambientali (SACCHI, 1981) senza prove di imitazione reciproca.

Gli schemi mimetici sono numerosi e variati (PASTEUR, 1982). Il più chiaro rimane il batesianismo "disgiunto" (Fig. 2) che ha ricevuto ormai molti esempi di verifica sperimentale (JEFFORDS et alii, 1979; WALDBAUER, 1988) insieme con qualche dubbio (SILBERGLIED et alii, 1979); accanto ai vertebrati, operatori classici di batesianismo, si stanno però sempre più identificando operatori invertebrati (OLIVEIRA, 1987 e 1988).

Caposaldo del "nucleo duro" batesiano è la somiglianza dell'organismo-mimo all'organismo-modello; e le conseguenti "regole" che ne determinano il successo selettivo: simpatria e minor frequenza di quello rispetto a questo, affinché l'operatore inesperto (*naive*) abbia maggiori probabilità di associare rapidamente a forme, colorazioni, suoni particolari un ricordo sgradevole, derivante dall'assaggio dell'inappetibile modello, che assicuri al mimo una futura tranquillità.

Il termine di "coevoluzione" dev'essere però accettato con molta prudenza in simili schemi. Chi tende ad evolversi fedelmente, avvicinandosi sempre più come morfologia e comportamento alla specie naturale meglio protetta, è il mimo. Si ha dunque un'evoluzione tipicamente sequenziale, perchè il modello inappetibile, dalla somiglianza con un mimo accettabile non può trarre che svantaggio quando l'operatore inesperto assaggi il mimo prima del modello stesso. Quest'ultimo non risulta avvantaggiato che quando il mimo evolve a sua volta inappetibilità, spostando l'equilibrio del sistema verso il mimetismo mülleriano (HUEEY, 1980). Quando poi una nuova forma mimetica mülleriana diventi più abbondante, il modello iniziale, che non ha subito alcuna modificazione selettiva per una convergenza verso quella, vede abbassarsi il tasso predativo contro di sé, guadagnando, così "qualcosa per nulla" (TURNER & ALII, 1984).

Quanto all'evoluzione del modello, sovente distinto da brillante morfologia aposematica, prevenzione essa stessa contro l'attacco da parte dei predatori esterni, la classica concezione del monomorfismo è infirmata e criticata da reperti e modelli recenti. Un polimorfismo delle specie inappetibili equivarrebbe negli schemi classici ad un maggior tasso di predazione, l'operatore non riuscendo ad identificare un aspetto preciso ed unico con l'inappetibilità, ed essendo quindi indotto ad assaggiare più individui. Ma può esservi

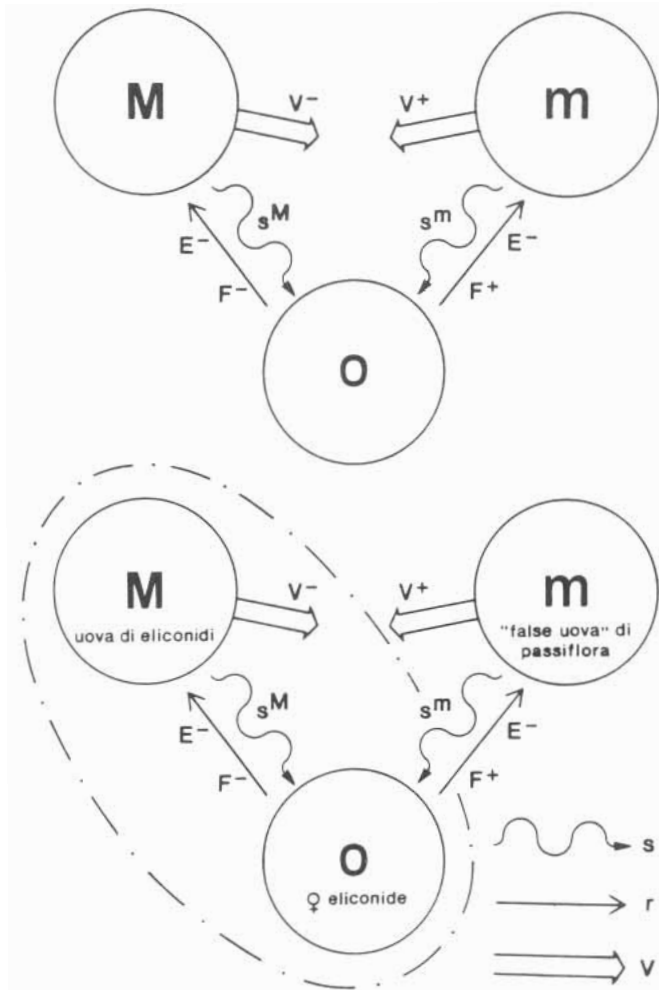


Fig. 2. *Sopra: Schema del mimetismo batesiano.* *M* = modello; *m* = mimo; *o* = operatore ingannato dalla somiglianza fra *M* ed *m*; *s* = stimolo ricevuto ed *r* = risposta dell'operatore, corretta etologicamente (*E*) nell'evitare (—) tanto il modello inappetibile o dannoso quanto il mimo che gli somiglia, ma fisiologicamente (*F*) corretta soltanto verso il modello, il mimo essendo invece appetibile e vantaggioso (+) per l'operatore; *V* = valore selettivo del mimetismo, rispettivamente per *M* e per *m*. Per semplicità, questo schema-base si considera del tipo "disgiunto" del PASTEUR (1982); *M*, *m* ed *o* rappresentano tre specie (o gruppi di specie) diversi.

Sotto: Un caso particolare: sistema "bipolare" del PASTEUR (cit.), con sole due specie in causa, del tipo "protettivo". Le "false uova" (tricomi modificati) di *Passiflora* mimano le vere uova, deposte isolatamente, da un eliconino che è anche l'operatore: la femmina pronta ad ovodeporre eviterà gli organi vegetali portatori di "false uova" per non rischiare l'affollamento di uova vere. Modificato e ricomposto da VANE WRIGHT (1981).

polimorfismo associato con vario grado d'inappetibilità (THOMPSON, 1984). La morfa più appetibile sarà allora più criptica, od oggetto d'attenzione di altre categorie di operatori, in altri ambienti, in altre stagioni, rispetto alla più inappetibile. O può essere protetta da una selezione apostatica, rivolta prevalentemente alla morfa più comune. O risultare da vicende biostoriche complesse, con sovrapposizione secondaria di aree distributive un tempo patrimonio di buone razze allopatriche (GORDON, 1984 e 1987).

Va rammentato che, in parecchi casi, la specie mima imita il modello soltanto limitatamente agli stadi vitali, od al sesso, che sono per essa più delicati, meno mobili od energeticamente più dispendiosi (VANE WRIGHT, 1981). Sesso e stadi meno critici dispongono per la difesa di altri mezzi, come mobilità, aggressività, capacità migratorie... che escono dai paradigmi mimetici (MALLETT & SINGER, 1987). Così il subsistema si apre, nei tempi e negli spazi, ad altri assetti ecosistemici, sgretolando l'apparente "nucleo duro" formale. Altre aperture si hanno nel batesianismo "trasformazionale", che consiste nel succedersi temporale, per una stessa specie, di più modelli.

Tale il caso (OLIVEIRA, 1985) delle neanidi di *Hyalimenus*, emittenti alididi neotropicali. I diversi stadi di sviluppo mimano specie diverse di formiche simpatriche, che li proteggono contro predatori, vertebrati ed insetti (mantidi).

Fenomeni simili sono studiati in un altro emittente, nordamericano, questo: *Coquilletia insignis* Uhler, un miride, in cui solo la femmina è mimetica, mirmecomorfa ed attera, e, nel corso del suo sviluppo mima, in forma e dimensioni, diverse specie di formiche (MCLIVER, 1987). Ma in *Hyalimenus limbiventris* Stål. gli ultimi stadi sono, per di più, dimorfi per la colorazione. Le morfe nere del 4° e 5° stadio imitano specie nere di formiche dei generi *Camponotus* ed *Ectatomma*; le morfe gialle, specie gialle degli stessi generi ed, inoltre, *Pheidole biconstricta* Mayr. Altri casi sono noti in ragni mirmecomorfi (OLIVEIRA, 1988) pure con morfe gialle e nere mime di specie di formiche delle stesse rispettive tinte. In *Bombus rufonictus* Cresson, apoideo nordamericano, diverse morfe, rossicce e nere, imitano ciascuna un'altra specie di *Bombus* simpatica, sfarfallata in precedenza: mimetismo seriale (PLOWRIGHT & OWEN, 1980).

I membri precoci della serie mimetica sono tipicamente più temibili, o più inappetibili. I possibili predatori formano così su di essi un'"immagine di schivata", protettiva nei riguardi dei membri di sfarfallamento tardivo.

Il polimorfismo mimetico risulta nelle possibilità di mantenere i rapporti quantitativi della "regola" batesiana anche in popolazio-

ni numerose della specie mima. Quest'ultima può infatti "diluire" i suoi membri fra più specie di modelli.

D'altro canto, i mimi di una sola specie-modello possono essere più d'uno. Più specie di ragni brasiliani, strettamente simpatrici, mimano in morfologia e comportamento singole specie di formiche, proteggendosi con il mirmecomorfismo da predazione visuale di piccoli vertebrati ed artropodi (altre specie di ragni, vespe). Evitano però decisamente l'incontro coi modelli (OLIVEIRA, 1988). Qui siamo ad una suddivisione di rischio fra i mimi, in una prospettiva possibilmente proto-mülleriana.

Persino un mimetismo batesiano "scolastico" come quello fra il dittero *Eristalis tenax* L. e l'ape da miele (*Apis mellifica* L.) riserva qualche apertura (HEAL, 1982). La mosca non evolve una più completa somiglianza col modello, nonostante la capacità dimostrata da uccelli di discriminare, alla lunga, fra le due specie, per conservarsi una certa somiglianza con vespe; un melanismo termico può a sua volta interferire col predominante batesianismo (v. oltre).

Non si potrebbe parlare di sottosistemi chiusi negli anelli, o catene, di veri mimi mülleriani, studiati soprattutto nei lepidotteri tropicali (VANE WRIGHT, 1981; TURNER, 1983). E men che mai nel mimetismo seriale di PLOWRIGHT & OWEN (cit.) in cui il più inappetibile, o temibile, membro del sottosistema compare parecchio tempo prima del meno protetto, che guadagna così un supplemento di protezione da una prolungata esperienza spiacevole degli operatori.

In altri casi, possono essere coinvolti in un mimetismo batesiano intere tassocenosi. Gruppi di imenotteri aculeati sono mimati da gruppi di ditteri e da un neurottero (WALDBAUER & alii, 1977) con coincidenze temporali più o meno precise. Sono state anche proposte estensioni degli schemi mimetici proiettate oltre la simpatria ed oltre profili temporali controllabili sperimentalmente, come nel caso del cosiddetto "mimetismo sociale" (MOYNIHAN, 1968 e 1981) che sembra al PASTEUR (1982) più un fenomeno di convergenze che un risultato di imitazione evolutiva.

La selezione aposematica sarebbe una selezione di gruppo, o di parentela (*kin*); non individuale, ma basata sul sacrificio degli individui "assaggiati" dall'operatore a vantaggio della specie, protetta nel suo complesso dall'esperienza sgradevole di quello, che ne deriverebbe una "immagine di ricerca" identificante la specie aposematica come qualcosa da evitare. Ma si è a poco a poco constatato che l'ipotesi riposa su una falsa base. In effetti i predatori, soprattutto se strettamente insettivori, sembrano possedere talvolta un'immagine di ricerca innata, per cui non catturano prede inappetibili simpatriche. Inoltre, come sperimentalmente provato in uccelli ed

in rettili, la maggior parte delle specie inappetibili assaggiate è rilasciata indenne, non inghiottita e vomitata morta, o definitivamente menomata (BOYDEN, 1986; WICKLUND & TORNBORN, 1982; CHAI, 1986).

Le prede aposematiche sono sovente dotate di movimenti vivaci e di corpi sfuggenti e duri. Infine, lo stesso concetto di inappetibilità è relativo, non soltanto alla specie dell'operatore, ma anche alle disponibilità alimentari del momento (GREENWOOD et alii, 1981). Un operatore affamato sarà meno schizzinoso, e l'aposematismo gli servirà allora, non per evitare, ma per riconoscere una preda poco gustosa ma pur sempre nutriente, saziatosi della quale potrà rivolgere la sua attenzione a morfe meno comuni e meno note della stessa specie.

Appare verisimile che un vero processo "coevolutivo" dovrebbe coinvolgere mimo e operatore, selezionando in quest'ultimo sempre maggiore sensibilità distintiva verso le sempre più sottili divergenze di forme e comportamenti fra modello batesiano e mimo, o fra i diversi livelli d'inappetibilità entro gli anelli mülleriani.

Un operatore monofago o stenofago obbligato rappresenterebbe comunque un debole fattore selettivo, perchè, l'evoluzione del mimo verso un modello potenzialmente inappetibile progredendo nel tempo, le risorse trofiche dell'ipotetico operatore legato ad un'originale immagine di ricerca si rarefarebbero, comportando rarefazione ed infine estinzione del predatore obbligato. Il terzo membro, indispensabile, d'un mimetismo batesiano efficace è pertanto incerto nei suoi connotati anagrafici.

Si tratta di specie, tuttavia, che debbono possedere uno spettro trofico abbastanza largo da compensare le delusioni della coppia modello/mimo. Non si chiude, dunque, in modo evolutivamente e faunisticamente precisabile un subsistema "cenonico".

Enigmatico il significato selettivo del cosiddetto "mimetismo mertensiano". Se modelli sono i serpenti corallo, mortali, sono modelli inutili: l'operatore non può trarre esperienza da un tentativo. Meccanismi diversi sono stati invocati per superare l'obiezione, come una supposta simpatria degli attuali mimi innocui con specie meno pericolose dei veri corallo perchè opistogliffe, che avrebbe avuto luogo in tempi passati, e non si verifica più attualmente. Elementi acquisiti in seguito (possibilità di incontri non mortali da parte di taluni operatori *naive*; proglifi giovani, insufficientemente dotati di neurotossine, come modelli effettivi; selezione di gruppo, a spese di conspecifici; meccanismi innati con un comportamento ereditario che consente di "schivare i modelli mortali...") permetterebbero di ricondurre il fenomeno entro i limiti classici, batesiani o mülleriani (GREENE & Mc DIARMID, 1981).

D'altra parte, soprattutto in schemi interpretativi poggiati più sull'omocromia e sulla cripsi che sul mimetismo imitativo di viventi, il modello è preda del mimo stesso: bruchi ed altri erbivori invertebrati colorati come i tessuti vegetali di cui si nutrono ne costituiscono esempi, e casi come quelli degli omotteri che mimano fiori della pianta frequentata, anche con morfe diverse imitanti rispettivamente diverse fasi di antesi (WICKLER, 1968) offrono casi particolarmente suggestivi.

Non mancano però casi analoghi (in parte) nel significato, ma evolutivamente più sottili e complessi. Il ragno neotropicale afantochilide *Aphantochilus rogersi* Cambr. mima formiche della tribù dei cefalotini con un duplice risultato; da un lato guadagna dal mirmecomorfismo protezione contro predatori a vista che sfuggono i modelli; dall'altro ne profitta per aggredire e mangiarsi i modelli stessi (OLIVEIRA & SAZIMA, 1984) che imita in forma, deambulazione e comportamento.

In fig. 2, lo schema di un'evoluzione sequenziale attiva in un particolare caso di batesianismo, il mimetismo riproduttivo repulsivo, in certo modo antitesi del "caso cuculo" (riproduttivo attrattivo). Anche qui il subsistema è "bipolare" (PASTEUR, 1982). Il modello è costituito da uova di un ninfalide eliconino che le depone su *Passiflora*. Le larve poi parassiteranno intensamente la pianta, fino a spogiarla quasi del tutto dei tessuti assimilatori, talora anche degli organi di riproduzione. Gli eliconini neotropicali sono legati alle passiflore (BROWN, 1981). Generi meno evoluti, come *Dione* e *Agraulis*, sono, a differenza di *Heliconius* e di altri generi considerati come più evoluti (TURNER, 1981) specie di luoghi aperti, non gregarie, erranti e migratrici, divenute perciò infestanti, specialmente *A. vanillae* (L.) in tutto il mondo neotropicale. Le loro uova sono deposte in piccoli gruppi, e le immagini pronte alla riproduzione evitano gli affollamenti di ovature, perchè i voracissimi bruchi, con frequenti comportamenti di cannibali, si troverebbero a malpartito. Tricomi trasformati in "false uova", simili d'aspetto, mole e colori alle vere uova di *Agraulis*, rappresentano una difesa evolutiva della pianta (fig. 3). Modello ed operatore sono conspecifici, come nel caso della nutrice forzosa del cuculo e delle sue proprie uova. La grande famiglia di liane neotropicali ha anche evoluto, in qualche caso, difese più efficaci: *P. adenopoda*, per esempio, non soltanto mantiene, con i nettari extraflorali, una "guardia del corpo" di formiche (cfr. punto 3, "contorni"): ha anche selezionato tricomi uncinati che impigliano i bruchi, li feriscono, provocano emolinforragie esiziali (GILBERT, 1971).

È però quest'ultima una difesa rara: solo tre specie di passiflore, sulle 355 note, ne sono dotate. Nella "gara di corsa" evolutiva



Fig. 3. *Sopra*: foglia, in grandezza naturale, di *Passiflora (Granadilla) coerulea* L. *In mezzo*: ingrandimento del picciolo fogliare con tricomi trasformati in "false uova". *Sotto*: uovo solitario di *Agraulis vanillae* (L.). Uovo e false uova misurano 1 mm ca d'altezza. San Miguel de Tucumàn, marzo 1988. M. GOVAERTS del.

(TURNER, 1981) fra le farfalle e le liane, almeno alcune di queste producono attrattive chimiche per quelle (COPP & DAVENPORT, 1978-a) che rispondono anche ad oggetti artificiali verdi in forma di foglia di passiflora; probabilmente, si ha da alcune passiflore la produzione di sostanze che favoriscono l'oviposizione nelle femmine di eliconini: le immagini pronte all'oviposizione non sono influenzate dalle rispettive diete larvali (COPP & DAVENPORT, 1978-b) nella scelta delle piante su cui deporre, e nemmeno sempre scelgono le specie di passiflora che sarebbero ottimali - secondo verifiche sperimentali - per lo sviluppo dei bruchi.

La rapida espansione di *Agraulis vanillae* l'ha condotta a nord

fino in California, dov'è arrivata da meno di un secolo, e dove mostrerebbe un certo generalismo, ancorchè limitato. Ma il duetto, e duello, evolutivo eliconini/passiflore rimane un ottimo argomento per i coevoluzionisti neotropicali. È stato anche possibile (ACKERY, 1988) trattare una tassonomia parallela fra le farfalle e le liane, o, meglio, usare la sistematica degli ospiti come supporto della tassonomia degli erbivori obbligati; il chimismo necessario agli eliconini nelle passiflore presenta tuttavia affinità che potrebbero essere il risultato, sia di omologie, che di omoplasie (convergenze evolutive fra specie vegetali relativamente lontane fra loro). Nè si può affermare che "necessariamente... la diversificazione... delle *Passiflora* sia provocata dalle farfalle" (TURNER, 1981).

Agraulis e *Dione* sono comimi mülleriani, con ali superiormente arancioni ed inferiormente argentee. Gli *Heliconius* hanno aspetto ed abitudini diverse. Sono silvicoli, neri, con strisce aposematiche colorate (TURNER, 1981; BROWN, 1981; NIJHOUT & WRAY, 1988). Sono stenotopi, il che li rende preziosi per lo studio delle clini mülleriane (MALLETT, 1986), sciafili, gregari, capaci di cure parentali, di lunga vita e con continua deposizione di uova. Il trofismo pollinivoro spiega in parte (v. punto 4, "Dolce e frutta") la contrapposizione con le specie arancioni, nettarivore, solitarie, di breve vita e senza cure parentali, meno accurate nella scelta di riferimenti visivi, e moderatamente inappetibili, in contrasto con la marcata inappetibilità di *Heliconius*. Quest'ultima si baserebbe, almeno in parte, sulla presenza di alcaloidi e glucosidi cianogenici che i bruchi assumerebbero dalle passiflore, che ne presentano però scarse concentrazioni, e più probabilmente dalle cucurbitacee del cui polline le immagini sono tributarie obbligate (ACKERY, 1988). Accanto al müllerismo delle immagini si notano talora criptismi nei primi stadi larvali e nelle crisalidi, irte di spinosità. Gli stadi successivi sono invece sovente aposematici, ben difesi da setole spinescenti lunghe e robuste (BROWN, cit.). Molti i loro nemici, dai parassitoidi calcididi ad emitteri e polistini predatori di larve; inoltre, le "guardie del corpo" ricordate, e, pare, mammiferi predatori di crisalidi.

Predazioni multiple il cui risultato evolutivo, in *Heliconius*, sarebbe da un lato l'accelerazione dello sviluppo dei bruchi nei primi stadi, dall'altro, la deposizione di larghi strati di uova, col conseguente gregarismo protettivo delle larve, o la scelta per le uova di tessuti molto giovani di *Passiflora*, dove scarseggiano le formiche. Inoltre il mimetismo mülleriano e l'omocromia di bruchi e crisalidi, di cui si è fatto cenno, e, forse, un mimetismo delle crisalidi, con macchie argentee del tegumento che simula, nel giuoco di luce, un involucro vuoto (TURNER, cit.). Anche caratteri comportamentali nella femmina pronta all'oviposizione (paziente ricerca di

spazi liberi) intervengono nella protezione selettiva della prole contro i nemici ed il pericolo di cannibalismo su uova e larve.

L'associazione fra eliconini e passiflore, ed in particolare il subsistema *Passiflora/Heliconius/cucurbitacee* dei generi *Anguria* e *Gurania* (BROWN, 1981) è probabilmente antico. Tuttavia il passaggio da piante-ospiti senza sostanze tossiche o sgradevoli a piante dannose o comunque inappetibili per un possibile predatore vertebrato è considerata una via ipotetica nel passaggio dal criptismo all'aposematismo negli insetti (MALLETT & SINGER, 1987). Basterebbe, anzi, un cambiamento nella localizzazione trofica riguardante organi di una stessa pianta. Così, sull'oleandro, unicamente a spese dei semi, vive un emittente ligeide gregario, *Caenocoris nerii* (Ger.) che dalla pianta assume cardenolidi (glucosidi cardiaci) come certe farfalle. È rosso, con corpo duro, ed emette cattivi odori. Probabilmente fu in origine criptico (omocromo) sulle parti rosse dell'oleandro, corolle, boccioli fiorali, gemme, ed appetibile; oggi è aposematico e sugli organi rossi non si trova più (EVANS, 1987).

Quanto alle possibilità preadattative in un possibile mimo della specie aposematica, non ancora simpatico con quest'ultima, esse risiederebbero in una sorta di "pre-aposematismo", come macchie, colori, capacità di "abbagliare" con rapide chiusure ed aperture ripetute delle ali... Questi fenomeni sembrano richiedere all'operatore un notevole grado di astrazione durante il processo evolutivo di convergenza del mimo sull'inappetibile aposematico. E quanta astrazione richiederebbe l'interpretazione della paradossale somiglianza - che contraddice un'altra "regola" batesiana, quella della congruità di mole fra il modello e mimo - fra il capo d'un caimano e quello dell'omottero fulgoride *Lanternaria lucifera* Germ. (CLOUDSLEY - THOMPSON, 1981). In questa convergenza che, fatte salve le dimensioni, è davvero sorprendente, si può tuttavia supporre un significato deimatico (deterrente) per un uccello costretto, durante la caccia, a limitarsi a rapide sbirciatine (*rapid peering*) e schiacciate.

Si è trovato significato mimetico anche in casi di polifenismo (BRAKEFIELD & LARSEN, 1984). Il polifenismo consiste nel succedersi stagionale di generazioni di aspetto diverso, e nei lepidotteri è stato inizialmente interpretato come risultato selettivo guidato da esigenze termiche diverse secondo la stagione: le forme più scure sono autunnali e consentono un maggior assorbimento di energia radiante solare (BRAKEFIELD & WILMER, 1985). Casi come questi, con generazioni estivo-autunnali di tinta alare più scura, sono noti anche in ninfalidi della nostra fauna, come nei generi *Araschnia* e *Polygonia*.

Ma in alcune farfalle tropicali, il succedersi ritmico di due diversi fenotipi può avere significato mimetico, astratto, con mac-

chie oculiformi (nascoste in posizione di riposo) associabili a “colorazione balenante” (*flash colouration*) durante la stagione umida, che è la più attiva per le farfalle e per tutta la vita intertropicale, presentando quindi maggior rischio di predazione visuale. Nella stagione arida, invece, quando l’attività dell’ecosistema è meno intensa, e tra i predatori predominano specie piccole, di vista men acuta, incapaci, o men capaci, di predare dall’alto, la morfa stagionale è più omocroma con l’ambiente circostante, facilitata nella cripsi anche da differenze nella forma dell’ala, che le conferiscono sempre valida somiglianza con parte di una foglia secca. “La plasticità fenotipica fornisce il meccanismo... con cui queste specie... possono accrescere al massimo la loro idoneità in generazioni successive, sperimentando condizioni ecologiche divergenti”.

Gli studi su mimetismi e cripsi hanno fornito un robusto pilastro teorico alla gloriosa scuola ecogenetica di Oxford, che in essi ha fondato note ipotesi sull’importanza della selezione predativa visuale nel mantenimento del polimorfismo.

L’uso di queste ipotesi è stato generalizzato tuttavia in una direzione interpretativa monotona, e codificato in formule precostituite, non sempre collimanti con la realtà complessa di fatti biologici “riduzionistici”. Nell’ultimo quindicennio soprattutto, però, intervengono l’analisi e la considerazione di altri convincenti fattori del problema, attivi accanto a, od invece di, processi selettivi da parte di predatori. Mole cospicua di dati e ipotesi nuove che hanno confermato saldamente vedute talvolta già darwiniane.

Merito dei cultori di ecogenetica moderna ci sembra, in sostanza, avere spostato l’attenzione verso la prima parte dell’etichetta tradizionale, conferendo così alla ricerca ecologica, anche molto minuziosa, pluriripetuta, nel tempo e nello spazio, anche centrata su specie e fenomeni dati come già ben noti - un’importanza pari agli studi sul determinismo genetico dei caratteri analizzati. Si è aperto un ventaglio interpretativo sostenuto dalla migliorata conoscenza dei fattori ambientali, che diremo ispanicamente col TURNER (1985) non sinonimo di conclusioni contrastanti ugualmente accettabili, ma piuttosto di “due (o più) corna sulla testa dello stesso toro”. Il lavoro approfondito dei ricercatori britannici, in condizioni naturali e sperimentali, ha pure consentito di escludere dal quadro mimetico, anche largamente inteso, fenomeni selettivamente eterogenei e pertanto di diversa incidenza strutturale negli ecosistemi di appartenenza (vedasi p. es. il punto 3, “Contorni”).

Un interessante tentativo (ENDLER, 1984) valuta la cripsi in una prospettiva sinecologica di “paesaggio”. Con metodi semi-quantitativi e tecnicamente obiettivi, si inquadrano successioni delle

specie di lepidotteri, e dei loro colori, nella successione stagionale della vegetazione, dell'attività predativa, delle conseguenti immagini di ricerca degli operatori, sullo sfondo di un paesaggio che si trasforma, dalla primavera all'autunno, nelle forme e nelle tinte. Su piano analogo il saggio interpretativo di GODFREY & alii (1987) sulla cripsi in mammiferi.

Le nuove, più precise prospettive di lavoro e di critica si sono naturalmente affacciate nel *Sancta sanctorum* stesso delle ipotesi sulla selezione visuale: l'arcinoto melanismo industriale della falena selidosemide *Biston betularia* L. È questa la meglio conosciuta, e più studiata, fra le numerose specie di lepidotteri che, a far data dal primo quarto del diciannovesimo secolo, con la rivoluzione industriale produttrice di progresso e di benessere, ma anche di patine carboniose sul suolo e sulla vegetazione, e di cieli anneriti da polveri e da fumi, ha nettamente favorito l'affermarsi di morfe scure a sfavore delle chiare, inizialmente più diffuse e considerate più tipiche, con ali e corpi di tinta grigiochiara o bianchiccia. Parecchie altre specie, in vari ordini d'insetti, e perfino fra gli uccelli (BISHOP & COOK, 1980) hanno disegnato, nella distribuzione geografica del loro polimorfismo, fenomeni di melanismo industriale in città e presso concentrazioni di opifici.

Da una ventina d'anni a questa parte, peraltro, una più rigorosa politica britannica anti-inquinamento, e il declino della civiltà del carbone, hanno restituito all'Inghilterra ed al Galles cieli più puliti e paesaggi meno desolatamente grigiastri attorno alle agglomerazioni industriali. In *Biston betularia* si è pertanto assistito ad una "evoluzione a rovescio" (CLARKE & alii, 1985; COOK & alii, 1986). Ma il declino delle frequenze delle morfe nerastre è più lento del prevedibile secondo le ipotesi di predazione visuale. Molte premesse date per scontate sono perciò sottoposte a revisione. Si è visto che le falene non riposano in situazioni esposte, ma tendono a cripsi, qualunque ne sia il fenotipo; che vi è un raggio di spostamento non trascurabile nelle immagini, specialmente nei maschi (STEWART, 1985; LIEBERT & BRAKEFIELD, 1987); che la scelta di ambienti omocromi da parte di ciascun fenotipo non si può dare per scontata (MIKKOLA, 1984.; GRANT & HOWLETT, 1988).

Accanto alla selezione visiva ed al vantaggio dell'eterozigote (il nero è dominante) si irrobustiscono ipotesi di selezione climatica fisiologicamente convincenti; in *Biston*, come in altre falene (COOK & JACOBS, 1983) la rivoluzione industriale, con altrettanto peso selettivo che sulla cripsi, ha agito arricchendo l'atmosfera di SO₂, e di polveri e fumi vari che sottraggono agli organismi del posto una considerevole porzione dell'energia radiante da un sole oscurato. Entra così in giuoco la selezione termica, particolarmente delicata

a latitudini ed in climi non molto "solari" per natura. Ne sono avvantaggiate le morfe scure, che si riscaldano più rapidamente ed intensamente, mentre non sembra frequente il raggiungimento locale di temperature troppo alte che, invece, le svantaggerebbero. Il "melanismo termico" è noto da anni in altri lepidotteri (DOUGLAS & GRULA, 1978; ROLAND, 1982) ed è ormai accettato risolutamente, sul piano teorico e su quello pratico, da vari Autori inglesi come influente sulla stessa *Biston betularia* (JONES, 1982; MANI, 1982; HOWLETT & MAJERUS, 1987; GRANT & HOWLETT, 1988).

Interpretazioni che associano, anche senza sempre considerarla predominante, una selezione climatica in favore del melanismo ad altre ipotesi, predative o fortuite, sono state avanzate per vari insetti, come gli omotteri *Philaenus spumarius* (L.) la comune sputacchina (LEES & DENT, 1983; LEES & STEWART, 1985; LEES & alii, 1985; STEWART & LEES, 1988) ed *Eupteryx* (STEWART, 1986) e per psocotteri (POPESCU, 1979).

È stato discusso su questo piano il polimorfismo di un altro asso nella manica dell'ecogenetica classica, la coccinella *Adalia bipunctata* (L.) nella quale una selezione predativa si considera trascurabile, mentre, accanto alla selezione termica, si presenta un vantaggio sessuale dei neri, che le femmine preferiscono nell'accoppiamento ai rossi (MAJERUS et alii, 1982; O'DONALD & MAJERUS, 1984; BRAKEFIELD, 1984 e 1985-a). Può darsi peraltro che le morfe rosse e nere entrino in anelli mimetici mülleriani con altri coccinellidi rispettivamente monomorfi per colorazioni melaniche e rossicce (BRAKEFIELD, 1985-b).

La selezione climatica è chiamata in causa anche per la distribuzione spaziale delle diverse morfe in una falena arctiide (BRAKEFIELD & LIEBERT, 1985) e nel ragno teridide *Enoplognatha ovata* (CLERK) (OXFORD, 1985), nessuna delle due specie rientrando però nei casi noti di melanismo. Si è visto che componenti climatiche, accanto al giuoco alterno di aposematismi e cripsi, sono interessanti nel polifenismo di ropaloceri tropicali (BRAKEFIELD, 1987; BRAKEFIELD & LARSEN, 1984; BRAKEFIELD & WILMER, 1984). A livello non più d'imagini, ma di crisalidi (SMITH & alii, 1988) il polifenismo, risultato di un complesso vario e mutevole di fattori genetici, biochimico - fenotipici ed ambientali, di substrato, può esercitare un duplice effetto protettivo in *Danaus chrysippus* (L.): la morfa verde è criptica, perfettamente omocroma con la vegetazione su cui si è fissata; la roseobiancastra luccicante, in substrati scoperti, può avere un effetto aposematico sugli operatori.

Parallelamente alle analisi climatico-fisiologiche negli insetti, si conduceva il riesame delle ipotesi selettive visuali su un materiale fisiologicamente più semplice: le chioccioline elicidi del genere

Cepaea, specialmente *C. nemoralis* (L.) che è un terzo pezzo forte degli oxfordiani, con diffusione quasi paneuropea. Ma la critica all'interpretazione predativa è stata dura fin dall'inizio, nell'immediato dopoguerra, soprattutto perchè essa tendeva ad inquadrare entro modelli comuni fatti ecologicamente e biogeograficamente disparati (SACCHI, 1959).

In seguito, si è giunti ad affermare per *C. nemoralis* che "in talune località, gli effetti d'una selezione climatica possono essere soverchiati da altri fattori, tra cui la selezione predativa" (TILLING, 1983). Si riconosce così alla prima importanza preponderante e generale, già adombrata nella sintesi di JONES et alii (1977). Con il clima s'inquadrano variazioni nel polimorfismo di portata continentale, come la scomparsa dei dominanti bruni, adattati a climi freschi ed umidi, nell'Europa centrale e meridionale, dove aumenta per contro altamente la frequenza dei gialli (recessivi sia nei riguardi del rosa, sia del bruno, ma di gran lunga più numerosi delle altre morfe di colore nella vasta area specifica) che sono più resistenti in ambienti caldi, aridi, soleggiati. Vengono inoltre considerati fenomeni fortuiti (colli di bottiglia, effetti del fondatore) che fanno correttamente capolino anche nei contributi entomologici citati.

Il mimetismo animale conta su casi molto numerosi e ben documentati. Più raro il mimetismo vegetale. Gli operatori possono più facilmente scoprire il trucco nelle piante, perchè queste sono immobili; il danno al vegetale, comunque, riguarda singoli organi ed è quindi meno pericoloso per la specie (WILLIAMSON, 1982). D'altra parte, gli eventuali fiori o frutti "mimi" stanno raggruppati su una singola pianta, non dispersi fra i modelli, come insetti od altri piccoli animali; e anche piante di una stessa specie sono sovente ravvicinate fra loro in natura. A questa immobilità, a questi raggruppamenti, l'evoluzione ovvia in parte nel caso di semiparassiti e liane, che "disperdono" i loro organi-mimi tra gli organi-modelli dell'ospite. Naturalmente le piante parassite riescono meglio nel giuoco, in confronto a liane od a vere epifite, perchè per esse l'ospite non è, generalmente, una specie fortuita.

Piante con fiori che non producono nettare possono mimare simpatriche nettarifere (BOYDEN, 1980). Entro una stessa specie, casi di batesianismo possono riguardare il sesso sprovvisto di compensi nettariini, che mima quello con nettare. In una caricacea neotropicale, il fiore femminile senza nettare e senza tubo corollino, mima, con i suoi lunghi lobi stigmatici, la corolla del fiore maschile, nettarifero (BAWA, 1980).

Unico il caso delle lorantacee australiane, che mimano accura-

tamente, con le loro foglie, appetibili e succose, le foglie delle piante legnose ospiti, di aspetto grossolanamente simile, ma più magre e stente, tipiche in fanerofite di ambienti aridi e poveri: molto meno nutrienti per erbivori di una certa mole (BARLOW & WIENS, 1977).

Nei casi di mimetismo florale, la parte dell'operatore batesiano è affidata alle gilde di pronubi, soprattutto colibrì e lepidotteri; secondariamente, apoidei. Per i vischi australiani, gli operatori gabbati dal mimetismo sarebbero soprattutto falangeridi e petauridi. Non il koala, che è, sì, arboricolo, ma, specializzato troficamente sulle foglie d'otto specie di eucalipti, non mostra interesse per i mimi semiparassiti degli alberi. Anche i dromedari introdotti sembrano preferire come foraggio i vischi, e, probabilmente, il mimetismo di questi ebbe successo nel passato con specie di marsupiali quaternari, oggi estinti. Principali operatori debbono comunque essere sempre stati gli arboricoli, perchè sovente i vischi stanno in alto, fuori portata dei vertebrati al suolo, tranne, forse, i camelidi dal lungo collo.

La "regola batesiana" delle frequenze deve essere strettamente rispettata nel mimetismo vegetale, pel quale non sono noti esempi d'avvertimento aposematici. La loro utilità evolutiva sarebbe comunque ridotta dal danno relativamente limitato che provoca alla specie la distruzione di singoli organi da parte di predatori inesperti, in confronto alle prospettive di grave danno individuale nel mondo animale, in situazioni analoghe.

Il caso dei vischi d'Australia costituisce esempio rarissimo di mimetismo difensivo. Anche questo mimetismo avrebbe comunque successo scarso nei vegetali, data l'immobilità della pianta e la facilità conseguente, da parte dell'operatore, d'ispezioni prolungate ed accurate, e, persino, di tranquillo assaggio (WILLIAMSON, cit.).

Ma si conoscono casi di un raffinato mimetismo difensivo chimico, che apre anche interessanti scorci applicativi in agricoltura (GIBSON & PICKETT, 1983). Nella patata selvatica *Solanum berthaultii* HAWKES, i peli ghiandolari delle foglie secernono un beta-farnesene identico al ferormone d'allarme dell'afidio *Myzus persicae* SULZER. Questi omotteri sono dunque respinti dalla pianta, a distanza d'alcuni metri, ed i loro aggruppamenti ne sono dispersi. Batesianismo bipolare schematicamente simile a quello del sottosistema *Pas-siflora* con false uova/eliconini (Fig. 3) ma, a quanto pare, di gran lunga più efficace.

Il mimetismo aggressivo ha invece successo evolutivo nell'impollinazione più o meno selettiva (DAFNI, 1984). Nella categoria batesiana, esso comprende "delusioni" (*deceptions*) nutritive dalle piante miofile, che attraggono i ditteri simulando, soprattutto con odori, substrati adatti all'oviposizione, garantendo però ai prigio-

nieri nei perigoni conforto di temperatura, umidità, aerazione e luce (con le cosiddette “finestre” trasparenti nella trappola, incorniciate di scuro) e fornendo talvolta anche compensi di nettare. Oppure la pianta fornisce “delusioni sessuali”; casi ben noti quelli delle orchidee imenotteromorfe, che inducono pseudocopulazione nei visitatori maschi. La delusione sessuale è resa possibile dalla frequente proterandria degli impollinatori: l'eccesso di maschi, dovuto allo sfarfallamento tardivo delle femmine, facilita l'adescamento. Altre caratteristiche: dispersione dei fiori, coinvolgimento di specie d'impollinatori con luoghi di nidificazione non specializzati (*diffuse*), vicinanza del mimo al suolo, donde emergono sfarfallando le femmine dell'operatore gabbato... potenziano il verificarsi dell'entomogamia con pseudocopulazione.

Schemi di mimetismo “numerico” alla PASTEUR (1982) si registrano invece quando più piante, con fiori simili, profitano, con queste simiglianze d'aspetto, delle stesse specie, o gilde, d'impollinatori. È una partecipazione che incoraggia evolutivamente il mimetismo, favorendo il convergere di caratteristiche simili, ed eliminando i casi aberranti (DAFNI, cit.). È lecito, qui, pensare a “coevoluzione” fra i mimi.

Non si parlerà, però, di “coevoluzione” nel batesianismo vegetale delusivo: “l'adattamento si verifica interamente da parte del fiore... il risultato è uno sfruttamento unidirezionale dei pronubi... (che) non sembra sviluppare in questi alcuna specializzazione verso l'impollinazione delusiva” (DAFNI, cit.).

La relativa povertà dei casi di mimetismo vegetale, e la difficoltà di fornire prove e controlli sperimentali di essi, spiega l'attribuzione arbitraria, o parziale, al settore mimetico di fenomeni evolutivi di altro significato; ne vedremo esempi alle portate successive del “cenone”.

Ci sembra, comunque, che i mimetismi si meritino la qualifica di “piatto forte”. Ricerche moderne mettono in luce complessità e concatenazioni di fatti ecologico-evolutivi che solo tre decenni or sono venivano ignorate, o precotte entro schemi semplicistici. Genetica, ecologia, etologia, permettono oggi d'inserire i subsistemi mimetici in correlazioni più vaste e più aperte, coinvolgendo gran parte dei problemi dell'ecologia dinamica nei sistemi naturali.

3) I CONTORNI: MUTUALISMI

La simbiosi madreporica

È l'esempio di mutualismo più macroscopico nella biosfera, e più imponente geograficamente e paleontologicamente, documenta-

bile da 230 milioni d'anni, dal Trias (TRENCH, 1979; LAW & LEWIS, 1983).

Il simbiote interno, "inabitante", delle madreporè è stato inizialmente descritto come una "specie" unica (*Zooxanthella microadriatica* = *Symbiodinium microadriaticum* FREUDENTHAL) ma si tratta probabilmente di ceppi differenziati, specifici dai singoli taxa ospiti, gli esabitanti (BLANK & TRENCH, 1985). I mari tropicali non sono ricchi di nutrienti, se non in prossimità delle foci; anche per questo hanno acque tanto limpide. La povertà è accentuata in corrispondenza delle scogliere madreporiche, costituite in tratti poco profondi, con acque relativamente mosse e ben ossigenate per via fisica, calde, oltre i 20°C per tutto l'anno. Eppure in esse si sviluppa una biomassa animale ingente. Sopravvivenza e sviluppo delle madreporè si devono alla simbiosi gastrodermica con le peridiniali, che forniscono all'"esabitante" fino al 90% del suo fabbisogno trofico (BENSON, 1984; PORTER et alii, 1984; SMITH & DOUGLAS, 1987). Il resto, è attinto al poco seston disponibile nell'ambiente circostante. Si è dunque potuto affermare che la scogliera madreporica è un mondo vegetale, dove gli animali che la costituiscono funzionano "come piante" (PORTER et alii, cit.).

La xantella cede all'esabitante l'80% circa delle sostanze che sintetizza e, nelle specie con scheletro calcareo, contribuisce anche, sottraendo per la sua fotosintesi il CO₂ del catabolismo animale, ad alcalinizzare l'ambiente interno della madrepora, favorendo la precipitazione del calcio negli scheletri sotto forma carbonatica insolubile.

L'inabitante, la cui struttura si semplifica quando è simbiote, è protetto dalla madrepora, si trova di rado libero in mare e, se libero, è men produttivo (TRENCH, cit.). L'esabitante gli fornisce nutrienti, col suo catabolismo azotato e fosfato, e ne è rifornito a sua volta, oltre che di zuccheri e di glicerolo, di aminoacidi semplici, con destinazione plastica ed energetica.

Il *Symbiodinium* è presente anche in altri organismi delle scogliere madreporiche, come nei foraminiferi giganti (*Marginopora* sp.) e nei grandi bivalvi del genere *Tridacna* (FITT & TRENCH, 1981; TRENCH & alii, 1981) nei quali è intercellulare, nei seni emolinfatici dei sifoni ipertrofizzati, anziché intracellulare, come nelle madreporè. La trasmissione dell'infezione algale può talora avvenire nell'uovo stesso (sistema chiuso) ma più spesso ha luogo *ex novo* (TRENCH, 1979; LAW & LEWIS, 1983) secondo un sistema aperto. In *Tridacna*, è il veliger che raccoglie la xantella, e si mette così in grado di sopravvivere in un ambiente troficamente poverissimo, anche in acqua di mare filtrata, valendosi come unica fonte energetica dell'attività dell'inabitante. Tuttavia, sotto stress, gli esabitan-

ti possono espellere le xantelle; possono anche ingerirle come nutrimento, regolando con la digestione il numero eccessivo delle alghe. Inoltre, non tutte le fasi di crescita delle madrepori dipendono direttamente dalle xantelle. I tratti più giovani, in accrescimento attivo, ne rimangono per un certo tempo sgombri.

Qui si ha a che fare con un nucleo cenonico "durissimo", paragonabile ai licheni, ai numerosi batteri nella flora intestinale degli animali (indispensabili a livello grandioso per gli erbivori, non essendo l'organismo animale dotato di enzimi cellulolitici propri) od alle simbiosi fra batteri del ciclo dello zolfo e metazoi di profondità, che, nelle "oasi" oceaniche recentemente scoperte (LAUBIER, 1986) rendono possibile la vita di grossi animali entro un quadro ecologico apparentemente assurdo (KARL et alii, 1980; JONES, 1981; CAVANAGH, 1983; JANNASCH & TAILOR, 1984; SMITH & DOUGLAS, cit.).

Il "cenone" madreporico si apre col passaggio da una generazione all'altra degli esabitanti, che potenzialmente riconsegna le xantelle a vita libera, quindi a tutt'altra rete trofica. Si apre però anche a più vaste prospettive cenotiche con la produzione di quello che è stato chiamato un "latte primordiale". Gli essudati mucosi delle madrepori, che invischiano, alla superficie viva della massa di antozoi, microrganismi diversi, contengono, accanto ai mucoprotidi, anche grassi e cere ("*coral waxes*") che l'esabite sintetizza partendo da acidi grassi forniti dalle xantelle. Queste, a loro volta, li formano dagli acetati che madrepori e bivalvi producono, come composti subterminali del loro catabolismo. Il "latte primordiale" è "succhiato" da vari animali di piccola mole, pesci ed invertebrati, che frequentano la barriera madreporica.

Sotto l'aspetto evolutivo, il grande problema di questo intimo subsistema è costituito dal passo ben diverso che, in apparenza, l'evoluzione ha seguito negli in- e negli esabitanti. Questi, dai tempi in cui la simbiosi mutualistica s'è stabilita, si sono notevolmente evoluti, mentre centinaia di milioni d'anni non sembrano aver gran che influito sulla peridiniale. Il riconoscimento di più ceppi di *Symbiodinium*, (BLANK & TRENCH, 1985) e la diversa valutazione delle tracce fossili in animali facilmente conservabili a confronto di alghe unicellulari, può correggere l'apparente gigantesca sproporzione. Tuttavia una più contenuta variabilità è tipica negli inabitanti (LAW & LEWIS, 1983): questi vivono infatti in ambienti molto più monotoni ed ecologicamente tamponati. Meno convincente appare l'ipotesi di zooxantelle evolutivamente inerti in quanto poco sollecitate a modificarsi da una pretesa scarsa sensibilità immunitaria degli invertebrati marini. Non parrebbe comunque questo un caso di autentica "coevoluzione" se non si vogliono accettare i modelli, brillanti ma teoricamente un po' rischiosi, di LAW &

KOPTUR (1986) secondo i quali mutualismi non strettamente specifici sarebbero il risultato, qui di rapporti interspecifici recenti e transitori, là però di lunghe storie biologiche comuni fra mutualisti: frutto quest'ultimo di un'evoluzione selettiva conseguente a giuoco competitivo fra i diversi fenotipi in taxa coagenti per schiere o gilde formate da specie ecologicamente analoghe.

MIRMECOFILIA

Se i mutualismi “à la lichen” non forniscono un materiale tipico per lo studio dei fenomeni coevolutivi in ecologia, con la mirmecofilia, rapporti fra piante e formiche, si entra nel vivo del problema. Le relazioni “mirmecofitiche” riguardano (HUXLEY, 1980) difesa ed apporti nutritivi da parte delle formiche, offerte trofiche e di protezione passiva da parte delle piante. La difesa con “guardie del corpo combattive” è ipotesi già antica, risalente al nostro DELPINO (BENTLEY, 1977). Le formiche difenderebbero le piante in cui vivono (entro domazi più o meno trasformati) e cui attingono nettare, particolarmente da nettari extrafloriali, ed altre risorse nutritive, soprattutto da frutti. Contro questa ipotesi si leva un'interpretazione “fisiologica”: la pianta sviluppa questi nettari come necessari al proprio metabolismo, e l'occorrenza di formiche e di altri possibili sfruttatori dei liquidi zuccherini extrafloriali è un accidente di scarsa importanza per la vita vegetale, non un risultato adattativo dell'evoluzione. Perdura l'antitesi fra “protezionisti” e “sfruttamentisti” (*exploitationists*); ma alcuni dati sperimentali (BENTLEY, cit.) confermano, in luoghi ben frequentati da formiche, la difesa operata dagli imenotteri contro insetti erbivori a favore delle piante che sono, naturalmente o per aggiunte sperimentali di zuccheri, particolarmente “dolci” e forniscono quindi un'apprezzata tavola imbandita per le formiche. In qualche caso l'intervento delle guardie del corpo è “richiesto” solo temporaneamente, in fasi critiche della fisiologia vegetale. Ma la stessa distribuzione geografica ed ambientale dei nettari extrafloriali (che mancano nelle località troppo umide, o troppo aride, o troppo fredde, comunque tipicamente poco frequentate da formiche) sembra confermare l'efficacia degli scambi energetici fra piante e formiche.

L'apporto trofico delle formiche alle piante entro le quali, o presso le quali, costituiscono i loro formicai è a sua volta documentato da molti dati in natura e sperimentali: nel caso delle epifite mirmecofile, l'apporto trofico è indispensabile per piante che tipicamente vivano in ambienti poveri.

Nelle rubiacee epifite il maggior vantaggio sembra spettare

alla pianta, che assorbe dal formicaio costituitosi all'interno di un fusto, già percorso da gallerie e cavità, il materiale - soprattutto azotato - risultante dal catabolismo delle formiche e da resti dei loro alimenti (HUXLEY, cit.). L'eventuale spinescenza (in *Myrmecodia*) potrebbe inoltre valere come deterrente per grossi animali mirmecofagi (Fig. 4).

Il caso delle "formiche giardiniere" ha suscitato molti più dubbi interpretativi, ma sembra innegabile in qualche caso (KLEINFELDT, 1978). *Crematogaster longispina*, piccola e poco aggressiva formica nera cartonaria, raccoglie con cura i semi di una liana epifita, la gesneriacea *Codonanthe crassifolia* Focke e li trasporta nei suoi ripari di "cartone" che offrono alla pianta un "terriccio da vasi" (*potting soil*). La pianta ricopre i piccoli nidi della formica e garantisce ad essa, con flusso abbondante di nettare, florale ed extraflorale, e con la polpa delle bacche, un costante rifornimento energetico: il nettare, o direttamente attinto dalla pianta, o "munto" ad omotteri che sulla pianta vivono, costituisce una buona metà del bottino delle operaie. Risultati vantaggiosi secondari riguardano, per la pianta, un possibile contributo all'impollinazione, che non va però lontano; per la formica, un irrobustimento delle strutture di cartone con le radici della liana epifita. La scarsa aggressività della formica, e la lontananza dei nettari extraflorali dalle foglie non garantiscono invece a *Codonanthe* efficaci "guardie del corpo" mirmecologiche.

La convivenza *Crematogaster/Codonanthe* è stata studiata in una piantagione costaricana. Dalla Malesia viene un caso più complesso e, finora, poco noto. Si tratta di un sistema triplice: albero soggetto/pianta epifita/formica, anche qui una *Crematogaster*. L'albero che accoglie nel suo tronco, trasformato da gallerie e cavità, un unico, grande formicaio, sembra essere necessario alle formiche (WEIR & KIEW, 1986). L'epifita (alcune specie di asclepiadacee del genere *Dischidia*) no. Il *Leptospermum* ospita le formiche al suo interno, offrendo loro protezione, riparo, superficie su cui foraggiare, accesso al sole sopra la volta forestale, che la sua chioma raggiunge, quindi condizioni energeticamente migliori per l'allevamento della prole. La formica ripulisce dalle epifite - rispetta però *Dischidia* - la corteccia, garantendo l'albero dai pericoli del sovrappeso e dall'attacco di organismi patogeni igrofilo. Difende anche le foglie forse, ma debolmente; data la scarsa aggressività delle *Crematogaster*. Tuttavia l'attività della formica esclude l'ingresso nelle cavità del tronco di organismi xilofagi e putrefattori, ed accumula prodotti azotati e fosfati riciclando anche in parte i nutrienti. Le *Dischidia* non sembrano contare molto sugli eleofori dei loro semi, che sono papposi e quindi anemocori. Si difendono probabilmente

dalle operazioni di ripulitura producendo sostanze accette alle formiche. Il vantaggio sostanziale sta anche per esse, come per le rubiacee epifite, nell'assorbimento delle sostanze nutritive accumulate o prodotte dalle formiche; qui, però, dalle cavità dell'ospite, non dalle proprie, ed, in certe specie, da detriti accumulati sotto foglie cupoliformi. Per lo sfruttamento delle acque percolanti lungo i tronchi, apportatrici di nutrienti, c'è ovviamente competizione fra il soggetto e l'epifita, che ne trattiene una parte impedendone l'arrivo alle radici della mirtacea ospite. La presenza dell'epifita è vista come l'intervento di un commensale e di un decompositore, sfruttatore del mutualismo *Leptospermum*/*Crematogaster*. Le *Dischidia* non sono, dunque, tipiche mirmecofite.

La vera mirmecofita è l'albero. Le asclepiadacee non restituiscono alcun beneficio alle formiche; queste possono forse contribuire ad impollinarne i piccoli fiori; ma i pollinî si fissano soprattutto su apoidei; l'eventuale mirmecocoria sarebbe un'acquisizione recente. Tuttavia, sopra la vera *antplant*, alcune specie di *Dischidia* non si trovano mai in assenza di *Crematogaster*.

A questi casi si può aggiungere il mutualismo "obbligato" fra *Acacia cornigera* Wild Wild. e *Pseudomyrmex ferruginea*. La mimosaacea fornisce domazi, nettari extraflorali e proteine dei corpi beltiani. La formica, aggressiva, protegge la pianta contro erbivori e competitori sgombrandone la superficie da epifite grandi e piccole. Ma se casi come questi sono presi in esame nella sintesi del BEATTIE (1985) egli ritiene però che i "benefici mutualistici restino una questione di probabilità". E rileva come il mutualismo avvenga in seguito a stress, fisici e biologici, e la cooperazione quindi si stabilisca fra specie con prospettive di sopravvivenza che sarebbero esigue quando esse tentano di far da sé (*trying to make it on their own*). La pianta riceve contributi trofici e difesa dalle formiche, ma per queste occorrono compensi abbondanti e facilmente accessibili. D'altro canto, si ha in ritorno un'aumentata idoneità della pianta che li produce. Ma l'evoluzione di nettari extraflorali non ha come conseguenza obbligata l'intervento di formiche protettrici; possono invece intervenire organismi sfruttatori che conducano a perdite secche. In questo secondo caso, tuttavia, le mutazioni produttrici di nettari scompariranno. L'adattamento mutualistico delle formiche può non aver richiesto molto all'evoluzione; di solito le formiche sono generaliste ed eurifaghe; l'attenzione a piante in seguito "protette" può essere stata inizialmente attratta dalla presenza di erbivori (prede o mutualisti melliferi, per esempio, degli imenotteri) e successivamente incoraggiata dallo sviluppo di compensi vegetali.

In California, due specie di vecchia non indigene sono state prontamente protette da *Iridomyrmex humilis*, a sua volta specie

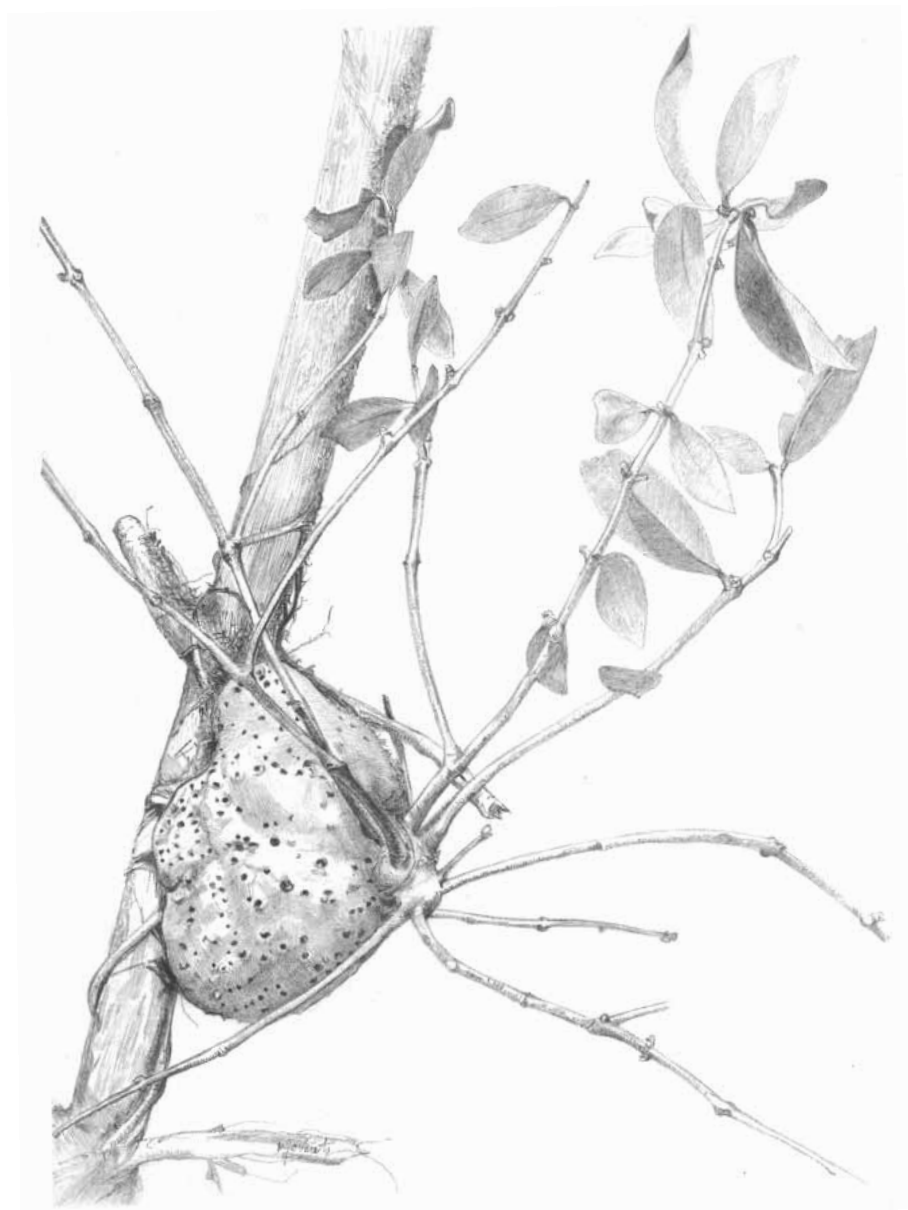


Fig. 4. *Hydnophytum* sp., rubiaceae mirmecofita della Nuova Guinea. Laing Island (Bogia, prov. Madang) luglio 1986. M. GOVAERTS del.

forestiera e senza esperienza precedente su queste due papilionacee.

Oppure le formiche possono essere state attratte da omotteri, sfruttatori della pianta per i loro prodotti zuccherini, scatenando per questa un cortocircuito con produzione di nettari e con gare competitive pianta/omottero per rifornire le formiche. O le piante potrebbero aver formato sostanze attraenti per le formiche come rimedio a lesioni da erbivori. I domazi sono preesistenti all'arrivo delle formiche, che si limitano a modificarli. Il caso *Acacia/Iridomyrmex* può essere considerato coevolutivo se coevoluzione si considera "l'effetto selettivo congiunto su caratteri di taxa interagenti, basato su variazioni ereditabili di tali caratteri".

Però i mutualismi formica/pianta sono quasi tutti facoltativi. Le principali caratteristiche delle specie mutualistiche con le acacie sarebbero aggressività verso gli intrusi, tosatura della vegetazione sopra e attorno all'albero ospite, alta densità di operaie per unità di superficie della pianta, forse poliginia (più regine per formicaio) e attività continua sulle 24 ore; ma taluni di questi caratteri sono comuni anche a specie non mutualistiche. La maggior parte dei mutualismi ha carattere facoltativo e diffuso: non coinvolge, cioè, in modo obbligatorio soltanto una coppia di specie ben definite, ma si basa sull'intervento di più specie di formiche nella difesa della pianta (KOPTUR, 1984; SCHEMSKE, 1982) con opportunismi sostitutivi determinati da situazioni locali.

Di una reciprocità selettiva nelle formiche non ci sono molte prove. Per quanto gli effetti del mutualismo siano importanti, per quanto le formiche possano richiedere i prodotti nutritivi che le mirmecofite forniscono (ma, spesso, il nettare extraflorale è sottoutilizzato) più che di coevoluzione si può parlare di selezione direzionale.

Le formiche sfruttano le risorse vegetali, soprattutto in condizioni critiche od in momenti fisiologici particolari (riproduzione). Per le piante, i servigi delle formiche, sia assicurati in modo continuo, sia forniti come risposta ciclica, sono, in tutto il mondo ed in molti casi, cruciali.

GIVNISH et alii (1984) stabiliscono infatti un parallelo fra carnivorismo e mirmecotrofia, riconoscendo, in entrambi i risultati evolutivi vegetali, adattamenti delle piante ad ambienti insufficientemente ricchi di nutrienti minerali. Il carnivorismo richiede, però, siti ben illuminati ed almeno temporaneamente ricchi d'acqua, nei quali l'apporto animale di azoto e di fosforo è bene sfruttato da una vigorosa fotosintesi. La mirmecotrofia delle epifite può invece anche svolgersi in presenza di fattori abiotici meno ottimali, per esempio nel sottobosco o in posizioni soggette a disidratazioni an-

che marcate; può però a volte contare su una difesa dei mutualisti, particolarmente apprezzabile proprio in questi ultimi contesti ambientali, dove la produzione di tessuti clorofilliani ha un costo maggiore. È comunque la disponibilità di acqua, sia destinata alle trappole degli ascidi, sia alla secrezione digestiva, che condiziona l'evoluzione verso il carnivorismo. Due soluzioni diverse ad un analogo problema trofico, viste come una rivalsa, e un'inversione, seppure molto parziali, dell'abituale modello di dipendenza trofica degli animali dalle piante (THOMPSON, 1981).

Altre relazioni tra formiche e piante si considerano meno "coevolutive", rientrando in schemi più generali per l'entomofauna, come l'impollinazione mirmecofila e la disseminazione operata da formiche. Quest'ultima può avere un'importanza rilevante in regioni aride e troficamente povere, come nel sud dell'Australia, su chenopodiacee. Le formiche trasportano i semi ai loro formicai, dove provvedono a distaccarne i corpi nutritizi (detti eleosomi, termine tuttavia ambiguo perchè non sempre contengono alte percentuali di oli e di grassi). Il seme trova buone prospettive d'attecchimento tra i rifiuti del formicaio (DAVIDSON & MORTON, 1981). In altre regioni aride, il trasporto dei semi può essere parziale, se il corpo nutritizio se ne distacca precocemente, ma l'azione delle formiche è comunque utile, perchè sottrae i semi alla predazione di piccoli rodenti, che foraggiano sotto le piante madri ma non in luoghi più aperti (O'DOWD & HAY, 1980). La mirmecocoria è probabilmente molto diffusa, anche in ambienti sempre troficamente poveri, ma climaticamente temperati (BEATTIE & CULVER, 1981). La gilda delle piante mirmecocore, in questi casi, appare rinsaldata da altre comuni caratteristiche ecologiche, per esempio da simili richieste d'intensità luminosa.

Gli Autori che si occupano di mirmecocoria sottolineano il generalismo delle disseminatrici, salvaguardia contro possibili eterogeneità spaziali e temporali. Esse derivano evolutivamente da granivore, dalla cui predazione la diaspora mirmecocora, pagato il compenso del trasporto col corpo nutritizio, tenero e di facile distacco, difende il seme, troficamente molto più ricco, con tegumenti ispessiti e rugosi che ne scoraggiano l'attacco.

Si può definire "mirmecofilia", quasi in parallelismo con la vegetale, la particolare interazione che lega i bruchi di licenidi, la grande famiglia di ropolaceri, alle formiche (ATSATT, 1981-a). Come i coccidi, gli afidi, i membracidi, i licenidi comprendono, in sei delle loro dieci sottofamiglie, specie associate alle formiche, che possono proteggerle da nemici e parassitoidi (PIERCE & MEAD, 1981) curarle, nutrirle, ospitarle fino all'incrisalidamento, e non ne disturbano le

uova. Si possono avere diversi gradi d'intimità in queste interrelazioni. Schematicamente, i due estremi sono rappresentati da un lato da convivenze specialistiche, su piante sovente legnose di tarda successione, frequentate tipicamente da formiche (per esempio, in quanto sede di popolazioni di afidi melliferi). Qui i bruchi di licenidi sono commensali delle formiche, ne sono vigorosamente difesi, sono perciò anche appariscenti. I compensi che i bruchi versano alle formiche possono essere ridotti, appunto perchè si tratta di siti che le "guardie" già frequentano. In questi casi, conta più la presenza di formiche che non l'appetibilità della pianta ospite, e le immagini di licenidi pronte all'ovodeposizione possono trascurare specie vegetali potenzialmente più produttive per lo sviluppo larvale, se queste non sono frequentate da formiche (ATSATT, 1981-b).

All'altro estremo del ventaglio di comportamenti mirmecofili, stanno specie generalistiche, insediate su piante di precoce successione, su erbe o su parti efimere di piante persistenti: foglie, fiori, gemme. La convivenza con le formiche è di tipo opportunistico: i bruchi si proteggono perciò anche con mezzi propri, cripsi, mimesi, contro i predatori visivi. I siti frequentati non sono tipicamente siti da formiche, per cui queste debbono essere attratte con la ricompensa di secrezioni zuccherine fornite da ghiandole dorsali delle larve. Queste funzionano allora come "nettari animali", un po' come afidi giganteschi ("king-size": ATSATT, 1981-a). Ci si può chiedere se questi compensi per le guardie del corpo siano effettivi, dal punto di vista trofico, o siano davvero semplici "zuccherini": in tal caso, si tratterebbe di una sorta di mimetismo imitativo degli omotteri nettariiferi (PIERCE & MEAD, 1981). Appare certo che, nel primo caso, la ricerca di siti tipicamente frequentati da formiche premia sulla ricerca di piante troficamente più efficaci da parte delle immagini di licenidi durante la fase di pre-oviposizione, e può costituire un robusto fattore evolutivo di specializzazione su piante ospiti, prevalente sul chimismo di queste.

Anche la nostra fauna comprende licenidi mirmecofili: *Maculinea arion* L. ha bruchi inizialmente vegetariani (su fiori di timo, criptici con la tinta rosea di questi). Dopo la seconda muta, le larve si lasciano cadere al suolo: le raccolgono *Myrmica* che, in cambio delle secrezioni melose, offrono ai bruchi parte delle loro larve.

Il quarto stadio della comunissima farfallina azzurra *Polyommatus icarus* (Rott.) si comporta anch'esso da mirmecofilo.

La mirmecofilia sarebbe responsabile — anche quando non sia praticamente indispensabile alla sopravvivenza dei licenidi, come nel caso studiato da PIERCE & EASTAL (1986) — di un'evoluzione trofica delle farfalle verso piante energeticamente più ricche come fonti d'alimento. Leguminose, altre piante con simbionti procarioti-

ci azotofissatori, e vischi - perchè questi ultimi, anche nelle stagioni sfavorevoli, hanno un tenore d'azoto più elevato che i loro ospiti - sarebbero preferite dai licenidi i cui bruchi debbono provvedere, non soltanto alle proprie necessità metaboliche, ma anche alla produzione dei compensi per le formiche (PIERCE, 1985).

Qui il subsistema mirmecofilo è centrato sulla protezione dei bruchi, quindi sui danni che questi apportano alla pianta, commensali tra l'altro, nella mirmecofilia stretta, di omotteri già di per sé dannosi. In queste condizioni, la pianta si trova pertanto ad essere necessariamente mirmecofoba: le formiche sono "amici dei nemici" per essa (v. punto successivo).

L'intervento sfavorevole dei bruchi di licenidi nei riguardi della pianta ospite può avvenire contemporaneamente in modo diretto ed indiretto. La presenza di bruchi del genere *Archopala* disturba ("parassita": MASCHWITZ & alii, 1984) il subsistema *Crematogaster/omotteri/Macaraganga* (euforbiacea indopacifica). In Malesia, la pianta offre domazi alle formiche negli internodi dei suoi rami, ove esse curano coccidi melliferi. Offre inoltre corpi fruttiferi fogliari, e ne ottiene protezione contro gli erbivori. Ma, fra i nemici da espellere, *Crematogaster* non annovera i bruchi del grande genere *Archopala* già protetti contro predatori visivi da camuffamento omocromo con le foglie dell'euforbiacea. I "guardiani" si lasciano "corrompere" da offerte zuccherine degli organi mirmecofili del licenide, offerte in realtà modeste. Pertanto difendono il predatore da competitori e nemici, permettendogli di nutrirsi delle foglie di *Macaraganga*, e danneggiano così al tempo stesso la pianta ospite e gli omotteri che se ne nutrono. L'ospite se la cava per lo scarso numero di uova deposte dalle imagini di *Archopala*, che con *Macaraganga* ha rapporti trofici specie-specifici.

Sarebbero invece di tipo sostanzialmente generalistico in entrambi i gruppi d'insetti, almeno su base regionale ed entro taxa abbastanza comprensivi, i rapporti fra formiche e licenidi obbligatoriamente, o prevalentemente, afitofagi allo stato larvale (COTTRELL, 1984). Il legame evolutivo con le formiche è fondamentale per queste specie: nel vasto mondo dei lepidotteri, che alla grande varietà di forme e tipi di vita imaginali contrappongono un trofismo monotono nei bruchi, vegetariani, in massima parte legati alle dicotiledoni, solo i licenidi offrono esempi di afitofagia necessaria, con specie carnivore o legate a rigurgiti animali. Le farfalle adulte, che si preparano ad ovodeporre o pasteggiano con le formiche, si proteggono con particolari comportamenti; in un caso (DEVRIES, 1984) sarebbero commensali con gl'imenotteri sulla linfa sgorgante da ferite inflitte all'ospite dalle loro stesse larve. Nelle specie carnivore, ospiti dei formicai, i bruchi si proteggono con

adattamenti morfologici (tegumenti duri e repulsivi); funzionali (secrezione di involucri protettivi, particolari movimenti) e biochimici (mimesi di trofobionti, secrezione di sostanze calmanti (COTTRELL, cit.).

Sono noti anche coleotteri mirmecofili, che, come i licenidi, vivono e compiono la metamorfosi entro i formicai; per poi tornare, dopo lo sfarfallamento ed il volo nuziale, ai nidi degli stessi anfitrioni o d'altre specie di formiche: così *Myrmecodius* (VANDER MEER & WOJCIK, 1982). Le larve sono nutrite dalle formiche per trofallassi, oppure predano sull'anfitrione, o ne sfruttano, come decompositori carognari, residui di pasti e bottini. *Myrmecodius* è tollerato dalle formiche perchè presenta un passaporto odoroso (idrocarburi cuticolari) rilasciato dalle formiche stesse. Siamo in presenza di un batesianismo chimico, che si sviluppa però in più giorni di presenza del coleottero nei formicai; durante questo periodo iniziale, *Myrmecodius* deve difendersi dagli attacchi degli anfitrioni, mentre ne acquisisce l'odore: della specie e del formicaio. Si comporterebbero in modo analogo coleotteri termitofili (*Trichopsenius*) nei riguardi degli isotteri ospitanti.

Potrebbero rientrare, in senso lato, nella categoria dei mirmecotrofismi anche i particolari rapporti che, nelle pluviisilve neotropicali, si stabiliscono fra le formiche amazzoni e gli uccelli insettivori che seguono ed accompagnano le scorriere degli eserciti di quelle. Mentre le larve di formiche sono molto appetite dagli uccelli predatori (e pertanto trasportate sovente di notte dalle operaie) le immagini lo sono ben poco. Ma le razzie della amazzoni "levano" al loro passaggio molti altri insetti: di questi gli uccelli si cibano, come pure di specie commensali delle formiche, o mimi mirmecomorfi che le accompagnano (WILLIS & ONIKI, 1978).

MUTUALISMI INDIRETTI

Modelli mutualistici "cenonici", inseribili direttamente in una visione olistico-trofica degli ecosistemi, si possono trarre dalle relazioni interspecifiche, articolate sui tre livelli trofici pianta/erbivoro/predatore o parassitoide di questo (PRICE et alii, 1980). Per erbivoro, qui, s'intende, solitamente, insetto, e la triade rappresenta concretamente i tre livelli di produttore, consumatore erbivoro, consumatore carnivoro. Le relazioni che si stabiliscono fra essi sono di "mutualismo lasso" (BOUCHER et alii, 1982: "nemici dei nemici"). La pianta non uccide con prodotti tossici l'erbivoro, ma tende a menomarlo. Come nel mimetismo batesiano, la morte dell'operatore renderebbe inutile l'intervento di un nemico del terzo livello, in

un sistema che il PASTEUR (1982) chiamerebbe anche qui "disgiunto". D'altra parte, alcune difese della pianta possono nuocere anche ai nemici degli erbivori, stemperando l'efficacia del mutualismo. Dati recenti, anche sperimentali (WRATTEN et alii, 1988; GIBBERD et alii, 1988) rivalutano il duello pianta/erbivoro. All'attacco degli erbivori nei suoi tessuti, la pianta reagisce con modificazioni biochimiche che ne riducono localmente l'appetibilità. Alla larva si prospetta una scelta fra due malinconiche alternative: allontanarsi alla ricerca di un cibo migliore, spendendo negli spostamenti tempo e fatica, oppure adattarsi ad un nutrimento sempre più scadente ed energeticamente scarso, subendo rallentamenti nello sviluppo: nei due casi, si può arrivare alla morte.

L'allontanarsi da foglie già parzialmente brucate può tuttavia assumere per gli erbivori un significato protettivo contro l'attacco da predatori a vista, "amici delle piante" nella solita prospettiva indiretta. Mentre bruchi inappetibili, perchè tossici, molto pelosi, con spinescenze... foraggiano notte e giorno, e rimangono sul posto consumando interamente le foglie, bruchi appetibili agli uccelli restringono la loro attività alla notte, più fredda e più breve, in primavera, del dì, pertanto energeticamente meno conveniente. Nelle ore di luce si nascondono sotto foglie intatte, o recidono completamente foglie in parte intaccate, o si allontanano da esse: vari modi per eliminare possibili elementi di riferimento per il predatore, rilevatori d'una presenza locale di erbivori (HEINRICH, 1979). Ma anche modi per ritagliarsi una fetta di foglia che, distaccata per tempo dalla pianta madre, non subirà la controffensiva biochimica di questa. L'erbivoro provvede poi con calma a nutrirsi sul frammento, rimasto, così, appetibile (CARROL & HOFFMAN, 1980).

Il problema dei predatori visivi dev'essere evidentemente affrontato pure dagli insetti del terzo livello trofico, che evolvono anch'essi, in risposta, adattamenti comportamentali (riposo diurno, ricerca di luoghi appartati, deambulazione lenta, cadute volontarie della vegetazione...) e morfologici. Questi ultimi, nelle larve dei ditteri sirfidi, afidiofaghe, vanno da semplici omocromie a disegni disruptivi, che confondono le linee del corpo, per giungere ad una sorta di batesianismo bipolare, in larve mime di escrementi di uccelli (ROTHERAY, 1986).

Ma anche gli uccelli (però frugivori) possono funzionare da "nemici dei nemici" e proteggere la pianta nella delicata fase della predazione su frutti maturi da parte di insetti, i quali, distruggendo o menomando frutti e semi, non soltanto compromettono la sopravvivenza della specie, ma anche l'intervento degli stessi disseminatori, attratti o respinti dalla qualità del pericarpo (HERRERA, 1984).

L'autodifesa biochimica delle foglie ha forse dato luogo a generalizzazioni eccessive e ad abusi d'interpretazione (FOWER & LAWTON, 1985). Tuttavia i documenti sperimentali di talune correlazioni sono solidi (WRATTEN et alii, 1984; EDWARDS & WRATTEN, 1985, EDWARDS et alii, 1986; SILKSTONE, 1987; GIBBERT et alii, 1988). Si è anche proposta una differenza, nelle difese contro gli erbivori, fra due grandi categorie di piante. Da un lato piante "non appariscenti", di alta produttività, dotate di difese inducibili dall'erbivorismo, facoltative, occasionali, e "qualitative", cioè energeticamente meno costose. Dall'altro piante appariscenti di lenta crescita, tolleranti degli stress, con difese costituzionali, "quantitative", energeticamente care, come tannini e resine (EDWARDS & WRATTEN, 1985). Esempio, la secrezione di gomma nelle prunoidee. È una reazione comune alle più diverse cause patologiche, dai traumi alle infezioni ed a vari agenti chimici. Ma può essere una risposta generica adattata a casi molto specifici: il ciliegio nero americano (*Prunus serotina* L.) si difende dalla locale cicala (*Magicicada spp.*) secernendo gomma sulla ferita inflitta dall'omottero per depositarvi le uova, di cui riduce la percentuale di schiusura. In questo modo la pianta abbassa la probabilità di danno alle radici per molti anni, perchè lo sviluppo delle neanidi richiede 13 anni nel sud, e 17 nel nord dell'area distributiva della cicala. "Questo non implica necessariamente che la secrezione di gomma si sia evoluta in risposta all'oviposizione della cicala... può rappresentare però il risultato selettivo di applicazione di una risposta già presente ad uno dei molti stress subiti dalla pianta" (KARBAN, 1983).

Il mutualismo indiretto col terzo livello rimane sullo sfondo di queste difese dirette. Anche se le risorse vegetali siano generalmente così abbondanti, specialmente nelle parti verdi, da far sorgere dubbi sull'efficacia di una selezione competitiva nei rapporti pianta/insetto, e far meditare sulla rarità di vere relazioni coevolutive (LAWTON & STRONG, 1981) le risorse stesse si traducono realmente in "tetti", anche piuttosto bassi, talvolta, di potenzialità effettive. Il concetto di "coevoluzione" diventa meno preciso e meno costrittivo, trascende in visioni sinecologiche d'interazioni trofiche e selettive per popolazioni, gilde, comunità, finora forse insufficientemente apprezzate. Esso resta accettabile ai nastri di partenza interpretativi, non nella dinamica di corsie obbligate.

Dov'è effettivo, il modello di mutualismo indiretto a tre livelli offre "nuclei duri" la cui importanza pratica non ha bisogno di sottolineature. Sul sistema tripartito si basano i metodi correnti di controllo biologico: incoraggiamento del secondo livello, contro il terzo, nel diserbo biologico; incoraggiamento del terzo, a scapito del secondo, nella lotta contro gl'insetti nocivi. Si tratta, comunque, di

nuclei duri facili ad ammorbidirsi. Almeno al primo ed al secondo livello trofico, si riscontrano aperture, anche molto ampie, ad interventi multispecifici. Gli erbivori monofagi sono relativamente poco numerosi, e poche le piante attaccate da una sola specie di erbivori, soprattutto in ambienti non ecologicamente estremi nei quali, invece, la selezione naturale (PRICE et alii, cit.) abbia dato luogo a relazioni interspecifiche esclusive, basate su chimismi particolari della pianta, a causa di una durezza selettiva che riduca il numero di predatori e parassitoidi, nel quadro di una riduzione generale della diversità specifica.

Altre aperture del subsistema, verso equilibri imprevedibili, si riconoscono nelle modificazioni delle associazioni vegetali, dovute a cause differenti, e tradotte nella presenza di specie che esaltino, o viceversa debilitino, le difese della pianta considerata; in modificazioni del quadro chimico-fisico locale, con analoghe conseguenze; nell'introduzione di specie nuove. Queste ultime possono, da un lato variare la portata d'azione dei livelli 2) e 3), nel possibile sopraggiungere di elementi con valenza ecologica simile, a condividere il rischio delle specie preesistenti; dall'altro, recare direttamente con sé erbivori che, almeno per un certo tempo, non siano suscettibili all'azione dei predatori del posto; o invece nemici degli erbivori più micidiali dei locali, e, quindi, più fattivi difensori delle piante. Ne risultano vanificazioni del controllo biologico, perchè vengono favoriti, in un caso gli erbivori dannosi, nell'altro le piante infestanti.

L'intervento di un quarto livello nel gioco dei "nemici dei nemici" non è così schematico nelle conseguenze. Le formiche *Iridomyrmex* predano larve di cavolaia (JONES, 1987). Esse non discriminano fra i bruchi sani e bruchi infestati da un braconide parassitoide. Nel primo caso, si inseriscono al terzo livello, e proteggono le crocifere; nel secondo, si comportano da ipercarnivori, e proteggono le cavolaie, danneggiando indirettamente la pianta, cioè "alleandosi" ai suoi nemici. I parassitoidi, a differenza dei veri parassiti, non trovano nella predazione da parte d'ipercarnivori un mezzo di diffusione, nell'organismo di questi; ma soccombono. La predazione da parte delle formiche non ha effetti cumulativi con quella operata dai braconidi.

Gli erbivori possono reagire all'infestazione da parassitoidi lottando indirettamente contro questi con una reazione non comune e discussa (STAMP, 1981). Si tratta del cosiddetto "suicidio" delle larve infestate, che si comportano in modo diverso dalle congeneri sane, esponendosi ad una predazione preferenziale da parte dei vertebrati; od all'attacco preferenziale da iperparassitoidi (FRITZ, 1982). Gli individui infestati sono comunque condannati a morte,

pertanto il costo dell'operazione è nullo per essi; ma è vantaggioso ai congeneri sani perchè contribuisce a ridurre la pressione dei parassitoidi (SMITH TRAIL, 1980). Tuttavia in qualche caso non è l'esposizione più vistosa all'attacco che conta; sono le differenze microclimatiche che una distribuzione differenziale fra infestati e sani comporta, che influenzano l'iperparassitismo (STAMP cit.). Una valutazione quantitativa della predazione vertebrata è più difficile. Essa può rivelarsi significativa forse più a causa della differente mobilità delle prede - le infestate si muovono meno, si spostano più lentamente, o restano immobili - che di forme e colori differenziali. Nel caso però di larve appetibili, il comportamento "suicida" degli individui infestati può ritorcersi contro tutta la specie erbivora, innescando un apprendimento utile al predatore. Se la larva è inappetibile, il "suicidio" mette in gioco un potenziale alleato degli erbivori, non per l'individuo, ma per la specie: si introduce anche qui, nei riguardi del parassitoide-carnivoro, un quarto livello trofico costituito appunto da predatori inesperti e da iperparassitoidi. L'influenza dei parassitoidi sugli ospiti è, d'altronde, molteplice e complicata (VINSON & IWANTSCH, 1980).

L'interferenza di varie categorie di "nemici dei nemici" può essere ancora più complessa, e condurre a risultati incerti. Nel Maryland, la robinia (*Robinia pseudocacia* L.) è defoliata da crisomelidi minatori ed intaccata nella circolazione della linfa dall'omottero membracide *Vanduzeeae arquata* (Say). Questo è protetto da *Formica subsericea* (Say), che, quindi, danneggia indirettamente la pianta. La formica, però, allontana dalle robinie gli altri insetti, e quindi eserciterebbe un'azione benefica, e, in effetti, riduce il carico di uova e larve del crisomelide. Ma scaccia dai rami che frequenta, per attingere le secrezioni zuccherine dell'omottero, anche un'emittero nabide, che è un importante predatore delle larve del crisomelide, e quindi indirettamente protegge anche questo. Come risultato, l'intervento delle formiche non apporta né sensibili vantaggi, né apprezzabili svantaggi, alla robinia (FRITZ, 1983).

Simile il caso ricordato per New York su una pianta erbacea, *Solidago altissima* L. una vergadoro (MESSINA, 1981). Anche qui formiche intervengono a proteggere i membracidi nettariiferi allontanando altre specie d'insetti, ed in particolare le grosse, lente larve di primavera, poi d'estate le imagini, di crisomelidi defoliatori. La pianta ospite è certamente avvantaggiata da quest'intervento, ma con altrettanta certezza è danneggiata dalla protezione esercitata dalle formiche sugli omotteri succhiatori di linfa. Anche se sono meno importanti dei danni apportati dai crisomelidi su fusti sgombri da formiche, i guasti da membracidi sono però sensibili ed evidenti.

Analoghe le conclusioni per la mimosacea australiana *Acacia decurrens* (Wendl.). Un *Iridomyrmex* vive sulla pianta attingendo zuccheri sia dai suoi nettari extrafloriali, sia da un membracide cui accudisce. I soli membracidi sono dannosi all'acacia, di cui meno-mano tasso di crescita e di produzione di semi. Le formiche, se non ci sono membracidi, giovano alla pianta difendendola contro i nemici; ma se gli omotteri sono presenti, la formica trascura i nettari vegetali per badare al "nettari" animali degli omotteri; pertanto la pianta ne riesce danneggiata (BUCKLEY, 1983).

Su *Vernonia noveboracensis* L., altra composita nordamericana, diverse specie di formiche accudiscono a due specie di omotteri melliferi, un'afidio ed un membracide (BRISTOW, 1984). L'interesse di queste interferenze fra più specie risiede nel fatto che i due omotteri non traggono uguali benefizi dalle cure delle tre specie di formiche coinvolte, nonostante un generalismo apparente. Gli afidi traggono maggior profitto dall'associazione con *Tapinoma sessile* Say, i membracidi da quella con due specie di *Myrmica*. Se ne deduce che le "gilde multispecifiche di mutualisti non conferiscono benefizi equivalenti". Un certo contrasto fra queste conclusioni e quelle di altri Autori suggerisce la necessità di ricerche ripetute su basi sperimentali, e di non far d'ogni erba un fascio. Il fatto è che, però, qui, l'"erba", nella fattispecie un'alta e robusta riparia ed igrofila, esce certamente danneggiata dall'omotterofilia delle formiche, o dalla mirmecofilia degli omotteri.

Ed è quanto conclude una sintesi recente sui subsistemi formiche/piante/omotteri (BUCKLEY, 1987). Le piante sono sfruttate dal subsistema, e le loro possibilità di sopravvivenza stanno nella statistica: solo una parte degli individui di una data specie vegetale è infestata da omotteri; l'infestazione può essere talvolta solo stagionale, non continua; la produzione di tessuti vegetali supera i danni, pur importanti, provocati dagli omotteri, secondo il funzionamento di ogni sistema parassitario ben equilibrato, che sfrutta, ma non elimina, l'ospite-preda, come già rilevato per i bruchi di licenidi (MASCHWITZ et alii, 1984).

Rari i mezzi preventivi nelle piante, come quello, altamente sofisticato, di *Solanum berthaultii* Hawkes: la patata spontanea che secerne, dai peli ghiandolari delle foglie, un idrocarburo identico ad un feromone d'allarme, che scaccia gli afidi (GIBSON & PICKETT, 1983). (V. punto 2).

Un tipo non comune di mutualismo può essere interpretato rivedendo fenomeni che erano stati, in modo un po' spiccio, classificati come batesiani. In questo nuovo schema, il sacrificio individuale di un certo numero di mutualisti ha come prospettiva la maggior utilità per la specie interessata (JOEL, 1988). La valutazione del

significato mimetico nelle somiglianze tra fiori zigomorfi ed ascidi, vivacemente colorati, di piante carnivore tropicali (nepentacee, sarraceniacee, cefalotacee) introduce il problema. Secondo schemi classici (PASTEUR, 1982) fiori tropicali sarebbero il modello, gli ascidi il mimo e gli operatori, mortalmente ingannati, insetti che, allettati da forme e colori che sottintendono compensi trofici (nettari, pollini) soccombono cadendo nei micidiali pseudo-fiori. Come strumenti imitativi, forme, colori, profumi, zuccheri. Ma, in realtà, gli ascidi "non mimano fiori, somigliano a fiori" (JOEL, cit.). Tale somiglianza sarebbe un parallelismo, non una conseguenza subordinata, dell'evoluzione in un determinato contesto ambientale.

Le fanerogame, per scopi eco-etologici analoghi (attirare insetti) non dispongono di arsenali biochimici illimitati, e debbono quindi, parallelamente, servirsi di mezzi attrattivi analoghi ed, in certa misura, omologhi. Si potrebbe semmai cercare un esempio di *mimetismo aritmetico* (*sensu* Pasteur, cit.) in piante carnivore simpatiche dotate di ascidi, che, pur se tassonomicamente lontane fra loro, si imitano nei rispettivi organi di cattura. Si otterrebbe così di accrescere il numero di bersagli parimenti attraenti per i visitatori, e parimenti mortali in potenza.

Con questa prospettiva, la funzione di piante carnivore ascidiofore acquista, nell'ecosistema di appartenenza, un'incidenza trofica ed evolutiva particolare, superando il livello individualistico batesiano per interessare le specie a livello di popolazione. Le vittime degli ascidi non hanno importanza individuale, ai fini evolutivi, perchè individualmente non acquisiscono esperienza, né possono trasmetterne alla specie, nell'atto in cui soccombono agli allettamenti fatali. Esse costituiscono per contro un tributo obbligato che la specie visitatrice versa al vegetale carnivoro, che vive in condizioni ambientali troficamente difficili, è pertanto bisognoso di fonti animali d'azoto, ed è visto come una sorta di minotauro benefico. Infatti l'apporto energetico che i ben più numerosi visitatori rimasti incolumi ricevono dai nettari, limitrofi agli ascidi, è superiore alle perdite subite con (modesto) numero di sacrificati nelle trappole, ed in esse digeriti. L'immolarsi individuale significa un vantaggio globale per la specie visitatrice, che, con questo, è pagata in eccesso di quello. Mutualismo di un tipo indiretto non facile da analizzarsi, ma concreto, che ha nella realtà ecosistemica altri esempi (BOUCHER et alii, 1984). Forse molti altri.

Analoghi gli effetti di un mutualismo ancora più particolare, perchè basato, in sostanza, su predazioni reciproche. Il ragno teridide *Achaearanea tepidariorum* ha come parassitoide una vespa scelionide del genere *Baeus*. Entro il sacco ovigero del ragno, le larve di *Baeus* predano fino al 50% di uova dell'ospite, e s'impupano

in esse, una per uovo. Dopo lo sfarfallamento, le immagini si accoppiano ancora dentro il sacco, donde escono per un foro aperto dai ragnetti "paracadutisti" del 2° stadio di sviluppo, che partono appesi a fili di seta. Questo 2° stadio è soggetto ad un tasso di mortalità fortissima, alquanto ridotto tuttavia in presenza del parassitoide. Infatti le vespe, per uscire dal sacco, debbono attraversare la massa dei ragnetti sgusciati dalle uova non parassitate. La presenza delle vespe eccita la predazione nei giovani ragni; questa si esercita sia contro parte degli imenotteri, sia, per cannibalismo, contro i fratelli più gracili. Così rifocillati da un servizio di catering domestico, le giovani *Achaearanea* partono per il loro viaggio aereo con migliorate prospettive di successo dispersivo per la specie, in confronto ai conspecifici che salpano, digiuni, da sacchi ovigeri non parassitarti (VALERIO, 1975). "Così, un vero mutualismo è presente fra queste specie, a livello di popolazione, anche se, a livello individuale, le vespe sono parassitoidi dei ragni ed i ragnetti son predatori delle vespe".

Non va, infine, dimenticato un tipo altrettanto insolito di mutualismo (molto) indiretto, nocivo alla pianta ospite. In *Polemonium foliosissimum* Gray, polemoniacea montanara degli Stati Uniti sudoccidentali, l'antomiide *Hylemya* sp. sembra essere guidato in certo modo sugli ovari più produttivi di ovuli, dei quali le larve si nutrono, dalla frequenza di visite dei bombi pronubi. Si constata infatti che l'erbivoro, incapace di saggiare direttamente la qualità delle gemme fiorali su cui la femmina ovodepone, attacca quelle stesse piante che ricevono in maggior numero le visite dei pronubi (ZIMMERMAN, 1980).

Siamo comunque giunti a processi adattivi che coinvolgono entità superiori alla specie, ed anche al genere (HOWE, 1985) tanto sul piano sistematico che su quello ecologico. Ai diversi livelli di mutualismo agiscono qui intere famiglie, là intere gilde, nemmeno necessariamente molto omogenee, mentre ne risultano sottolineate la labilità degli equilibri nello spazio e la fluidità nel tempo, per il continuo trasformarsi di quadri abiotici e di biocenosi. Pertanto lo schema di mutualismo più probabile e più tipico, e certamente di gran lunga più comune, sarebbe lasso, o diffuso (HOWE, cit.) connotato all'incessante fluidità della biosfera. L'eccezione sarebbero rapporti interspecifici veramente obbligati, come quelli tra qualche pronubo e la pianta impollinata. E rilevando questa contrapposizione fra i rapporti mutualistici, rilassati e sovente opportunistici, e quelli di antagonismo (parassitismo), invece intimi, LAW & KOPTUR (1986) elaborano un modello, coinvolgente anche gli aspetti genetici del problema. Essi concludono che i mutualismi non specifici possono, sì, essere il risultato di interazioni recenti e transitorie,

ma in altri casi sono la conseguenza di veri e propri fatti coevolutivi di lunga durata.

Relazioni indirette di mutualismo e di commensalismo possono effettivamente estendersi molto in là nell'ecosistema, coinvolgendo più specie e più livelli in serie di azioni e reazioni non immediatamente ricostruibili. Qualche schema si può trarre da ricerche sperimentali con rimozione di specie in comunità marine litorali a diversità specifica relativamente bassa (FLETCHER, 1987; HAY, 1981; LUBCHENCO & GAINES, 1981). La presenza di erbivori, esercitando funzioni limitanti sulla vegetazione, limita indirettamente la presenza di animali che trovano in questa rifugio, e via dicendo. Le conseguenze, ed il significato stesso, di questi schemi mutualistici di "amici degli amici" (BOUCHER et alii, 1984) trascendono così ormai il livello di subsistemi più o meno gradualisticamente circoscrivibili, per raggiungere la complessità di intere biocenosi.

E, giunti fin qui, potremmo estendere la nozione di "cenone", seguendo il consiglio del RICKLEFS, su piani biogeografici e biostorici (GAINES & LUBCHENCO, 1982).

Per rimanere vicini a noi, perchè non considerare "nuclei densi", entro i rispettivi ecosistemi e fra ecosistemi contigui, quei gruppi di specie che, in mare e in terraferma, conferiscono a flore e faune fisionomie particolarmente individuabili? Per esempio i nuclei di specie "subatlantiche" che danno ad acque e coste dell'Alto Adriatico caratteristiche inconfondibili ed uniche nel mondo mediterraneo, innescando problemi evolutivi di fondo sul piano bioclimatico (SACCHI, 1983).

4) DOLCE E FRUTTA: ZOOGAMIA E ZOOCORIA

Impollinazione

Nella generale simbiosi, a livello di biosfera, tra piante ed animali, l'aspetto grandioso è dato dall'apparente sfruttamento di questi su quelle, basato sul principio che "la pianta produce e l'animale prende" (*the plant makes and the animal takes*: CORNER, 1985). I casi di piante carnivore sono rari, e localizzati in ambienti insolitamente poveri (THOMPSON, 1981). Ma, almeno in parte, l'animale si presta ad un diretto ricambio di beni e servizi, nei casi tanto numerosi in cui contribuisce alla riproduzione della pianta impollinando, od alla diffusione disseminando, e realizza così un mutualismo appariscente ed efficace.

L'impollinazione zoofila è un cavallo di battaglia dei coevolu-

zionisti, sia su scala mondiale, nello spazio e nel tempo, con la macroevoluzione parallela di antofite e d'insetti, sia in numerosi casi particolari più o meno identificati e studiati anche sperimentalmente. Tuttavia i legami cooperativi di fanerogame e di animali impollinatori sottintendono rapporti diversissimi, che vanno dall'obbligo stretto ad ampi generalismi opportunistici.

Le relazioni più stringenti intercorrono tra *Ficus* ed agaonidi, tanto da autorizzare tentativi tra i più convincenti di tassonomia parallela tra piante ed insetti (WIEBES, 1979; CORNER, 1985).

In questa sistematica parallela, a sottogeneri, sezioni e sottospecie della pianta corrispondono rispettivamente categorie di ordine superiore negli insetti, indice di tempi evolutivi diversi, ma anche diversi tassi: le piante, più antiche, di lenta evoluzione, ma individualmente molto adattabili, non condividono la speciazione frenetica degli insetti, organismi con adattabilità individuale limitata, soprattutto allo stato immaginale, e molto spesso stenofagi.

Fecondate entro i siconi d'una pianta di fico, le femmine degli agaonidi vanno ad impollinare una conspecifica. Con il passaggio al dioicismo (ginodioicismo) a partire dal monoicismo e la comparsa, in *Ficus* del vecchio mondo, di "morfe stagionali" (JANZEN, 1979) che sono, nei nostri caprifichi, note come fioroni, forniti e cratiri, si arriva ad una distinzione funzionale, di siconi "da galle" e siconi "da semi". La struttura coevolutiva si fa più complessa ed i rapporti più stretti, riconosciuti da tutti come un esempio non comune di coevoluzione autentica, cioè d'interazioni selettive reciproche fra le due specie coagenti. La blastofagia conferisce ai *Ficus* - più di 900 specie: uno dei generi più ricchi e con forme biologiche più svariate nel mondo forestale intertropicale (Tav. f.t.) il "carattere più animale" fra tutte le legnose della foresta (JANZEN, 1979) perchè il fico ha acquistato un tipo di fecondazione altamente attivo e praticamente sottratto ai pericoli di eterogamia interspecifica.

In realtà un numero limitato d'impollinatori è finora noto agli entomologi, e non sembrano mancare eccezioni alla specificità stretta, guidata da attrazioni fitochimiche, delle relazioni pianta/animale. Talora una sola specie d'agaonidi impollina più d'una specie di *Ficus*; altrove un *Ficus* è in relazione con più specie di agaonidi. Nel primo caso si è supposta la presenza, entro una morfologia in apparenza uniforme, di più "specie biologiche"; nel secondo, che sembra meglio documentato, di "effetti cuculo" da parte di un altro agaonide, gallante e gallicolo, ma non impollinatore, accanto al vero pronubo. Questa seconda interpretazione è in linea con le ipotesi correnti: i precursori evolutivi dei blastofagi sarebbero calcidoidei che, come tuttora altre specie del gruppo, furono in origine, o parassiti su fioretti del siconio, o parassitoidi su altri insetti fre-

quentatori dei fichi, oppure “ladri di polline”, che formano galle, senza però contribuire all’impollinazione (WIENES, 1979).

La formazione del siconio, infiorescenza sottratta a possibilità d’impollinazione anemofila, sarebbe avvenuta, partendo da infiorescenze aperte, per azione degli agaonidi, a loro volta imprigionatisi nei siconi, donde i maschi, atteri, non escono mai. I siconi sono la loro fonte indispensabile di nutrimento e il loro riparo: lo sviluppo avviene entro l’ovulo, una larva per ovulo. Altri ritiene, però, che l’evoluzione del siconio sia avvenuta, nel Cretacico, lungo linee evolutive comunque proprie delle moracee, l’adattamento ad esso dei calcidoidei essendosi verificato in conseguenza. Un caso particolarmente complesso di quell’evoluzione “sequenziale” degli insetti sulle piante servito al JERMY (1984) per coniare il concetto e documentabile in modo più schematico su altre relazioni insetto/ospite (SHIELDS & REVEAL, 1988).

L’autogamia in *Ficus* è ostacolata, per le specie monoiche, dalla fioritura sfasata nel tempo nei due sessi, ma contemporanea, esplosiva, in tutti i siconi d’uno stesso albero. Invece i diversi membri di una stessa specie tropicale scaglionano le loro ripetute fioriture nel corso dell’anno. La comparsa dei pronubi avviene pertanto con relativa continuità, ma con episodi pluripari diversi. Gli agaonidi trovano sempre antere e stigmi disponibili per la fecondazione in una stessa specie, ma non nello stesso individuo vegetale.

I fichi pagano all’impollinazione, per la consegna chemiotattica del polline ad indirizzi sovente lontani ed isolati nelle foreste, un grosso prezzo in fiori gallati, pertanto perduti per la riproduzione della pianta. Il mutuo vantaggio convive con una competizione.

Non sembra presente un meccanismo fisiologico preciso che blocchi la formazione di galle ad un certo livello quantitativo ed eviti in prospettiva la perdita totale dei semi per i fichi, in favore delle uova degli imenotteri. Né sembra scatenata una “gara di corsa” evolutiva tra fichi ed agaonidi, quelli con stili fiorali sempre più lunghi per ridurre la formazione di galle, questi con allungamento selettivo degli ovipositori, per accrescerla.

Lo stabilizzarsi dell’equilibrio mutualistico è stato interpretato con diverse ipotesi. La più recente (MURRAY, 1985) vedrebbe la pianta sbarazzarsi, facendoli abortire, dei siconi con troppi fioretti gallati, controselezionando così la conquista di ovipositori tanto lunghi da penetrare anche al fondo dei fioretti più longistili. Se il costo energetico dell’aborto non è troppo alto, la selezione favorirà l’aborto autodifensivo del fico, per esempio con l’eliminazione di siconi ancora molto giovani, nel processo maturativo dei quali la pianta ha investito risorse energetiche ancora minime. Si rientra così in processi fisiologici noti in molte piante, che rinunziano a

terminare lo sviluppo di parte dei frutti per riserbare agli altri risorse trofiche già limitate, o divenute tali in seguito a defoliazione da erbivori (STEPHENSON, 1980). L'aborto potrebbe anche servire ad eliminare predatori precocemente insediati nei frutti, o per dar tempo alla pianta di sviluppare meccanismi difensivi contro gli erbivori (STEPHENSON, 1981). Un significato adattativo è anche probabile per l'aborto fiorale in piante entomofile, in parte per motivi analoghi all'aborto dei frutti, in parte perchè la pianta, producendo inizialmente un maggior numero di fiori, accresce il suo tasso d'offerta agli impollinatori: aumento d'offerta utile soprattutto in anni e stagioni di crisi. Si ottiene così una sorta di specializzazione tra fiori "propagandisti" poi abortiti, e fiori "produttori" effettivamente destinati alla fecondazione ed alla conservazione della specie.

I siconi caduti potrebbero essere rapidamente riciclati nel clima caldo-umido delle foreste tropicali (MURRAY, cit.).

Per la disseminazione, i *Ficus* non hanno molti problemi. I loro siconi, i fichi, li mangia "chiunque" (JANZEN, 1979). Dunque "chiunque" ne può disperdere i semi, piccoli e numerosi. L'abbondante produzione delle minuscole noci è resa possibile dal mutualismo con gli agaonidi. I *Ficus* non spendono energia per proteggere meccanicamente o chimicamente i frutti da possibili "ladri", cioè da animali inutili alla dispersione: essi sfruttano invece una vastissima gilda di disseminatori frugivori generalisti, senza produrre allettamenti particolari di forme e colori specialistici. Gli impollinatori sono "di casa": si risparmia perciò non producendo richiami floreali vistosi, con grosse offerte di polline e di nettare per pronubi "esterni". Va comunque sottolineato che, tra fichi ed agaonidi, i più costretti al mutualismo sembrano ancora una volta gli animali. Impollinazioni per agenti fisici sono escluse, nei siconi, e così l'intervento di pronubi eterospecifici. Rimane però alla pianta l'estremo rimedio di una riproduzione vegetativa, probabilmente non difficile anche in condizioni naturali, se si considera la facilità con cui l'uomo propaga per milioni di talee *Ficus elastica* Roxb., ninnolo vivente delle nostre case che, allo stato spontaneo, sembra oggi invece una specie prossima all'estinzione (CORNER, 1985) nonostante l'impollinazione da parte di una *Blastophaga*.

Specializzato, ma molto meno interconnesso, il sistema *Yucca / Tegeticula*. La falena diurna, un prodoxide, impollina attivamente il fiore di iucca, attraverso un comportamento ritualizzato avente, come compenso per l'animale, lo sviluppo delle uova nell'ovario dell'agavacea, che, mentre il frutto matura, ospita entro lo stesso guscio semi e bruchi di *Tegeticula*. Senza la falena si hanno scarse probabilità di fruttificazione (AKER & UDOVIC, 1981): la produzione

di frutti è positivamente correlata col numero di visite degli impollinatori, non con l'abbondanza di questi sul posto. E se tale numero cresce a dismisura, la relazione degenera da mutualismo a sfruttamento predativo da parte dell'eccesso di bruchi, destabilizzando il sistema (UDOVIC, 1981).

Anche il particolare legame zoogamico fra *Yucca* ed impollinatori è di origine parassitaria, come in *Ficus*: origine che può spiegare interrelazioni così strette fra la pianta ed il suo predatore-pronubo.

I rapporti fra *Yucca* e prodoxini pronubi sono però evolutivamente meno intimi e necessari di quelli fra *Ficus* ed agaonidi (KIESTER et alii, 1984). Solo in parte maturano i frutti derivanti da ovari impollinati, e sulla percentuale di maturazione importa maggiormente la disponibilità locale di risorse energetiche per la pianta: la pressione selettiva esercitata dalle tegeticule è dunque d'importanza ridotta. La specificità dei pronubi è limitata a tre specie di *Yucca* su una quarantina finora note.

Tutte le altre condividono un solo impollinatore, *Tegeticula yuccasella*, nella quale si starebbero tuttavia identificando gruppi subspecifici relativamente distinti. L'acquisizione dei pronubi è probabilmente un fatto evolutivo recente, perchè i nettari fiorali delle iucche conservano la capacità di attrarre un'entomofauna diversa, anche fuori dalla terra d'origine del genere. Infine non si registrano in *Yucca* sensibili scaglionamenti intrapopolazione dei periodi di antesi, probabilmente perchè il clima tipico di queste agavacee, con lunga stagione arida, restringe i tempi favorevoli alla riproduzione in confronto a piante, come i *Ficus*, di ambienti più umidi e costanti. L'isolamento come meccanismo di deriva genetica, prodromo di speciazione, non può pertanto basarsi su efficaci barriere cronologiche.

Nel campo sterminato di rapporti meno necessari piante/pronubi, s'incontrano praticamente tutte le possibili relazioni di compresenza e di cooperazione.

Ad un estremo, piante altamente generalistiche: una popolazione di *Lavandula latifolia* L. della Spagna meridionale, riceve una settantina di specie pronube, formanti una gilda che varia nel tempo, ed anche, topograficamente, da un punto all'altro della popolazione di lavandula (HERRERA, 1988). All'estremo opposto, un'orchidea del Madagascar, *Angraecum arachnites* Schltr. ha un solo impollinatore tipico, lo sfingide *Panogena lingens* (BUTLER). Ma non l'intera specie di *Panogena* concorre all'impollinazione: è in grado di compierla soltanto la morfa a glossa lunga e sottile. Però né la specie, né la morfa sono legate obbligatoriamente ad *Angraecum*

arachnites, perchè pollini di diverse specie che ne condividono la stagione di fioritura si trovano sulla falena (NILSSON et alii, 1985). Si è comunque in presenza di relazioni particolari, nel quadro delle caratteristiche conservatrici di flora e fauna malgасce. L'alto numero di orchidee a lungo sprone fiorale, richiedenti per l'impollinazione lepidotteri a lunghissima glossa, stabilirebbe un rapporto "fossile vivente": la conservazione in Madagascar di molte sfingidi pronube notturne risulterebbe dalla scarsa concorrenza locale con una sparuta fauna di chiroterri nettariatori.

A metà strada, in un certo senso, le relazioni lungamente celebrate fra gli apoidei euglossini, con lunghe glosse adatte a penetrare entro fiori tubolari, e le orchidee neotropicali. Pronubi soltanto i maschi, mimi batesiani innocui delle femmine dotate di temibili aculei. I maschi volano rapidamente ed a lungo; non sembrano, a differenza delle femmine più sedentarie, seguire itinerari fissi di visita ai fiori (*traplines*) ed hanno un regime vegetariano abbastanza vario (DRESSLER, 1982). Essi raccolgono profumi da varie fonti, benchè le orchidee prevalgano, usandoli, sembra, per la sintesi di ferormoni (WILLIAMS & WHITTEN, 1983). Preferenze per certe specie di orchidee sono note per gli euglossini, ma la presenza di orchidee non è indispensabile, né per la sopravvivenza, né per la riproduzione delle api. La specificità della pianta rispetto ai pronubi non è molto comune, né molto frequente la specificità di questi per l'orchidea (ACKERMAN, 1983). Non c'è bisogno di evocare fenomeni veramente coevolutivi: oggi si può dimostrare soltanto una "coevoluzione diffusa" (ROUBIK & ACKERMAN, 1987). Le orchidee possono essersi adattate ad un comportamento preesistente negli insetti, profittano specialmente degli ampi spostamenti dei maschi per più larghe prospettive di esogamia, offrono particolari meccanismi di attrazione per le api, e di adesione dei pollinî a queste, ma tutto ciò non "indica che abbia avuto luogo evoluzione reciproca da parte degli euglossini" (ROUBIK & ACKERMAN, 1987). Gli euglossini sono spesso poco schizzinosi, almeno nei riguardi delle orchidee, nella loro attività d'impollinatori, e la specifica localizzazione dei pollinî sul corpo dei pronubi indica che le orchidee si adattano alla situazione. Distribuzioni geografiche diverse tra pianta ed insetto possono introdurre altre cause d'infedeltà reciproca. Il rapporto conserva così caratteri di un almeno potenziale ed episodico generalismo.

Non mancherebbero prove di una microevoluzione del polimorfismo florale guidata dai pronubi. Così in *Polemonium viscosum* Nutt. il dimorfismo odoroso florale fa intervenire per l'impollinazione nella morfa profumata bombi, nella fetida ditteri. Ma i bombi, più grossi, preferiscono nell'ambito della morfa profumata a loro volta le corolle più svasate, mentre, per la morfa fetida, i ditteri

non mostrano preferenze morfologiche. Così ci si avvia ad una selezione disruptiva di forma indotta dalle preferenze degli apoidei (GALEN et alii, 1987).

Anche MILLER & RUSSELL (1981) lavorando sulla ranunculacea *Aquilegia coerulea* James trovano che "il polimorfismo cromatico florale in una stessa specie vegetale può riflettere adattamenti a diverse condizioni d'impollinazione nelle diverse popolazioni" della specie.

La pianta può anche "braccare" (*track*) nel tempo la successione dei pronubi, cambiando colore alla sua produzione florale secondo la stagione. Esempio di questa ciclomorfofisi adattativa è *Ipomopsis aggregata* Pursch, Polemoniacea del Nordamerica occidentale.

A quote elevate, dove i colibrì, che confermano la loro preferenza per i perianzi rossi (V. oltre), emigrano presto, la pianta produce prima fiori di questa tinta, poi, dopo la partenza degli uccelli pronubi, rimangono ad impollinare *Ipomopsis* sfingidi di lunga glossa. Ma queste foraggiano al crepuscolo e di notte, sono poco sensibili al rosso, ed attratte invece da tinte chiare. Gradatamente le piante che fioriscono più tardi producono fiori rosei, poi bianchi; e lo stesso accade in infiorescenze tardive di piante in precedenza con fiori rossi. A quote inferiori, dove i colibrì rimangono come pronubi per tutto il periodo d'antesi, si hanno soltanto corolle rosse (PAGE & WHITMAN, 1985).

Ma sarebbe semplicistico risolvere con la guida degli impollinatori i problemi del policromatismo florale nel loro complesso. Nell'evoluzione del sistema riproduttivo della pianta, le discriminazioni dei pronubi contro l'una o l'altra morfa cromatica possono trovare correzioni e contrasti in diversi fattori genetici. In *Ipomoea purpurea* Roth. i fiori bianchi, pur se preferiti dalle falene, sono meno frequenti dei fiori sul rosso: "osservazioni sugli schemi di visita dei pronubi possono (pertanto) essere inaffidabili come mezzi descrittivi dei sistemi d'incrocio in popolazioni di piante" (SCHOEN & CLEGG, 1985). Né d'altro canto è lecito un rapporto semplicistico fra numero di visite ai fiori ed efficacia dei pronubi: lo si è visto in *Calathea ovoidensis* Matuda, Scitaminacea neotropica. Alcuni pronubi, anche se meno frequenti nelle visite, sono però più efficaci nell'impollinazione: preconditione per il costituirsi di veri, vantaggiosi mutualismi (SCHEMSKE & HORLITZ, 1984) basati, in questo caso, su un particolare, ma non sempre efficace per la carica pollinica, sistema di "scatto" dei fiori all'atto delle visite.

Una vera e propria coevoluzione sembra improbabile anche per fiori che forniscono agli apoidei pronubi compensi meno frequenti, gocce oleose secrete da speciali organi (eleofori). L'associazione con melittidi in cui la femmina, sola efficace pronuba, ha il

primo paio di zampe altamente specializzato per penetrare entro gli sproni fiorali di scrofulariacee africane, che contengono eleofori, è molto produttiva, ma non obbligata (BUCHMANN, 1987). Più specie di *Rediviva*, e probabilmente anche altri apoidei, assicurano l'impollinazione di *Diascia*, incapace di autogamia; a loro volta, essi debbono visitare anche fiori di altra pianta per provvedersi di nettare, non fornito dalle *Diascia*. Come per gli euglossini, se si voglia parlare di congruenze evolutive, è ad una "coevoluzione diffusa" che occorre riferirsi anche qui.

Non si potrebbero considerare veramente "coevolutivi" nemmeno i rapporti che collegano ai pronubi i fiori che mimano parti d'insetti (DAFNI, 1984). Qui lo sforzo evolutivo è tutto dalla parte della pianta, che se ne serve per ingannare impollinatori che, dal canto loro, svolgono nel subsistema una parte passiva. È infatti la pianta che detta modi e tempi della temporanea cattura nel fiore-trappola, spesso senza fornire compensi né zuccherini né pollinici, od induce alla pseudocopulazione maschi d'imenotteri, pagandone i servizi con una semplice illusione sessuale, sorta di voyeurismo spiegato agli insetti. Non meraviglia, in fondo, il fatto che le gilde di pronubi siano, a volte, sottoutilizzate... (ACKERMAN, 1983).

La fig. 5, adattata da PROCTOR & YEO (1973) documenta un opportunismo di pronubi verificabile sperimentalmente, perchè provocato da interventi umani nella fecondazione di differenti cultivar di *Trifolium pratense* L. Pronubi i *Bombus*, membri in prevalenza olartici, della stessa famiglia (*Bombinae*) cui appartengono gli euglossini. L'intervento è differenziato nei bombini secondo la diversa lunghezza del tubo corollino del trifoglio, che sollecita il proporzionale intervento di glosse più o men lunghe. Nei cultivar a breve tubo prevale *Bombus lapidarius*, dotato di glossa corta, ma vi sono frequenti anche le visite di "ladri" che, senza impollinare, raggiungono la base della corolla, perforandone direttamente la parete con le mandibole. Simili "furti" sono frequenti nelle piante entomogame, e anche nelle ornitogame. I furti che opera *B. terrestris* sono però meno dannosi nell'Europa settentrionale, perchè non si verificano all'inizio della stagione. In annate di fioritura precoce del trifoglio (i bombini, come gli euglossini, sono capaci di efficiente endotermia) anche *B. terrestris* può dunque svolgere un'utile funzione "normale" di pronubo. Il furto parziale del nettare non preclude successivi interventi di "onesti" impollinatori, ma la breccia aperta dei ladri alla base della corolla può aprire la strada ad altri insetti dannosi, tra cui anche l'ape domestica: proprio come sistema antifurto, la selezione naturale avrebbe favorito nei trifogli, ed in generi affini, la costituzione di densi gruppi multifiorali.

I cultivar, che sono in gran parte novità nei subsistemi

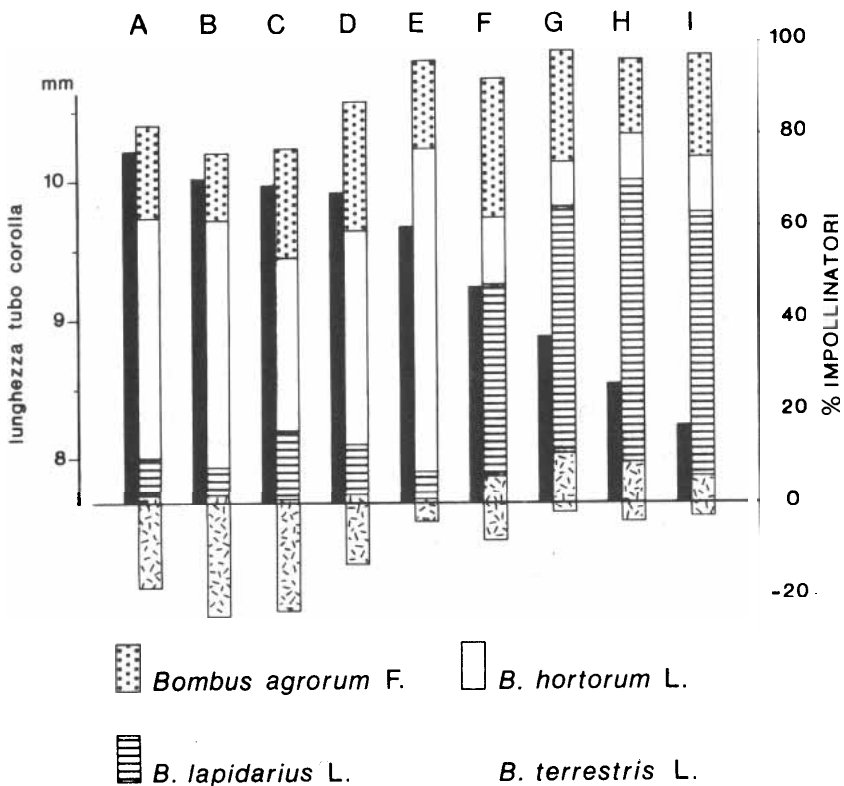


Fig. 5. Percentuali di visite di *Bombus* pronubi a diversi cultivar di *Trifolium pratense* (L.) indicati da lettere maiuscole in testa al diagramma. Questi cultivar sono caratterizzati da lunghezze differenziali del tubo corollino, indicate in ordinate e rappresentate graficamente da canne d'organo nere. I valori negativi, sotto l'asse delle ascisse, si riferiscono ai "furti" di polline, senza contributo all'impollinazione, perpetrati da *B. terrestris* con perforazioni della corolla. Ridisegnato e modificato da PROCTOR & YEO (1973) cui si rimanda per la nomenclatura dei cultivar.

pianta/pronubo, dimostrano le rispettive adattabilità, a riprova delle quali sta il pronto stabilirsi di relazioni reciproche con specie introdotte, anche appositamente, per migliorare il tasso di fecondazione in piante utili. Piante ed insetti accettano il nuovo socio con opportunismi generalistici di ampiezza biogeografica anche grande (PROCTOR & YEO, cit.) mentre può scatenarsi una competizione per le fonti zuccherine tra pronubi indigeni ed immigrati, come nel caso

di api da miele introdotte dall'Africa nel mondo neotropico, più competitive e più pronte delle appartenenti alla gilda indigena di api non aculeate meliponine, altamente sociali (ROUBIK, 1980).

Entro comunità e gilde di erbe di prato si attuano meccanismi competitivi che permettono a ciascuna pianta di ricevere numeri sensibilmente equivalenti di pronubi. Le specie più rare offrono fiori più attraenti; quelle capaci anche di riproduzione vegetativa sono meno allettanti. Più raramente entro una gilda non si verificano adattamenti competitivi: intervengono allora scaglionamenti dell'antesi nel tempo, e possono avere importanza anche isolamenti spaziali (PLEASANTS, 1980).

Fioritura delle piante e comparse sincronizzate delle femmine bottinanti di bombi sono fatti visibili e sperimentabili, conseguenza diretta dell'influenza, su piante ed insetti, degli stessi fattori climatici (MACIOR, 1978). Si tratta sempre di un aspetto della ciclicità stagionale negli ecosistemi. Ma sono simultaneità non basate sulla necessaria fedeltà reciproca di fiori e pronubi. Le specializzazioni in atto dei pronubi sulle piante in antesi traducono potenziali opportunismi, che si realizzano quando uno dei pronubi competitori nella comunità venga sperimentalmente escluso; i rimasti visitano allora anche i fiori che normalmente sono preferiti dall'escluso (INOUE, 1978).

Non va, infine, trascurata l'interessante ipotesi evolutiva secondo la quale l'impollinazione entomofila può avere incoraggiato il passaggio al dioicismo in piante con fiori originariamente ermafroditi. Condizione necessaria (BEACH, 1981) l'intervento di pronubi "sensibili", cioè accorti delle migliori fonti trofiche disponibili e capaci di darne comunicazione ai propri conspecifici, e "selettivi", cioè capaci di passare dalle fonti trofiche più copiose alle più scarse, una volta esaurite quelle. Selettività e sensibilità sono attribuito d'imenotteri fortemente sociali, e probabilmente di altri piccoli rappresentanti di quell'ordine, e di ditteri. Non sono evidentemente attribuito d'impollinatori territoriali o che seguano *trap-lines*. I fiori ermafroditi visitati nelle prime ore del mattino, da pronubi appena riattivatisi, daranno polline più che riceverne: si comporteranno, dunque "da maschi". Quelli visitati più tardi, da pronubi già carichi di polline, avranno più probabilità di riceverne, funzionando "da femmine". Dimorfismi intraspecifici di forme, colori, grandezze degli organi vessilliferi, ricchezza di nettare e polline, numero di fiori per infiorescenza, e d'infiorescenze per individuo vegetale, accresceranno l'attrattiva per i pronubi "sensibili": fatto che si verifica in ermafroditi presentanti, o no, anche androdioicismo (KEVAN & LACK, 1985). In pluvisilve neotropicali, si è rilevato come

sia frequente il dioicismo in piante con fiori piccoli, incospicui, di forme generiche, visitati da piccoli imenotteri; mentre i grandi impollinatori (vertebrati, grossi insetti) meno sensibili e spesso territoriali, frequentano piuttosto fiori ermafroditi, grandi, vistosi, di forme specializzate, chimicamente molto attraenti (Bawa, 1980). L'importanza selettiva degli impollinatori, non soltanto qualitativa (comportamento) ma anche quantitativa (abbondanza) è riconosciuta dal CHARLESWORTH (1984). Questi però non crede che l'evoluzione verso il dioicismo lungo una, per lui poco probabile, via androdioica, presenti per la pianta un sostanziale vantaggio energetico col risparmio del gineceo e della fruttificazione. Sottolinea invece, come forza motrice evolutiva principale, il vantaggio genetico che la conquista del dioicismo apporta a linee originalmente ermafrodite, consentendo di scongiurare i pericoli dell'autogamia e favorendo gli incroci esogamici.

I vantaggi selettivi della soppressione di zoocoria e zoogamia sono soggetti a loro volta di opinioni contrastanti. Per il GIVNISH (1980) che insolitamente prende in considerazione le poco più che 800 specie di gimnosperme viventi (comprese in 14 famiglie e 74 generi), si può ipotizzare che "climi ventosi, stagionalmente freddi, favoriscono l'evoluzione verso l'anemocoria in specie che non dovrebbero essere dioiche (ma, monoiche, con fiori dei due sessi diversamente distribuiti sullo stesso individuo, in modo da facilitare rispettivamente l'anemogamia e l'anemocoria)" mentre "climi caldi e più tranquilli, meno ventosi, che permettono la presentazione di "frutti" durante tutto l'anno, favoriscono specie zoogame e zoocore, che in parte dovrebbero essere dioiche" (come cicadacee, ginkgoacee, zamiacee, podocarpacee...).

A livello meno macroevolutivo, in tre specie di *Thalictrum* (ranunculacea) si trovano meccanismi gamici diversi correlati a diverse valenze ecologiche e topiche. *T. dioicum* L. più euritopo, è anemogamo; la specie più stenotopa e stenoecia è autogama - una specie di penombra, *T. clavatum* D.C., che compensa la sua valenza ecologica ristretta con la produzione di numerosi, piccoli semi a dispersione idrocora. In un certo senso intermedio, *T. polygamum* (Muhl) conta anche sulla zoogamia, perchè stanziato in ambienti accidentati, ove la sola anemogamia avrebbe limitate possibilità di successo (MELAMPY & HAYWORTH, 1980).

L'evoluzione verso il dioicismo partendo dalla distilia può coincidere — ed esserne guidata — con un mutamento nella gilda di pronubi. La sostituzione di una gilda d'impollinatori con "lingue" lunghe (colibri, nettari, lepidotteri, imenotteri macroglossi) con gilde di ditteri e d'imenotteri a glossa breve, comporta transizione dalla possibilità di raggiungere anche stili bassi, mentre il pronubo

s'impollina sugli stami, al solo passaggio possibile di polline da fiori con lunghi stami a fiori con lunghi stili. "Nelle specie dioiche evolute da forme ataviche distili, i maschi derivano sempre da piante brevistili, le femmine da longistili" aventi, rispettivamente, stami lunghi e stami corti rispetto allo stilo (BEACH & BAWA, 1980).

L'impollinazione ornitogama è ricca di esempi di coevoluzione, con diversa congruenza (SNOW, 1981). Nei colibrì sono note le convergenze fra caratteri del becco dei pronubi e caratteri della corolla da impollinare, tipicamente tubolare. A lunghezze, snellezze, e curvature degli uni corrispondono tratti congrui nell'altra. Inoltre, i fiori "per colibrì" sono quasi sempre rossi, o, se la vegetazione circostante è azzurrastra, hanno perianzi e brattee vessillifere sul giallo. Si verificano casi di mimetismo mülleriano (o, meglio, "quantitativo" del PASTEUR, 1982) fra fiori ornitogami, e, forse, anche casi batesiani, imitazioni di fiori nettariiferi da parte di piante senza nettare (BROWN & KODRIC-BROWN, 1979; il batesianismo è però contestato da WILLIAMSON & BLACK, 1981, e nuovamente difeso dai BROWN, 1981). Sono anche studiati colori speciali dei pollinî, omocromi del becco dei pronubi, i quali ne sarebbero meno disturbati e non indotti a sbarazzarsene in sito inopportuno; tale omocromia non interesserebbe invece piante produttrici di granuli pollinici isolati, meno rischiosi dei pollinî e che, comunque, non si localizzano sui becchi soltanto (INOUE, 1975). L'ornitogamia del Nuovo Mondo è una conquista evolutiva recente, come mostrano le frequenti affinità sistematiche fra piante ornitogame e piante (tuttora) entomogame; permette però lo sfruttamento del nettare entro perianzi troppo lunghi per l'entomogamia: i colibrì meno generalisti hanno infatti becchi lunghi anche oltre i 3 centimetri, oltre i quali, anche in piccole specie, la lingua può sporgere per un altro centimetro (STILES, 1975).

Nei fiori a corolla non tubolare, la competizione per gli impollinatori avviene sulla base di diverse ricchezze di nettare; le gilde locali di colibrì, composte da stanziali e da migratori, possono essere strutturate sulla base di dominanze e di territorialismi (WOLF et alii, 1976). Il loro intervento è generalista, ma entro le gilde si riscontrano tendenze a specializzazioni su singole piante (STILES, 1975; WOLF et alii, 1976) che accrescono l'idoneità di ciascun membro della coppia uccello/vegetale. Le specie più generaliste foraggiano su piante di luoghi aperti, limitari e radure di foreste, con molti fiori, radunati in gruppo e vistosi, con lunghe stagioni di antesi. Vi si verificano frequenti fenomeni di territorialismo, che permettono ai difensori di sfruttare la mescita finché è aperta, cioè fin che dura la fioritura. Mescita, non ristorante, perchè il nettare

non fornisce diete complete, soltanto energia rapidamente consumabile nell'attività febbrile dei piccoli trochilidi: "tutti gli uccelli nettariatori, anche i più specializzati, debbono nutrirsi anche d'insetti, o d'altre sostanze animali" (SNOW, 1981).

Le piante di luoghi aperti si servono a loro volta di più specie di pronubi, alternantisi tipicamente nell'epoca di fioritura. Gli specialisti, invece, sono più raramente, e debolmente, territoriali: essi sfruttano, in ambienti di sottobosco troficamente difficili per la scarsità di energia luminosa, fiori poco numerosi, talora meno vistosi, sbocciati su individui di una stessa specie isolati; possono seguire *trap-lines* precise.

Le comodità offerte ai generalisti territoriali non favoriscono l'esogamia nelle piante visitate, perchè il territorio è circoscritto, e l'esclusione aggressiva da esso degli intrusi, possibili impollinatori venuti dal difuori, ostacola l'entrata e l'uscita del polline dai gruppi di piante difesi. Gli specialisti, invece, favoriscono l'esincrocio (LINHART, 1973) che può talora essere interspecifico, perchè essi visitano per forza più fiori lontani tra loro, ancorchè individualmente ricchi di nettare. Altri meccanismi, morfologici ed etologici, intervengono nelle separazioni genetiche come nella difesa contro i "ladri" di polline: ore, stagioni, durate scaglionate di fioritura, ed influenze anche imprevedibili, contano fra questi meccanismi (STILES, 1975 e 1977). Ricerche più approfondite mostrano però che convergenze e separazioni investono ben altri caratteri che le vistose congruenze di forma fra corolle e becchi: "è la pianta come un tutto che viene selezionata, e la sua fenologia floreale può anche esser vista nel contesto d'una selezione per altri attributi" (STILES, 1975). Tra questi ultimi, anche il giuoco di subsistemi triplici (pronubo, ladro di nettare, pianta: SNOW, 1981).

Gli altri taxa di uccelli nettariatori, non essendo cittadini americani, godono fama meno vasta dei trochilidi; né i diceidi orientali-australiani, con distribuzione centrata sulla Nuova Guinea, né i nettariatori paleotropicali hanno una letteratura così ricca. Tuttavia i nettariinidi sembrano mostrare comportamenti in molti sensi analoghi a quelli dei colibrì (GILL & WOLF, 1975 a)b); 1977). Anche qui si registrano comportamenti di generalismo, territorialismo, gerarchie... A differenza dei trochilidi, che foraggiano librandosi, i nettariinidi si posano sulle piante stesse donde sorbono il nettare floreale, sovente da grandi infiorescenze multiflore (*Aloe*) delle quali sono pronubi. Questa differenza di fisiologia rende meno oneroso, in termini energetici, il comportamento nettariatore dei pronubi africani in confronto agli americani, a parità di peso corporeo ed in situazioni ecologiche comparabili (WOLF et alii, 1977). I nettariinidi possono così sostenere un'evoluzione verso moli relativamente

maggiori: il peso medio dei nettari (5,5 grammi) uguaglia infatti quello dei più grandi colibrì.

Generalismo d'impollinatori si riscontra anche in casi che parrebbero particolarmente propizi all'evoluzione di interrelazioni specialistiche. Così in *Pontederia cordata* L. Questo giacinto d'acqua nordamericano presenta non soltanto l'insolita condizione di polistilia (tristilia); ma anche la situazione unica di avere, nelle antere delle tre diverse altezze corrispondenti, carichi pollinici con granuli differenti in numero ed in grossezza. Principali impollinatori i *Bombus* (WOLFE & BARRETT, 1987) di più specie, poi l'ape mellifica comune ed un'ape solitaria del genere *Melissodes*. *Bombus* e *Melissodes* foraggiano per nettare; le tre morfe di *Pontederia* ne forniscono di uguale quantitativamente e qualitativamente, mantenendo così un equilibrio nel polimorfismo tristilo. Le api da miele foraggiano invece su polline, e, anche se men frequenti, sono impollinatrici più efficaci dei bombi. Esse preferiscono gli stami con antere alte, portatori di granuli pollinici meno numerosi ma più grossi, e contenuti nei fiori brevi-e mesostili. I bombi sono indifferenti all'altezza delle antere, le più rari *Melissodes* si impollinano soprattutto nelle antere del livello più basso, portate da fiori meso- e longistili, con polline a granuli piccoli e numerosi. La pianta è autoincompatibile, l'intervento dei pronubi essendo dunque indispensabile per una riproduzione sessuale, ma pochi granuli di polline bastano per questa, per cui tutti i visitatori apoidei funzionano da efficienti impollinatori.

Anche se generaliste, gilde di pronubi sono d'altronde capaci di selezioni notevolmente "mirate", per esempio sul colore dei fiori (WASER & PRICE, 1981). Nella ranucolacea del Colorado *Delphinium nelsonii* Greene, i fiori albini sono più rari (men dell'1 per mille rispetto ai fiori normali azzurri) di quanto non dovrebbero essere per il semplice giuoco mutativo. Essi sono in realtà controselezionati da una numerosa e varia gilda di pronubi, che comprende un colibrì e più specie di *Bombus* (femmine fertili o "regine"). Il motivo per cui gli impollinatori preferiscono i fiori azzurri si deve al fatto che sui petali con nettario spiccano strisce bianche ("guide") confuse, invece, sui petali bianchi degli albini. L'apprezzamento dei colori è in questo caso analogo fra apoidei e colibrì, perchè questi ultimi, al pari d'altri sauropsidi, vedono nell'ultravioletto avendo conservato una struttura, sui coni della retina, che i mammiferi, soprattutto notturni, hanno perduto nella loro storia evolutiva per sempre, anche nei gruppi divenuti poi diurni, come i primati (GOLD-SMITH, 1980).

Disseminazione

La zoocoria si presta meno a punti di vista "cenonici". WHEELWRIGHT & ORIAN (1982) stabiliscono alcuni punti di vista essenziali sul diverso modo d'intervento degli animali nell'impollinazione e nella disseminazione. La zoogamia ha "bersagli" precisi: lo stigma di fiori conspecifici; il bersaglio è caratterizzato da forme, colori, profumi spesso percepibili a distanza; partenza ed arrivo del polline devono essere sincronizzati. Il vettore, tanto più è specializzato, più favorisce la pianta, perchè visite intermedie, fra raccolta e consegna, su piante d'altra specie conducono a sprechi di polline; opportuni incentivi alimentari (nettare, lo stesso polline) consentono di dirigere gli impollinatori sui bersagli adatti. Il "pagamento" dell'impollinatore è alla consegna o, come nota lo JANZEN (1983) rateale.

Nella disseminazione, il bersaglio è un indefinibile "luogo adatto alla germinazione ed allo sviluppo del seme e della plantula" e vari fattori ambientali potranno modificare le previsioni eventualmente desumibili dalle caratteristiche attuali di frutti e semi; una stretta sincronizzazione non è necessaria, dati i tempi di quiescenza, anche molto lunghi, del seme, e la vita non breve di molti disseminatori, vertebrati omeotermi, in confronto alla vita efimera delle immagini d'insetti. Il periodo di fruttificazione è, così, sovente prolungato nella stagione, ed a lungo persistono, anche per vari mesi, i frutti sulla pianta madre. Il vantaggio, per la pianta, della prossimità d'individui conspecifici è scarso, anzi, può essere un danno (affollamento). Il seme non ha incentivi per gli animali frugivori: la loro grossa mole consente il trasporto su lunghe distanze di frutti e arilli voluminosi, ma il seme è spesso pesante ed ingombrante, zavorra da cui conviene liberarsi al più presto. Il pagamento al vettore è anticipato, e coincide con il momento stesso della raccolta; la pianta non dispone di allettamenti all'incerto punto di "consegna" dei semi.

Il vantaggio selettivo del polline sta nella sua specializzazione, che evita perdite ed ibridazioni interspecifiche; un granulo pollinico caduto fuori dal bersaglio specifico è perduto. Il seme (il frutto) più è specializzato, più restringe il ventaglio dei possibili disseminatori, e quindi le opportunità topografiche ed ambientali per la germinazione; ma se cade al suolo non è potenzialmente mai perduto, perchè può arrivare alla germinazione "ovunque".

In confronto ai sistemi specializatissimi di tanti mutualismi 'coevoluti' della zoogamia, nemmeno in senso lato si potrebbe dunque parlare di coevoluzione per la zoocoria. Lo sforzo di determinare condizioni allettanti per i possibili disseminatori è tutto dalla

parte della pianta, e tende piuttosto ad una generalizzazione capace di diversificare ed aumentare al massimo la folla di disseminatori, che ad una crescente specializzazione d'adattamenti; questa metterebbe la sopravvivenza della specie vegetale alla mercé di eventuali estinzioni dell'animale disseminatore (WHEELWRIGHT & ORIANS, cit.). L'adattamento si fa semmai per gilde, come nei semi mirmecocori, quando si dia il caso di una germinazione preferenziale in quadro ambientale non comune, talora rappresentato dagli stessi formicai.

Ma (JANZEN, 1983) una disseminazione efficiente può dipendere, più che dalle proprietà dei frutti, dalla concomitante presenza di fonti trofiche alternative per gli animali, o dall'abbondanza stagionale dei disseminatori, prime fra tutti le gilde di uccelli frugivori. Può darsi, inoltre, che ad una specializzazione morfo-etologica negli animali, come p. es. le ghiandaie, per la raccolta e l'immagazzinamento dei semi, corrisponda una struttura generalistica nei frutti raccolti (HOWE & SMALLWOOD, 1982).

L'impollinazione è *arrivo* del materiale biologico a destinazione (JANZEN, 1983). Messaggero e vie d'oltro del materiale spedito debbono essere ben selezionati nei processi evolutivi, perchè la pianta può controllare sia la partenza che la consegna, la quale dev'essere il men possibile aleatoria. La disseminazione, invece, è soltanto *partenza*: una spedizione verso indirizzi imprecisi di molti plichi uguali, che conviene dunque affidare a molti corrieri perchè almeno una parte ne venga recapitata a buon punto.

Così, anche le condizioni trofiche del mutualista (in senso lato!) hanno importanza. Un impollinatore digiuno, perchè appena sfarfallato, non consegna nulla, può solo prelevare la corrispondenza pollinica; per la pianta ermafrodita è uno svantaggio. Un disseminatore digiuno è invece vantaggioso, perchè raccoglierà dalla pianta quanti più messaggi potrà.

Infine, parecchie prove documentano la preesistenza delle piante, in una data regione, a molti dei loro disseminatori, che possono anche essere paleontologicamente molto più "giovani", e la pianta ha in riserva possibilità di disseminazione per via abiotica (vento, acqua, allontanamenti meccanici dalla pianta madre).

Più facilmente, più spesso che nell'impollinazione, entrano d'altro canto in giuoco per le gilde di disseminatori le variabili imposte da processi di colonizzazione che l'uomo determina, od incoraggia inconsapevolmente, con modificazioni continue (HOWE & SMALLWOOD, 1982) nel quadro generalista. Ma ne può essere interessata anche qualche attitudine specialistica. Si può così arrivare (MARSHALL, 1983) alla specializzazione per le banane di un chirottore messicano, che ne ha ricevuto il nome latino generico (*Musonyc-*

teris). I banani sono stati introdotti dall'Asia in America dopo il XV secolo A.D...

Nel mondo intertropicale si possono distinguere due diverse strategie nei rapporti tra piante zoogame ed animali disseminatori (HOWE & SMALLWOOD, 1982; JANZEN, 1983; WHEELWRIGHT & ORIAN, 1982). Una strategia "generalistica" od opportunistica, di piante che producono molti semi, generalmente piccoli, in frutti di valore nutritivo relativamente modesto, concentrati in stagioni brevi. Esse attirano in questo modo molte e varie specie di disseminatori con un investimento energetico moderato. Altre piante sono "specialistiche", fruttificano in periodi prolungati, con pochi frutti succulenti ed energeticamente ricchi, e grandi semi. Con un investimento energetico elevato, esse attirano pochi disseminatori, vincenti in una gara che, per queste caratteristiche ecologiche, è molto più dura che tra la folla di generalisti nella strategia del primo tipo. Tuttavia il colloquio pianta/animale può complicarsi con la necessità, da parte di piccoli disseminatori, di sottrarsi alla predazione, allontanandosi dalla pianta madre per ricercare ambienti più protetti: ulteriore comportamento favorevole ad una larga disseminazione.

Nel mondo temperato (HOWE & SMALLWOOD, 1982) si possono ugualmente verificare comportamenti divergenti fra piante con frutti di contenuto più energetico, che maturano a fine estate, quando gli uccelli abbisognano di approvvigionare i loro tessuti di riserva, preparandosi alla migrazione autunnale, e piante a minor investimento, che producono frutti amilacei duraturi d'inverno, di cui debbono accontentarsi, in tempi di carestia, gli uccelli stanziali.

I megachiroteri costituiscono gilde intertropicali d'impollinatori e disseminatori di grossa mole (MARSHALL, 1983). In questo gruppo, la conquista del vegetarianismo sarebbe partita, dalla comune base evolutiva insettivora dell'ordine, con l'attenzione inizialmente rivolta agli insetti impollinatori, poi spostata verso le piante da questi frequentate, con la discesa ad un livello trofico secondario dal primitivo livello terziario. La dieta vegetale è meno energetica, ma più abbondante (soprattutto ai tropici) e più facile da ottenere, poichè la preda non si muove e non si dibatte.

Anche la zoogamia dei megachiroteri va considerata senza presunzioni esclusivistiche. Vi sono specie che mangiano fiori senza impollinarli (specie "ladre"). Fiori comunemente visitati da impollinatori chiroteri possono, opportunisticamente, valersi d'altri animali, anche non volatori. Le piante "esibiscono" i frutti vistosi ricercati dai chiroteri in situazioni facilmente aggredibili dai grossi volatili: al termine dei rami, su lunghi peduncoli, issati su stipi

sgombri da foglie... posizioni però interpretabili primitivamente anche come risultato di una selezione difensiva, con veri e propri "alberi della cuccagna" che scoraggino specie "ladre" inutili alla disseminazione. Anche la disseminazione abiotica è possibile, specialmente via mare (molte specie di megachiroterteri sono endemiche di isole indopacifiche). I megachiroterteri (MARSHALL, 1985) sfruttano la polpa succosa dei grandi frutti tropicali. I semi vengono sputati, rigurgitati o, se piccoli, inghiottiti col succo e defecati. Gli animali sono importanti propagatori, perchè i loro posatoi da pasto distano anche decine di chilometri dalle località di prelievo dei frutti. Le gilde locali di megachiroterteri entrano così in competizione diretta con l'uomo raccoglitore ed agricoltore tropicale ed, adattandosi anche a frutti europei introdotti di recente, si attirano direttamente i fulmini di un'estinzione mirata e rapida, oltre ai danni subiti nella deforestazione.

Queste considerazioni possono valere anche per i fillostomatidi, famiglia eurifaga di microchiroterteri, che occupano un posto analogo nel Nuovo Mondo. Essi sarebbero necessari all'impollinazione di varie piante subtropicali, che hanno scarse possibilità di rifugiarsi nell'autogamia o nell'entomogamia (HOWELL, 1979; HOWELL & SCHROPFER-ROTH, 1981). Agirebbero anch'essi sia in gruppi, nelle specie più grandi, sia isolati. L'esogamia è assicurata nel primo caso dal completo esaurimento delle risorse di nettare d'una pianta, che richiede il passaggio ad altre per completare il bottino; nel secondo, da parziali bevute di nettare da fiori diversi nella stessa notte. La presenza di fillostomatidi, in altri casi, è utile all'esogamia, ma non necessaria alla sopravvivenza di specie anche capaci di autogamia (HEITHAUS et alii, 1974). Si è comunque in presenza di impollinatori generalisti e, solitamente, di gilde.

La natura generalmente "cattolica" (*catholic*), cioè universalistica, delle relazioni tra pipistrelli e piante è documentata (MARSHALL, 1985) dal fatto che piante-ospiti del Nuovo Mondo attirano megachiroterteri, e piante "da pipistrelli" del Vecchio attirano fillostomatidi. Dunque l'associazione fra pipistrelli e piante tende a non essere specifica e "tutto propende per coadattamento piuttosto che coevoluzione" (MARSHALL, 1985).

Interessante la prospettiva biostorica (SUSSMAN & RAVEN, 1978). I chiroterteri, nei rapporti zoogamici e zoocorici, avrebbero sostituito nella biosfera mammiferi di piccola mole non volatori, estinti col Terziario. Gilde di questi ultimi rimangono attive in regioni temperate remote (*far flung*) dove i chiroterteri sono pochi, o di comparsa tardiva: piccoli marsupiali in Australia, proscimmie in Madagascar e nell'Africa meridionale, rodenti in Sudafrica e, forse, in Australia. A parte quest'ultimo caso, si tratta di relazioni relitte

“sopravvissute da tempi lontani”: anch’esse, come nel caso degli sfingidi malgasci, sono “fossili viventi”. Non c’è invece competizione fra mammiferi notturni, volatori o no, ed uccelli pronubi, quasi tutti diurni. Molte piante ricevono tuttavia visite di animali di giorno e di notte, e contano così anch’esse tra i generalisti e gli opportunisti.

Di tipica evoluzione sequenziale, a proposito della zoocoria si potrebbe parlare ragionevolmente in ben pochi casi. Due, entrambi insulari, sembrano interessanti (WHEELWRIGHT & ORIANS, 1982). Uno di questi si riferisce a un mutualismo estinto da tre secoli (TEMPLE, 1977): una sapotacea endemica mauriziana può germinare - interrompendo una quiescenza, appunto, secolare - dopo che i semi, rimasti più giorni nell’apparato digerente di un grosso uccello, siano stati meccanicamente intaccati nei loro duri rivestimenti, dalla “masticazione” del ventriglio. L’esperienza è stata fatta su tacchini, ma prove paleontologiche e storiche indicherebbero che ospite necessario fu il dodo, grosso appunto come un tacchino. L’altro esempio riguarda un pomodoro endemico delle Galàpagos, i cui semi, per motivi analoghi, germinano soltanto dopo essere passati per il digerente delle tartarughe giganti (RICK & BOWMAN, 1961).

Risultato simile, - con la rimozione di un pericarpo ispessito ed impregnato di sali minerali - ha l’ingestione delle drupe di *Nitraria billardieri* DC, in Australia, da parte degli emù, molto più efficaci in questo dei mammiferi presenti. La germinabilità risulta però accresciuta, nel passaggio per il digerente dei ratiti, soltanto per suoli con struttura compatta, dove l’interramento dei semi è difficile. Su suoli leggeri, non si rilevano invece sostanziali differenze fra semi ingeriti e semi direttamente raccolti e sgusciati, purchè tutti siano prima coperti da sabbia, smossa da vento negli ambienti alomorfi colonizzati dalla zigofillacea. Si noterà il parallelismo, ambientale e geografico, con la mirmecocoria, anch’essa efficace in queste regioni su suoli crostosi rossi, e non richiesta in terreni sabbiosi (DAVIDSON & MORTON, 1981).

In pochi altri casi, pur non essendo necessaria, la parziale digestione dei tegumenti del seme è utile. “Predigestori” efficaci sarebbero i babbuini del Ghana (LIEBERMAN et alii, 1979). Viceversa i primati americani sono sovente spreconi, ed assicurano una certa disseminazione solo in presenza di produzione di frutti molto sovrabbondante (HOWE, 1980) suggerendo non fatti coevolutivi, ma semplici co-occorrenze. Né mancano primati che riducano, anziché accrescerla, la germinabilità dei semi ingeriti, semi però da alberi “per uccelli”, cioè con frutti od arilli vistosamente colorati, non profumati, con prevalente deiscenza nella mattinata: non “per mammi-

feri" (con tinte verdastre o brune, fortemente odorosi, disponibili di e notte: HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1979 e 1980).

Anche nei casi necessari, si tratta comunque di relazioni insolite (*unusual*: HOWE & SMALLWOOD, 1982) perchè, generalmente, i semi sono scarificati nel digerente come fatto accessorio, piuttosto che come processo coevoluto di potenziata germinabilità. Anche se una collaborazione animale interviene efficacemente nella disseminazione, la selezione può aver prodotto piuttosto meccanismi protettivi contro la digestione dei semi nel digerente del frugivoro: così i semi delle lorantacee, che debbono inserirsi in fenditure nel tronco del futuro ospite per attecchire, sono "inclusi in un rivestimento appiccicoso che resiste alla digestione" (SNOW, 1981) e risultato probabilmente analogo a questo delle semiparassite, la selezione ha ottenuto per le vere epifite.

L'eccessivo legame evolutivo tra pianta e disseminatore è, d'altronde, in prospettiva, pericoloso: la scomparsa dell'uno condurrebbe all'estinzione dell'altra. Le piante più euritope, come i loro pronubi e disseminatori, sono piuttosto generaliste.

Pericoli gravi per la sussistenza delle specie può riserbare in futuro una particolare efficienza presente (HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1979) in subsistemi troppo integrati.

Ancora uno sguardo alla storia della vita.

Certi caratteri anatomici di piante americane (lunghe e robuste spinescenze, frutti grossi e vistosi, semi molto duri) sono stati rivisti in relazione a processi adattativi che ebbero significato - difensivo, attrattivo, disseminativo...- al tempo dei grandi erbivori quaternari, proboscidiati, toxodonti, megateri, bradipi ed armadilli giganti, estinti nelle grandi crisi pleistoceniche (JANZEN & MARTIN, 1982). La sparizione della megafauna avrebbe provocato scompensi adattativi ed ecosistemici, in parte riassetati, od in via di riassetarsi, con la ricomparsa in America di erbivori di mole cospicua, soprattutto bovini ed equidi, introdotti dal vecchio continente (JANZEN, 1981 -a e -b). In questa concezione, però, se si voglia risalire, seppure a grandi linee, ad ipotesi genericamente coevolutive, occorre limitarsi ai livelli di forme biologiche o mores (SACCHI, 1985).

La flora locale sembra capace d'adeguarsi in modo sostitutivo, non a particolari specie, ma a particolari valenze ecoetologiche animali, espresse da convenienti elementi faunistici, sia indigeni, che estranei, secondo i tempi ed i luoghi. Nella parentesi tra le ecatombi pleistoceniche e l'arrivo di Colombo - stimata in circa 10000 anni: tempo non lunghissimo per talune specie arboree a vita plurisecolare - la disseminazione è comunque stata assicurata dai mammiferi superstiti, pagando un prezzo anche molto elevato in termini di

possibilità riproduttive, di aree geografiche e di consegna diretta a parassiti e decompositori di buona parte del prodotto, mentre le difese anti-megafauna rimanevano inutilizzati trofei di una lontana vittoria di Pirro “per abbandono di campo”.

Ad altri, però (HOWE, 1985) una simile ipotesi sembra troppo ardua e scarsamente documentabile. Molte pretese “piante da megafauna” contano concretamente oggi su disseminatori non meno efficaci di quelli che intervengono su altre piante forestali di simile distribuzione. I tempi di attesa per l'arrivo delle caravelle colombiane sarebbero smisurati per la sopravvivenza di specie rimaste davvero senza risorse per la dispersione dei loro semi. L'estinzione di specie animali non è certo un fatto episodico e concluso: è invece caratteristica essenziale nel divenire della biosfera. Le specie che vengono a trovarsi disadattate non possono sopravvivere aspettando un improbabile ritorno di equilibri e d'interazioni del passato.

In linea di massima, lo sforzo evolutivo vegetale ha, insomma, tendenze generiche, opportunistiche, senza che la corresponsione da parte del mondo animale sia specifica. Ma lo JANZEN (1983) invitando gli ecologi a “pensare da piante” (*to think as a plant*) conclude la sua arguta critica con un parallelismo indubbiamente realistico. La fragranza di certi fiori è gradita agli impollinatori notturni, ma anche all'uomo, per il quale non si può certamente pensare a ricordi atavici da remote tappe evolutive animali, comunque opinabili. Analoghe reazioni suscitano in noi profumi e colori di tanti frutti. Si tratta perciò di convergenze eco-etologiche, e, in definitiva “un membro profumato e dipinto della nostra (umana) società è, inconsapevole, un mimo di frutti”, e, quindi, susciterebbe appetito (*et pour cause*). Invito ad un cenone evolutivamente un po' lasso, ma accettabilissimo nel senso più comune, e gradevole, del termine...

Coevoluzione fra piante ed animali

Una scorsa rapida fra gli Autori che si sono occupati di coevoluzione, o piuttosto di compresenza, di animali e di piante nei sottosistemi del tipo “nucleo duro” consente di notare due tendenze interpretative antitetiche. Alla domanda se il coadattamento sia guidato dalle piante, come entità preesistenti con particolari caratteri cui, almeno in linea di principio, si son dovuti adattare gli animali nel corso della loro storia evolutiva, generalmente posteriore, o se invece l'apparizione di certe strutture e funzioni nel mondo animale abbia evocato risposte evolutive particolari nelle piante, e so-

prattutto nelle fanerogame, vengono fornite risposte diverse a seconda della specializzazione scientifica o delle tendenze culturali degli Autori.

L'evoluzione "sequenziale" del JERMY (1984) ha come presupposto essenziale che "gli insetti (fitofagi) seguono l'evoluzione delle piante" "senza ritorni (*feedback*) evolutivi maggiori, cioè senza interessare l'evoluzione delle piante" per cui il divenire delle specie fitofaghe è direttamente condizionato, per via biochimica, soprattutto, dal divenire delle piante-alimento. Si è notato che un punto di vista simile è stato persino sostenuto (CORNER, 1985) per l'origine della blastofagia, in cui pure l'evoluzione dei due simbionti, il vegetale e l'animale, parrebbe inestricabilmente legata nelle singole tappe del loro mutualismo.

D'altra parte le comunità d'insetti sulle piante sono spesso strutturate in modo lasso (*loosely*) con specie viventi con notevole indipendenza su gran parte di piante in uno stesso livello trofico: relazioni lasse di gran lunga più frequenti in natura delle relazioni obbligate (LAWTON & STRONG, 1981; HOWE, 1985).

Molti Autori sottolineano l'importanza delle piante per gli animali, soprattutto per i piccoli animali, non soltanto come fonte di cibo, ma come creatrici o plasmatrici indirette di tutto l'ambiente. Le piante sono "nicchie ecologiche" per la rapida evoluzione degli insetti (JERMY, cit.); "la pianta fa e l'animale prende" (CORNER, cit.); le piante costituiscono "la maggior parte (o "molto") della componente verticale dell'habitat" condizionando luce, umidità, temperatura; offrendo un posto e una protezione per l'attività riproduttiva; creando i presupposti per una diversità animale; determinando la natura stessa del substrato per gli invertebrati e condizionandone l'alimentazione anche in modo indiretto (EASTOP, 1981). Ma gli insetti collaborano alla decomposizione ed al riciclaggio dei nutrienti, alla difesa, all'impollinazione, alla disseminazione, alla pulizia della pianta... Insomma, per l'animale la pianta fa certamente parte del *templet*, lo "stampo" ambientale (SOUTHWOOD, 1987) più di quanto necessariamente l'animale sia parte del *templet* della pianta. Una scomparsa della vita animale determinerebbe la fine delle interrelazioni più intime e più necessarie, ma il mondo vegetale come tale sopravviverebbe, anche a costo di perdere gradualmente le specie più zoogame e zoocore, le carnivore, le mirmecofile... Le difficoltà dell'impollinazione e della disseminazione potrebbero in molti casi esser in parte superate con l'intervento di fattori non biotici, il vento, l'acqua... Fattori questi ultimi che vengono considerati come più importanti, per la diffusione delle piante, anche in certi casi di mirmecocoria (O'DOWD & HAY, 1980). Nemmeno l'autogamia è sempre una soluzione evolutiva disperata: in

ambienti ecologicamente stabili, che non richiedano una sollecita ed intensa risposta evolutiva a rapidi mutamenti ecologici, il sacrificio dell'esogamia può essere compensato a livello individuale dalla spesa molto minore nella produzione di polline e, per la specie, dalla sicurezza nella riproduzione (PROCTOR & YEO, 1973).

Abbiamo visto, d'altra parte come l'impollinazione entomogama si possa considerare un fattore importante del passaggio dall'ermafroditismo al dioicismo nelle angiosperme (BEACH, 1981).

Ipotizzano rapporti fra la "tremenda" (*tremendous*) diversificazione evolutiva di angiosperme e gruppi d'insetti pronubi anche KIESTER et alii (1984) rivisitando, con ampio uso critico di formule biomatematiche i casi classici di *Ficus*/agaonidi; *Yucca*/prodoxini, orchidee/euglossini; l'irraggiamento vistoso delle papilionacee, e, più in generale, l'evoluzione delle piante entomogame. Per la coevoluzione (in senso lato) di piante ed insetti, auspici anche meccanismi d'isolamento e di deriva genetica nelle singole coppie di pianta zoogama ed impollinatore, KIESTER et alii riconoscono l'importante spinta al differenziamento che può derivare dai pronubi; ma non credono di ravvisare nell'azione di questi il maggior processo diversificativo per le piante con fiori, rammentando che, secondo altri Autori, più conta la specializzazione ambientale vegetativa.

Non vi sono verosimilmente risposte generali al problema dell'uovo o della gallina in campo coevolutivo, e non sono accettabili proposte assolutistiche. "Adattamenti mutui possono svilupparsi tra organismi, ma, comunemente, ciascun membro d'una relazione si adatta... alle componenti più utili dell'altro. L'organismo in cui la relazione è maggiormente importante probabilmente si altererà di più e l'adattamento interesserà gli organi ed i comportamenti appropriati" (EASTOP, 1981).

I tassi evolutivi sono molto diversi nei due mondi viventi, e diversa è la plasticità individuale. L'animale è un sistema molto più centralizzato, pertanto meno flessibile nei riguardi delle variabili ambientali, e questa constatazione vale tanto più per gli insetti metabolici, organismi a sviluppo indiretto ed interrotto da mute, con una fase imaginale mobile, ma immodificabile, predeterminata da una larva sedentaria che ne differisce spesso radicalmente come ecologia e comportamento, oltre che in morfologia. L'enorme numero d'insetti esistente (STORK, 1988) risponde ad un numero di gran lunga minore di piante (ed anche ad un numero molto inferiore di animali individualmente più adattabili!) perchè la selezione crea a getto continuo specie con nicchie ecologiche sempre più specializzate come mezzo per concorrere alla vastità di nicchia ecologica delle piante che con gli insetti convivono e con essi interagiscono. Entro

taxa anche relativamente limitati, una o ben più d'una specie d'insetto per una semplice ecomorfosi, per una singola fase vitale, per ogni comportamento stagionale della pianta, per ogni organo o parte d'organo, per ogni livello di stratificazione, entro un singolo individuo vegetale.

La coevoluzione stretta tra piante ed animali non può dunque avere una portata generale, nonostante l'interesse che essa rivela in casi particolari, circoscritti a condizioni ecologicamente critiche. La mirmecofilia è una risposta ad un trofismo povero del suolo, o alla scarsità complessiva di risorse trofiche per le epifite; l'impollinazione obbligata (quando tale veramente è) si è evoluta in piante con particolari difficoltà di riproduzione, o perchè concorrenti deboli, o perchè troppo rade, o perchè stanziate in ambienti in cui l'autogamia è pericolosa e gli agenti fisici son incerti; la zoocoria obbligata è forse un'astrazione, l'anemocoria, conquista recente delle piante (SNOW, 1981) si è affermata in ambienti di fauna povera e fortemente ciclica per presenze e comportamenti. Persino la blastofagia appare come un rimedio per piante spesso isolate e senza fiori vistosi, già in partenza. Infine, la comparsa nella biosfera di piante con fiori ed insetti è "contemporanea" solo nell'ottica del geologo, e soltanto a grandi linee. L'ornitogamia è molto più recente (SNOW, 1981) e recente la chiropterogamia, che ha allargato le prospettive del mammiferi come impollinatori (MARSHALL, 1983 e 1985). Insignificante oggi, invece, l'erpetogamia.

Differenze di ritmi e tassi evolutivi nulla tolgono comunque all'interesse, per l'ecologo, delle interrelazioni animale/pianta. Se i subsistemi a base accettabile come veramente coevoluta sono pochi, il significato delle compresenze e dalle collaborazioni subsistemiche sul piano ecologico e trofico è generale. Deve però essere valutato in un contesto dinamico.

I "nuclei densi" attuali costituiscono vantaggi in specifiche condizioni ambientali sfavorevoli; l'orizzonte futuro dei subsistemi, tanto ecologico che evolutivo, s'intravvede però nelle possibilità che quei nuclei di rarefaciano, divengano lassi o "diffusi" - svincolandosi da interdipendenze potenzialmente ossessive - quando il quadro ambientale vada mutando; e si aprano a nuove combinazioni di specie, di ambienti, di paesi, partecipando a prospettive di nuovi, futuri "addensamenti" in una biosfera di continuo mutamento. La rinuncia ad un certo grado di generalismo, di opportunismo adattativo, tradotta nell'eccesso di specializzazione della propria nicchia ecologica, può rappresentare oggi l'utilizzazione massima dell'energia individuale e specifica in condizioni altamente profittevoli e l'unica soluzione energetica possibile per la sopravvivenza e la conservazione delle specie. Domani può peraltro tradursi nell'inevi-

tabile estinzione di disadattati. Legge fondamentale, richiamata da quasi tutti i nostri Autori, dell'evoluzione e, per conseguenza, dell'ecologia.

“La struttura dell'ecosistema è determinata dalla storia evolutiva delle specie che vi appartengono. La pressione che fa evolvere le specie è prodotta dalle loro reciproche relazioni entro l'ecosistema” (TURNER, 1981). Ma nello studio dei nuclei evolutivi subsistemici l'interesse dell'ecologo è vivo, non meno che nella verifica di intimità e durata dei legami interspecifici, nel tentativo d'identificarne i “gradi di libertà” ambientali ed adattativi, siano questi funzione di rapporti interspecifici nuovi, brevi o transitori, od invece risultato di una lunga storia comune (LAW & KOPTUR, 1986) ed eredità da tempi lontani.

5) IL CAFFÈ ED IL CONTO: OBIEZIONI E PROSPETTIVE

I pochi piatti scelti dal menù pantagruelico del “cenone” permettono qualche considerazione generale:

a) *il modello grafico di struttura “cenonica” degli ecosistemi*, che assomiglia un po' ad un atomium ad uso dell'ecologo, proposto da LAMOTTE et BLANDIN, è poco convincente, e forse fuorviante sulle intenzioni stesse degli Autori. In quello schema, i legami fra i cenoni lasciano presupporre distanze e rigidzze - anche se graduate - non chiaramente realistiche. Il “cenone” è poi configurato come una sfera (di vario colore, secondo il diverso grado d'intimità che ne lega i componenti) chiusa, caso che non si dà mai, come si è visto negli esempi discussi. Infine, in modelli di quel tipo c'è poco posto, o piuttosto marginale, per le interazioni organismi/quadro abiotico, che costituiscono invece substrato reale e premessa metodologica per l'interpretazione di qualunque interrelazione vitale.

A me sembra proponibile, su un piano meno ambizioso, ma più concreto, un modello parziale come quello indicato in fig. 6. Questo è graficamente centrato sul subsistema *Passiflora/eliconini/parassitoidi* come si presentava nell'autunno australe (marzo) del 1988 a Tucumàn ma potrebbe esserlo su altre componenti biotiche dello schema. La visione “cenonica” critica risulta qui, appunto, dalla messa a fuoco di poche maglie della rete d'interazioni tra specie, aperta però, od apribile, verso altri nuclei densi, altri ecosistemi, potenzialmente verso l'ecosfera, che è il solo vero “cenone”, il solo vero “nucleo denso”, la sola vera unità sinecologica del nostro mondo. Il modello è limitato, per chiarezza, a questi aspetti del subsistema, ma comprende diversi possibili esempi delle interrelazioni che abbiamo riassunte nelle portate precedenti del banchetto: dai

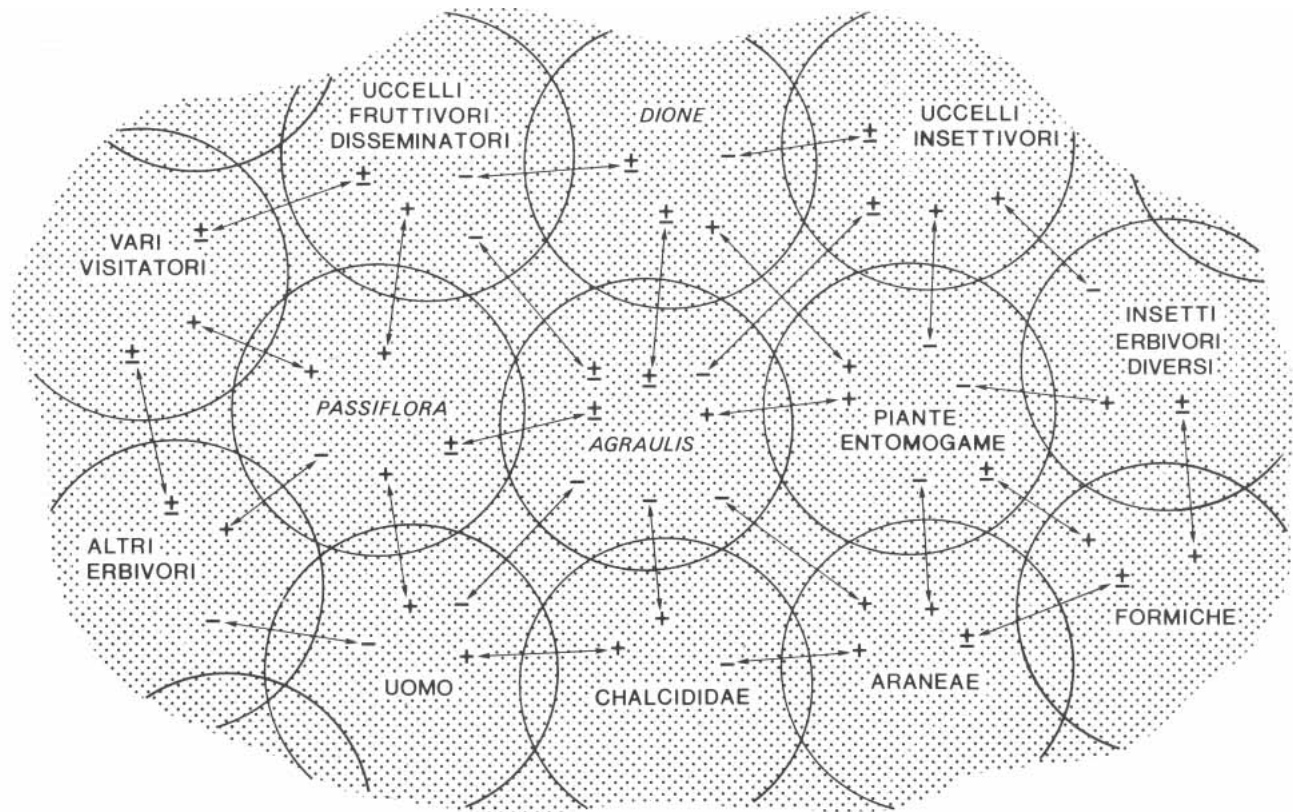


Fig. 6. Schema delle interrelazioni fra il sottosistema (nucleo "denso") passiflora/eliconini/parassitoidi larvali ed altre componenti ecosistemiche. La retinatura configura il filtro dei fattori abiotici sulle relazioni tra organismi. Particolari nel testo.

mimetismi ai mutualismi diretti ed indiretti, compresa l'azione antropica; dall'entomogamia alla zoocoria.

Specie ed interazioni sono indicati, per semplificare, con cerchi e segmenti di cerchio di pari superficie, ma quest'uguaglianza grafica non sottintende affatto valori ecologici uguali, né in senso assoluto, né relativamente al sistema rappresentato: essa è un semplice modo d'indicare compresenze ed interferenze qualitative di ciascuna specie sulle altre. Col cerchio viene simboleggiata la nicchia ecologica specifica nell'accezione multidimensionale ("fenotipo ecologico") proposta dall'AYALA (1970) e, apparentemente in modo autonomo, ripresa dal LAMOTTE (1979).

Ancora per schematicità e chiarezza grafiche, tratti uguali indicano il significato relativo delle interazioni tra specie (+ = vantaggio, — = danno; \pm = azioni reciproche vantaggiose o svantaggiose, dirette od indirette). Così, per esempio, può avere soltanto un significato occasionale, di tentativo inesperto, la predazione degli uccelli sugli eliconini, considerati inappetibili per il contenuto di glucosidi cianogenici nei loro tessuti, assunti dalle passiflore o sintetizzati *de novo* (ACKERY, 1988). Invece l'azione dei parassitoidi sui bruchi è molto incisiva, e viene infatti scelta come metodo di lotta biologica in difesa delle passiflore. L'erborivismo dei bruchi eliconini su queste ultime è fenomeno obbligato di grande significato evolutivo (BROWN, 1981). Sarebbe per contro localizzato il mimetismo mülleriano fra le immagini di *Agraulis vanillae*(L.) e *Dione juno* (CRAMER).

I cerchi non appaiono mai "sgombri", né lo sono gli spazi fra cerchi: la trama che li ricopre rappresenta l'azione dei fattori abiotici, che non debbono essere indicati a parte, ma formano il filtro, inevitabile e necessario, traverso il quale si tentano d'apprezzare i rapporti fra le specie componenti il sistema.

b) *come concetto operativo generale*, il "cenone" ha un valore incerto, sia sul piano evolutivo che su quello trofico. Così come è stato finora proposto, arriverebbe ad inglobare fatti molto difforni tra loro nelle dimensioni del tempo e dello spazio, nell'intensità e necessità delle interrelazioni fra specie. Tanto difforni da intralciare l'applicazione di metodi comparativi, sempre necessari invece in una disciplina non molto "sperimentabile" come l'ecologia (HAILA, 1988).

c) *nel lavoro concreto di campagna*, il "cenone" è di scarsa utilità. I "nuclei densi" le interrelazioni evolutive più intime per ciascuna specie coinvolta, possono in pratica ignorarsi nel comune procedimento biocenologico. Non è una constatazione paradossale: il fico sottintende la presenza del caprificatore; una madrepora si può considerare come un unico elemento biocenotico, al pari d'una

Tridacna, perchè il suo simbiote necessario protofitico è, in pratica, un suo organo trofico, un aspetto indissolubile della fisiologia del cnidario. Quando si censiscano fichi e madrepora, il censimento comprende, *ex officio*, i simbioti. Così accade, da sempre, per le simbiosi pseudomutualistiche per eccellenza, che legano alghe a funghi lichenogeni. I licheni vengono considerati come organismi a sé, non come un nucleo subsistemico (durissimo!) in cui il fungo, in realtà, sfrutta l'alga (ilotismo).

Né si intravede come procedere altrimenti nei rilevamenti di campagna, poichè di rado capita di poter censire a parte endoparassiti e simbioti di ogni pianta od animale, come il sinecologo effettivamente li "vede" e conteggia. Non saranno i più fedeli olisti ad obiettare, considerando quanto essi diano per scontato nell'interpretare il funzionamento trofico di ecosistemi e di singoli livelli energetici. D'altra parte, nei nuclei più lassi ed opportunistici - nei subsistemi mimetici, per esempio - sono le componenti singole che il sinecologo "vede" e valuta nel suo lavoro in natura, stimandone presenze e frequenze sia nel quadro cenotico d'insieme, sia entro categorie riduzionistiche accettate da tutti, come tassocenosi o gilde. Nelle liste di specie e nelle tabelle quantitative i "cenonti" entrano indipendentemente, censiti in modo immediato.

d) a differenza d'altre categorie sistemiche, come associazioni, comunità, gilde, il "cenone", imperniato su situazioni effettivamente coevolute, o su evoluzioni sequenziali, o su compresenze interferenti, presenta una certa *rigidità e staticità concettuale*. Esso sottintende una stabilità di rapporti interspecifici accettata come premessa logica. Si è visto invece come molti Autori mettano oggi l'accento piuttosto sulla fluidità delle strutture cenotiche, dovuta, oltre che al divenire "naturale" delle comunità, alle continue trasformazioni qualitative e variazioni quantitative di diversità, influenzate da arrivi di specie nuove ed indizio di una biosfera che tende ad una maggior uniformità antropizzata. In un contesto, così, fluente, "nuclei densi" possono rarefarsi; subsistemi possono disattivarsi e ricostituirsi, mentre le singole specie partecipano ad equilibri nuovi che si stabiliscono, o si rinsaldano, sul posto, creando ed irrobustendo nuove unità ecologico-evolutive (tav. f.t.).

e) nella concezione olistica dell'ecosistema, che, ove, non si ceda ad esasperazioni manichee, è chiave indispensabile alle ricerche - semplici fin che si vogliano - di ecologia energetica, di produttività biologica, il "cenone" *diventa interessante quando si sbilanci*, a favore dell'una o dell'altra componente, fino a dissolversi, sfumando in equilibri nuovi. Questo riequilibrio può avvenire per variazioni quantitative, numeriche, di un "cenonte", fino all'azzeramento della sua presenza, oppure per l'ingresso di elementi fore-

stieri. Il “cenone” originario non sussiste allora più. Ma questo è un meccanismo generale di funzionamento; simili sorti erano già ben chiare nel documento di fondazione della sinecologia, la sintesi del MOEBIUS (1877) per una categoria gerarchica molto più elevata: la biocenosi stessa. Per ricerche di questo tipo v'è scarsa ragione di abbandonare cammini interpretativi già noti, e tecniche di lavoro che si vanno sempre più sofisticando, per gli scopi anche pratici che l'ecologia sistemica e subsistemica si propone. Può esser questo il caso della lotta biologica integrata, che consiste, appunto, nello spezzare il subsistema ospite utile/parassita, o preda/predatore, con l'intervento e il potenziamento di specie di origine estranea, anche geograficamente lontana. Specie che di volta in volta saranno parassitoidi o vivaci competitori della specie nociva, virus, l'uomo...

f) relazioni concrete di tipo “cenonico” *si studiano fin dalle origini della storia naturale*: parassitismi, mutualismi, mimetismi... La “novità” può quindi apparire soltanto sul piano lessicale. Ma si è detto che non sembra impellente la necessità di arricchire ulteriormente un lessico sinecologico, entro il quale già fin troppa ambiguità nell'uso di vocaboli, pur introdotti fin dalla nascita dell'ecologia scientifica, accompagna spesso scuole e momenti diversi. E, per il “cenone”, se il nome è tutto nuovo, le nozioni ch'esso esprime sono nuove solo relativamente. “Reti trofiche come quella del sistema eliconini/*Passiflora/Anguria-Gurania* (cucurbitacee) (dalle quali le farfalle attingerebbero, direttamente od indirettamente, anche le tossine che ne sostengono l'inappetibilità mülleriana: ACKERY, 1988) possono rappresentare unità chiave per ricerche su strutture, funzione, diversità in (eco)-sistemi tropicali... la teoria ecologica moderna ha largamente ignorato simili interazioni, e modelli importanti non ne hanno tenuto conto” e ancora “tali interazioni specifiche sono utilissime in studi generali (*broad studies*) di ecologia delle comunità” “interazioni specifiche pianta/erbivoro come quelle tra *Heliconius* e *Passiflora* possono formare subsistemi biologici utilissimi nello studio della struttura e del funzionamento delle comunità” (BROWN, 1981).

Argomento quest'ultimo, ancora precedente, e proposto, non per caso, da altri lepidotterologi: “ci sembra che studi di coevoluzione forniscano un eccellente punto di partenza per comprendere l'evoluzione delle comunità” (EHRlich & RAVEN, 1964).

Ma ci guarderemo dalla tentazione di riporre il “cenone” nella soffitta dei molti tentativi ideali senz'avvenire, che, anche se geniali ed originali, conoscono una moda efimera ed un successo soggettivo quasi soltanto nella cerchia dei loro Autori. E non cederemo a facili ironie profittando dell'ambiguità etimologica delle lingue

romanze: tanto in francese che in italiano, si può, sì, pensare come origini legittime del vocabolo, a “koinòs” (od, almeno, a “kainòs”...) ma anche a “kenòs”!

g) La proposta del “cenone” è, per contro, rivelatrice preziosa di *tendenze metodologiche scrupolose* e di esperienze di ricerca mature. Essa nasce dalla consapevolezza riaffermata che la sinecologia olistica, o “macroscopica”, non sa rispondere a troppe domande poste dall’auspicio linneano *Natura discere mores*, che è la ragion d’essere dell’ecologo. L’olismo rigidamente deduttivo di certi ecosistemisti trova un modello logico nell’amatore di un’automobile, di cui fossero note necessità quantitative di carburazione e di lubrificanti, e il cui rendimento teorico apparisse codificato in convincenti diagrammi, non accompagnato però da conoscenze sufficienti della struttura del motore e del suo funzionamento, risultandone stupore ed incertezza quando la velocità prevista cali senza motivi apparenti, od intervenga un guasto, oppure situazioni climatiche ed ambientali nuove richiedano un cambio d’olio o di pneumatici.

O, per rimanere su un terreno più biologico, nel medico che, notati in un paziente valori anomali del metabolismo basale, non ne ricerchi cause, né preveda rimedi, analizzando organo per organo, apparato per apparato, e si trincerino anodinamente dietro la constatazione macroscopica che l’organismo non è la semplice somma delle sue parti. Da notare che una simile analogia era già nel TANSLEY (1934). Questo solido naturalista britannico, nel quale, giocando sul significato filosofico del vocabolo “sistema”, oggi qualcuno vedrebbe a torto un antenato dell’ecologia informatica, la propose appunto formulando il concetto stesso del suo ecosistema.

È un vero peccato che il TANSLEY, non sembrando conoscere, o comunque non citando, il MOEBIUS, ignorasse che questi, mezzo secolo prima, aveva già espresso idee molto simili. Ed è ancor più spiacevole che la sostanziale coincidenza di concetti e di prospettive tra l’Autore germanico e l’inglese (SACCHI, 1981) sia tutt’oggi poco sottolineata da Autori anche noti, ma talora un po’ frettolosi (MARGALEF, 1977).

Benvenuto, dunque, il gran ritorno dei sinecologi europei ad un più prudente principio di causalità. Ma questa via, riduzionistica e gradualistica, ha un traguardo scontato. Essa conduce a riabilitare la specie, e l’individuo, come protagonisti d’un dramma sinecologico in cui troppo spesso era riserbato il ruolo di primattore assoluto ad un ecosistema/biocenosi conformisticamente configurato, ed accettato, come un super organismo. In un simile superente, individui e specie dovrebbero funzionare più o meno come cellule ed organi funzionano in un organismo vero; avrebbero quindi un’importanza minore, quasi trascurabile da un ecologo-pretore soltanto

assillato *de maximis*. In una simile concezione, specie ed individui sono trattati come elementi "passivi" della ricerca ambientale, atti a definire situazioni come etichette o sintomi anzichè come componenti dinamiche essenziali. Né una sottovalutazione di questo tipo è attribuito solo di ricerche tese a fornire rapidi risultati applicativi, sorta di *scoop* a carattere giornalistico-tecnico, piuttosto che ad acquisire una decorosa conoscenza dei fatti, dei loro principi, delle loro conseguenze (SACCHI, 1973).

Certamente, quella che chiamiamo "autoecologia" è, in gran parte, un'astrazione didattica. Nessun individuo, in natura, è mai libero né isolato da altri individui, né entro l'ambiente che lo circonda, né all'interno del proprio organismo. E mai può sottrarsi allo scambio di azioni e reazioni col suo contesto abiotico. Ma esso è in grado, in quanto individuo, di affrancarsi da questo e da quel legame in un'autonomia potenziale imprevedibile fra le cellule di un metazoo o di un metafita, almeno in condizioni non patologiche. E, con la sua presenza, seppure con diversa rilevanza secondo massa, mobilità, psichismo, qualifica e quantifica la biocenosi di cui fa parte.

Non sono, quindi, un'astrazione i metodi scolasticamente definiti come "autoecologici". Questi, attingendo al contributo ed al controllo di discipline quantitative e sperimentali, dalla climatologia alla genetica, dalla fisiologia comparata alla demografia ed alla biometria, raggiungono gradi di precisione tecnica e di finezza analitica indispensabili nella scienza e nella professione dell'ecologo moderno.

Se questa è la lezione del "cenone", torniamo a tavola con fiducia e buon appetito.

RINGRAZIAMENTO

Lo schema di questo saggio critico deriva da un breve corso post-universitario sulla struttura degli ecosistemi, svolto da me nel marzo del 1988 a San Miguel de Tucumàn (Repubblica Argentina) e dalle dense, e intense, discussioni che seguivano con biologi ed agronomi partecipanti a quelle conferenze. Debbo ringraziarli tutti per il contributo d'idee suscitato ed i suggerimenti ricevuti. Questa, quindi, è quasi una sintesi collettiva. Un ringraziamento particolare al Professor Ing. Agr. ANTONIO NASCA, cattedratico di Entomologia dell'Università di Tucumàn, organizzatore del corso, ed alla Ing. Agr. Susana Popich de Rodriguez, che mi ha amabilmente fornito materiale ed informazioni sul "cenone" di *Passiflora (Granadilla) coerulea* L. Con l'amico e collaboratore di sempre, Dr. PAUL

TESTARD dell'Ecole normale supérieure - Ulm, di Parigi, ho scambiato punti di vista ed obiezioni sui problemi ed i concetti trattati, in questa come in tante altre occasioni, passate e, mi auguro, future.

Grazie all'amico G. B. RONCHETTI, Professore di Equilibri naturali e Lotta biologica nell'Università di Pavia, ho potuto rinfrescare i miei ricordi entomologici.

Ultimo, ma non certo il minore, ha meritato riconoscenza da parte mia il mio Maestro, prof. G. Montalenti, emerito dell'Università di Roma, che ha avuto la pazienza di rileggere il manoscritto, con critiche, suggerimenti, consigli.

Giuseppe Montalenti è mancato mentre il lavoro era in bozze. Al ricordo della Sua figura di grande naturalista, alla Sua fede appassionata nella scienza dell'evoluzione, sintesi fortunata e feconda di genetica ed ecologia, dedico, con affetto perenne, questo saggio.

Legenda della tavola fuori testo

Sopra: Le quasi mille specie di *Ficus* finora conosciute presentano forme biologiche e forme di crescita molto diversificate. Qui, il fico piangente di Sulawesi, Indonesia (*Ficus celebensis* Corner) i cui siconi, gialli a maturità, hanno dimensioni e globosità di piselli (Orto botanico di Singapore, foto originale).

Sotto: L'importazione — volontaria o fortuita — di specie esotiche “sgrana” l'unità subsistemica di partenza, e può fortemente sbilanciare quella d'arrivo, a profitto degli elementi più opportunistici e meglio adattabili. In regioni extraeuropee con clima di tipo mediterraneo, come la fascia costiera meridionale del continente australiano, si assiste ad invasioni massicce di *white snails*, le chioccioline xerobie “bianche” (Elicine ed Eliceline) della fauna paleartica. Queste non hanno trovato nelle biocenosi locali, lungamente sottratte ad apporti esogeni, né competitori efficaci, perché non vi erano specie indigene di forma biologica analoga, né parassiti o predatori capaci di controllarne la demografia e limitarne l'espansione: perciò si sono rapidamente adattate alla flora locale, indigena od a sua volta introdotta, spontanea e coltivata, raggiungendo, in pochi decenni, densità enormi e vaste distribuzioni: un flagello per l'agricoltura. Oggi si tenta seriamente di arginarle e respingerle ricercando nel mondo circum-mediterraneo di probabile origine mezzi validi di lotta biologica (BAKER, 1986). Foto originale in ambiente calcicolo di Hardwicke Bay, Yorke peninsula (South Australia) presso colture a rotazione cereali/medicai.



BIBLIOGRAFIA CITATA

La bibliografia disponibile per argomenti che riguardino il "cenone" è sterminata. Si è data pertanto la preferenza ad opere comprensive, con caratteri di revisione o di rivista sintetica. In linea di massima, si citano nel testo lavori dell'ultimo decennio, chiudendo la lista col 1988. Ricerche precedenti sono citate soltanto per precisi motivi critici o storici.

- ACKERMAN, J. D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biol. J. Linn. Soc.*, 20: 301-314.
- ACKERY, P. R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 95-203.
- AKER, C. L. & UDOVIC, D. 1981. Oviposition and pollination behavior of the Yucca moth, *Tegeticula maculata* and its relation to reproductive biology of *Yucca whippley*. *Oecologia* (Berlin), 49: 96-101.
- APPANAH, S. 1982. Pollination of androdioecious *Xerospermum intermedium* Radk. (Sapindaceae) in a rain forest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 18: 11-34.
- ATSATT, P. R. 1981-a. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *Am. Nat.* 118: 638-654.
- ATSATT, P. R. 1981-b. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia* (Berlin), 48: 60-63.
- AYALA, F. J. 1970. Competition, coexistence and evolution. In "Essays in Evolution and Genetics". III Appleton Century Crofts. New York: 121-158.
- BAKER, G. H. 1986. The biology and control of white snails, introduced pests in Australia. CSIRO, Div. Entomology, Technical paper 25: 1-31.
- BALDWIN, I. T. & SCHULTZ, J. C. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 221: 277-279.
- BARBAULT, R. 1984. Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations? *Acta oecologica*, *Oecol. gener.* 5: 243-259.
- BARLOW, B. A. & WIENS, D. 1977. Host-plant resemblance in Australian mistletoes: the case for cryptic mimicry. *Evolution*, 31: 69-84.
- BAWA, K. S. 1980-a. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae). *Evolution*, 34: 467-474.
- BAWA, K. S. 1980-b. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 15-39.

- BEACH, J. H. 1980. Pollinator foraging and the evolution of dioecy. *Am. Nat.*, 118: 572-577.
- BEACH, J.H. & BAVA, K.S. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution*, 34: 1138-1142.
- BEATTIE, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant/plant mutualism. Cambridge University Press: 1-175.
- BEATTIE, A. J. & CULVER, D. C. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forests. *Ecology*, 63: 107-115.
- BENSON, A. A. 1984. Symbiosis. In "The Great Barrier Reef"; Reader's Digest, Sidney: 148-151.
- BENSON, W. W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science*, 176: 936-939.
- BENSON, W. W.; BROWN, K. S. JR. & GILBERT, L. E. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-680.
- BENTLEY, B. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 407-427.
- BISHOP, J. A. & COOK, L. M. 1980. Industrial melanism and the urban environment. *Adv. ecol. Res.*, 11: 373-404.
- BLANK, R.J. & TRENCH, R.K. 1985. Speciation and symbiotic flagellates. *Science*, 229: 656-658.
- BOUCHER, D. H.; JAMES, S. & KEELER, K. H. 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 315-347.
- BOYDEN, TH. C. 1980. Floral mimicry in *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution*, 34: 135-136.
- BOYDEN, TH. C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizard. *Evolution*, 30: 73-81.
- BRAKEFIELD, P. M. 1984. Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in the Netherlands. I-Population biology and geographical variation of melanism. *J. an. Ecol.*, 53: 761-774.
- BRAKEFIELD, P. M. 1985-a. Differential winter mortality and seasonal selection in the polymorphic ladybird, *Adalia bipunctata* (L.) in the Netherlands. *Biol. J. Linn. Soc.*, 24: 189-206.
- BRAKEFIELD, P. M. 1985-b. Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and soldier beetle: a hypothesis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 26: 243-267.
- BRAKEFIELD, P. M. 1987. Tropical dry and wet season polyphenism in the butterfly *Melanitis leda* (Satyrinae): phenotypic plasticity and climatic correlates. *Biol. J. Linn. Soc.*, 31: 175-191.
- BRAKEFIELD, P. M. & LARSEN, T. B. 1984. The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 22: 1-12.
- BRAKEFIELD, P. M. & LIEBERT, T. 1985. Studies on colour polymorphism in some marginal populations of the aposematic jersey tiger moth, *Callimorpha quadripunctaria*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 26: 225-241.

- BRAKEFIELD, P. M. & WILLMER, P. G. 1985. The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: differences in reflectance and thermal properties between the morphs. *Heredity*, 54: 9-14.
- BRISTOW, C. 1984. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York Ironweed. *J. an. Ecol.*, 53: 715-726.
- BROWN, K. S. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 427-456.
- BROWN, J. E. & KODRIC-BROWN, A. 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird pollinated flowers. *Ecology*, 60: 1022-1035.
- BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. 1981. Reply to Williamson & Black's comment. *Ecology*, 62: 497-498.
- BUCHMANN, S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 343-369.
- BUCKLEY, R. 1983. Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia (Berlin)* 58: 132-136.
- BUCKLEY, R. 1987. Ant-Plant-Homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.*, 16: 53-85.
- CALOW, P. 1987. Towards a definition of functional ecology. *Funct Ecol.*, 1: 57-61.
- CARROL, C. R. & HOFFMAN, C. A. 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209: 414-416.
- CAVANAGH, C. M. 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature*, 302: 58-61.
- CHAI, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the response of rufoustailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 29: 161-189.
- CHARLESWORTH, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 333-348.
- CLARKE, C. A.; MANI, G. S. & WYNNE, G. 1985. Evolution in reverse: clean air and the peppered moth. *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 189-199.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1981. Comments on the nature of deception. *Biol. J. Linn. Soc.*, 16: 11-14.
- COOK, L. M. & JACOBS, TH. M. G. M. 1983. Frequency and selection in the industrial melanic moth *Odontoptera bidentata*. *Heredity*, 51: 487-494.
- COOK, L. M.; MANI, G. S. & VARLEY, M. E. 1986. Postindustrial melanism in the peppered moth. *Science*, 231: 611-613.
- COPP, N. H. & DAVENPORT, D. 1978-a. *Agraulis* and *Passiflora*. I - Control specificity. *Biol. Bull.*, 155: 98-112.

- COPP, N. H. & DAVENPORT, D. 1978-b. *Agraulis* and *Passiflora*: II - Behaviour and sensory modalities. Biol. Bull., 155: 113-124.
- CORNER, E. J. H. 1985. *Ficus* (Moraceae) and Hymenoptera (Chalcidoidea): figs and their pollinators. Biol. J. Linn. Soc., 25: 187-195.
- COTTRELL, C. B. 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. Zool. J. Linn. Soc., 79: 1-57.
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15: 259-278.
- DAVIDSON, D. W. & MORTON, S. R. 1981. Myrmecochory in some plants (fam. Chenopodiaceae) in the Australian arid zone. Oecologia (Berlin), 50: 357-366.
- DEVRIES, PH. J. 1984. Of crazy-ants and Curetinae: are *Curetis* butterflies tended by ants? Zool. J. Linn. Soc., 79: 59-66.
- DOUGLAS, M. M. & GRULA, J. W. 1978. Thermoregulatory adaptations allowing ecological range expansion by the Pierid butterfly, *Nathalis iole* Boisduval. Evolution, 32: 776-783.
- DRESSLER, R. L. 1982. Biology of the Orchid bees (Euglossini). Ann. Rev. Ecol. Syst., 13: 373-394.
- EASTOP, V. F. 1981. Coevolution of plants and insects. In "The evolving Biosphere": 179-190. Cambridge Univ. Press.
- EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1985. Induced plant defences against insect grazing: fact or artefact? Oikos, 44: 70-74.
- EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. & GREENWOOD, S. 1986. Palatability of British trees to insects: constitutive and induced defences. Oecologia (Berlin), 69: 316-319.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 18: 586-608.
- ENDLER, J. A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. Biol. J. Linn. Soc., 16: 25-31B
- ENDLER, J. A. 1984. Progressive background matching in moths and a quantitative measure of crypsis. Biol. J. Linn. Soc., 22: 187-231.
- EVANS, D. L. 1987. Tough, harmless cryptic could evolve into tough, nasty aposematics: an individual selectionist model. Oikos, 68: 114-115.
- FAGERSTROEM, T. 1987. On theory, data and mathematics in Ecology. Oikos, 50: 258-261.
- FALKOWSKI, P. G. & DUBINSKI, Z. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. Nature, 289: 172-174.

- FITT, W. K. & TRENCH, R. K. 1981. Spawning, development and acquisition of zooxanthellae by *Tridacna squamosa*. Biol. Bull., 161: 213-235.
- FLANAGAN, P. W. 1988. Holism and reductionism in microbial ecology. Oikos, 53: 274-275.
- FLETCHER, W. J. 1987. Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. Ecol. Mon., 57: 89-109.
- FLOWER, S. V. & LAWTON, J. H. 1985. Rapidly induced defences and talking trees; the Devil's advocate position. Am. Nat., 126: 181-195.
- FRITZ, R. S. 1982. Selection for host modification by insect parasitoids. Evolution, 36: 283-288.
- FRITZ, R. S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. Ecology, 64: 789-797.
- GAINES, S. D. & LUBCHENCO, J. 1982. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II - Biogeography. Ann. Rev. Ecol. Syst., 13: 111-138.
- GALLEN, C.; ZIMMER, K. A. & NEWPORT, M. E. 1987. Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: a mechanism for disruptive selection on flower size. Evolution, 41: 599-606.
- GIBBERD, R.; EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1988. Wound-induced changes in the acceptability of tree-foliage to Lepidoptera; within-leaf effects. Oikos, 51: 43-47.
- GIBSON, R. W. & PICKETT, J. A. 1983. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. Nature, 302: 608-609.
- GILBERT, L. E. 1971. Butterfly-Plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconine butterflies? Science, 172: 585-586.
- GILL, F. N. & WOLF, L. L. 1975-a. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. Ecology, 56: 333-345.
- GILL, F. B. & WOLF, L. L. 1975-b. Foraging strategies and energetics on East-African sunbirds at mistletoe flowers. Am. Nat., 109: 491-510.
- GILL, F. B. & WOLF, L. L. 1977. Nonrandom foraging by sunbirds in a patchy environment. Ecology, 58: 1284-1296.
- GIVNISH, TH. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in Gymnosperms. Evolution, 34: 959-972.
- GIVNISH, TH. J.; BURKHART, E. L., HAPPEL, R. E. & WEINTRAUT, J. D. 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. Am. Nat., 124: 479-497.

- GODFREY, A.; LYTHGOE, J. N. & RUMBALL, D. A. 1987. Zebra stripes and tiger stripes: the spatial frequency distribution of pattern compared to that of the background is significant in display and crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 32: 427-433.
- GOLDSMITH, T. H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science*, 207: 786-788.
- GORDON, I. J. 1984. Polymorphism of the tropical butterfly, *Danaus chry-sippus* L., in Africa. *Heredity*, 53: 583-593.
- GORDON, I. J. 1987. Natural selection for rare and mimetic colour pattern combinations in wild populations of the diadem butterfly, *Hipo-limnas misippus* L. *Biol. J. Linn. Soc.*, 31: 1-23.
- GRANT, B. & HOWLETT, R. J. 1988. Background selection by the peppered moth (*Biston betularia* Linn.): individual differences. *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 217-232.
- GREENE, H. W. & MC DIARMID, R. W. 1981. Coral snake mimicry: does it occur? *Science*, 213: 1207-1212.
- GREENWOOD, J. D. D.; WOOD, E. M. & BATCHELOR, Sh. 1981. Apostatic selection of distasteful prey. *Heredity*, 47: 27-34.
- HAILA, Y. 1988. The multiple faces of ecological theory and data. *Oikos*, 53: 408-411.
- HAY, M. 1981. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity in a tropical fringing reef. *Am. Nat.*, 118: 520-540.
- HEAL, J. R. 1982. Colour patterns of Syrphidae. IV - Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49: 95-109.
- HEINRICH, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars. Leaf damage and possible predator avoidance strategies. *Oecologia* (Berlin) 42: 325-357.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P. H. 1972. Energetics and pollination. *Ecology*, 53: 597-602.
- HEITHAUS, E. R.; OPLER, P. A. & BAKER, H. G. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology*, 55: 412-419.
- HERRERA, C. M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? *Am. nat.*, 118: 896-907.
- HERRERA, C. M. 1984. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos*, 42: 203-210.
- HERRERA, C. M. 1988. Variation in mutualism: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 95-125.
- HOWE, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61: 944-959.

- HOWE, H. F. 1984. Constraints on the evolution of mutualism. *Am. Nat.*, 123: 764-777.
- HOWE, H. F. 1985. Gomphoteres fruits: a critique. *Am. Nat.* 125: 853-865.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Syst.*, 13: 201-228.
- HOWE, H. F. & VANDE KERCKHOVE, G. A. 1979. Fecundity and seed-dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- HOWE, H. F. & VANDE KERCKHOVE, G. A. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, 210: 925-927.
- HOWELL, D. J. 1979. Folck-foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host-plants. *Am. Nat.*, 114: 23-29.
- HOWELL, D. J. & SCHROPPER-ROTH, B. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefit of bats; the cost of a semelparous advertising. *Ecology*, 62: 65-75.
- HOWELL, R. J. & MAJERUS, M. E. N. 1987. The understanding of industrial melanism in the peppered moth (*Biston betularia*) (Lepidoptera, Geometridae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 30: 31-44.
- HUEEY, J. E. 1980. Batesian and Müllerian mimicry: semantic and substantive differences of opinion. *Evolution*, 34: 1212-1215.
- HUXLEY, C. 1980. Symbiosis between ants and epiphites. *Biol. Rev.*, 55: 321-340.
- INOUE, D. V. 1975. Why don't more hummingbird-pollinated flowers have dark-colored pollen? *Am. Nat.*, 109: 377-378.
- INOUE, D.W. 1978. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies in foraging behaviour. *Ecology*, 59: 672-678.
- JACKSON, R. R. 1986. The biology of the ant-like jumping spiders (Araneae, Salticidae): prey and predatory behaviour of *Myrmarachne* with particular attention to *M. lupata* from Queensland. *Zool. J. Linn. Soc.*, 88: 179-190.
- JANNASCH, H. W. & TAYLOR, C. D. 1984. Deep-sea microbiology. *Ann. Rev. Microbiol.*, 38: 487-514.
- JANZEN, D. H. 1979. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 13-51.
- JANZEN, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*, 34: 611-612.
- JANZEN, D. H. 1981-a. Guanacaste tree seed-swallowing by Costarican range horses. *Ecology*, 62: 587-592.
- JANZEN, D. H. 1981-b *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa-rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology*, 62: 593-601.

- JANZEN, D. H. 1983. Seed and pollen dispersal by animals: convergence in the ecology of contamination and sloppy harvest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 20: 103-113.
- JANZEN, D. H. & MARTIN, P. S. 1982. Neotropical anachromisms: the fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215: 19-27.
- JEFFORDS, M. R.; STENBURG, J. G. & WALBAUER, G. P. 1979. Batesian mimicry: field demonstration of the survival value of pipevine swallowtail and monarch color pattern. *Evolution*, 33: 275-286.
- JERMY, T. 1984. Evolution of insect-host plant relationship. *Am. Nat.*, 124: 609-630.
- JOEL, M. D. 1988. Mimicry and mutualism in carnivorous pitcher plants. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 185-197.
- JONES, J. S. 1982. **More to melanism than** meets the eye. *Nature*, 300: 109-110.
- JONES, J. S.; LEITH, B. H. & RAWLINGS, P. 1977. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 109-143.
- JONES, M. L. 1981. *Riftia pachyptila* Jones: observations on the vestimentiferina worm from the Galàpagos rift. *Science*, 213: 333-336.
- JONES, R. E. 1987. Ants, parasitoids and the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *J. an. Ecol.*, 56: 739-749.
- KARL, D. M.; WIRSEN, C. O. & JANNACH, H. W. 1980. Deep-sea primary production at the Galàpagos hydrothermal vents. *Science*, 207: 1345-1347.
- KARBAN, R. 1983. Induced responses of cherry trees to periodical cicada oviposition. *Oecologia (Berlin)* 59: 226-231.
- KEVAN, P. G. & LACK, A. J. 1985. Pollination in a cryptically dioecious plant *Decaspermum parviflorum* (Lam.) (Myrtaceae) by pollen-collecting bees in Sulawesi, Indonesia. *Biol. J. Linn. Soc.*, 25: 319-330.
- KIESTER, A. R.; LANDE, R. & SCHEMSKE, D. W. 1984. models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *Am. Nat.*, 124: 220-243.
- KOPTUR, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) sapling by ants. *Ecology*, 65: 1787-1793.
- KLEINFENDT, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codoanthe crassiflora* (Genseriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59: 449-456.
- LAMOTTE, M. 1979. La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre Vie*, 33: 509-520.

- LAMOTTE, M. 1988. Phénomènes fortuits et évolution. In "L'évolution dans sa réalité et ses diverses modalités". Masson, Paris: 241-268.
- LAMOTTE, M. & BLANDIN, P. 1985. La transformation des écosystèmes, cadre et moteur de l'évolution des espèces. In "La Vita e la sua storia", Scientia: 161-190.
- LAUBIER, L. 1986. Des oasis au fond des mers. Le Rocher, Monaco et Paris.
- LAW, R. & KOPTUR, S. 1986. On the evolution of non-specific mutualism. Biol. J. Linn. Soc., 27: 251-267.
- LAW, R. & LEWIS, D. H. 1983. Biotic environments and the maintenance of sex. Some evidence from mutualistic symbioses. Biol. J. Linn. Soc., 20: 249-276.
- LAWTON, J. H. & STRONG, D. R. jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat., 118: 317-338.
- LEES, D. R. & DENT, C. S. 1983. Industrial melanism in the spittlebug *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera, Aphrophoridae). Biol. J. Linn. Soc., 19: 115-129.
- LEES, D. R.; DENT, C. S. & GAIT, P. L. 1983. Geographic variations in the colour pattern of British *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera, Aphrophoridae) populations. Biol. J. Linn. Soc., 19: 99-114.
- LEES, D. R. & A.J.A. STEWART, 1987. Localized industrial melanism in the spittlebug *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera, Aphrophoridae) in Cardiff docks, South Wales. Biol. J. Linn. Soc., 31: 333-345.
- LIEBERMANN, D.; HALL, J. B. & SWAINE, M. D. 1979. Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. Ecology, 60: 65-75.
- LIEBERT, T. G. & BRAKEFIELD, P. M. 1987. Behavioural studies on the peppered moth *Biston betularia* and a discussion of the role of pollution and lichens in industrial melanism. Biol. J. Linn. Soc., 31: 129-150.
- LIDICKER, W. Z jr. 1988. The synergistic effects of reductionist and holistic approaches in animal ecology. Oikos, 53: 278-281.
- LINHART, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. Am. Nat., 107: 511-523.
- LOEHLE, C. 1988. Philosophical tools: potential contributions to ecology. Oikos, 51: 97-104.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. Am. Nat., 112: 29-39.
- LUBCHENCO, J. & HAINES, S. D. 1981. A unified approach to marine plant-harbivore interactions. I - Populations and communities. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 405-437.

- MACIOR, L. W. 1978. Pollination ecology of vernal angiosperms. *Oikos*, 30: 452-460.
- MAJERUS, M.; O'DONALD, P. & WEIR, J. 1982. Evidence for preferential mating in *Adalia bipunctata*. *Heredity*, 49: 37-49.
- MALLET, J. 1986. Hybrid zones in *Heliconius* butterflies in Panama and the stability and movement to warning colour clines. *Heredity*, 56: 191-202.
- MALLET, J. & SINGER, M. C. 1987. Individual selection, kin selection and the shifting balance in the evolution of warning colours: the evidence from butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 32: 337-350.
- MANI, G. S. 1982. A theoretical analysis of the morph frequency variation in the peppered moth over England and Wales. *Biol. J. Linn. Soc.*, 17: 259-267.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecologia*. Omega, Barcelona.
- MARSHALL, A. G. 1983. Bats, flowers and fruits: evolutionary relationships in the Old World. *Biol. J. Linn. Soc.*, 20: 115-135.
- MARSHALL, A. G. 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zool. J. Linn. Soc.*, 83: 351-369.
- MASCHWITZ, U.; SCHROTH, M.; HAENEL, H. & THO, Y. P. 1984. Lycaenids parasiting symbiotic plant-ant partner-ship. *Oecologia (Berlin)* 64: 78-80.
- MC INTOSH, P. 1987. Pluralism in Ecology. *Ann. rev. Ecol. Svst.*, 18: 321-341.
- MCLIVER, J. D. 1987. On the myrmecomorph *Coquilletia insignis* Uhler (Hemiptera, Miridae): arthropod predators as operator in ant-mimetic system. *Zool. J. Linn. Soc.* 90: 133-144.
- MELAMPY, M. N. & HAYWORTH, A. M. 1980. Seed production and pollen vectors in several nectarless plants. *Evolution*, 34: 1144-1154.
- MESSINA, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of ant-membracid mutualism: interaction on goldenrod (*Solidago* sp.), *Ecology*, 62: 1433-1440.
- MIKKOLA, K. 1984. On the selective forces acting in the industrial melanism of *Biston* and *Oligia* moths (Lepidoptera, Geometridae and Noctuidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 21: 409-421.
- MILLER, R.B. 1981. Hawkmoths and the geographical patterns of floral variation in *Aquilegia coerulea*. *Evolution*, 35: 763-774.
- MOEBIUS, K. 1877. *Die Auster un die Austernwirthschaft*. Hempel & Parey, Berlin.
- MOYNIHAN, M. 1968. Social mimicry: character convergence versus character displacement. *Evolution*, 22: 315-331.

- MOYNIHAN, M. 1981. The coincidence of mimics and other misleading coincidences. *Am. Nat.*, 117: 372-378.
- MUGGLETON, J. 1978. Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* (two-spot ladybird); a review and some new data. *Hereditas*, 40: 269-280.
- MURRAY, B. G. jr. 1986. The structure of theory and the role of competition in community dynamics. *Oikos*, 46: 145-158.
- MURRAY, M. G. 1985. Figs (*Ficus* spp.) and fig-wasps (Chalcidoidea Agaonidae): hypotheses for an ancient symbiosis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 26: 69-81.
- NIJHOUT, H. F. & WRAY, G. A. 1988. Homologies in the patterns of the genus *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 345-365.
- NILSSON, L. A.; JONSSON, L.; RASON, L. & RANDRIANJOHANY, E. 1985. Monophyly and pollination mechanism in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.*, 26: 1-19.
- NOBLE, J. C. 1975. The effects of Emus (*Dromarius novaehollandiae* Latham) on the distribution of the nitre bush (*Nitraria billardieri* CD). *J. Ecol.*, 63: 979-984.
- O'DONALD, P. & MAJERUS, M. E. 1984. Polymorphism of melanic ladybirds maintained by frequency-dependent sexual selection. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 101-111.
- O'DOWD, D. J. & HAY, M. E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*, 61: 531-540.
- OLIVEIRA, P. S. 1985. On the mimetic association between nymphs of *Hyalymenus* spp. (Hemiptera, Aludae) and ants. *Zool. J. Linn. Soc.*, 83: 371-384.
- OLIVEIRA, P. S. 1988. Ant-mimicry in some Brazilian salticid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Clubionidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 1-15.
- OLIVEIRA, P. S. & SAZIMA, I. 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae, Aphantochilidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 22: 145-155.
- OXFORD, G. S. 1985. A countrywide survey of colour morph frequencies in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae, Theridiidae): evidence for natural selection. *Biol. J. Linn. Soc.*, 24: 103-142.
- PAIGE, K. N. & WHITHAM, TH. G. 1985. Individual and population shifts in flower color by scarlet gilia: a mechanism for pollinator tracking. *Science*, 227: 315-317.
- PASTEUR, G. 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 169-199.

- PETERS, R. H. 1988. Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology*, 69: 1673-1676.
- PETERS, R. H. & DE BERNARDI, R. (Eds) 1987. *Daphnia*. Mem. Ist. It. Idrobiol. "M. de Marchi", 45: I - XVIII: 1- 502.
- PIERCE, N. E. 1985. Lycaenid butterflies and ants: selection for nitrogen-fixing and other protein-rich food plants. *Am. Nat.*, 125: 888-895.
- PIERCE, N. E. & EASTAL, S. 1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of a Lycaenid butterfly. *J. an. Ecol.*, 55: 451-462.
- PIERCE, N. & MEAD, P. S. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between Lycaenid butterfly larvae and ants. *Science*, 211: 1185-1187.
- PLEASANTS, J.M. 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology*, 61: 1446-1459.
- PLOWRIGHT, R. C. & OWEN, R. E. 1980. The evolutionary significance of bumble bee color patterns: a mimetic interpretation. *Evolution*, 34: 622-637.
- POPESCU, C. 1979. Natural selection in the industrial melanic Psocid *Mesopsocus unipunctatus* (Müll.) (Insecta, Psocoptera) in northern England. *Heredity*, 42: 133-142.
- PORTER, J. W.; MUSCATINE, L.; DUBINSKI, Z. & FALKOWSKI, P. G. 1984. Primary production and photoadaptation in light-and shade-adapted colonies of the symbiotic coral, *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. London, B* 222: 161-180.
- PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N. & WEIS, E. 1980. Interaction among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41-65.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1973. *The pollination of flowers*. Collins; London.
- REDFIELD, G. W. 1988. Holism and reductionism in community ecology. *Oikos*, 53: 276-278.
- RICK, CH. M. & BOWMAN, R. L. 1961. Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution*, 15: 407-417.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- ROLAND, J. 1982. Melanism and diel activity of Alpine *Colias* (Lepidoptera, Pieridae). *Oecologia* (Berlin) 53: 214-221.
- ROTHERAY, G. E. 1986. Colour, shape and defence in aphidophagous Syrphid larvae (Diptera). *Zool. J. Linn. Soc.*, 88: 201-216.
- ROUBIK, D. W. 1980. Foraging behaviour of competing africanized honeybees and stingless bees. *Ecology*, 61: 836-845.
- ROUBIK, D. W. & ACKERMAN, J. D. 1987. Long-term ecology of Euglossine orchid bees in Panama. *Oecologia* (Berlin), 73: 321-333.

- SACCHI, C. F. 1958. Problemi e metodi di genetica ecologica: significato selettivo di caratteri cromatici in animali terrestri. *Attualità zoologiche*, 10: 1-39.
- SACCHI, C. F. 1973. Ecologia di base ed ecologia "impegnata". *Atti 5° Coll. intern. Ocean. med. Messina*: 1-24.
- SACCHI, C. F. 1981-a. Convergence du polymorphisme chez *Cepaea nemoralis* (L.) et *Monachoides inchoatus* (Mor.): parallélisme écologique ou mimétisme imitatif? *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 122: 139-150.
- SACCHI, C. F. 1981-b. Ecologia e malacologia: due centenari poco celebrati. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 72: 157-171.
- SACCHI, C. F. 1983. Il Nordadriatico: crocevia di faune, intreccio di popoli. *Atti Mus. civ. St. nat. Trieste*, 35: 39-64.
- SACCHI, C. F. 1985. Les formes biologiques animales comme indicatrices du milieu: considérations générales et exemples pratiques. *Rendic. Sem. Fac. Sc. Univ. Cagliari*, 54 suppl.: 303-318.
- SACCHI, C. F. & TESTARD, P. 1980. Ecologia animale: organismi ed ambiente. Bulzoni ed., Roma.
- SCHEMSKE, D. W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblage at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology*, 63: 832-941.
- SCHEMSKE, D. W. & HORVITZ, C.C. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*, 225: 519-521.
- SCHOEN, D. J. & CLEGG, M. T. 1985. The influence of flower color in outcrossing rate and male reproductive success in *Ipomoea purpurea*. *Evolution*, 39: 1242-1249.
- SHIELD, O. & REVEAL, J. L. 1988. Sequential evolution of *Euphilotes* (Lycaenidae) on their plant host *Eriogonum* (Polygonaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 33: 51-93.
- SILBERGLIED, R. E.; AIELLO, A. & WINDSOR, D. M. 1980. Disruptive coloration in butterflies: lack of support in *Anartia fatima*. *Science*, 209: 617-619.
- SILKSTONE, B. E. 1987. The consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (*Betula* spp.). A field experiment. *Oecologia* (Berlin) 74: 149-152.
- SMITH, A. S. 1981. Heterozygous advantage expressed through sexual selection in a polymorphic African butterfly. *Nature*, 289: 174-175.
- SMITH, D. A.; SHOESMITH, E. A. & SMITH, A. G. 1988. Pupal polymorphism in the butterfly *Danaus chrysippus* (L.): environmental, seasonal and genetic influences. *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 17-50.

- SMITH, D. C. & DOUGLAS, A.E. 1987. The biology of symbiosis. Arnold; London: 32-55 e 221-224.
- SMITH TRAIL, D. R. 1980. Behavioural interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycle. *Am. Nat.*, 116: 77-91.
- SNOW, D. W. 1981. Coevolution of birds and plants. In "The living biosphere". Cambridge Univ. Press.: 169-178.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.
- STAMP, N. E. 1981. Behaviour of parasitized aposematic caterpillars: advantageous to the parasitoid or the host? *Am. Nat.*, 118: 715-725.
- STEPHENSON, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology*, 61: 57-64.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STEWART, R. C. 1985. Evolution of resting behaviour in polymorphic "industrial melanic" moth species. *Biol. J. Linn. Soc.*, 24: 285-293.
- STEWART, A. J. A. 1986. Nymphal colour polymorphism in the leafhoppers *Eupteryx urticae* (F.) and *E. cyclops* Matsamura (Hemiptera, Auchenorrhyncha): spatial and temporal variation in morph frequencies. *Biol. J. Linn. Soc.* 27: 79-101.
- STEWART, A. J. A. & LEES, D. R. 1988. Genetic control of colour/pattern polymorphism in British populations of the spittlebug *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera, Aphrophoridae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 34: 57-79.
- STILES, F. G. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in humming-pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.*, 107: 511-523.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, Flowering phenology, and humming-bird pollination of some Costa-Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56: 285-301.
- STORK, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 321-337.
- SUSSMAN, R. W. & P. H. RAVEN, 1978. Pollination by Lemurs and Marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200: 731-736.
- TANSLEY, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- TEMPLE, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.

- THOMPSON, J. N. 1981. Reversed animal-plant interactions: the evolution of insectivorous and ant-fed plants. *Biol. J. Linn. Soc.*, 16: 147-155.
- THOMPSON, V. 1984. Polymorphism under apostatic and aposematic selection. *Heredity*, 53: 677-686.
- TRENCH, R. K. 1979. The cell biology of plant-animal symbiosis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 30: 485-531.
- TRENCH, R. K.; WETHEY, D. S. & PORTER, J. W. 1981. Observations on the symbiosis with zooxanthellae among the Tridacnidae. *Biol. Bull.*, 161: 180-198.
- TURNER, J. R. S. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of neo-darwinism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 99-121.
- TURNER, J. R. S. 1983. Mimetic butterflies and punctuated equilibria: some old light on a new paradigm. *Biol. J. Linn. Soc.*, 20: 277-300.
- TURNER, J. R. G.; KEATNEY, E. P. & EXTON, L. S. 1984. Mimicry and Monte Carlo predator: the palatability spectrum and the origin of mimicry. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 247-268.
- UDOVIC, D. 1981. Determinism of fruit set in *Yucca whippley*: reproductive expenditure versus pollinator availability. *Oecologia (Berlin)* 48: 389-399.
- VALERIO, E. V. 1975. A unique case of mutualism. *Am. Nat.*, 109: 235-238.
- VANDER MEER, R. K. & WOJCIK, D. P. 1982. Chemical mimicry in the myrmecophilus beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218: 806-808.
- VANE-WRIGHT, R. I. 1981. Mimicry and its unknown ecological consequences. In "The evolving Biosphere": 157-168. Cambridge University Press.
- VINSON, S. B. & IWANTSCH, G. F. 1980. Host regulation by insect parasitoids. *Quart. Rev. Biol.*, 55: 143-165.
- WALDBAUER, G. P. 1988. Aposematism and Batesian mimicry. *Evolutionary Biology*. 22: 227-259.
- WALDBAUER, G. P.; STERNBURG, J. G. & MAIER, C. T. 1977. Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics and insectivorous birds in an Illinois sand area. *Ecology*, 58: 583-591.
- WASER, N. M. & PRICE, V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 35: 376-390.
- WEIR, J. S. & KIEW, A. R. 1986. A reassessment of the relation in Malaysia between ants on trees and epiphytes of the genus *Dischidia* including "ant plants". *Biol. J. Linn. Soc.*, 27: 113-132.

- WHEELWRIGHT, T. ORIANI, G. H. 1982. Seed dispersal by animals: contrast with pollen dispersal, problem of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.*, 119: 402-413.
- WICKLER, W. 1968. *Mimetismo animale e vegetale*. Trad. R. Toso. Il Saggiatore, Milano.
- WIEBES, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 1-12.
- WIEGERT, R. C. 1988. Holism and reductionism in ecology. Hypotheses, scale and systems models. *Oikos*, 53: 267-269.
- WIKLUND, CH. & TORNBORN, J. 1982. Survival of distasteful insect after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution*, 36: 998-1002.
- WILLIAMS, N. H. & WHITTEN, W. M. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biol. Bull.*, 164: 355-395.
- WILLIAMSON, G. B. 1982. Plant mimicry: evolutionary constraints. *Biol. J. Linn. Soc.*, 18: 49-58.
- WILLIAMSON, G. B. & BLACK, E. M. 1981. Mimicry in hummingbird - pollinated plants? *Ecology*, 62: 494-496.
- WILLIS, E. O. & ONIKI, Y. 1978. Birds and army ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 243-263.
- WILSON, D. S. 1988. Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos*, 53: 269-273.
- WOLF, L. L. 1975. Energy intake and expenditure in a nectar-feeding sunbird. *Ecology*, 56: 92-104.
- WOLF, L. L.; HAINSWORTH, F. R. & GILL, F. B. 1975. Foraging efficiencies and time budget in nectar-feeding birds. *Ecology*, 56: 117-128.
- WOLF, L. L.; STILES, F. G. & HAINSWORTH, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. anim. Ecol.*, 45: 349-379.
- WOLF, L. M. & BARRETT, S. C. H. 1987. Pollinator foraging behavior and pollen collection on the floral morphs of tristylous *Pontederia cordata* L. *Oecologia* (Berlin) 74: 347-351.
- WRATTEN, S. D.; EDWARDS, P. J. & DUNN, I. 1984. Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. *Oecologia* (Berlin) 61: 372-375.
- WRATTEN, S. D.; EDWARDS, P. J. & WINDER, L. 1988. Insect herbivory in relation to dynamic changes in host plant quality. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 339-350.
- ZIMMERMAN, M. 1980-a. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology*, 61: 497-501.
- ZIMMERMAN, M. 1980-b. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology*, 61: 502-506