

SPECIAZIONE ED ESTINZIONE

Per ogni specie possiamo immaginare che esista un momento in cui essa appare (**speciazione**), ed uno in cui sparisce (**estinzione**) nello scenario della vita sulla Terra. Questi due momenti della vita di una specie sono distanziati da un periodo più o meno lungo durante il quale la specie interagisce col mondo che la circonda.

Mentre la nascita e la morte di un organismo sono eventi discreti, la speciazione e l'estinzione sono eventi difficilmente circoscrivibili e difficilmente studiabili nell'arco di esistenza di un uomo. Esiste pur sempre un momento preciso per la nascita del "capostipite", o per la morte di un ultimo rappresentante di una specie (estinzione terminale), ma nel primo caso non si può prevedere quanto tempo sarà necessario alla comparsa di una nuova specie (che non è assimilabile ad un solo individuo), e nel secondo caso la specie, come entità, era probabilmente già estinta. In pratica con la morte dell'ultimo rappresentante muore con lui anche la specie cui appartiene, ma non vanno confusi i concetti di individuo e di insieme di individui.

Al contrario, praticamente tutti gli eventi catastrofici possono essere considerati come riferimenti temporali alla estinzione locale di specie e alla nascita di altre se i pionieri che ricolonizzano le aree desertificate vengono a trovarsi in condizioni diverse da quelle delle aree da cui sono arrivati.

Specie affini condividono un patrimonio comune di caratteri, siano essi morfologici che biomolecolari, che è stato ereditato da un comune progenitore. Se i caratteri comuni ad un gruppo di specie risultano particolarmente utili alla permanenza di queste nel loro ambiente, alla loro diffusione, ed alla diversificazione del gruppo stesso, tali **caratteri** vengono detti **adattativi**. Essi cioè rappresentano una soluzione innovativa ai problemi che limitano la sopravvivenza e la riproduzione delle popolazioni.

Anche quando un gruppo di specie sia prosperato per un certo periodo di tempo, magari originando una radiazione adattativa, questo successo è da considerarsi sempre effimero su una base di tempo geologico. Alla fine il tasso di estinzione o di modificazione prevale sempre su quello di speciazione, ed il gruppo, inizialmente considerato, finisce per estinguersi.

Questa sequenza di speciazione, radiazione, ed estinzione, si è ripetuta varie volte nella storia del pianeta. Attraverso la speciazione, le principali linee evolutive (**Phyla**) si sono adattate alle esigenze delle singole realtà regionali e locali. Dove e quando questo fenomeno si è realizzato, volta per volta, assume una grande importanza dal punto di vista biogeografico.

LA SPECIAZIONE è quel processo per il quale differenti tipi di organismi prendono origine da un comune progenitore. Tale processo assume una dimensione enorme se solo si pensa che tutti i metazoi sarebbero derivati da uno solo o pochi progenitori protisti, o che l'attuale enorme quantità di specie raccolte sotto la denominazione di insetti ha preso origine da un unico progenitore, vivente all'incirca 400 milioni di anni fa.

I processi che consentono a diverse popolazioni appartenenti alla stessa specie di divergere geneticamente sono sostanzialmente due: la **Deriva**

Genetica (dovuta al caso), e la **Selezione Naturale** (di natura "sistemica"). A queste forze si contrappone una terza possibilità di variare le frequenze geniche intrapopolazionali, ma in senso conservativo: il **Flusso Genico**.

LA DERIVA GENETICA appare come il meno forte dei due fenomeni divergenti, implicando cambiamenti nella costituzione genetica media delle popolazioni, semplicemente determinati da eventi casuali e senza alcun processo di facilitazione (ad es. la selezione naturale). L'evento casuale gode di scarsissima importanza nelle grandi popolazioni, ma può acquisire un certo valore nelle popolazioni piccole.

LA SELEZIONE NATURALE è l'evento più forte dei due: agisce tanto sulle grandi quanto sulle piccole popolazioni e determina il successo riproduttivo degli individui che presentino una certa combinazione genetica. Il successo riproduttivo di nuove combinazioni genetiche viene sollecitato sia dal cambiamento dell'ambiente in cui vive la popolazione, sia da quello che essa incontra spostandosi in altre realtà ecoclimatiche.

IL FLUSSO GENICO o **migrazione**, avviene allorquando gli individui di una popolazione si spostano in un'altra popolazione, della stessa specie, per riprodursi. Questo può accadere tra continente ed isole, tra isole, o lungo un gradiente ambientale, e può avere varia consistenza. In ogni caso sempre il suo effetto sarà quello di stemperare l'effetto dell'isolamento riproduttivo tra le popolazioni, e dunque di rallentare il processo di divergenza genetica.

Sia gli effetti della deriva genetica che quelli della selezione naturale vengono amplificati e/o facilitati dall' **isolamento riproduttivo**. La deriva genetica che si verifica a carico di una popolazione di pochissimi individui viene denominata anche "principio dei fondatori", o "dei sopravvissuti" e determina l'affermazione delle combinazioni genetiche dei primi (e pochi) colonizzatori di una nuova area, o dei pochi sopravvissuti ad una catastrofe.

I meccanismi di isolamento vengono suddivisi in **pre-** e **post-zigotici**, a seconda che impediscano la fusione di gameti o il successo dello zigote da questi derivato:

MECCANISMI PRE-ZIGOTICI

isolamento ecologico
isolamento temporale (o stagionale)
isolamento etologico (o sessuale)
isolamento meccanico (o impedimento della copula)
isolamento gametico (o impedimento della fecondazione)

MECCANISMI POST-ZIGOTICI

mortalità degli ibridi
sterilità degli ibridi
ridotta vitalità degli ibridi.

I differenti regimi eco-climatici presenti in diverse aree influenzano diversamente la selezione dei caratteri di maggior successo, tra le diverse popolazioni di una specie ad ampia diffusione. Le situazioni di variazione geografica delle caratteristiche adattative preludono alla comparsa di nuove specie per progressivo accumulo di differenze genotipiche tra diverse

popolazioni. Il termine **cline** viene adoperato per descrivere il cambiamento graduale, in una specie, di una o più caratteristiche, lungo un gradiente geografico (latitudine, altitudine, o altro). Tale gradualità è, probabilmente, il risultato dell'adattamento delle singole popolazioni ai differenti regimi climatici, produttivi, o stagionali dell'ambiente.

Molte specie di animali a sangue caldo mostrano una variazione di tipo clinale delle dimensioni corporee in relazione alla latitudine (**legge di Bergmann**). Un esempio limite è rappresentato dalle popolazioni del pesce *Poecilia sphenops* in un corso d'acqua messicano che, nel suo primo tratto, scorre sottoterra. Le popolazioni del primo tratto di questo corso d'acqua sono costituite da individui completamente depigmentati e ciechi (cavernicoli), mentre quelle dell'ultimo tratto presentano individui dalla morfologia tipicamente epigea (ad es., dotati di occhi funzionanti e di cute pigmentata). Man mano che dall'ambiente ipogeo si procede verso quello completamente epigeo, le popolazioni di questo pesce mostrano caratteri di transizione, intermedi ai due tipi estremi. Questo cline è stato interpretato come il risultato dell'incrocio tra una popolazione ipogea ed una epigea, prima nettamente separate.

Quando le differenze tra popolazioni conspecifiche non sono graduali ma cospicue, si parla di **razze geografiche** o **sottospecie** e la specie che le comprende viene detta **politipica**. Il fenomeno delle specie politipiche è particolarmente evidente quando la variazione riguarda caratteri fenotipici immediatamente distinguibili, ad esempio quelli che determinano il **mimetismo**. In questo caso la specie può presentare individui mimetici in un'area e non in un'altra, a seconda delle necessità.

Quando le specie presentano popolazioni geograficamente isolate da tanto tempo da compromettere l'interfecondità, una volta tornate in contatto potrebbero non essere in grado di mescolare completamente i propri genotipi. Le popolazioni in questione non possono essere considerate vere nuove specie e pertanto vengono dette **semispecie** o **specie incipienti** (vedi, ad es., i casi dei gabbiani periartici *Larus argentatus* e *L. fuscus*, conviventi nell'Europa Nord-Occidentale per sovrapposizione degli areali di due forme estreme della espansione ad anello del gabbiano progenitore, centrosiberiano, o del passeriforme peritibetano *Phylloscopus throchiloides*).

Due razze (sottospecie) geneticamente contigue possono risultare in contatto, o sovrapposte, lungo un reciproco confine che viene detto **zona degli ibridi**. Una tale zona esiste per il tempo necessario alle due popolazioni di isolarsi definitivamente in due diverse specie. Questo processo può essere relativamente lungo; ad es. il corvo nero *Corvus corone corone* dell'Europa Occidentale si fronteggia, dalla fine dell'ultima glaciazione (da circa 12.000 anni) col corvo grigio *Corvus corone cornix* dell'Europa Centro-Orientale lungo una linea degli ibridi la cui ampiezza varia da 24 a 170 Km, all'interno della quale la specie si presenta con caratteri intermedi alle due razze.

Le zone degli ibridi possono non essere delle fasce continue ma presentarsi anche a chiazze (zona degli ibridi "a mosaico").

Il meccanismo su cui si basa la speciazione è la possibilità che il patrimonio genetico comune alla popolazione (o al taxon) possa variare. La variazione del genoma viene detta **mutazione** e può essere sostanzialmente di tre tipi.

La MUTAZIONE GENICA interessa una sola o poche basi nucleotidiche all'interno di un singolo gene. Una base può essere sostituita (sostituzione), perduta (delezione), o aggiunta (inserzione). Le conseguenze di un evento del genere risultano più gravi negli ultimi due casi potendo compromettere del tutto il corretto allestimento di una catena peptidica.

Le mutazioni geniche possono insorgere casualmente ("spontanee") per errori del meccanismo molecolare che presiede alla duplicazione del DNA, o possono essere provocate da agenti esterni ("indotte").

Nella MUTAZIONE CROMOSOMICA viene alterata la sequenza delle basi (per inversione, traslocazione) o il numero stesso dei geni (per inserzione, delezione, duplicazione) lungo uno stesso cromosoma.

Nella MUTAZIONE GENOMICA viene alterato il numero stesso dei cromosomi per fusione, fissione, aneuploidia, aploidia, o poliploidia.

Occasionalmente una mutazione può risultare utile all'adattamento di un organismo che si trovi ad interagire con una nuova situazione ambientale. L'effetto delle mutazioni, infatti, dipende dall'ambiente: quelle utili in determinate circostanze possono risultare inutili, o addirittura dannose, in altre.

La possibilità che nel genoma di un individuo compaia una mutazione è molto bassa (da 10^{-10} a 10^{-5} per ogni generazione) per cui è assolutamente necessario che l'ambiente operi una selezione su di essa affinché emerga e si affermi nella popolazione.

Ammessa la variabilità del genoma condiviso da ciascuna popolazione, automaticamente ne deriva che ciascuna popolazione naturale è fenotipicamente variabile entro certi limiti. Questa variabilità di base viene accresciuta e mantenuta con la **ricombinazione** del genoma che avviene quando gli individui possono scambiarsi materiale genetico l'uno con l'altro (**riproduzione sessuale**).

La riproduzione sessuale permette alle specie di adattarsi più velocemente al variare delle condizioni ambientali attraverso l'unione di uno o più alleli vantaggiosi in loci diversi dello stesso gene. Tuttavia, così come possono insorgere combinazioni più vantaggiose, allo stesso modo, con la ricombinazione, possono andare perdute le combinazioni vantaggiose preesistenti. Per questo motivo il processo di speciazione, e più in generale quello evolutivo, è comunque molto lento ed in qualche misura affidato al caso.

L'alternanza di riproduzione sessuale ed asessuale nel ciclo vitale di non poche specie (ad es., afidi, cladoceri, rotiferi), potrebbe avere proprio un significato adattativo rivolto a consolidare la presenza di combinazioni vantaggiose in una popolazione. La rara combinazione favorevole intervenuta in seguito a mutazione (o ricombinazione) viene ad essere amplificata in una serie di generazioni asessuate di discendenti geneticamente identici. Quando gli ultimi di questi risottoporranò i caratteri della popolazione alla ricombinazione del genoma mediante riproduzione sessuale, la frequenza della combinazione favorevole avrà avuto modo di aumentare avendo avuto successo nella diretta competizione tra individui, dotati e non, della fase asessuata. In altre parole le

generazioni asessuate che presentassero una modificazione vantaggiosa verrebbero selezionate dall'ambiente a scapito delle altre portando al successivo appuntamento sessuale un carattere vantaggioso, nuovo, con una maggiore frequenza all'interno della popolazione. Questo schema teorico si adatta agli ambienti variabili che sottopongono alle specie differenti situazioni nello spazio e nel tempo. D'altro canto, la riproduzione sessuale, con la ricombinazione del patrimonio genetico, offre il vantaggio alla discendenza di provare diverse soluzioni e contemporaneamente di evitare in qualche modo la competizione intraspecifica (**sib-competition** o competizione fraterna, dalla definizione di Wilson, 1975); alla fine la migliore di queste viene amplificata dal periodo di riproduzione asessuale.

Il modo per calcolare la frequenza con cui un carattere o un genotipo sono presenti all'interno di una popolazione di individui, anche nel caso in cui il carattere indagato non sia manifesto perchè recessivo, è quello basato sulla **legge di Hardy-Weimberg**: "se solo due alleli sono responsabili della determinazione di un carattere e la loro frequenza nella popolazione è **p** e **q**, le frequenze dei tre possibili genotipi saranno date dalla formula:

$$(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

e la somma delle frequenze alleliche, o genotipiche, è sempre uguale a **1,0**."

La speciazione più semplice avviene per differenziazione genetica di popolazioni riproduttivamente isolate dal fatto di vivere in aree geografiche separate, in modo che la variazione acquisita in una non possa essere messa a disposizione di tutte le altre (**SPECIAZIONE ALLOPATRICA**) (Mayr, 1957, 1970). Un modello classico prevede l'affermazione di differenze genetiche regionali in specie una volta ampiamente distribuite. A causa di barriere insorte a limitare la libera circolazione degli individui, il flusso genico viene in qualche modo impedito tra popolazioni distanti geograficamente. Questo, come già visto, può avvenire anche tra popolazioni viventi agli estremi opposti dell'areale di distribuzione continuo di una specie.

In ogni caso le popolazioni non più in comunicazione genetica continueranno, col tempo, ad accumulare differenze, tanto più rapidamente quanto più diverse saranno le realtà ambientali in cui saranno venute a trovarsi.

Anche il fenomeno del fondatore (o del pioniere) può essere ascritto alla speciazione allopatrica, e si verifica soprattutto in seguito alla colonizzazione, da parte di pochi individui, di habitat isolati o nuovi. Una versione senza migrazione di tale fenomeno riguarda la sopravvivenza di pochi individui dopo una catastrofe che abbia eliminato la maggior parte della popolazione. La popolazione che deriva dai fondatori (o "naufraghi", o "superstiti") può presentare caratteristiche genetiche mediamente diverse da quelle che caratterizzavano le popolazioni preesistenti.

Le conseguenze della speciazione allopatrica sulla distribuzione delle specie vengono accomunate sotto il termine di biogeografia della **vicarianza** quando la distribuzione di una specie, una volta continua, si frammenta in due o più porzioni disgiunte per interposizione di barriere geografiche. Vanno invece comprese sotto la definizione di biogeografia della **dispersione** le distribuzioni

disgiunte che si sono realizzate grazie al salto, da parte di alcuni individui, di barriere geografiche preesistenti.

LE TARTARUGHE DELLE GALAPAGOS descritte da C. R. Darwin forniscono un buon esempio di speciazione per isolamento riproduttivo. Pur derivando, probabilmente, da una stessa specie progenitrice, le specie attuali sono presenti solo su isole diverse, e mai due specie diverse di tartarughe sono sulla stessa isola. Nel caso in cui specie diverse, di probabile origine comune, sono state osservate nella stessa area geografica (come, ad es., accade, sempre nelle Galapagos, per i fringuelli), ciò viene attribuito ad un ritorno di individui di diverse popolazioni su una stessa isola, successivamente alla speciazione.

Un esempio famoso di speciazione allopatrica studiata è quello dei DROSOPHILIDAE DELLE HAWAII. In questo arcipelago di isole oceaniche vivono circa 800 specie diverse di drosophilidi, e il 95% è endemico (vive solo sulle Hawaii). A causa della natura vulcanica delle isole, tutti gli organismi viventi su di esse sono arrivati da altrove dopo il raffreddamento almeno parziale. Gli studiosi statunitensi da tempo ormai eseguono studi di ogni tipo su questi moscerini e sono arrivati alla conclusione che tutte le specie endemiche hanno un progenitore in comune che, con ogni probabilità, dovrebbe essere il colonizzatore iniziale dell'isola più antica. Nonostante la piccola estensione dell'arcipelago di isole, quello delle Hawaii presenta una diversità di habitat davvero straordinaria, innanzitutto dovuta al potente sviluppo altimetrico di alcune isole (che arrivano a superare i 4.000 m di altitudine, sul livello di un mare tropicale), e poi anche dovuta all'azione particellatrice delle colate laviche che separano continuamente parti di territorio, e continuamente formano nuove aree deserte da colonizzare.

In alternativa allo schema di speciazione allopatrica, si è notato che è spesso possibile anche una **SPECIAZIONE SIMPATRICA**, che cioè interviene a separare popolazioni geograficamente sovrapposte o contigue. Ciò può accadere quando una forte selezione spinge una popolazione unica ad adattarsi a due o più condizioni diverse. Nel caso del pesce *Lepomis macrochirus* si è notato che le popolazioni di uno stesso lago possono presentare due distinte morfologie: una adatta alla vita pelagica, e l'altra alla vita all'interno della vegetazione. Le due forme sono ancora interfeconde, ma è evidente che hanno intrapreso una via evolutiva che le porterà, nel tempo, a divergere sempre di più, senza che sia intervenuta una separazione fisica tra gli elementi costitutivi delle loro popolazioni. L'insorgenza di barriere riproduttive (non più geografiche ma etologiche, ecologiche, morfologiche, o altro) può, infine, determinare la speciazione. Un tipo di speciazione simpatica insorto per caso è quello legato a forti modificazioni cromosomiche (**poliploidia**) che generalmente inducono sempre variazioni anche a livello ecologico-etologico degli individui che ne sono affetti. Queste modificazioni sono più frequenti tra le piante, ma si verificano anche in popolazioni animali (ad es., tra i rotiferi). Una simile possibilità può anche verificarsi lungo un gradiente ambientale, tendendo ad accentuare le variazioni clinali fino a produrre popolazioni geneticamente diverse, tra loro geograficamente distanti ma indirettamente in contatto attraverso l'interposizione di altre popolazioni della stessa specie (**SPECIAZIONE PARAPATRICA**). In questo ultimo caso, le condizioni cui soggiace la popolazione all'estremità di un areale di distribuzione possono

essere tali da forzarne l'adattabilità in direzione divergente rispetto a quella della porzione rimanente della specie. Se, poi, gli eterozigoti, che nascono dall'incrocio della popolazione periferica con quella centrale, sono sfavoriti dalla selezione, si avrà, col tempo, il progressivo isolamento riproduttivo delle due popolazioni (selezione separatrice).

La distanza geografica tra popolazioni, spesso direttamente proporzionale al loro grado di distanza genetica, è altrettanto proporzionale al tempo che è stato necessario per percorrere lo spazio dal centro di diffusione. Nel caso di diffusioni in opposte, o diverse direzioni, il tempo trascorso, e lo spazio percorso, dall'allontanamento di una popolazione in una direzione va sommato a quello impiegato dalla popolazione che si è diretta in un'altra direzione. Se due di tali popolazioni dovessero ricongiungersi, il loro grado di divergenza genetica sarà maggiore di quanto non sia quella di ciascuna nei confronti della popolazione centrale. In pratica è come se la loro separazione temporale si fosse protratta per un tempo doppio.

La speciazione simpatica per **selezione separatrice** è probabilmente molto diffusa tra gli insetti fitofagi e/o tra i parassiti che possono essere indotti dall'ambiente ad acquisire profonde specializzazioni. Sia i vegetali che gli ospiti parassitati evolvendo continuamente meccanismi difensivi selezionano, in questo modo, individui sempre più specializzati tra i loro aggressori e con questo possono indurre la separazione genetica di gruppi di individui all'interno di una popolazione più grande.

La selezione separatrice, in un ambiente eterogeneo, induce un **polimorfismo stabile** che può dare origine a speciazione col tempo (ipotesi di Maynard-Smith, 1966).

Turner e Turner (1988) hanno portato alla luce in modo chiaro che un tale meccanismo può aver indotto la formazione delle due specie *Chrysoperla carnea* e *C. downesi* (Neuroptera). L'areale della seconda specie è completamente contenuto in quello della prima; niente suggerisce che le specie possano essere state separate in passato; in laboratorio (ma solo in laboratorio) le due specie risultano interfertili e producono discendenza fertile. In natura la prima specie è bruna in autunno e verde chiaro in primavera estate, e vive tra le chiome degli alberi decidui in autunno, e nei prati in primavera-estate; la seconda specie è sempre verde scuro e vive su alberi sempreverdi (conifere). Inoltre anche i periodi riproduttivi risultano sfasati. Secondo gli autori i due caratteri indicati dipendono da solo tre geni e ciascuna specie appare omozigote (dominante o recessiva) per questi caratteri. In laboratorio gli ibridi di prima generazione (eterozigoti) avevano caratteri intermedi. Probabilmente la colorazione mimetica ha determinato il successo degli omozigoti e, viceversa, il fallimento degli eterozigoti; poi lo sfasamento dei periodi riproduttivi ha annullato del tutto la comparsa degli eterozigoti in natura. In questo caso l'ambiente (sia l'habitat che, ad es., i predatori) ha selezionato i due genotipi separando due gruppi di individui appartenenti alla stessa specie.

La speciazione simpatica può anche verificarsi per **selezione competitiva** quando vengono selezionate lievi differenze nella utilizzazione di risorse per le quali esista competizione intraspecifica.

Tre specie affini di icneumonidi del gen. *Megarhyssa* (Imenoptera) potrebbero essere state formate con questo meccanismo, partendo da un'unica specie ancestrale. Questi icneumonidi sono parassitoidi (specie che depongono uova nel corpo di larve di altre specie; alla schiusa dell'uovo, la larva che ne

fuoriesce si nutre della larva ospite, uccidendola) della stessa specie (*Tremex columba*). Ciascuna delle tre specie presenta femmine con ovopositore di diversa lunghezza. *M. atrata* è la specie più grande, le femmine presentano l'ovopositore più lungo e, pertanto, depongono uova in larve di *T. columba* presenti nelle parti più profonde del legno di cui le larve si nutrono. *M. greenei* è la specie più piccola, con l'ovopositore più corto, che raggiunge solo le larve più in superficie; *M. macrurus* è la specie di dimensioni intermedie, con ovopositore di media lunghezza. La larva di *T. columba* rappresenta la risorsa limitata per l'utilizzo della quale all'interno di un'unica specie parassitoide si sono separate tre linee evolutive che si evitano competitivamente. Secondo l'ipotesi di Rosenzweig la comparsa di femmine con ovopositore di lunghezza o minima o massima le ha favorite allontanandole dalla competizione con la maggior parte della popolazione. Il 27% circa delle larve di *Tremex* è parassitato, ma nessuna larva presenta contemporaneamente le uova di più di due specie di *Megarhyssa*.

Un ulteriore modo di insorgenza di differenze tra popolazioni simpatriche è la comparsa di mutazioni genomiche (ad es. **aneuploidia, poliploidia**) o cromosomiche (**inversione, traslocazione**). Gli individui che subiscono una tale modificazione non sono riproduttivamente compatibili con gli individui "normali", ma lo sono sicuramente con quelli che, per le stesse o per altre cause, presentino un riarrangiamento genomico o cromosomico del loro stesso tipo. Tali individui, se si incrociano, possono dare facilmente origine ad una nuova specie all'interno di una popolazione originaria, essendone riproduttivamente isolati.

Fondamentalmente, nella speciazione simpatica (e parapatica) insorge una diversificazione tra individui che successivamente può essere condotta al rango di specie dalla selezione separatrice. Invece, nella speciazione allopatrica le differenze insorgono solo dopo che gli individui sono stati separati geograficamente in modo che il flusso genico risulti impedito.

Una specie nuova può anche formarsi per **ibridazione** da due specie preesistenti. Questa possibilità (abbastanza comune tra i vegetali) si può realizzare quando gli areali di due specie, simili filogeneticamente, vengono in contatto e queste si incrociano. L'ibrido che ne risulta, se fecondo a sua volta, può prendere a formare una popolazione con caratteristiche sue proprie, indipendenti da quelle delle specie madri (ad es., sembra che la specie *Rana esculenta* sia l'ibrido risultante dall'incrocio di *R. lessonae* e *R. ridibunda*).

E' evidente che una tale accezione del processo di speciazione comporta una interpretazione dello stesso concetto di specie, diversa da quella proposta inizialmente. Infatti se due popolazioni risultano interfeconde, ed è feconda a sua volta la prole che ne deriva, per quanto affermato nel concetto biologico di specie, queste due popolazioni appartengono alla stessa specie.

In termini tecnici la speciazione, per come è stata definita, non avviene se una specie si trasforma lentamente, ma progressivamente, in una nuova specie. Questo processo, studiato nel campo del **gradualismo filetico**, viene descritto come una sequenza di generazioni molto simili l'una all'altra, ma con caratteristiche progressivamente mutate. Il fenomeno è implicito alla stessa teoria della evoluzione, ed è, peraltro, riscontrabile anche su scala spaziale con

l'esistenza dei clini geografici. Nella sequenza temporale di taxa derivanti dalla trasformazione progressiva di uno nell'altro, le specie vengono dette **cronospecie** e acquisiscono un nome latino per scopi descrittivi. Per molti autori questo processo non è una vera e propria speciazione perchè non si creano ramificazioni da una linea evolutiva: è presente sempre una sola specie in ogni periodo. D'altro canto è logico che non può essere questo il meccanismo con cui si sono formate tutte le specie, se così fosse tutte le specie oggi presenti sarebbero esistite da sempre (come affermava il creazionismo) e avrebbero mutato aspetto col tempo. Anzi, quelle presenti oggi sarebbero meno di quelle presenti in partenza dal momento che molte si sarebbero, nel frattempo, estinte.

In verità, per quanto detto finora, è facile immaginare che soltanto alcuni individui si isolino riproduttivamente all'interno di una specie politipica, e che la selezione favorisca, col tempo, una sola popolazione rispetto alle altre. Fino al momento in cui la popolazione vincente avrà sostituito quella preesistente, sarà esistito un periodo di tempo in cui esse avranno convissuto, per cui sarà comunque riconoscibile un momento in cui la specie si è "ramificata" in varie discendenze, una sola delle quali avrà avuto successo alla fine. Viceversa, per quanto non possa essere escluso del tutto, appare meno verosimile che tutti gli individui di una specie si modifichino di pari passo in direzione di una evoluzione costante "senza rami secchi". Ad esempio, è esistito un periodo, relativamente breve (tra 2 e 1 milione di anni fa) in cui gli australopitechi (2 specie, per la precisione) hanno convissuto con l'uomo che, in ogni caso, da essi sarebbe derivato.

Probabilmente il gradualismo filetico e il saltazionismo vanno inquadrati in archi temporali lunghi (geologici), senza dimenticare che il concetto di selezione delle specie non coincide con il concetto di selezione degli individui.

Eldredge e Gould (1972) suggerirono che l'evoluzione delle specie può prevedere diverse velocità nell'acquisizione di nuovi caratteri. In questo modo ciascuna linea filetica sarebbe interessata da momenti di rapida evoluzione (speciazione) intervallati da periodi più o meno lunghi di stasi o di cambiamenti gradualmente (equilibrio). Anche nella sequenza stratigrafica dei fossili è spesso facile notare come nuove specie appaiano in tempi relativamente brevi, per rimanere poi alquanto inalterate per lunghi periodi (evoluzione secondo uno schema di **equilibri punteggiati**). Williamson (1981) rilevò questo fenomeno tra i gasteropodi fossili delle serie stratigrafiche del lago Turkana e arrivò a determinare che il breve periodo in cui sembravano avvenire episodi di speciazione non era più lungo di 50.000 anni. Al contrario Gingerich (1979) aveva constatato come la fauna fossile dei mammiferi del Nord America non fosse caratterizzata da questi "salti" ma semplicemente si evolveva gradualmente in forme via via diverse.

Le due modalità non si escludono potendo coesistere ed avere l'una la predominanza sull'altra a seconda delle particolari condizioni in cui la vita si svolge. Nelle forme marine che godono virtualmente di una situazione in cui il flusso genico è più favorito, l'evoluzione sembra procedere per salti determinati da repentine variazioni ambientali di portata, spesso, planetaria.

Quando il successo di un genotipo (o di una specie) dipende fortemente da una o altre specie con cui esso interagisce si parla di **coevoluzione**. Secondo questo concetto due o più linee filetiche evolvono insieme in risposta l'una alle

esigenze dell'altra. Le interazioni di una coevoluzione possono agire indefinitamente senza che mai si raggiunga un equilibrio. Sono particolarmente soggetti a coevoluzione con il proprio fornitore gli specialisti trofici: la "specie pasto" evolve continuamente difese, quella che se ne ciba evolve continuamente modi per eludere tali difese. In ogni caso la specie che mangia non riceverebbe alcun vantaggio dalla estinzione della specie mangiata per cui, paradossalmente, essa ha tutto l'interesse a mantenerla al mondo pur dovendone danneggiare o uccidere individui per nutrirsene.

Secondo alcuni il **mutualismo** potrebbe rappresentare, in molti casi, lo stadio terminale della evoluzione di una interazione tra specie diverse che arrivano ad esigere l'una la sopravvivenza dell'altra.

Quando una specie dà origine, attraverso ripetuti episodi di speciazione, a numerosi tipi di discendenti (sciame di specie) che rimangono simpatrici all'interno di una piccola area geografica, si parla di **radiazione adattativa**. I diversi tipi di discendenti saranno, ovviamente, adattati alle diverse opportunità ecologiche che offre il sistema (cioè occuperanno diverse **nicchie ecologiche**). Le specie coesistenti, inoltre, tenderanno a divergere nella capacità di acquisire risorse, in modo da evitare al massimo le sovrapposizioni di nicchia, e cioè la **competizione** (vedi il "principio di esclusione competitiva" di Gause).

Un esempio del verificarsi di tale fenomeno può essere la radiazione adattativa dei tetrapodi terrestri originatisi, probabilmente, da un unico progenitore crossopterigio che, nel Devoniano (circa 350 milioni di anni fa) si affrancò da una vita totalmente legata all'ambiente acquatico. I discendenti di questo progenitore adattarono il piano strutturale del vertebrato alle numerose possibilità che offrivano le terre emerse.

Anche nel caso, più recente, della radiazione adattativa dei mammiferi il fenomeno fu probabilmente innescato da un episodio catastrofico che portò ad un forte ridimensionamento della fauna vivente sulla Terra a quel tempo (circa 65 milioni di anni fa). I padroni indiscussi degli ambienti terrestri erano, prima di allora, i rettili e, una volta riportati sulla "linea di partenza" di una nuova radiazione adattativa, persero la gara, con i mammiferi, alla rioccupazione e/o ridefinizione di tutte le nicchie divenute libere o, come pare oggi verosimile, evolvettero a definire nicchie fuori della portata dei mammiferi, dando origine agli uccelli.

Un esempio ancor più recente è quello dei pesci CICLIDI DEI LAGHI DELL'AFRICA ORIENTALE. In ciascun grande lago le popolazioni di un unico progenitore ciclode, che viveva nei fiumi prima della formazione dei laghi stessi, si sono specializzate nei vari ruoli ecologici (Greenwood, 1974). Nel lago Vittoria (grande 68.000 Km² con 93 m di profondità massima) sono state contate fino ad 800 specie di tali pesci, con 170 appartenenti al solo genere *Haplochromis*, ciascuna specializzatasi in una particolarissima nicchia ecologica. In questo, e negli altri laghi del Rift, i ciclidi arrivano a rappresentare la maggior parte della fauna ittica (84 % nel lago Vittoria), mentre sono di scarsa importanza nelle acque dei fiumi (8 %, nel Nilo, che dal lago Vittoria nasce). Quando il lago prese a formarsi (circa 750.000 anni fa) esisteva probabilmente una sola specie di ciclode nelle acque fluviali della regione. Il sollevamento di una barriera montuosa ad W dell'attuale invaso impedì ai corsi d'acqua di continuare a fluire

verso W e questi presero a riempire la piana dell'attuale bacino lacustre. Nell'arco della sua esistenza, questo lago dalla bassa profondità ha subito numerose oscillazioni di livello che ripetutamente ne hanno provocato la scomposizione in bacini più piccoli. In ciascuno di tali bacini venne a trovarsi isolata una popolazione di ciclidi che, a causa della deriva genetica, prese a separarsi riproduttivamente dalle altre. Questa spiegazione non è del tutto convincente, però. Questa incertezza è dovuta, ad esempio, al fatto che tale famiglia (naturalmente con altre specie) è presente anche in altri laghi centrafricani, alcuni dei quali di età più antica del Vittoria, o comunque con una profondità tale da non aver consentito una compartimentazione spinta della superficie durante i periodi di abbassamento del livello d'acqua. Molta responsabilità della proliferazione di specie è stata, da qualcuno, attribuita al genoma stesso di queste specie che è particolarmente instabile (e dunque soggetto più che in altri gruppi all'insorgenza di variazioni), ma questo anche non spiegherebbe come mai nei fiumi le stesse specie non hanno subito la stessa radiazione adattativa. Una spiegazione più soddisfacente riguarda il comportamento degli individui che in qualche modo ne impedisce la dispersione e dunque il flusso genico tra popolazioni distanti presenti nello stesso lago. Delle 170 specie presenti, solo 6 sono state rinvenute anche altrove (e pertanto queste vengono considerate come le specie più arcaiche del gruppo). La situazione è perfino più accentuata nel lago Malawi (30.000 Km², per 704 m di massima profondità) dove sono state descritte 196 specie di ciclidi (attribuibili a 20 generi), di cui solo 4 rinvenute altrove; e nel lago Tanganika (34.000 Km², per 1470 m di massima profondità) sono endemiche tutte e 126 le specie descritte (37 generi) con esempi di grande specializzazione (una specie si nutre delle scaglie di altri pesci, un'altra degli occhi, e così via). La spiegazione etologica, in effetti, pare la più ragionevole dal momento che semplicemente si guardi ad un carattere che dovrebbe essere decisivo: queste specie usano proteggere la prole in bocca. Questo semplice fatto testimonia che i pesciolini, fin da piccoli, si abituano a non "allontanarsi troppo" dal proprio genitore per potersi rifugiare nella sua bocca al primo pericolo. Tutti quelli che si allontanano troppo al punto da non riuscire a rientrare, corrono seri pericoli di essere predati. Così le singole figlie evolvono la predisposizione a non allontanarsi mai troppo dal luogo natale. Questa affezione esasperata ad aree ristrette potrebbe essere stata responsabile dell'insorgenza di barriere riproduttive e/o interruzioni di flusso genico tra popolazioni limitrofe. E le oscillazioni del livello delle acque, nonché la plasticità genomica, possono aver contribuito al risultato finale.

I taxa che apparentemente non hanno subito radiazione adattativa per lungo tempo, piuttosto che ben adattati all'ambiente, vengono considerati avere un genoma poco flessibile.

100 milioni di anni fa la Terra era brulicante di vita come oggi, ma i taxa che vi erano rappresentati e la dominavano sono attualmente meno importanti o del tutto spariti (**estinti**) e sostituiti dai prodotti della radiazione adattativa di altre linee filetiche.

Dall'archivio fossilifero pare evidente che i teleostei sostituirono i molluschi cefalopodi nei mari, così come uccelli e mammiferi soppiantarono i rettili sulla terra ferma

La sequenza fossilifera, in realtà, è spesso drasticamente interrotta, quasi a testimoniare eventi di portata planetaria che alterarono a tal punto le caratteristiche ambientali da determinare l'inadeguatezza delle forme fino ad allora adatte. Raup (1979) stimò che l' 88-96% di tutte le specie marine si estinse in un periodo relativamente breve alla fine del Permiano (circa 225 milioni di anni fa). E abbiamo già fatto cenno alla scomparsa dei dinosauri (accompagnata da quelli di molti altri animali) alla fine del Cretaceo (circa 65 milioni di anni fa). Infine la megafauna pleistocenica del Nord America (alla pari di quella Australiana) si estinse del tutto tra 15.000 e 8.000 anni fa.

La storia evolutiva della vita sulla Terra è stata definita come una corsa interminabile in cui non ci sono vincitori ma solo sconfitti (gli estinti). Questo stesso concetto è stato esposto da Van Valen (1973) nella **ipotesi della regina rossa**: "accade che solo correndo tu possa rimanere nello stesso posto" che è poi la riaffermazione di un vecchio concetto opportunistico della società arcaica siciliana secondo il quale le classi dominanti, in periodo di mutamenti sociali ed economici, per conservare la loro posizione si schierano dalla parte del "cambiamento" (da il Gattopardo, di Tomasi di Lampedusa: "bisogna cambiare tutto perchè tutto resti come prima").

A prescindere dalle catastrofi, però, va detto che l'estinzione delle specie è un processo che avviene continuamente. In generale, quanto minori sono le dimensioni di una popolazione, e quanto più a lungo permane questa situazione, tanto maggiore sarà il rischio di estinzione. A questo proposito risultano notevolmente indicativi i tassi di natalità e di mortalità di ogni popolazione e, più ancora, la **carrying capacity** dell'ambiente. Quando la capacità dell'ambiente di sopportare una popolazione si esprime in numeri bassi, la probabilità di estinzione si alza.

Pur essendo un processo cui difficilmente si riesce ad assistere, non vi è alcun dubbio che, da quando l'uomo registra dati sul mondo che lo circonda (cioè da circa 6.000 anni), il numero di specie da egli conosciute che si sono nel frattempo estinte sono molte. Spesso l'uomo stesso è stato la causa diretta delle estinzioni mediante la caccia, la distruzione degli habitat, l'introduzione di parassiti e/o malattie. A questo proposito pare che stiamo vivendo un periodo di grandi estinzioni e chi leggerà l'archivio fossilifero tra alcuni milioni di anni si accorgerà di un altro "salto" esistente nella storia evolutiva della vita sulla Terra, contemporaneo alla presenza dell'uomo e a lui, forse, imputabile. Il danno che l'uomo sta imponendo alla biodiversità non è semplicemente dovuto alla sua incuria, all'inquinamento, o al sovrasfruttamento delle risorse; per rendere idoneo l'ambiente alle sue esigenze, cioè alle esigenze di una sola specie, l'uomo è portato a "omologare" gli habitat e, banalizzandoli, ad abbassarne la biodiversità. Dal punto di vista geografico l'uomo ha determinato uno sconvolgimento ben più grave: ha annullato le distanze e cancellato le situazioni di isolamento, portando con se, in ogni angolo del mondo, colture e animali prima tipici solo di piccole aree, riportando in contatto specie che, altrimenti, non si sarebbero mai incontrate, e, suscitando competizioni prima improbabili, ha finito col determinare le esclusioni competitive conseguenti. In pratica l'uomo contribuisce all'abbattimento delle barriere geografiche che, invece, sono necessarie all'insorgenza e al mantenimento della biodiversità. Non va dimenticato, infatti, che se è indiscutibile il danno inferto alla

biodiversità negli ultimi due secoli a causa della industrializzazione e del consumo di risorse imposto dalla crescita demografica, è altrettanto innegabile che alcune estinzioni si sono verificate semplicemente all'arrivo, in un'area geografica, di popolazioni umane non ancora agricole e tantomeno tecnologiche (vedi, ad es., i casi del Nord America, delle Hawaii, della Nuova Zelanda).

Ma l'azione dell'uomo sulla biodiversità del pianeta non deve solo essere osservata in termini negativi. Da qualche tempo esso tenta di conservare le specie e/o le varietà in pericolo di estinzione (almeno tra gli animali cospicui); da ancor più tempo seleziona sempre nuove varietà (si pensi alle pecore per la lana, alle mucche per il latte) a scopi produttivi giungendo anche a creare nuovi ibridi (soprattutto in agricoltura e acquacoltura). Ormai decine sono le razze diverse in cui ha scomposto singole specie come il cane o il cavallo (e lo stesso si può dire, in misura minore, anche per gatti, uccelli da voliera, pesci d'acquario) per parlare solo delle specie animali. Il ruolo dell'uomo nella modifica della biodiversità sulla terra è dunque ben più complesso di quello che può apparire ad un'analisi superficiale, e nessuno si è ancora cimentato in una sua valutazione precisa.

Con il termine **selezione delle specie** (Stanley, 1979) è stata recentemente indicata la sopravvivenza differenziale e la diffusione di specie su una scala di tempo geologico, in analogia alla sopravvivenza e riproduzione differenziale degli individui (**selezione individuale**). Gli stessi elementi che sembrano determinare l'azione della selezione sugli individui, esercitano anche una azione selettiva sulle specie. Ad esempio le specie di mammiferi euteri hanno conseguito dei vantaggi evolutivi che le rendono più adatte, e competitivamente vincenti, nei confronti delle specie dei mammiferi marsupiali.

Tra la fine del mesozoico e l'inizio del cenozoico i mammiferi euteri hanno subito una radiazione adattativa su tutte le terre emerse, ad eccezione dell'Australia e dell'America Meridionale, dove continuarono ad esistere i mammiferi marsupiali ed altri più primitivi. Il Sud America, successivamente (circa 4 milioni di anni fa), fu invaso dai mammiferi placentati provenienti dal Nord America grazie al sollevamento dell'istmo di Panama, e la maggior parte dei mammiferi marsupiali che vi vivevano si estinse. In Australia, che invece rimase isolata, i marsupiali non entrarono in competizione con le specie vincenti dei mammiferi euteri, e mantennero, a loro volta, la diversificazione ecologica che, altrove, portò ciascuna specie euteria ad occupare una nicchia ecologica grosso modo corrispondente a quelle individuate dalle specie marsupiali in Australia. Una radiazione adattativa fu subita anche dagli unici placentati che riuscirono a raggiungere il continente australiano: i pipistrelli e i roditori.

In generale, secondo la **regola di Simpson** (1952), un gruppo che colonizza un ambiente vergine o privo di competitori e/o predatori subisce una radiazione adattativa di tipo esplosivo (sciame di specie), piuttosto che una di tipo progressivo come invece accade normalmente. Una condizione favorevole alla radiazione adattativa, che non dipenda dallo spazio ma dal tempo, è la estinzione di massa, conseguente ad un episodio catastrofico, che lascia campo libero e tempo ai pochi sopravvissuti di evolversi in condizioni di competizione "alleggerita". Alla fine del Cambriano (circa 525 milioni di anni fa) avvenne che il gruppo degli echinodermi si trovò ad essere di gran lunga competitivamente avvantaggiato e subì una radiazione adattativa di tipo esplosivo. Una

radiazione progressiva è invece quella che si può riscontrare nel gruppo dei Neogasteropodi marini che, pur competitivamente vincenti, hanno dovuto proporre nicchie nuove e alternative alle molte già esistenti, in un processo che si verifica in modo relativamente costante, ma lento, dal Cretaceo (circa 130 milioni di anni fa) ai nostri giorni.

Jablonsky (1982) ha evidenziato che i gruppi zoologici marini che, nel proprio ciclo vitale, hanno una fase larvale planctotrofica, tendono ad avere una distribuzione geografica più ampia di quelli che non presentano tali larve. Ma le eccezioni a questa regola sono anche abbondanti; ad es. Boero e Bouillon (1993) in uno studio sulla distribuzione delle specie di idroidi (Cnidaria) mediterranei, hanno notato come non esista correlazione diretta tra l'ampiezza dell'areale e la presenza di medusa (uno stadio pelagico vagile) nel ciclo vitale di ciascuna specie. D'altra parte, le specie geograficamente ristrette, quando presentano popolazioni numericamente limitate sono maggiormente soggette all'estinzione. Avviene, pertanto, che all'ampia diffusione geografica possa corrispondere una maggiore persistenza delle specie nel tempo geologico. In effetti è stato constatato che, tra i molluschi, le specie con larva planctotrofica hanno una presenza più lunga, nell'archivio fossilifero, di quelle che ne sono prive. In base a questo assunto, il declino dei brachiopodi, un tempo ben rappresentati nei mari, è stato attribuito proprio al fatto che la loro larva natante, quando c'è, conduce una vita planctonica breve. Attualmente il gruppo è rappresentato da specie che vivono per lo più in ambienti di acque profonde, dove questa caratteristica non appare svantaggiosa. Ciò, comunque, non esclude che il successo evolutivo di un gruppo possa anche risultare compromesso da altri fattori, primo tra tutti la competizione con altri gruppi ad ecologia simile. Proprio nel caso del declino dei brachiopodi ciò potrebbe essere stato causato dalla competizione col gruppo dei bivalvi, il cui successo evolutivo comincia proprio dopo una estinzione di massa che coinvolse anche i brachiopodi, fino ad allora dominanti.

Concludendo, il processo di estinzione sembra essere direttamente correlato, in linee generali, con:

- dieta troppo specializzata,
- occupazione di livelli trofici elevati,
- grandi dimensioni corporee,
- particolari richieste ambientali,
- distribuzione geografica ristretta,

tutto questo traducendosi in un abbassamento della capacità portante del sistema. Va ricordato che l'evoluzione sembra premiare, nell'ambito di ciascuna linea filetica, l'aumento delle dimensioni; nessun grande gruppo zoologico di grandi dimensioni, però, è mai vissuto a lungo sulla Terra (dinosauri, titanoteri, uintateri).

CONCETTO DI FAUNA

La fauna comprende tutte le specie animali di una determinata area o ambiente. La sua definizione non tiene conto del ruolo svolto da ciascuna specie o dei rapporti intercorrenti tra le specie che non siano quelli di natura filogenetica (gli elenchi faunistici, infatti, sono ordinati sistematicamente).

Le guide faunistiche vengono compilate per fornire un mezzo per l'identificazione delle specie e sono, dunque, il mezzo su cui si basa lo studio della **biodiversità** animale sulla Terra.

La fauna di ciascuna area ne è, generalmente, lo specchio e può risultare caratteristica in modo più o meno spinto, a seconda delle presenze "esclusive" (endemismi) che può vantare. Gli animali presenti in una data regione devono la loro presenza sia a ragioni ecologiche (gli orsi polari stanno solo oltre il circolo polare) che geografiche (gli orsi polari non vivono tra i ghiacci del polo Sud), per cui la fauna (ed in generale gli organismi viventi) di ciascuna area ne rappresentano il clima, la geografia, e le vicende evolutive che stanno alla base delle situazioni attuali.

La descrizione della maggior parte delle specie è fatta sulle caratteristiche morfologiche degli adulti; pochissime, nel complesso, sono le specie di cui si conosce il ciclo vitale per intero (circa il 10 % tra gli Invertebrati marini). Ciò ha indotto, nel passato, numerose volte alla descrizione di stadi di sviluppo di una stessa specie come se fossero specie diverse. Questa è la ragione per la quale la maggior parte delle larve degli invertebrati marini ha un nome proprio (ad es., nauplius, veliger, trocofora, actinotroca, etc.); ma l'ignoranza dei cicli vitali delle specie si è spinta anche all'attribuzione di nomi diversi a ciascuno dei due sessi di una stessa specie (ad esempio nella donzella, in cui la femmina era ed è *Coris julis*, mentre per il maschio era stata istituita la specie *Coris giofredii*). Tutt'ora gran parte della classificazione degli Hydrozoa è problematica a causa del fatto che medesime specie, studiate separatamente da bentonologi e planctonologi (gli uni attenti alle colonie polipoidi, gli altri alle sole meduse) hanno determinato l'adozione di nomenclature differenti e, in molti casi, non sovrapponibili.

Lo studio del ciclo vitale di ogni specie, pertanto, permane lo strumento fondamentale per poter stilare liste faunistiche sempre più aggiornate e/o veritiere, anche in considerazione del fatto che sono possibili osservazioni di "estranei" capitati nell'area per caso, ma anche (cosa ancor più facile) la non osservazione di specie momentaneamente assenti come forme attive, ma presenti nell'area con stadi di resistenza nascosti.

