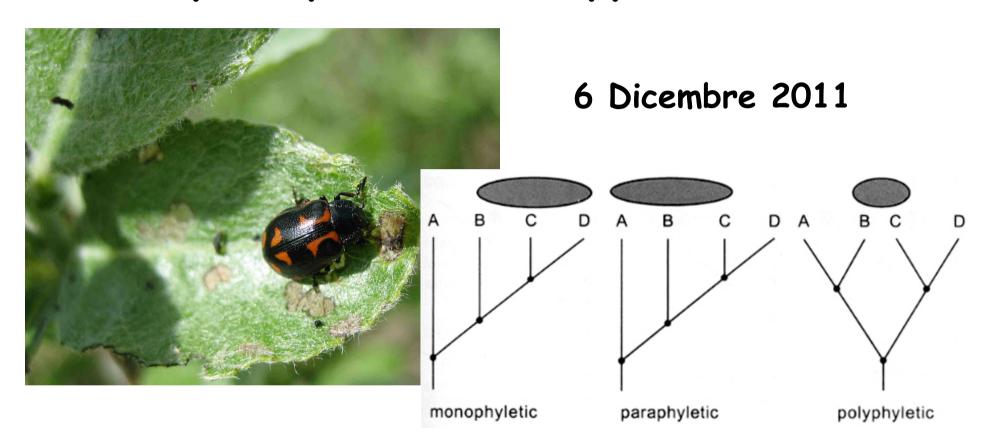
La fauna invertebrata in biogeografia: principi teorici e applicazioni



Marco Trizzino

Università di Roma "Sapienza" / Centro Nazionale per la Biodiversità Forestale "Bosco della Fontana" marcotrizzino@tiscali.it; marco.trizzino@uniroma1.it

Importanza invertebratofauna in biogeografia

Numerose specie = numerosi "caratteri"

 Pattern contrapposti specie ad ampia/ ridotta distribuzione

 Maggiore sensibilità a barriere biogeografiche

Il lavoro sui chironomidi di Brundin





Analisi biogeografica filogenetista

 I taxa africani portavano i caratteri con stato plesiomorfico

 Assenza di relazioni tra taxa australiani e Neo-Zelandesi e tra sud americani e N. Z.

 Relazione di tipo "sister-groups" tra taxa australiani e sud americani

Ne consegue che...

 L'Africa è stato il primo continente a separarsi dal resto del Gondwana

 Sud America e Australia, che erano in contatto attraverso l'Antartide, si sono separati più recentemente

 la Nuova Zelanda non ha mai avuto contatti con l'Australia, né con il Sud America





NO

I corotipi

Appartengono ad uno stesso corotipo (o categoria corologica) taxa i cui areali presentano confini esterni più o meno coincidenti

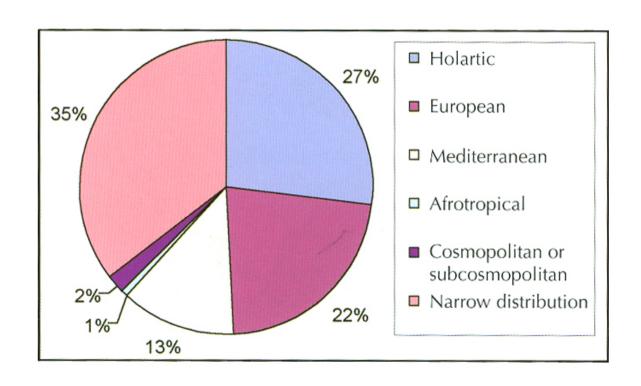
N.B. I corotipi per definizione non hanno alcuna implicazione di tipo *causale* e sono quindi spesso soggetti a critiche

I corotipi della fauna W-Paleartica

(Vigna Taglianti et al., 1999)

- 1. Holarctic (specie ad ampia diffusione)
- 2. European (specie ad ampia diffusione)
- 3. Mediterranean (specie a relativamente ampia diffusione)
- 4. Afrotropical extended
- 5. Species widely spread in Palaearctic but present in a very small area of W Palaearctic

Come ci aiutano ad <u>interpretare</u> la fauna italiana?



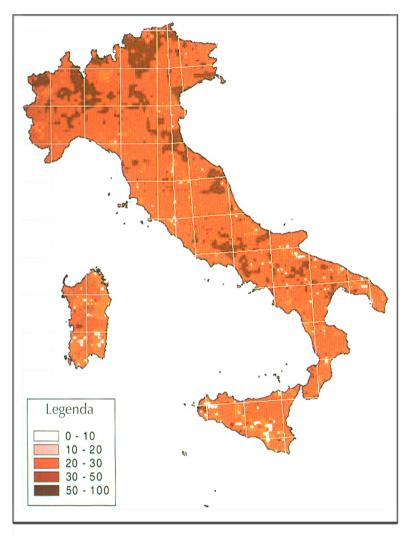


Fig. 1 - Distribution of the percentage of species widely distributed in the Holarctic area (category 1)

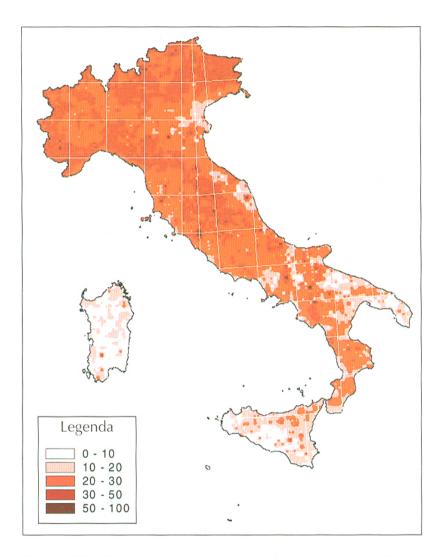


Fig. 2 - Distribution of the percentage of species widely distributed in the European area (category 2)

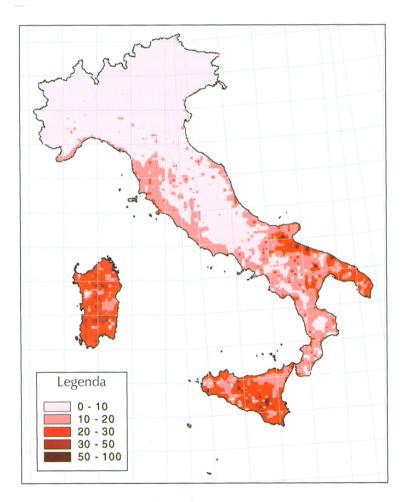


Fig. 3 - Distribution of the percentage of species widely distributed in the Mediterranean basin (category 3)

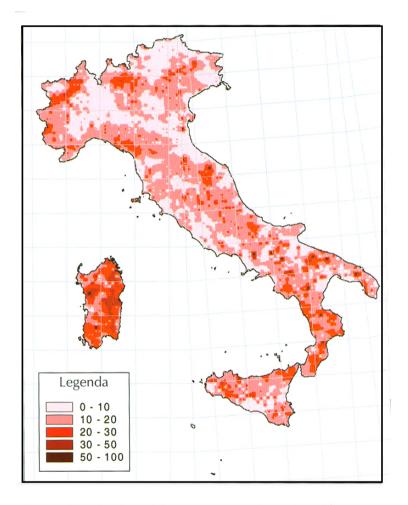


Fig. 4 - Distribution of the percentage of species with narrow distribution (category C)

I corotipi della fauna italiana

- Modelli ricorrenti di distribuzione geografica
- Un gruppo di specie con determinate esigenze ecologiche all'interno di una determinata area
- Un gruppo di specie che presumibilmente condivide una storia biogeografica comune
- Un gruppo di specie filogeneticamente affini che condividono l'area di origine
- Un gruppo di specie in una determinata regione biogeografica definita da parametri climatici e fitoclimatici

I corotipi della fauna italiana

(da Brandmayr et al., 2005)

Denominazione

Europeo

Centroeuropeo

S-Europeo

W-Europeo

E-Europeo

Denominazione

Mediterraneo

W-Mediterraneo

E-Mediterraneo

N-Africano

Tabella 3.8. I corotipi delle specie endemiche italiane.

Denominazione

S-Alpini

Centro-S-Alpini

W-Alpini

SW-Alpini

E-Alpini

SE-Alpini (Carso-Istriani)

Carso-Istriano-Dinarici

Alpino-Dinarici

Alpino-Appenninici

Appenninici

N-Appenninici

Centro-Appenninici

S-Appenninici

Appennino-Dinarici

Tirrenici

Sardo-Corsi

Sardi

Siculi

Le province faunistiche italiane

- Dalla check-list della fauna italiana: 57.500 spp. di animali (protozoi esclusi!): 56.200 invertebrati (37.300 insetti), 1.300 vertebrati.
- 47.000 spp. terrestri o di acqua dolce!

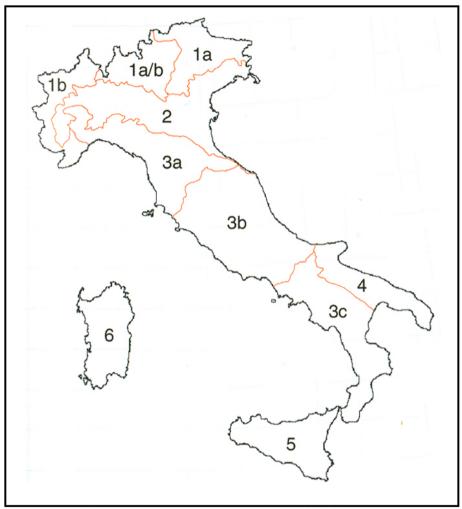


Fig. 1. The Italian faunal provinces. 1. Alpine Province (1a. Eastern-Alpine district; 1b. Western-Alpine district; 1a/b. Transitional area). 2. Padanian Province. 3. Apenninic Province (3a. Northern Apenninic district; 3b. Central Apenninic district; 3c. Sothern Apenninic district). 4. Apulian Province. 5. Sicilian Province. 6. Sardinian Province.

Provincia Alpina

- Catena Alpina completò la sua formazione tra la fine dell'Oligocene e l'inizio del Miocene
- Per quanto riguarda gli invertebrati, le tracce residue dei popolamenti della fauna del Terziario che popolò le neonate Alpi, sono costituite soprattutto da specie di grotta e da specie legate al suolo
- Spesso si tratta di specie endemiche, sopravvissute alle Glaciazioni (Relitti Terziari e Relitti glaciali)



Aptinus alpinus



Carabus olympiae

 Conseguenza delle Glaciazioni sono anche i cosiddetti elementi Boreo-Alpini, ossia specie con areale disgiunto tra l'estremo nord del Paleartico e le Alpi

 In Italia si contano circa 200 specie con questa distribuzione, perlopiù insetti appartenenti a diversi ordini



Somatochlora alpestris



Saldula c-album



Hadula melanopa

Alpi: Est Vs Ovest

• E' importante notare come, soprattutto per quanto riguarda gli invertebrati, la fauna della Alpi occidentali (elementi Occitano-Pirenaici) è profondamente diversa da quella delle Alpi orientali (elementi Carso-Dinarici)

 Questo è dovuto ad un fattore geologico: a est troviamo soprattutto rocce carsiche, mentre a ovest rocce perlopiù cristalline

Gli elementi SE Alpini/Carso Dinarici

Come già noto nei vertebrati (es. riccio orientale, vipera dal corno, sciacallo ecc..) anche negli invertebrati, la fauna dell'Italia nord-orientale (Alpi Giulie, Carso, Alpi Dinariche) mostra maggiori affinità con la fauna balcanica piuttosto che con il resto della la fauna italiana

Coleotteri Hydraenidae: su circa 140 specie della fauna italiana, oltre 20 si trovano esclusivamente in Friuli V.G., essendo poi distribuite nei Balcani e talvolta in modo ampio in Europa centro-orientale

SOGLIA BIOGEOGRAFICA



Austropotamobius torrentium



Leptodirus hochenwartii

La provincia Padana

- La Pianura Padana ha origini relativamente recenti (Pleistocene) in seguito agli apporti fluviali dei grandi fiumi Alpini
- Zona di transizione tra provincia Alpina e Appenninica
- Estremamente antropizzata: fauna relativamente banale

 Per quanto riguarda gli invertebrati troviamo soprattutto specie con impronta centro-europea, associati ad ambienti umidi

 Particolarmente interessante è quindi la fauna associata alle acque dolci



Ophiogomphus cecilia



Lycaena dispar

Provincia Appenninica

- Nel Miocene gli Appennini erano frammentati in una serie di isolotti, con connessioni Balcaniche a est e Tirreniche a ovest, con passaggi faunistici di cui troviamo ancora tracce relitte (Relitti Terziari)
- Inoltre, in epoca Glaciale ci fu una migrazione verso sud della fauna Alpina.
 Tale fauna, in seguito al miglioramento delle condizioni climatiche, ebbe una notevole contrazione e ad oggi persistono solo in maniera "relittuale" (Relitti Glaciali)



Cucujus cinnaberinus



Buprestis splendens

Provincia Pugliese

Caratterizzata da bassi rilievi

 Per quanto riguarda gli invertebrati, nella provincia pugliese sono presenti tantissime specie a distribuzione disgiunta, o quanto meno ad origine, trans-adriatica e trans-ionica



Chrysolina chalcites



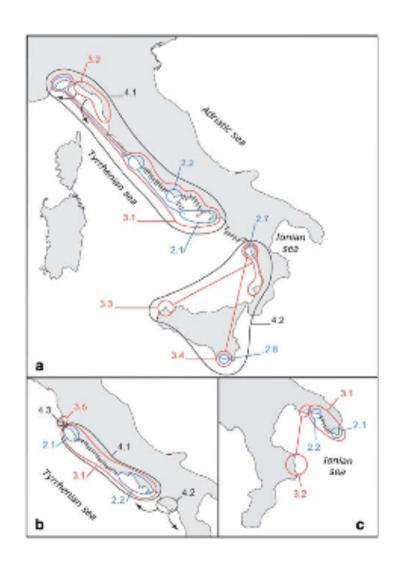
Italodytes stammeri

Calabria e Sicilia... un discorso a parte

Diversi studi hanno mostrato come Calabria e Sicilia abbiano avuto un percorso comune durante le Glaciazioni Plio-Pleistoceniche

Infatti, le fluttuazioni ripetute del livello del mare, hanno isolato per un tempo relativamente lungo la Sicilia e la Calabria meridionale dal resto dell'Italia peninsulare

Ne consegue che la Calabria meridionale presenta una fauna più affine a quella Sicula, rispetto a quella della Calabria settentrionale e del resto della penisola Di conseguenza, soprattutto per quanto riguarda gli invertebrati atteri, molti "endemiti" siculi, si trovano in realtà anche in Calabria meridionale





Ochthebius (Calobius) quadricollis

(Coleoptera, Hydraenidae)

Valido anche in genetica di popolazioni!

Ricchezza e rarità

- specie nota di un ristretto numero di località (range-size rarity)
- pochi individui in una stessa località (density rarity)

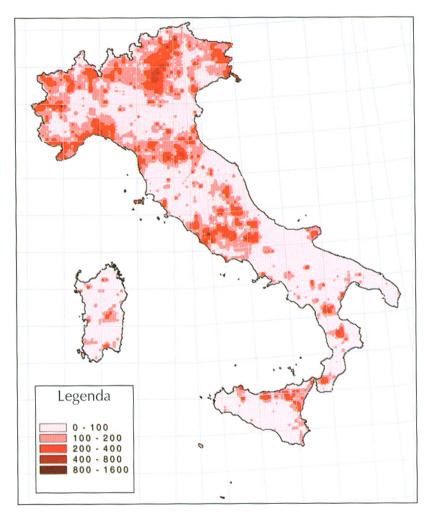


Fig. 1 - Distribution pattern of species richness (calculation based on *CKmap* database) using UTM grid cells

Misure della distribuzione della

rarità in Italia

Rarità espressa come rapporto tra n di spp. rare sul n totale di specie per ciascuna cella

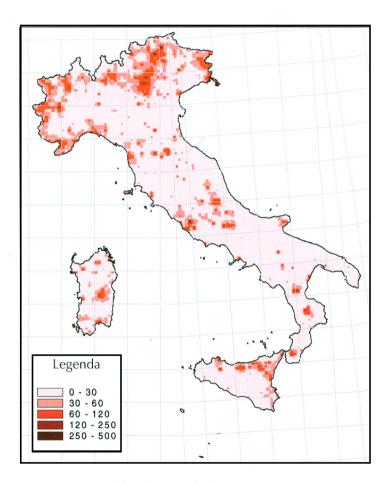


Fig. 3 - Pattern of distribution of rare species (species present in less than 10% of UTM grid cells)

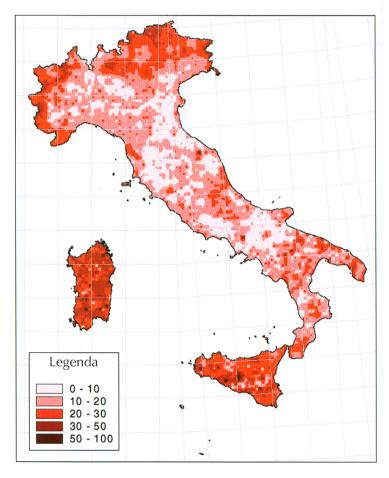


Fig. 4 - Pattern of distribution of the percentage of rare species (defined as in Fig. 3) in each grid cell

Gli endemiti italiani... un po' di numeri

- Ca. 4.800 specie di metazoi (8,6%).
- In Sardegna ca. 700 spp. endemiche su 9.850 spp. segnalate (7%).
- In Sicilia ca. 780 spp. endemiche su ca. 13.000 spp. segnalate (5.8%).
- Italia settentrionale 1.750 spp. endemiche su 33.500 spp. segnalate (5%).
- Italia appenninica 1.850 spp. endemiche su 24.300 spp. segnalate (7.6%).

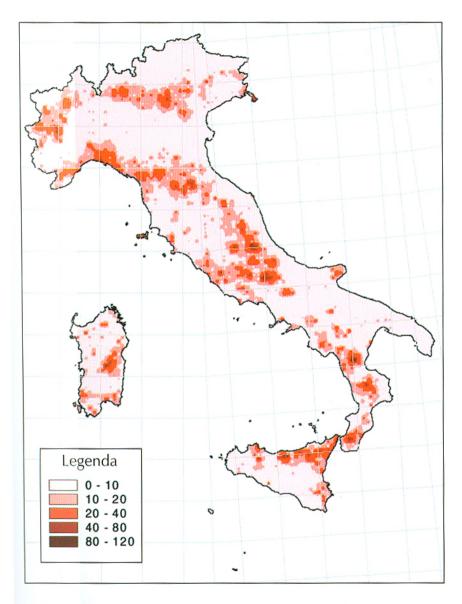


Fig. 1 - Distribution of endemic species in Italy (even if not strictly exclusive of Italian political territory) belonging to the groups discussed in this volume.

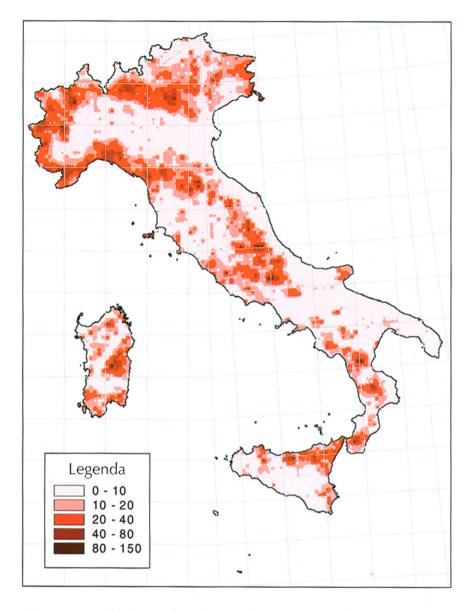


Fig. 2 - Distribution of endemic species sensu stricto in Italy.

BIOGEOGRAFIA "APPLICATA"

La biogeografia molecolare

Utilizza i marcatori molecolari normalmente utilizzati in filogenesi per ricostruire la storia e le dinamiche evolutive dei *continenti* (intesi in senso lato)

Viene quindi ricostruita una filogenesi dei continenti usando i taxa che li popolano come caratteri La presenza/assenza di un taxon in un determinato sito, e l'assetto genetico ad esso associato rappresentano lo stato del carattere

In biogeografia si usano normalmente marcatori provenienti dal mtDNA, ossia il DNA mitocondriale

Perché l'mtDNA?

- E' a trasmissione materna, quindi, tranne rarissimi casi, non presenta eterozigosi, a differenza del DNA nucleare
- Non codificando per geni direttamente coinvolti nel metabolismo di un individuo (ma "solo" del mitocondrio) è sottoposto a meno pressioni selettive rispetto al DNA nucleare, ed è quindi più adatto per orologi molecolari
- Assenza di pseudogeni; nel mtDNA ogni gene è presente in singola copia (1x mitocondrio)

Gli orologi molecolari

- Se un gene si evolve in maniera neutrale, le mutazioni nelle sue basi azotate si verificano con frequenza pressoché costanti (test di neutralità)
- Se ciò è confermato, allora posso utilizzare il confronto tra le "varianti" di uno stesso marcatore (ossia quante basi azotate diverse ci sono) in due taxa diversi per stimare il tempo che è intercorso dal momento in cui i due taxa si sono separati evolutivamente

Utilizzi degli orologi molecolari:

1) Conoscendo *a priori* la storia naturale dei luoghi geografici in cui i taxa oggetto di studio risiedono, grazie agli orologi molecolari posso riuscire a spiegare quali sono i fenomeni biogeografici (es. vicarianza Vs dispersione) che hanno portato all'attuale pattern distributivo dei taxa

2) Nel caso in cui la storia naturale dei siti in cui tali taxa vivono sia ignota, gli orologi molecolari possono aiutarmi a scoprirla

Taratura degli orologi molecolari

Una volta appurato che le mutazioni all'interno del gene/i mitocondriale scelto per l'analisi biogeografica avvengono con frequenza costante, è fondamentale calcolare tale frequenza (= percentuale di sostituzioni nucleotidiche x milione di anni)

Come fare??

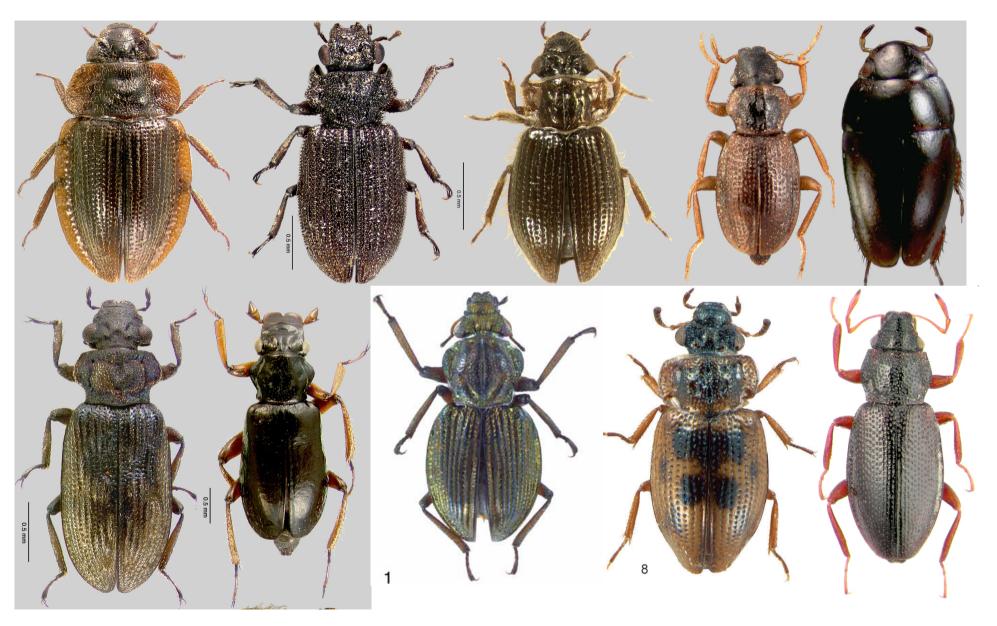
- 1) Posso stimarlo empiricamente aiutandomi con i dati paelontologici. Es. sapendo che Grecia e Peloponneso si sono separati 2.5 MYA, analizzando le differenze nucleotidiche presenti nei geni mitocondriali di due sister species presenti rispettivamente in Grecia e Peloponneso, posso stimare facilmente la velocità di evoluzione del marcatore, e tarare quindi l'orologio:
- Es. 10 differenze nucleotidiche in 2.5 MY = 4 sostituzioni x MY

2) *Tmrca* (Time of Most Recent Common Ancestor): sempre basandosi su dati paleontologici, conoscendo l'ultima datazione nota dell'antenato comune di due taxa affini, e conoscendo le differenze genetiche tra i due taxa, si può facilmente calcolare il tasso di evoluzione e tarare quindi l'orologio...

3) In assenza di dati paleontologici (problema molto frequente negli invertebrati) posso utilizzare un tasso medio basandomi sulla letteratura scientifica per taxa affini a quello oggetto di studio per lo stesso marcatore mitocondriale scelto per lo studio

N.B. Sarebbe sempre meglio avere una doppia taratura dell'orologio

Hydraenidae: ca. 1500 spp. – più di 40 generi



Ecologia: prevalentemente acquatici, ma alcuni generi sono umicoli

All'interno della sottofamiglia Hydraeninae



Genere Hydraena Kugelann: circa 900 specie descritte



All'interno del vasto genere *Hydraena* s.l.

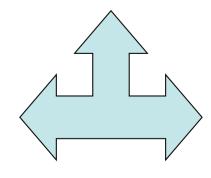


Due sottogeneri:



Hydraenopsis

(Gondwanian origin)

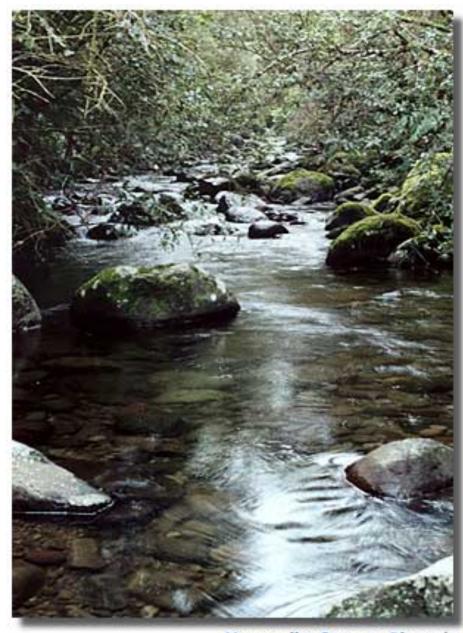


Hydraena s.str.

(Laurasian origin)



Hydraena tipical habitats



Mangauika Stream, Pirongia



Collecting beetles...





Primo caso studio:

Ricostruire la storia evolutiva del popolamento di coleotteri Hydraenidae del genere *Hydraena* della Corso-Sardinia

In particolare in Corso-Sardinia è endemico un complesso di 3 specie gemelle (*Hydraena evanescens* complex)

· Hydraena evanescens: Corsica

Hydraena tyrrhena: Sardegna settentrionale

Hydraena rosannae: Sardegna meridionale

Cenni di storia naturale della Corso-Sardinia

- Separazione con rotazione dalla placca iberica ca. 25 MYA
- Con la crisi di salinità del messiniano 5.5-4.5 MYA tra la Corso-Sardinia e la penisola Italiana, in seguito all'abbassamento del livello del mare, si crearono dei "ponti" che favorirono spostamenti reciproci della fauna

Due scenari opposti per il popolamento di Hydraena in Sardegna e Corsica:

- Origine antica, con antenato comune nella placca Iberica (>25 MYA) e successiva speciazione per vicarianza, dopo la separazione del blocco Sardo-Corso dalla penisola iberica
- 2. Origine recente, con antenato comune in Italia o Francia meridionale in seguito a dispersione durante la crisi del Messiniano (<5 MYA)

Molecular biogeography mtDNA markers usati per le analisi:

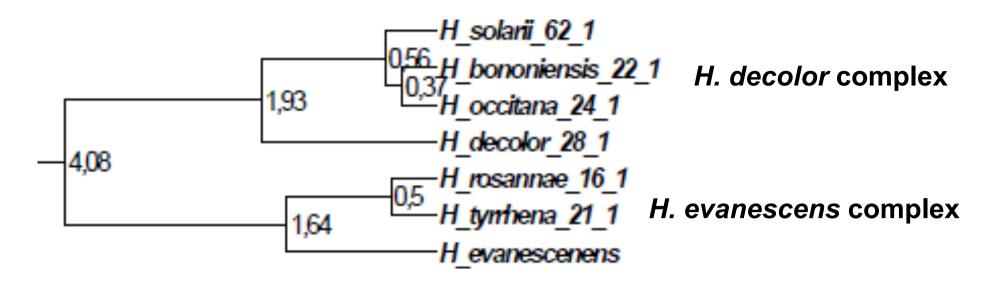
- COI (citocromo ossidasi subunità I)
- 16s rDNA
- NAD I (Nicotin-ammide-adenina-dinucleotide subunità I)
- tRNA leucina

Molecular clocks

Software used: Beast package ver. 1.5.4

Calibrazione: Assenza di record fossile:

- 1. Tasso medio 2% per MY (Leiodidae see Ribera et al. 2010)
- Separazione Grecia Peloponneso: 2.5
 MYA



Il complesso *H. evanescens* è risultato essere affine ad un complesso di specie (*H. decolor* complex) con distribuzione geografica Appenninico-Provenzale, e la separazione tra i due cladi è avvenuta ca. 4.1 MYA, subito dopo la crisi del Messiniano



Scenario n° 2 (origine recente del popolamento)

Secondo caso studio:

Ricostruire la storia evolutiva del popolamento di coleotteri Hydraenidae del genere *Hydraena* dell'emisfero meridionale

Nell'emisfero meridionale, per quanto riguarda il vasto genere Hydraena sono presenti quasi esclusivamente specie appartenenti al sottogenere Hydraenopsis, presenti in tutti i contineneti escluso l'Antartide (dove nessuno li ha ancora cercati) e associati ad un clima di tipo tropicale



L'interrogativo che ci si poneva era il seguente:

Una volta appurata la monofilia del sottogenere Hydraenopsis, quali fenomeni biogeografici possono giustificare l'attuale distribuzione nell'emisfero meridionale?

- <u>Vicarianza</u> = origine antichissima preframmentazione del Gondwana (>150 MYA): giustificata da <u>apparente</u> scarsa mobilità e tendenza volatoria di questi coleotteri
- <u>Dispersione</u> = origine più recente ma "poco parsimoniosa" considerata l' <u>apparente</u> scarsa mobilità e tendenza volatoria di questi coleotteri

Molecular biogeography mtDNA markers usati per le analisi:

- COI (citocromo ossidasi subunità I)
- 16s rDNA
- NAD I (Nicotin-ammide-adenina-dinucleotide subunità I)
- tRNA leucina

Molecular clocks

Software used: Beast package ver. 1.5.4

Calibrazione: Assenza di record fossile:

- 1. Tasso medio 2% per MY (Leiodidae see Ribera et al. 2010)
- Separazione Grecia Peloponneso: 2.5
 MYA

<u>Risultati</u>

L'intero sottogenere *Hydraenopsis* ha avuto un'origine comune circa 35 MYA

Ne consegue come l'ipotesi della VICARIANZA sia in questo caso da scartare, in favore dell'ipotesi, precedentemente ritenuta "meno parsimoniosa": DISPERSIONE

Ipotizzando un centro di origine nella regione orientale, dove la maggior parte delle specie di questo gruppo si trova, nel corso di milioni di anni c'è stata un'enorme espansione dell'areale, con anche dei dispersal trans-oceanici!!

E se ci fosse una terza ipotesi?

Teoria dei taxa allocronici

Secondo questa teoria, la vicarianza e la dispersione non sarebbero le uniche alternativi per spiegare i pattern biogeografici attuali, in quanto le distribuzioni che oggi vediamo, potrebbero essere il risultato di fenomeni più complessi, legati a variabili ecologiche e climatiche

Amorin et al., 2009 (Systematic Entomology)

In concreto, le distribuzioni geografiche che oggi vediamo, potrebbero essere diverse da quelle passate, in quanto con le variazioni climatiche si sono spostati i biomi e con essi la fauna associata

Es. Il fatto che le *Hydraenopsis* siano presenti in S America, ma assenti in N America e Siberia orientale, porterebbe ad escludere che questi coleotteri abbiano raggiunto il "Nuovo Mondo" attraverso lo stretto di Bering, lasciando come unica ipotesi plausibile (?!) quella di una dispersione dall'Africa attraverso l'Atlantico

Tuttavia, è noto che fino a poche decine di milioni di anni fa, le foreste tropicali erano distribuite molto più a nord rispetto ad oggi, e raggiungevano il Canada centromeridionale

Seguendo la teoria dei taxa allocronici, le Hydraenopsis potrebbero aver attraversato Bering quando in N America c'era un clima tropicale. Quando le foreste sono "shiftate" verso sud, lo stesso ha fatto la fauna associata, scomparendo nelle porzioni settentrionali dell'areale per mancanza di habitat idoneo

La natura non segue necessariamente percorsi logici e scontati, e non è sempre vero che la spiegazione più parsimoniosa sia quella corretta