

Autonomia nei sistemi complessi in natura – Fish Schooling

Tesina per il seminario “Frontiere **dei sistemi autonomi**”
di
Stefano Puligheddu
Collegio Superiore, A. A. 2017 - 2018

ABSTRACT

Diverse specie di pesci hanno la capacità di formare grandi gruppi di individui dotati di una fondamentale coordinazione, costituendo banchi formati da anche migliaia di unità. Si forma quindi un sistema complesso, che acquisisce features differenti da quelle possedute dai suoi singoli elementi e quindi, quasi ossimoricamente, una maggiore autonomia parziale data da questo inserimento in schemi di interazione congiunta. In questo paper descrivo i concetti di shoals e schools, soffermandomi sui modelli per la loro formazione, sul ruolo della individualità dei suoi membri, e sulle proprietà emergenti di una simile organizzazione a livello di fitness nell'ambiente, evidenziando quali siano i vantaggi rispetto al comportamento singolo. Nella discussione dei risultati, infine, cerco di delimitare quelli che abbiamo visto essere gli aspetti dell'autonomia nei sistemi viventi e vedere come gli shoals e gli schools, con caratteristiche intermedie tra la vita solitaria e la vera e propria organizzazione sociale tipica ad esempio degli insetti sociali, possano rappresentare un collegamento tra questi attraverso l'attuazione di strategie per un enhancement di questi aspetti rispetto al singolo individuo.

1. Definizione e aspetti generali

In realtà nella lingua italiana, con l'utilizzo del termine banco, non si ottiene una precisa definizione del fenomeno desiderato, in quanto assume il significato di “*Aggregato di elementi omogenei che occupano un'ampia superficie*”^[1]; un prestito dalla lingua inglese permette invece l'uso di **school**, che tra i suoi tanti significati possiede quello di “*a large number of fish, porpoises, whales, or the like, feeding or migrating together*”^[2] oppure “*a large number of fish or other sea creatures swimming in a group*”^[3]. Per un significato decisamente più preciso e rigoroso, si riporta la definizione di Radakov^[20] “*school is a temporary group of individuals, usually of the same species, which are (all or most of them) on the same stage of the ontogeny, actively maintain mutual contact, and exhibit or may exhibit coordination in their actions benefiting, as a rule, all individuals in the group. The external appearance of the school may differ significantly, depending on both fish environmental and condition*”. In realtà esistono poi lemmi con significato ben più generale, ovvero l'uso del termine *aggregation*, per un raggruppamento strutturato o non strutturato (come ad esempio una composizione eterogenea di specie diverse e dimensioni differenti concentrata in un luogo per una fonte di cibo, o per nascondersi da comuni predatori^[4]); il termine *shoal*, che indica un raggruppamento di pesci per ragioni sociali, quantunque ciò non implichi una strutturata organizzazione sociale^[5] o almeno un qualche tipo di coordinazione nel nuoto raffrontabile all'organizzazione degli schools; il fenomeno è molto diffuso, infatti circa un quarto delle specie di pesci forma degli shoals per tutta la vita, quasi la metà lo forma per almeno una parte della propria esistenza.^[6]

Gli scopi sono variabili, ma possono essere ricondotti a degli aspetti principali: maggiore difesa dai predatori, ricerca di cibo più efficace, vantaggi riproduttivi ^[7]. Inoltre, una serie di studi degli ultimi anni sta mettendo in luce come questa formazione possa avere anche dei vantaggiosi effetti idrodinamici, permettendo un risparmio di energia significativo ^[8]. Di contrasto, è stata rilevata da tempo anche la presenza di fattori negativi, come il consumo più veloce delle fonti di cibo, il raggruppamento delle escrezioni e la possibile ipossia locale ^[9].



2. Formazione del banco

Come suggerisce Balshine^[19] l'origine di questa strategia sta nel miglioramento e nell'evoluzione di istinti già presenti di carattere sociale, organizzati in una struttura più collettiva. I pesci ricercano dei compagni che presentino un fenotipo somigliante; nuotano in falangi disciplinate, con un ordine preciso e movimenti che paiono quasi una coreografia, sebbene in realtà non lo siano. In verità si pensa che vi sia una risposta velocissima alla percezione del cambiamento di direzione degli altri individui, uniti ad un certo grado di libertà; la maggior parte degli schools al calar del sole, col buio, diventano semplici shoals, suggerendo un fondamentale ruolo della visione nella coordinazione; inoltre, molti pesci presentano delle bandeggiature, dei segnali visivi il cui fine si pensa sia fornire dei punti di riferimento ai membri circostanti^[10]; comunque, anche pesci senza questi markers costituiscono schools, sebbene non tanto efficienti^[11] ed inoltre anche pesci privi della capacità di vedere^[29]. Altri sensi sono comunque utilizzati, si ipotizza un ruolo del feromone o del suono ma non sono ancora state trovate evidenze sufficienti; diversamente, è stata dimostrata la correlazione con il **sistema della linea laterale**^{[12] [29]}. Essa è una linea che corre attorno ad ogni lato del pesce dalle branchie fino alla base della coda: è un sistema molto sensibile ai cambiamenti nelle correnti acquatiche e alle vibrazioni, usando recettori chiamati *neuromasti* che presentano delle ciglia ed una meccanica simile a quella del sistema responsabile della percezione sensitiva dell'equilibrio nell'uomo, all'interno dell'orecchio interno. In laboratorio è stata rimossa la linea laterale e si è rilevata un'alterazione nella disposizione dei membri, i quali nuotavano l'uno più vicino all'altro rispetto alla norma^[11].

Nel 2009, grazie a recenti avanzamenti nell'acoustic imaging, un gruppo di ricercatori del MIT^[44] ha osservato per la prima volta la formazione e la conseguente migrazione di un enorme shoal. I risultati offrono la prima conferma sul campo di alcune teorie generali sul comportamento dei grandi gruppi, dagli sciami di locuste agli stormi di uccelli.

I ricercatori hanno osservato delle aringhe dell'Atlantico: i pesci arrivano assieme dalle acque più profonde, in un gruppo disordinato. Una catena di reazioni si svolge quando la densità della popolazione supera un valore critico, come un'ola che viaggia attraverso uno stadio. Avviene un cambiamento rapido, e i pesci diventano polarizzati e sincronizzati come all'interno di uno school. Dopo la transizione, lo school inizia a migrare, estendendosi per 40 km attraverso l'oceano; successivamente, essi torneranno nelle acque più profonde e lo school si scioglierà. Piccoli gruppi di leaders sono anche stati osservati, che hanno influenzato una parte del gruppo^[45].

Per quanto riguarda l'origine del comportamento, sebbene molti altri comportamenti dei pesci siano stati relazionati all'apprendimento^[43], dei recenti studi hanno suggerito la possibilità che questo comportamento abbia in realtà delle basi genetiche^[46], anche se questo rappresenta un argomento molto controverso^[47].

3. Ruolo dell'individualità dei singoli membri

L'esistenza di differenze inter-individuali nel comportamento ("*animal personalities*")^[13] potrebbe avere un ruolo nelle meccaniche del gruppo^[14], in particolare sul decision-making collettivo, sulla performance nella ricerca di nutrimento, sulla capacità di sfuggire ai predatori. In letteratura sono presenti delle prove che evidenziano la loro importanza^{[15] [16]}, ma mancano ancora dei modelli, delle cornici per interpretare questa possibile influenza. Un lavoro di Jolles^[18] su shoals di *Gasterosteus aculeatus* dimostra come la propensione individuale a stare vicino agli altri membri (*Social Proximity Tendency*), è stata negativamente correlata alla velocità di nuoto in differenti contesti, proponendo che individui più lenti possano costituire gruppi più coesi; è stata inoltre relazionata alla abilità di predizione della posizione spaziale e alla leadership all'interno dei gruppi, che sarebbe collegata anche alla velocità del nuoto. Ancora, un tratto più "indipendente", come la tendenza all'esplorazione dell'individuo, spiega una maggiore performance per tutto il gruppo nella ricerca di cibo, correlandosi significativamente.

Vediamo dunque che Jolles rileva l'importanza della composizione del gruppo, che presenta una pressione sociale per la selezione di determinate personalità, che possono combinarsi per dare l'insieme dei

comportamenti del banco. Però bisogna dunque effettuare delle precisazioni, infatti come rileva Ioannou^[17], nonostante la struttura decisamente organizzata è molto difficile poter prevedere l'esistenza di un'intelligenza collettiva come quella che si è individuata negli insetti sociali o negli stormi di uccelli; parrebbe piuttosto degli individui che di volta in volta si comportano da *leader temporanei* che sono positivamente correlati con il possedere la caratteristica peculiare di effettuare più spesso dei comportamenti avventurosi, (tanto che il parametro che aveva utilizzato Jolles per rilevarli era detto *boldness*) assecondati da parte dei restanti membri del gruppo, di solito nella parte più interna del gruppo. Infatti, in realtà il gruppo non presenta dei veri e propri leader, organizzandosi nelle diverse conformazioni in maniera autoregolata^[20] rispondendo alle deviazioni dei membri vicini, lasciando dunque una breve *latency* o *lag*.

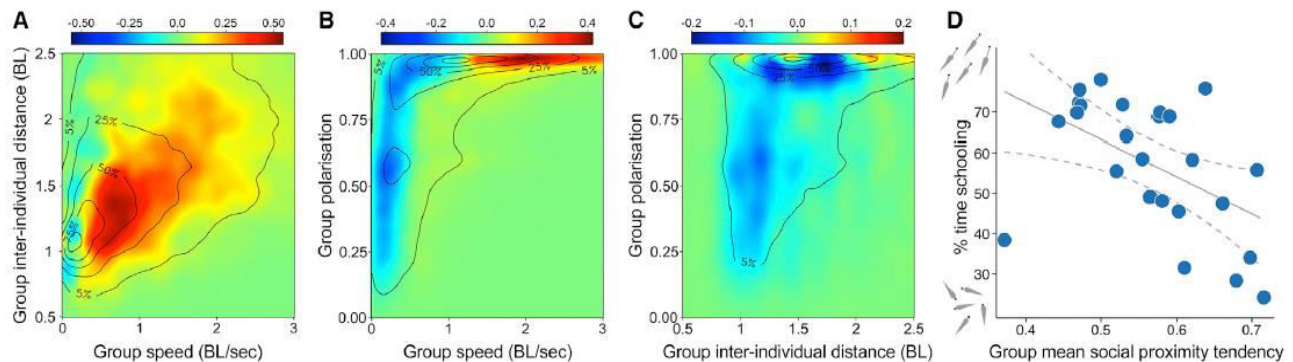


Figure 3. Group Structure and Movement Dynamics in Relation to Group Mean Social Proximity Tendency

(A–C) Heatmaps showing the distribution and link between the three key components of collective motion for groups with a low mean social proximity tendency (n = 13) relative to groups with a high mean social proximity tendency (n = 12). Groups with a relatively high social proximity tendency were more likely to be found in the bluer regions of the plots, whereas groups with relatively low social proximity tendency were more likely to be found in the redder regions of the plots. Group speed depicts the mean median swimming speed of the individuals in a group and is qualitatively similar to the speed of the group centroid. Plots are based on frame-by-frame data at time steps of 1/24th s, with groups evenly allocated to two categories based on their mean social proximity tendency. Units are in mean body length (BL; 40.6 mm), and contours represent iso-levels in percentage of the highest bin for all groups combined; see Figure S2.

(D) Proportion of time groups were schooling, characterized based on the raw distributions of group speed, cohesion, and polarization (see STAR Methods). Solid gray line and dashed gray lines indicate a linear fit to the data with 95% confidence intervals.

4. Sul piatto della bilancia

4.1 Difesa dai predatori

Il vantaggio funzionale dello schooling nella difesa dal predatore è significativamente differente a seconda del momento, dall' iniziale riconoscimento di un predatore fino al momento dell'attacco^[21]. Nella modalità di difesa passiva, prima dell'attacco del predatore, i pesci del banco beneficiano di un' aumentata vigilanza e dunque è più semplice rendersi conto della presenza del pericolo^[23]. Individui del banco potrebbero essere capaci di ridurre il loro stato di allerta per dedicare più tempo alla nutrizione o ad altre attività, mentre il banco prende distanza dai predatori lasciando degli spot liberi attorno a loro, una sorta di perimetro di sicurezza (vedi immagine sotto). Nella modalità di difesa attiva, durante l'attacco del predatore, lo schooling behaviour è stato suggerito possa conferire vari vantaggi rispetto al comportamento solitario^[9]. Le più importanti tattiche del gruppo per la protezione dei membri sono la confusione del predatore e l'impiego di varie manovre d'evasione sincronizzate^[9]^[40]. Uno degli scopi principali di questa strategia è confondere il predatore come si prepara a colpire. Un predatore che affronta un grande numero di pesci che si muovono assieme rapidamente ha difficoltà a riconoscere e inseguire un pesce singolo all'interno del gruppo. Questa confusione è stata studiata da molti ricercatori^{[41][9]} che hanno dimostrato attraverso l'osservazione del comportamento di caccia di predatori di cefalopodi e pesci che per tutte le specie l'aumento delle dimensioni del gruppo di prede è correlato con una diminuzione del tasso di successo dell'attacco del predatore per incontro con la preda. Una più grande frequenza di successo è stata ottenuta se le singole prede erano bersagliate. La preda è inferiore nella abilità fisica rispetto al predatore, la dimensione del corpo, la velocità, e la vista della preda sono ridotte rispetto a quelle del cacciatore: dunque, è abbastanza ragionevole che la preda solitaria venga facilmente catturata. Invece, se le prede si raggruppano, possono sfuggire agli attacchi dei predatori con una probabilità significativamente alta mettendo in opera manovre di evasione collettive tutti assieme. In una scala secondo per secondo, la cooperazione sincronizzata tra i membri di un banco riduce le possibilità del predatore di effettuare

con successo una cattura, che attuerà invece in risposta le strategie di divisione e isolamento, che porteranno alla rinuncia alla tattica di cooperazione da parte del singolo preso di mira e l'adozione di un comportamento di fuga individuale, allontanandosi dal pericolo ^[22]. Abbiamo poi evidenze che il fish schooling possa alterare il sistema della linea laterale dei predatori ^[35], tramite i movimenti sincronizzati che possono emettere onde acustiche complesse e sovrapposte, curve di pressione che possono confondere l'orecchio interno e l'organo della linea laterale. Inoltre, il movimento compattato potrebbe influire anche alterare la percezione elettro-sensitiva dei predatori. ^[35]

Tuttavia, esistono anche degli svantaggi, come la maggior frequenza di attacchi da parte dei predatori ^[30]. La qual cosa è facilmente correlabile alla maggior visibilità dello school rispetto al pesce singolo; ad ogni modo, la bilancia sembra comunque pendere per un maggior vantaggio evolutivo dello school.

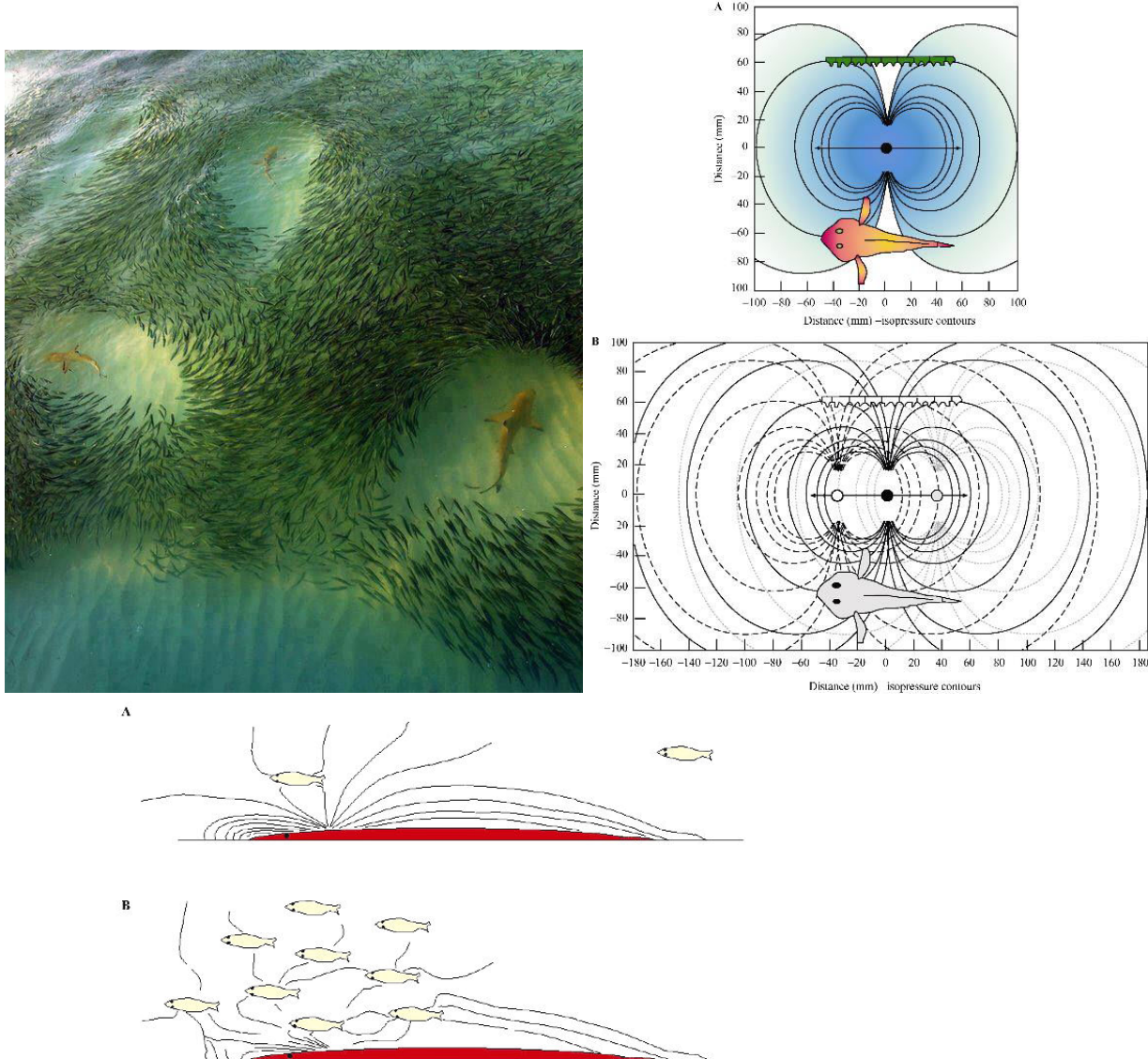


Fig. 2 A predatory fish (red) uses the electrosensory system to detect and distinguish electrical fields of prey during an attack
A. A solitary fish may be easy to detect and localize. B. Individual fish in a school may be difficult to sense, since the "electrical landscape" will be more complicated. Individual prey (yellow) must be about five body widths apart to produce separate signals, otherwise they will form a blurred image (Babineau et al., 2007).

4.2 Ricerca di cibo

Successivamente alla dimostrazione dell'efficienza nello sfuggire ai predatori, hanno iniziato ad essere indagati anche altri aspetti come la ricerca del cibo, e diversi studi hanno determinato un incremento nella capacità di trovare nutrimento all'aumentare delle dimensioni del banco. In particolare, uno studio di Pitcher ^[25] ha

dimostrato che per gruppi di pesci rossi il tempo impiegato per l'individuazione del cibo era inversamente proporzionale alla dimensione dello shoal, nonostante nessuna significativa differenza di performance dei singoli individui e l'assenza di alcun tipo di selezione per la partecipazione ai gruppi. Un risultato d'altronde abbastanza intuitivo, considerando la possibilità del singolo di riconoscere quando un suo compagno ha trovato del cibo e la maggiore probabilità che un membro riesca a individuare una fonte nutrizionale con l'aumentare del numero dei pesci. Inoltre, gioca un ruolo anche l'esperienza dei pesci, che potrebbero guidare momentaneamente il banco verso una fonte di cibo di cui hanno fatto esperienza, o meglio avvisarlo della sua possibile presenza; questo è stato suggerito da uno studio di Reeb ^[48] tramite l'addestramento di alcuni pesci *Notemigonus crysoleucas* ad aspettarsi del cibo in una precisa locazione, i quali, quando uniti a gruppi di pesci privi di esperienza erano capaci di guidarli verso il posto giusto al momento prefissato. Questo studio ha dunque dimostrato che in specie fortemente gregarie, come il *Notemigonus crysoleucas*, una minoranza di individui informati può guidare uno shoal verso il cibo, attraverso *social facilitation* (aumentata tendenza di un individuo di attuare un comportamento dopo aver visto un suo simile effettuarlo) oppure semplicemente una tendenza a seguire individui che dimostrano segni di successo nella ricerca di cibo: Reeb indaga quali siano i possibili segni (poiché sicuramente non è semplice comportamento gregario, o tenderebbero a restare all'interno dello shoal dove sta la maggior parte dei pesci) pur senza riuscire a trovarli, avanzando la possibilità che si tratti di accelerazioni improvvise o brevi movimenti ripetuti; idea suggerita anche da un lavoro di Kohler ^[49]

Un altro esempio di possibile vantaggio dello schooling è riportato da uno studio sulle aringhe. Infatti, pare che la precisa conformazione dei pesci, su righe sfasate e a distanze omogenee permetta di cacciare i copepodi, una specie di zooplankton che rappresenta una delle principali voci nell'alimentazione delle aringhe, in maniera sincronizzata, creando quella che viene definita una "school trap"; infatti il copepode rileva l'arrivo dei predatori grazie a delle antenne che percepiscono le ondate di pressione riconducibili al nuoto dell'aringa e può così effettuare una sorta di "salto" di qualche centimetro, una lunghezza pressoché costante. Tuttavia, i pesci si allineano in una rete caratteristica per la lunghezza del salto, e poiché per il copepode è necessaria una breve latency prima di poter percepire di nuovo il segnale con le antenne ed effettuare il salto, si ha un breve periodo in cui è inerte, permettendo al continuo flusso di aringhe di casualmente ingoiarne uno. ^[24]

Parlando dei relativi drawbacks, il più importante è l'aumentata competizione per il cibo ^[52], a tal punto da far evolvere la capacità di selezione di shoals con competitors minori, come è stato dimostrato da Metcalfe ^[51] nella sanguinerola europea (*Phoxinus phoxinus*)

4.3 Ipossia e qualità dello spazio vitale

Affrontando invece uno degli svantaggi degli schools iniziamo citando un lavoro di Domenici ^[50] che ha osservato come grandi banchi di pesci possano esacerbare le condizioni locali di ipossia dell'acqua, con possibili conseguenze a livello della struttura ed organizzazione dello school. Infatti, è più probabile che gli individui più indietro all'interno del banco possano ritrovarsi in uno stato di ipossia rispetto a quelli alla testa del gruppo, nonostante siano però quelli con i maggiori vantaggi idrodinamici ^[50]. Inoltre, potrebbero sperimentare un abbassamento della qualità dell'acqua filtrata dalle branchie anche per l'aumentata presenza di anidride carbonica e rifiuti organici, e quindi ammoniac ^[34], delle misurazioni effettuate su cefali comuni hanno dimostrato ampiamente come l'aumentare delle dimensioni dei banchi sia sicuramente legato a delle variazioni nel livello di ossigenazione dell'acqua (figura c) ^[34]

Table 1. The effect of size on the reduction of environmental oxygen in schools of striped mullet. The observations were made over an 8-year period.

School	Longest dimension (m)	O ₂ (mg/liter)		Oxygen reduction (%)
		Out-side	In-side	
<i>Small schools</i>				
a*	4	6.80	6.50	4.4
b	7	7.20	6.95	3.5
c	9	7.20	7.08	1.7
d	4	7.60	7.20	5.3
<i>Medium schools</i>				
e*	18	7.12	6.36	10.7
f	15	7.70	6.90	10.4
g	30	7.40	6.85	7.4
h	30	7.00	6.50	7.2
<i>Large schools</i>				
i†	150	7.30	5.20	28.8
j†	75	7.70	7.00	9.1
k†	240	8.00	6.70	16.3
l	300	7.60	6.00	21.0

* Winkler procedure. All other values by oxygen electrode. † pH measured. No difference detectable inside schools with the exception of j.

4.4 Effetti idrodinamici

Un possibile vantaggio del nuoto all'interno di uno school è l'energia risparmiata grazie agli effetti idrodinamici del seguire la scia dei pesci davanti. Un pesce che stia nuotando con locomozione assiale, ovvero ad esempio il semplice movimento ondeggiante della coda e del corpo, produce una serie di vortici rotanti, che in un modello tridimensionale sono connessi a formare una catena di anelli di vortici. Alcuni studi avevano ipotizzato che all'interno di uno school alcuni individui potessero avvantaggiarsi dei vortici prodotti dai membri davanti a loro per ridurre il costo energetico del proprio moto ^[28]; Weihs ^[37] aveva previsto come modello ottimale una serie di layers, in cui per nuotare esattamente dietro sarebbe costata più energia, mentre invece disponendosi in maniera alternata si poteva avere un risparmio persino del 50 %: ciò sarebbe possibile con gli individui disposti ad un angolo ottimale di circa 30° gradi rispetto al pesce davanti, costituendo un pattern a diamante. Alcuni studi però non trovarono dei collegamenti ^[26], mentre altri osservando schools più piccoli notarono un simile pattern ^[27]. Comunque, nonostante queste formazioni non sembrano così frequenti in natura, la possibilità che i vortici siano sfruttati dai pesci vicini è stata supportata da altri lavori basati sulla frequenza corpo-coda (Tail-beat frequency, TBF). La velocità del pesce è strettamente correlata alla TBF ^[32]. Le ricerche hanno dimostrato che a qualsiasi velocità, i pesci posti posteriormente a quelli alla testa del banco possiedono una TBF minore del 7-14% ^[33]. Questa differenza è tra l'altro relazionata ad un consumo minore di ossigeno (9-23%) ^[36]. Questi vantaggi sono decisamente ridotti rispetto a quelli ipotizzati da Weihs, probabilmente perché gli angoli tra i pesci non sono così rigidi come previsto dal suo modello, ma coinvolgono ben più complesse dinamiche.

In particolare, comparando con il modello del pesce che nuota singolarmente, si è calcolato che il consumo di ossigeno (MO₂) di un gruppo di N individui è minore della somma dell'MO₂ di N singoli pesci, che potrebbe però anche essere correlato all'effetto rilassante dell'essere nel gruppo ^[37]. Questo problema è stato risolto da Abrahams & Colgan ^[38] separando idrodinamicamente un individuo, ma senza fargli perdere il contatto visivo col gruppo, e confrontandolo allo school; il risparmio rilevato nel consumo di ossigeno è stato del 13%. Lavoro simile è stato fatto da Marras et al. implementando anche il rilevamento nella variazione del TBF, con pesci in formazione e in nuoto singolo, riscontrando le significative differenze nell'immagine sottostante. ^[39]

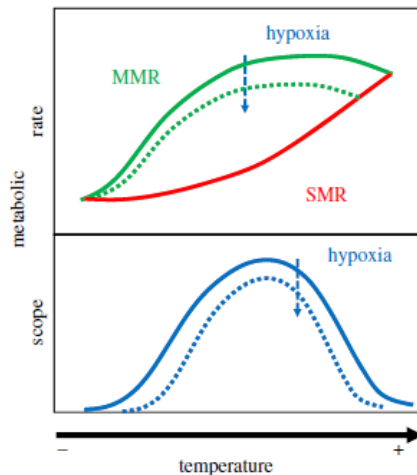


Figure 1. Metabolic rate and scope as a function of water temperature and the modulatory effect of hypoxia. Hypoxia reduces the maximum metabolic rate (MMR) of individual fish but it does not affect the standard metabolic rate (SMR). The reduction in the MMR induced by hypoxia causes an overall reduction in the MS. Largely based on Pörtner & Farrell [13].

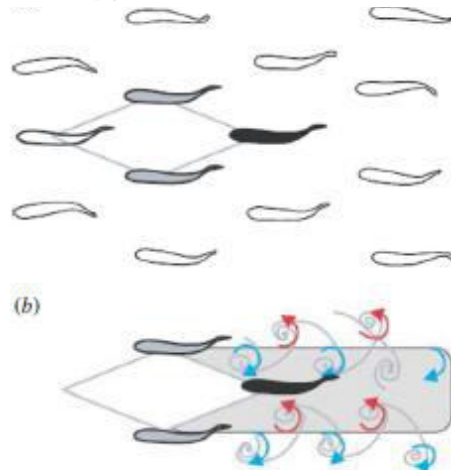


Figure 2. The hydrodynamic benefit of individual fish swimming in a school. (a) The scheme of a school of fish swimming in a diamond formation based on the hypothesis by Weihs [71]. (b) The propulsive motion of the two fish swimming within the diamond formation (grey filled) generates a reverse von Karman vortex street which can be exploited by the downstream individual (black filled) if it is positioned between the vortex streets produced by the two individuals swimming ahead. From Liao [68] with permission from Royal Society Publishing.

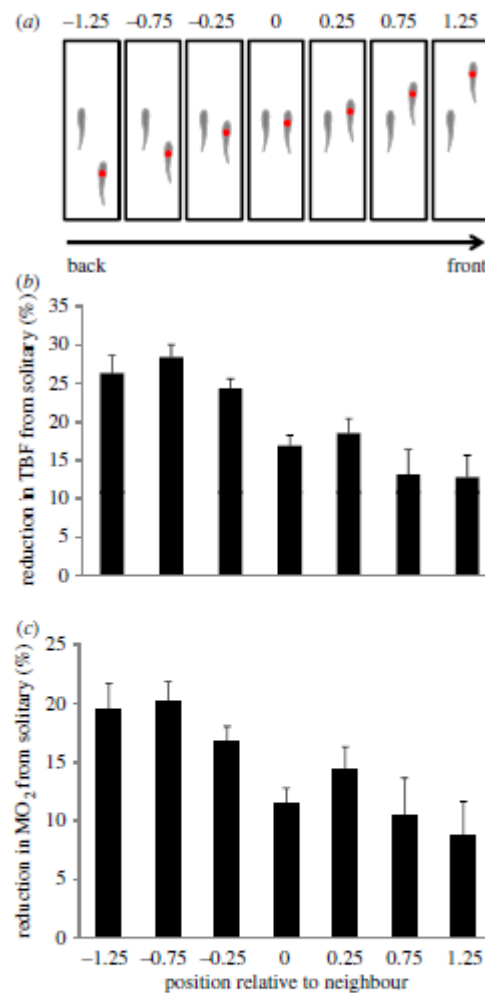


Figure 3. The hydrodynamic advantages of swimming in a school. (a) Positions of the focal fish (red dot) relative to its closest neighbour. For positive values, the focal fish was ahead of its closest neighbour; at a value of zero, the focal fish was swimming next to its closest neighbour; and for negative values, the focal fish was swimming behind its closest neighbour. (b) Reduction in the TBF (%), compared with swimming alone, for the focal fish when swimming in different positions in a school. Bar values refer to the position represented in panel a. (c) Reduction (in %, compared with solitary fish) in the estimated metabolic rate (MO₂) of a focal fish swimming in various positions relative to its closest neighbour in the school. Values are mean $\pm$ s.e. From Marras *et al.* [78] with permission from Springer.

5. Conclusione

"Shoaling behaviour is generally described as a trade-off between the anti-predator benefits of living in groups and the costs of increased foraging competition." ^[8]

Tirando le somme sui vantaggi e gli svantaggi, è necessario ovviamente considerare l'ambiente circostante; i fattori di maggiore selezione sono la quantità di cibo presente e la facilità del suo reperimento, la presenza di predatori e le loro strategie di caccia. L'evoluzione ha portato un'importante quota delle specie di pesci a sviluppare quella strategia di socialità che ha portato a organizzazioni mirabili come gli insetti sociali e gli stormi, le mandrie e i branchi, e probabilmente anche i primi raggruppamenti sociali di ominidi. Infatti, quella che potrebbe sembrare all'inizio una costrizione, una limitazione della propria libertà data dal dovere dell'azione coordinata, si traduce in realtà in un ampliamento delle possibilità per l'individuo, consentendogli infatti di resistere ad ambienti con condizioni avverse che resterebbero insuperabili per l'essere singolo, ma tollerabili dal super-gruppo. Questo rappresenta quello che è possibile definire come un incremento della interactive autonomy, in quanto sregola maggiormente il singolo dalle condizioni ambientali; incrementa la sua *robustness*, la quale è a tutti gli effetti una qualità fondamentale del sistema vitale. Allo stesso tempo però, l'individuo compie una scelta, un *commitment* che evolucionisticamente parlando vuol dire in realtà sfavorire la sua esistenza al di fuori del gruppo; verranno infatti migliorati i meccanismi di difesa coordinata, mentre le strategie prima adottate vivendo singolarmente perderanno la pressione selettiva e potrebbero andar perse. L'esempio degli schools e degli shoals rappresenta una scelta d'analisi interessante proprio perché si situa sul confine tra forme realmente slegate dalla collettività e dipendenza dalla socialità tipica di specie come gli insetti sociali. Abbiamo quindi la possibilità di studiare quali sono i momenti di transizione dall'individuo al super organismo, e poter suggerire una parziale risposta ad un aspetto di una domanda affrontata: L'autonomia rappresenta un pattern dell'evoluzione? Abbiamo visto che nel sistema vivente essa poteva venire esemplificata in cinque processi:

- **La separazione dall'ambiente**, effettuata grazie a sistemi di membrane, o in forme di organizzazione più elevata come gli organismi animali, dall'epitelio. Ebbene, vediamo in realtà che anche questo prototipo di super organismo presenta l'effettiva presenza di boundaries, rappresentati dall'esistenza di una forma, più o meno lassa, con una selezione delle parti periferiche; così come nell'animale (o nell'uomo) vi sono più esterne cellule morte o prossime alla morte, cellule non più funzionali, così negli schools è stata dimostrata una certa preminenza di individui con parassiti ^[42] o con nuoto più lento (sintomo di possibili problemi patologici, o debolezza intrinseca) alla periferia; la differenza più interessante e significativa è come gli epitelioцитi siano destinati fin dall'origine alla funzione di barriera e quindi a non essere funzionali, solo un "guscio", mentre invece gli individui all'esterno del gruppo sono quelli che pur *volendo sopravvivere*, essendo intrinsecamente progettati per mantenere tutte le condizioni necessarie alla vita, subiscono delle avversità che li portano ad essere debilitati; ci troviamo dunque a confrontare il passaggio dalla perdita della fondamentale differenza tra l'individuo ed una semplice parte; una sorta di autonomia come causa finale, l'autopoiesi. Un filo teso potrebbe essere la formica di classe guerriera all'interno del formicaio, geneticamente o epigeneticamente differenti dalle formiche operaie e dalle formiche regine, o per cause ambientali comunque sviluppanti un fenotipo differente da esse; anche nei pesci si pensa che possa esistere una predisposizione allo shoal determinata dal DNA, e penso sia un tema a cui valga la pena dedicare degli sforzi da parte della comunità scientifica, poiché rappresenterebbe l'occasione per caratterizzare una base genetica alla socialità.
- **Le funzioni omeostatiche** rappresentano quei processi che a livello cellulare sono ritrovabili come riparazione del DNA, eliminazione dei radicali liberi, ma anche sintesi di proteine e lipidi strutturali, o metabolismo dei glucidi. A livello di organismo animale potrebbero essere relate alla guarigione dei tessuti in seguito alle ferite, al fisiologico funzionamento degli organi, degli apparati e dei sistemi, che collaborano per mantenere un'omeostasi interna. Il ragionamento si fa più complicato quando si affrontano i super organismi veri e propri o i loro abbozzi, ma penso possano interpretarsi come funzionalmente simmetriche le divisioni in

caste, come all'interno dei termitai o degli alveari, ma anche nella società umana; negli shoals e negli schools invece vediamo, in base alla letteratura fino ad oggi, un'assenza di una divisione interna, per quanto possa essere significativa la citata possibilità che esista una selezione dei membri in base alla personalità, e quindi degli individui che possano più frequentemente comportarsi come leaders del banco.

- **L'internalizzazione di strutture**, cellularmente parlando, può voler dire la locazione di pathways metabolici all'interno di ambienti controllati come quello citoplasmatico o isolati e controllati come l'interno dei lisosomi; questo consente una maggiore efficienza dei processi, comportando però la necessità di un piano organizzativo e gestionale. A livello di organismo animale è riferibile alla creazione di apparati e sistemi dedicati, spesso incompatibili (se l'ambiente dello stomaco fosse in comune con quello del sistema circolatorio, avremmo una catastrofe totale. Così come se cercassimo di far avvenire le reazioni di digestione gastrica anche solo all'interno dell'intestino, avremmo una quasi totale perdita di funzione; oltre che per l'intrinseca meccanica chimica, anche per l'ottimizzazione degli enzimi per gli ambienti dedicati). Osserviamo ora l'argomento che desta più curiosità ed utilità all'analisi; come ritroviamo questo all'interno del sistema sociale? In realtà questo processo è strettamente correlato al mantenimento dell'omeostasi visto prima, in quanto ciò è rappresentato negli shoals e soprattutto negli schools da quel vantaggio descritto prima nel foraging, nella ricerca di cibo: la possibilità per i membri non all'esterno di confidare in quelli più periferici per la vigilanza e l'allerta, dedicandosi maggiormente al nutrirsi. Forme più sviluppate sono per l'appunto i depositi all'interno dei formicai o le stanze di cova, qualsiasi forma che porti alla concentrazione in un unico luogo di tutti gli intermedi di un processo; l'aspetto principale del concetto di ottimizzazione.
- **Il guadagno nelle dimensioni** è di comprensione immediata ed intuitiva, con la riduzione del rapporto superficie/volume all'interno della cellula, o nell'animale nei ripiegamenti intestinali o nelle circonvoluzioni cerebrali. A livello organizzativo superiore sono rintracciabili nella compattazione degli schools (che assume spesso anche la forma sferica, tipica della riduzione superficie/volume) per esporre il meno possibile agli attacchi dei predatori. Nei super organismi più sviluppati, abbiamo ad esempio l'architettura contorta dei formicai, la forma sferica e in celle esagonali degli alveari, le stalagmiti di fango piene di contorti spazi nei termitai, o anche le metropoli super concentrate, con edifici sempre più alti.



- **La flessibilità alle variazioni ambientali** può essere ritrovata a livello cellulare con la possibilità di attuare risposte differenti in seguito alla rilevazione delle condizioni ambientali; parliamo dunque di attività recettoriale, regolazione metabolica interna in base alla disponibilità

dei precursori, e risposta a situazioni stressanti catalizzate da enzimi; tutte queste vie portano all'attivazione nel breve termine di risposte immediate, rimedi preparati previdentemente, ma soprattutto di fattori di trascrizione per il DNA, stimolando l'attuazione quindi di specifiche parti del piano organizzativo informativo, agendo su un piano temporale più esteso ma con risposte più efficaci: in maniera strategica. Nell'organismo animale questo potrebbe essere raffrontato ai riflessi e all'elaborazione, al ragionamento; abbiamo sempre delle risposte a breve termine, e delle risposte più o meno veloci (ma sempre meno dei riflessi) dettate dall'utilizzo di informazione. Nei super organismi è più complicato, poiché troviamo soprattutto risposte brevi; ad esempio gli spot creati dagli schools affrontati precedentemente, oppure i movimenti coordinati di fuga, che possono infatti essere controbilanciati da tecniche di caccia messe in atto da specie come i delfini e le orche, che rappresentano delle vere e proprie cacce di gruppo, con tanto di tattiche diverse da popolazione e popolazione, che possono rappresentare un certo tipo di cultura. Negli schools una risposta più a lungo termine potrebbe essere la scelta dei luoghi dove cercare del cibo, la maggiore robustness all'assenza di questi grazie ai vantaggi visti prima, così come grazie agli effetti idrodinamici che permettono di risparmiare energia e sopravvivere con maggiore probabilità alle condizioni di scarsità di fonti alimentari.

Vediamo dunque il dipingersi di strategie evolutive che sono direttamente correlabili all'autonomia, e si può quindi proporre l'ipotesi che i super organismi rappresentino il successivo passo evolutivo, attraverso pattern di sviluppo già conosciuti all'albero filogenetico, agli evoluzionisti; in tutto questo però, rappresenta un prezzo non irrilevante come per ogni guadagno di autonomia dell'insieme del sistema complesso, e quindi del singolo membro che lo compone, una parte di quella individuale, allo stesso tempo, venga irrimediabilmente persa.

trade-offs in solitary versus schooling fish	advantages	disadvantages
(A1) solitary fish 	low competition for food low parasite burdens no hypoxic condition created by neighbours	low anti-predator strategies and vigilance low foraging efficiency high energetic cost of locomotion
(A2) schooling fish 	high anti-predator strategies and vigilance high foraging efficiency low energetic cost of locomotion	high competition for resources high parasite burdens potential hypoxic condition created by neighbours ahead

Bibliografia

1. http://dizionari.corriere.it/dizionario_italiano/B/banco.shtml
2. <http://www.dictionary.com/browse/school?s=t>
3. <https://dictionary.cambridge.org/dictionary/english/school>
4. [Castro, J.J., Santiago, J.A. & Santana-Ortega, A.T. Reviews in Fish Biology and Fisheries \(2002\) 11: 255. https://doi.org/10.1023/A:1020302414472](https://doi.org/10.1023/A:1020302414472)
5. [J.L. Deneubourg & S. Goss \(1989\) Collective patterns and decision-making, Ethology Ecology & Evolution, 1:4, 295-311, DOI: 10.1080/08927014.1989.9525500](https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525500)

6. [Shaw, E \(1978\). "Schooling fishes". https://en.wikipedia.org/wiki/American_Scientist](https://en.wikipedia.org/wiki/American_Scientist).
7. Pavlov, Dmitrii & Kasumyan, A. (2000). Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: A review. *Journal of Ichthyology*. 40. S163–S231.
8. Hoare, D. J.; Krause, J.; Peuhkuri, N.; Godin, J. G. J. (2000). "Body size and shoaling in fish". *Journal of Fish Biology*. 57 (6): 1351–1366. doi:[10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x)
9. Pitcher, TJ and Parrish, JK (1993) Behaviour of Teleost Fishes, Chp 12: [*Functions of shoaling behaviour in teleosts*](#) Springer. ISBN 978-0-412-42930-9
10. Bone Q and Moore RH (2008) [*Biology of Fishes*](#) pp. 418–422, Taylor & Francis Group. ISBN 978-0-415-37562-7
11. Faria, J.J., Dyer, J.R.G., Clément, R.O. et al. *Behav Ecol Sociobiol* (2010) 64: 1211. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0988-y>
12. Partridge, B.L. & Pitcher, T.J. *J. Comp. Physiol.* (1980) 135: 315. <https://doi.org/10.1007/BF00657647>
13. Webster, M.M., and Ward, A.J.W. (2011). Personality and social context. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86, 759–773.
14. Wolf, M., and Krause, J. (2014). Why personality differences matter for social functioning and social structure. *Trends Ecol. Evol.* 29, 306–308.
15. Ward, A.J.W., Thomas, P., Hart, P.J.B., and Krause, J. (2004). Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55, 561–568.
16. Dyer, J.R.G., Croft, D.P., Morrell, L.J., and Krause, J. (2009). Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behav. Ecol.* 20, 165–171.
17. Christos C. Ioannou, Swarm intelligence in fish? The difficulty in demonstrating distributed and self-organised collective intelligence in (some) animal groups, *Behavioural Processes*, Volume 141, Part 2, 2017, Pages 141-51, ISSN 0376-6357, <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.10.005>.
18. Jolles et al., Consistent Individual Differences Drive Collective Behavior and Group Functioning of Schooling Fish, *Current Biology* (2017), <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.004>
19. Balshine, S., et al., Social motivation and conflict resolution tactics as potential building blocks of sociality in cichlid fishes. *Behav. Process.* (2016), <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2017.01.001>
20. George C. Williams, "Schooling in the Ecology of Fish. D. V. Radakov, H. Mills," *The Quarterly Review of Biology* 49, no. 4 (December 1974): 373.
21. Magurran, A. (2018). *The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish* on JSTOR. [online] Jstor.org. Available at: <https://www.jstor.org/stable/23736019> [Accessed 21 Jul. 2018].
22. Zheng, M., Kashimori, Y., Hoshino, O., Fujita, K. and Kambara, T. (2005). Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation. *Journal of Theoretical Biology*, 235(2), pp.153-167.
23. Godin, J.-G.J. and Classon, L.J. and Abrahams, M.V., *Group Vigilance and Shoal Size in a Small Characin Fish* *Behaviour*, 104, 29-40 (1988), DOI: <https://doi.org/10.1163/156853988X00584>
24. Tony J. Pitcher, Ole Arve Misund, Anders Fernö, Bjørn Totland, Vebjørn Melle; Adaptive behaviour of herring schools in the Norwegian Sea as revealed by high-resolution sonar, *ICES Journal of Marine Science*, Volume 53, Issue 2, 1 April 1996, Pages 449–452, <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0063>
25. Magurran, A. E., and T. J. Pitcher. "Foraging, Timidity and Shoal Size in Minnows and Goldfish." *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 12, no. 2, 1983, pp. 147–152. JSTOR, JSTOR, www.jstor.org/stable/4599572.
26. Partridge BL, Pitcher TJ. 1979 Evidence against a hydrodynamic function of fish schools. *Nature* 279, 418–419. (doi:10.1038/279418a0)

27. Fish FE, Fegely JF, Xanthopoulos CJ. 1991 Burst-and coast swimming in schooling fish (*Notemigonus crysoleucas*) with implications for energy economy. *Comp. Biochem. Physiol. A* 100, 633–637. (doi:10.1016/0300-9629(91)90382-M)
28. Belyayev N, Zuyev GV. 1969 Hydrodynamics hypothesis of schooling in fishes. *J. Ichthyol.* 9, 578–584.
29. *A blind fish can school* by TJ Pitcher, BL Partridge, CS Wardle *Science* 26 Nov 1976 : 963-965
30. Krause J, Ruxton GD. 2002 *Living in groups*. Oxford, UK: Oxford University Press.
31. Weihs D. 1973 Hydromechanics of fish schooling. *Nature* 241, 290–291. (doi:10.1038/241290a0)
32. Videler JJ. 1993 *Fish swimming*. London, UK: Chapman & Hall.
33. Svendsen JC, Skov J, Bildsoe M, Steffensen JF. 2003 Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *J. Fish Biol.* 62, 834–846. (doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00068.x)
34. McFarland, W. and Moss, S. (1967). Internal Behavior in Fish Schools. *Science*, 156(3772), pp.260-262.
35. Matz Larsson; Why do fish school? *Current Zoology*, Volume 58, Issue 1, 1 February 2012, Pages 116–128, <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.1.116>
36. Herskin J, Steffensen JF. 1998 Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds. *J. Fish Biol.* 53, 366–376. (doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00986.x)
37. Parker FRJ. 1973 Reduced metabolic rates in fishes as a result of induced schooling. *Trans. Am. Fish. Soc.* 102, 125–131. (doi:10.1577/1548-8659(1973) 102,125:RMRIFA.2.0.CO;2)
38. Abrahams MV, Colgan P. 1985 Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. *Environ. Biol. Fishes* 13, 195–202. (doi:10.1007/BF00000931)
39. Marras S, Killen SS, Lindström J, McKenzie DJ, Steffensen JF, Domenici P. 2015 Fish swimming in schools save energy regardless of their spatial position. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69, 219–226. (doi: 10.1007/s00265-014-1834-4)
40. Pitcher, T. J. (1983). Heuristic definitions of fish shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 31(2), 611-613. [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80087-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80087-6)
41. Neill, S. R. and Cullen, J. M. (1974), Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172: 549-569. doi:[10.1111/j.1469-7998.1974.tb04385.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1974.tb04385.x)
42. Ward, A. J., Hoare, D. J., Couzin, I. D., Broom, M. and Krause, J. (2002), The effects of parasitism and body length on positioning within wild fish shoals. *Journal of Animal Ecology*, 71: 10-14. doi:[10.1046/j.0021-8790.2001.00571.x](https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00571.x)
43. Brown, C. and Laland, K. N. (2003), Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, 4: 280-288. doi:[10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x](https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x)
44. Makris, NC; Ratilal, P; Symonds, DT; Jagannathan, S; Lee, S; Nero, RW (2006). "*Fish Population and Behavior Revealed by Instantaneous Continental Shelf-Scale Imaging*". *Science*. **311** (5761): 660–663. [Bibcode:2006Sci...311...660M](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16456080/). doi:[10.1126/science.1121756](https://doi.org/10.1126/science.1121756). PMID 16456080.
45. Makris, N. C., et al. "Critical Population Density Triggers Rapid Formation of Vast Oceanic Fish Shoals." *Science*, vol. 323, no. 5922, 2009, pp. 1734–1737., doi:10.1126/science.1169441.
46. HUIZINGA, M. , GHALAMBOR, C. K. and REZNICK, D. N. (2009), The genetic and environmental basis of adaptive differences in shoaling behaviour among populations of Trinidadian guppies, *Poecilia reticulata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1860-1866. doi:[10.1111/j.1420-9101.2009.01799.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01799.x)
47. Naish, K., Carvalho, G. R. and Pitcher, T. J. (1993), The genetic structure and microdistribution of shoals of *Phoxinus phoxinus*, the European minnow. *Journal of Fish Biology*, 43: 75-89. doi:[10.1111/j.1095-8649.1993.tb01180.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01180.x)

48. Reebs, Stephan G. "Can a Minority of Informed Leaders Determine the Foraging Movements of a Fish Shoal?" *Animal Behaviour*, vol. 59, no. 2, 2000, pp. 403–409., doi:10.1006/anbe.1999.1314.
49. Kohler, D. 1976. The interaction between conditioned fish and naive schools of juvenile carp (*Cyprinus carpio*, Pisces). *Behavioural Processes*, 1, 267 – 275.
50. Domenici, Paolo, et al. "The Effect of Hypoxia on Fish Schooling." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 372, no. 1727, 2017, p. 20160236., doi:10.1098/rstb.2016.0236.
51. Metcalfe, N. B., and B. C. Thomson. "Fish Recognize and Prefer to Shoal with Poor Competitors." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 259, no. 1355, 1995, pp. 207–210., doi:10.1098/rspb.1995.0030.
52. Krause, J. (1994), The Influence of Food Competition and Prédation Risk on Size-assortative Shoaling in Juvenile Chub (*Leuciscus cephalus*). *Ethology*, 96: 105-116. doi:[10.1111/j.1439-0310.1994.tb00886.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb00886.x)