

LE CORRENTI DI PENSIERO

Gli approcci teorici alle problematiche biogeografiche coinvolgono cinque diverse correnti di pensiero che possiamo così indicare:

Biogeografia evoluzionista

Biogeografia filogenetista

Biogeografia vicariantista

Panbiogeografia

Biogeografia fenetista

BIOGEOGRAFIA EVOLUZIONISTA

Ricava la storia del popolamento di una determinata area geografica dalla somma delle storie biogeografiche dei gruppi sistematici coinvolti.

Ad esempio, la storia del popolamento animale del Sudamerica durante il Cenozoico viene ricostruita in base alle sintesi delle storie biogeografiche dei principali gruppi di Mammiferi.

Il caposaldo di questa scuola è il paradigma centro di origine - dispersione.

L'APPROCCIO TEORICO

Ogni specie nasce in un determinato momento e in una determinata area che ne rappresenta il centro di origine.

Una nuova specie insorge come risposta adattativa ad un mutamento locale della pressione selettiva.

La nuova specie, meglio adattata alle condizioni locali, compete con la “specie madre” costringendola ad uno spostamento nelle zone più periferiche.

Da qui nasce il concetto di centro di origine dei gruppi sovraspecifici, inteso come l'area dove, nell'ambito del gruppo, nuove specie vengono a formarsi. Queste, espandendo il proprio areale, provocano lo spostamento di altre specie del gruppo

IL CENTRO DI ORIGINE

Sono stati proposti criteri per l'individuazione dei centri di origine, i principali sono:

- 1- il C.O. di un gruppo corrisponde all'area in cui esso presenta la massima ricchezza tassonomica e/o la massima diversificazione ecologica.
- 2- il C.O. di un gruppo sovraspecifico corrisponde all'areale della specie più recente (più “evoluta”) del gruppo stesso.
- 3- il C.O. di un gruppo sovraspecifico è indicato dalla localizzazione dei fossili più antichi attribuibili a tale gruppo.
- 4- il C.O. di un gruppo sovraspecifico corrisponde all'area che ospita il maggior numero di forme fossili di quel gruppo.
- 5- il C.O. di un gruppo sovraspecifico corrisponde all'area che ospita le specie che presentano più caratteri plesiomorfi.

IL CENTRO DI ORIGINE

1- la massima ricchezza tassonomica e/o la massima diversificazione ecologica.

Si basa sul principio dell'incremento delle diversità in funzione del tempo. Tale criterio però è privo di giustificazioni teoriche: l'area potrebbe corrispondere ad una colonizzazione secondaria (radiazione).

Il centro di origine potrebbe, nel corso del tempo, essere alterato o scomparso (innalzamento marino, cataclismi ecc).

Approccio attraverso i gradienti di diversità.

IL CENTRO DI ORIGINE

2- areale della specie più recente.

Deriva dal principio secondo cui una nuova specie sposta quella più primitiva verso zone periferiche. Questo approccio trascura l'aspetto legato alle modificazioni (spostamenti o estinzioni) delle distribuzioni per cause climatiche nel corso del tempo.

IL CENTRO DI ORIGINE

3- localizzazione dei fossili più antichi.

Metodo spesso usato per “datare” l’origine di un *taxon*. Tale approccio trascura che, purtroppo, non si ha a disposizione un registro fossile soddisfacente per una lettura corretta. Inoltre in relazione alle critiche poste al punto 2, non è possibile avere la certezza della direzione del movimento.

In ultima analisi, una datazione fossile chiarisce che da quel periodo in poi il *taxon* è presente in una data area ma non esclude che non sia stato presente anche prima.

IL CENTRO DI ORIGINE

4- area che ospita il maggior numero di forme fossili.

Non sempre l'abbondanza delle forme fossili conosciute coincide con l'abbondanza delle specie fossili effettivamente esistenti.

IL CENTRO DI ORIGINE

5- area che ospita le specie che presentano più caratteri plesiomorfi.

Trascura l'effetto della perdita secondaria di alcuni caratteri dovuti a drastici cambiamenti ambientali rispetto al mantenimento degli stessi da parte di una popolazione secondaria separata e stabilitasi in un'area "stabile".

LA DISPERSIONE

Le specie tendono ad espandersi nello spazio in misura correlata con le condizioni dell'ambiente e con la propria vagilità complessiva.

La dispersione dal centro di origine può spiegare la presenza di disgiunzioni anche molto spiccate ipotizzando ponti intercontinentali o creazioni diversificate nel tempo e nello spazio.

MODALITÀ DI DISPERSIONE

L'anisotropia della crosta terrestre implica però limitazioni alla dispersione. Sono state ipotizzate tre tipi di vie di scambio: i corridoi, i filtri e le vie aleatorie. Essi sono definiti in base al grado di resistenza alla dispersione che offrono.

Corridoio: territorio che consente l'interscambio biotico fra unità regionali altrimenti separate (Beringia)

Filtro: territorio che si interpone tra due biota e consente un interscambio selettivo tra essi (es. cordone di isole)

Via aleatoria: percorso poco probabile che viene invocato su base casuale (ipotesi poco scientifiche).

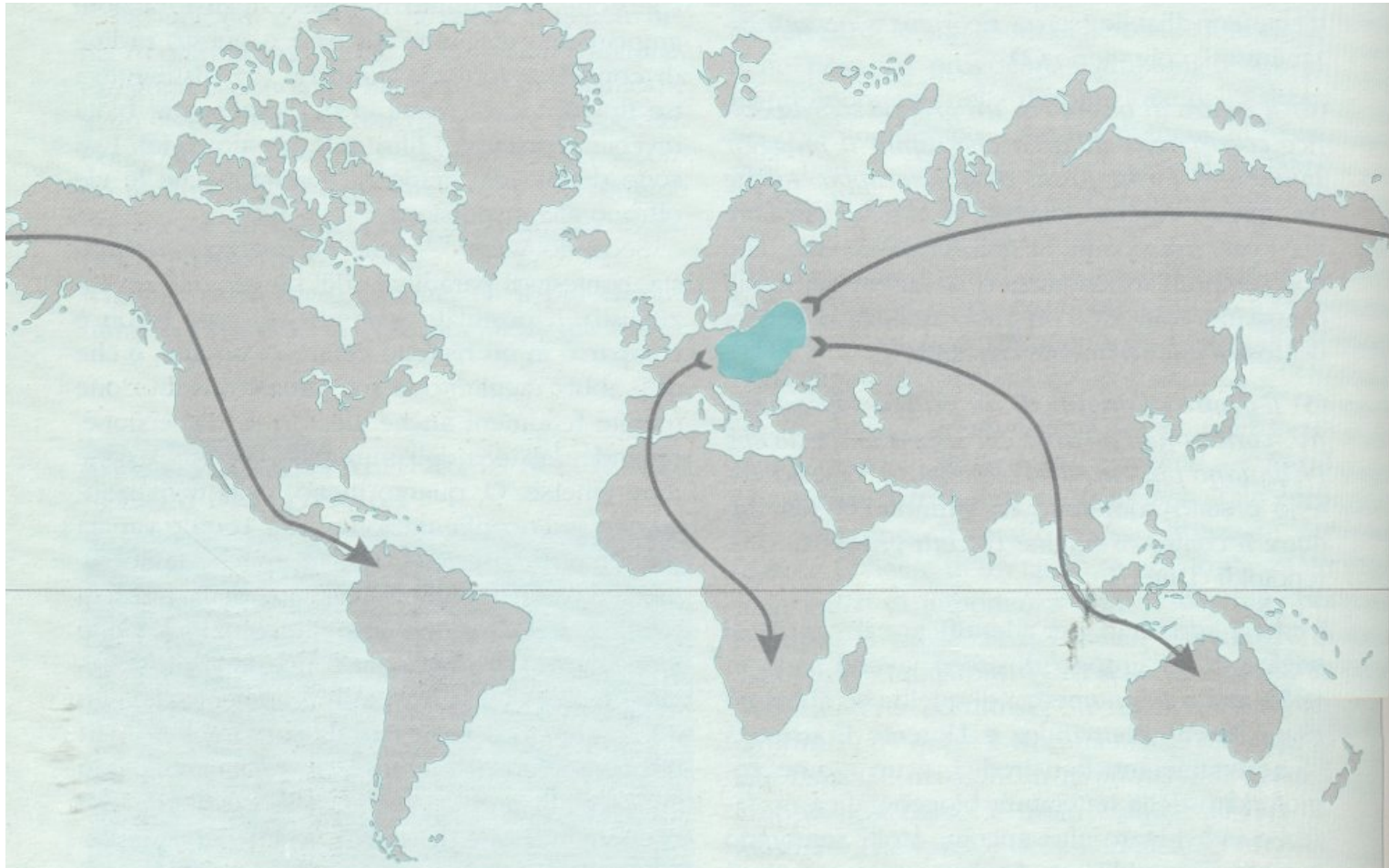
CONSEGUENZE DELL'APPROCCIO EVOLUZIONISTA ALLA BIOGEOGRAFIA

Olaricismo: spiega la presenza di gruppi affini a distribuzione disgiunta di tipo australe come derivanti da vie di dispersione settentrionali.

Attualmente, pur mantenendo invariato l'approccio, i centri di origine sono stati localizzati nelle aree intertropicali.

Sviluppo della Teoria dei Rifugi: porzione più o meno ampia del biota di una regione (isola biogeografica) che rimane stabile rispetto ad altre che subiscono profonde modificazioni.

L'OLARTICISMO



BIOGEOGRAFIA FILOGENETISTA

Non si discosta nell'approccio dalla biogeografia evoluzionista in quanto prevede anch'essa la ricostruzione della storia biogeografica di più elementi sistematici facenti parte degli stessi biota giungendo ad ipotesi generali sulla storia del popolamento delle aree coinvolte.

Se gruppi monofiletici diversi mostrano gli stessi modelli biogeografici, probabilmente condividono una stessa storia biogeografica.

BIOGEOGRAFIA FILOGENETISTA

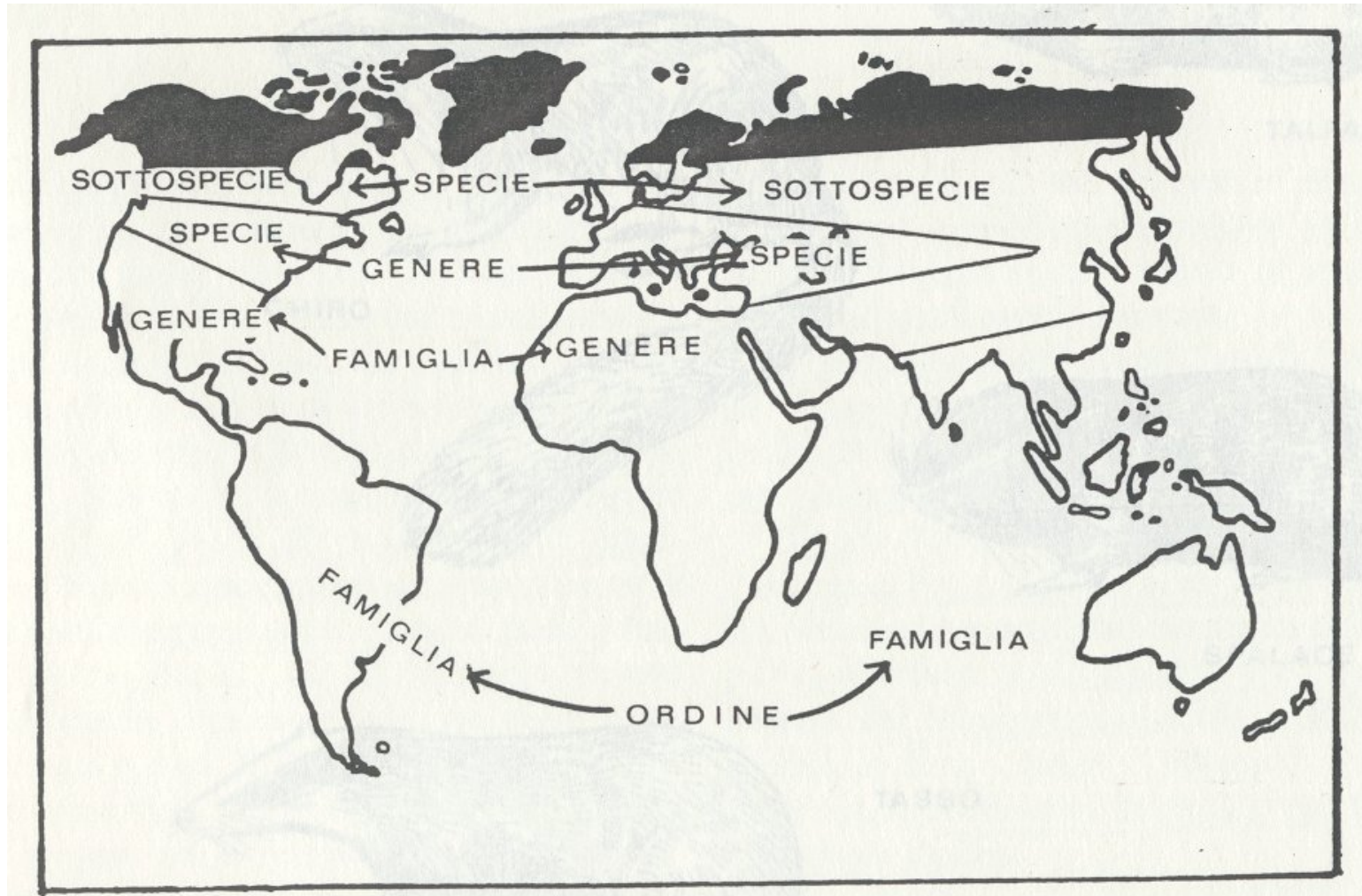
Tale scuola si discosta dalla precedente in quanto analizza le relazioni fra *taxa* con principi e metodi differenti, oltre che per i seguenti criteri:

Regola della progressione: da un evento cladogenetico si formano due specie di cui una devia di più dell'altra dalla condizione ancestrale (in genere la specie derivata). Considerando la relazione apomorfia=apocoria, l'areale dell'elemento subordinato più primitivo è quello, quindi, che ha mantenuto i più stretti rapporti col centro di origine.

Vicarianza: presenza in areali disgiunti di *adelphotaxa* causato dalla frammentazione.

Ammette corrispondenze tra il rango tassonomico e la sua età relativa: in un gruppo monofiletico, una famiglia è più antica di un genere

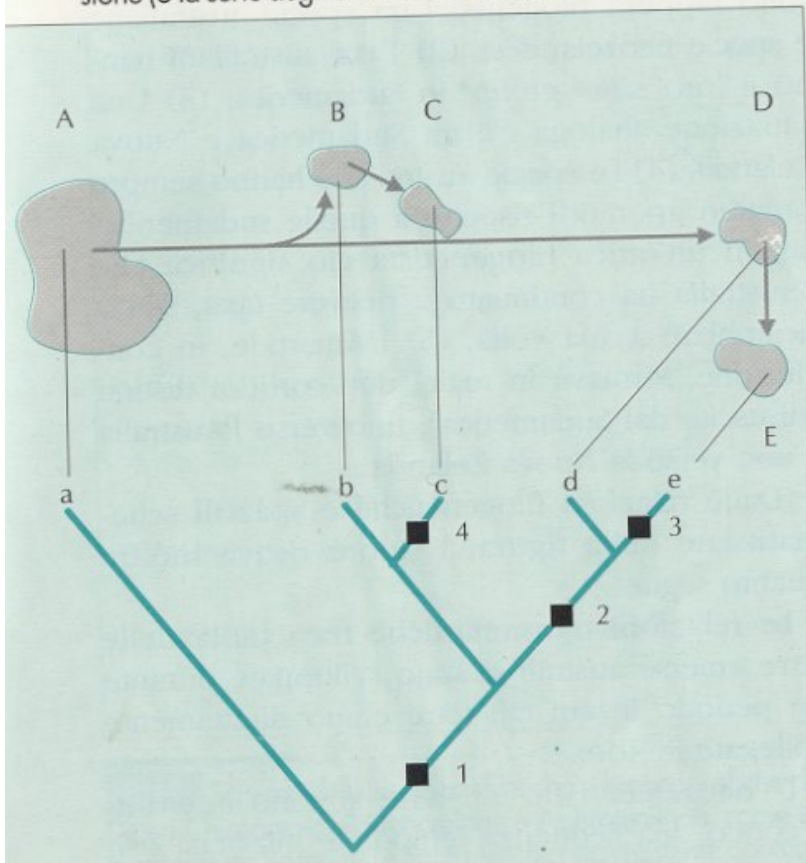
RANGO TASSONOMICO - ETÀ RELATIVA



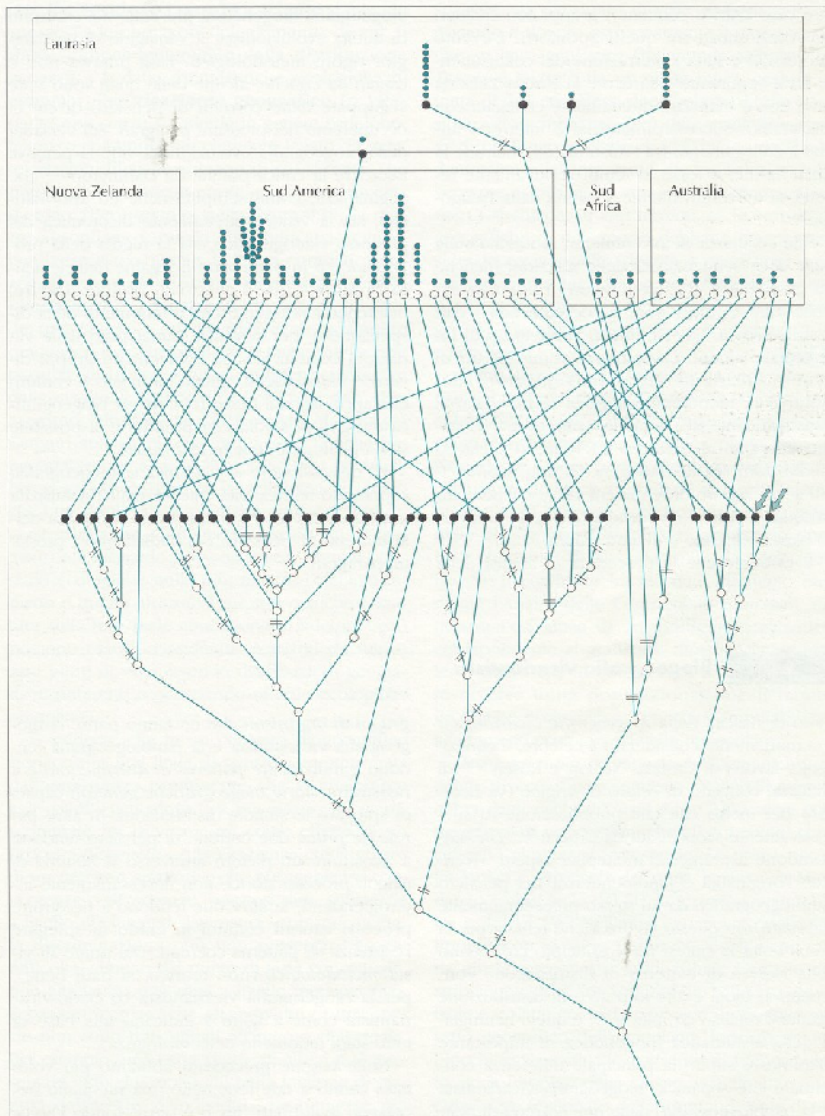
BIOGEOGRAFIA FILOGENETISTA

8.15 Secondo i biogeografi filogenetisti, stanti i rapporti filogenetici che intercorrono tra i taxa (i rami apomorfi del cladogramma sono indicati da un quadrato nero) l'area A è quella che mantiene più strette relazioni con il centro di origine dell'intero gruppo. Le frecce indicano la direzione della dispersione (o la serie degli eventi vicariabili).

Apomorfia = apocoria



ANALISI BIOGEOGRAFICA FILOGENETISTA



8.17 Schema delle relazioni filetiche e biogeografiche dei Ditteri Chironomidi Podonominae e Aphroteniinae, come interpretate da Brundin. Le linee filetiche relativamente apomorfe sono evidenziate dal simbolo =; la consistenza specifica dei

gruppi sistematici è indicata dai punti neri associati alla proiezione geografica del cladogramma. I due taxa segnati con freccia rappresentano un esempio di vicarianza biogeografica (da L. Brundin ridis.).

Mancano rapporti filogenetici tra specie australiane e neozelandesi

***Taxa* australiani hanno *sister group* in Sudamerica**

Le specie australiane hanno sempre caratteri apomorfi rispetto a quelle sudamericane

L'Antartide costituiva due corridoi distinti: verso l'Australia e verso la Nuova Zelanda

BIOGEOGRAFIA VICARIANTISTA

Questa scuola tende ad individuare modelli di distribuzione e a ricostruire storie biogeografiche generali capaci di spiegare le singole distribuzioni. Critica il concetto di centro di origine.

In pratica le due correnti di pensiero prima esaminate tendono a ricostruire un modello attraverso la somma di singoli processi storici non necessariamente interdipendenti. Questa (e la panbiogeografia) tende a ricostruire processi causali comuni in grado di spiegare l'esistenza di modelli coerenti.

Per questa scuola alla base di tutto sta il fenomeno della vicarianza.

VICARIANZA

***Taxon* vicariante:** l'*adelphotaxon* dell'elemento di cui si tratta indipendentemente dalla distribuzione geografica.

Vicariante geografico: l'*adelphotaxon* che presenta una distribuzione geografica diversa.

Vicariante ecologico: specie o gruppo ecologicamente omogeneo con quello di confronto, ma facente parte di un diverso biota indipendentemente dalle relazioni filetiche fra i due.

Ad esempio le due specie di elefanti attuali sono vicarianti in tutte e tre i sensi.

APPROCCI VICARIANTISTI

Ricerca dei gruppi monofiletici diversi i cui *taxa* subordinati abbiano distribuzioni coerenti

Riconoscimento su tale base di aree di endemismo ossia di aree di sovrapposizione di areali tali che ciascuna comprenda un solo elemento subordinato per ciascuno dei gruppi monofiletici indagati.

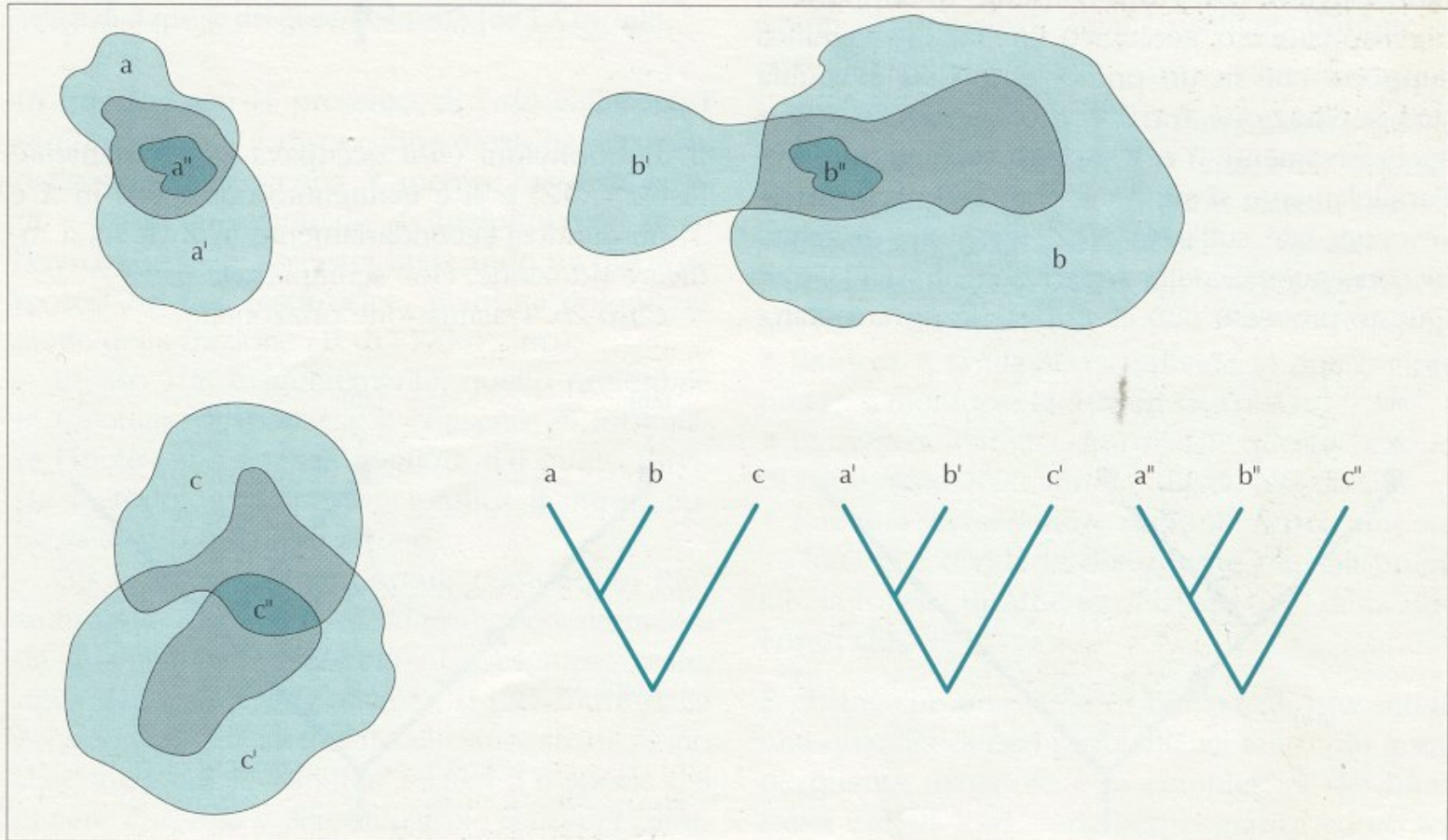
Analisi cladistica dei singoli gruppi monofiletici in studio

Elaborazione di un ipotesi di cladogramma di aree (usando le relazioni filetiche dei *taxa* analizzati come attributi delle aree stesse).

APPROCCI VICARIANTISTI

8.19 Aree di endemismo (aree più scure). Nel caso teorico raffigurato esiste una perfetta corrispondenza fra la struttura

degli areali e i rapporti filetici degli occupanti appartenenti a tre diversi gruppi sistematici (cladogrammi in basso a destra).



CORRISPONDENZE FILOGENETICA CLADISTICA - BIOGEOGRAFIA DELLA VICARIANZA

FILOGENESI	BIOGEOGRAFIA
Taxon	Area
Carattere	Taxon
Sinapomorfia	Distribuzione ancestrale esclusiva
Autoapomorfia	Speciazione simpatrica
Sister-group	Aree sorelle (o biota fratelli)
Speciazione allopatrica	Vicarianza (o dispersione)
Omoplasia o convergenza	Dispersione, estinzione, mancata cladogenesi

PANBIOGEOGRAFIA

Lo spazio, il tempo e la forma (le espressioni della diversità dei viventi) sono tre aspetti indissolubilmente correlati di un processo unitario. La specie viene quindi considerata come un insieme di forme che hanno una storia comune ed un comune spazio biogeografico, cioè due individui appartengono alla stessa specie se si possono scambiare le informazioni genetiche e se condividono tempo e spazio. Questa non viene considerata una teoria ma un metodo.

PANBIOGEOGRAFIA

Ogni area biogeografica attraversa (una o più volte) le due tappe seguenti:

Fase di mobilità: continua espansione degli areali di organismi e biota in condizioni favorevoli e con assenza di barriere

Fase di immobilità: raggiunti i limiti di massima espansione (fissati da barriere geografiche e/o climatiche) un areale può frammentarsi. Con il tempo questa situazione può dar luogo alla formazione di nuove specie per vicarianza.

METODO PANBIOGEOGRAFICO

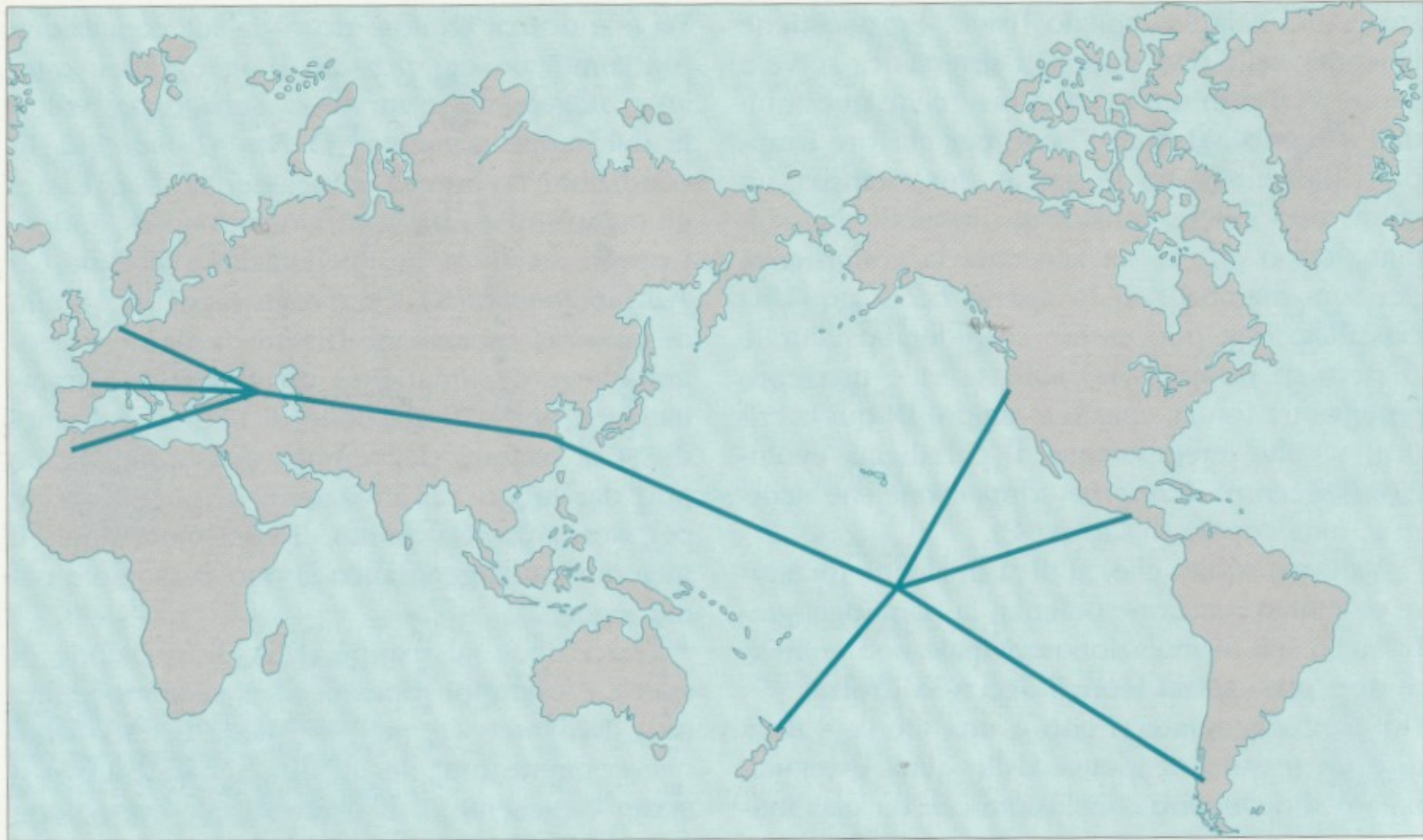
Trascrizione su mappa della distribuzione di specie e/o gruppi sovraspecifici secondo le tecniche del *track*.

Definire l'orientazione (sia rispetto ad una linea di base che a un centro di massa) dei *track*. Vi è cioè una identificazione di una relazione spazio-temporale.

Riconoscimento di *general track* tramite la compattazione ed il confronto fra *track* individuali che insistono sulle stesse aree e che condividono linee di base / centri di massa omogenei.

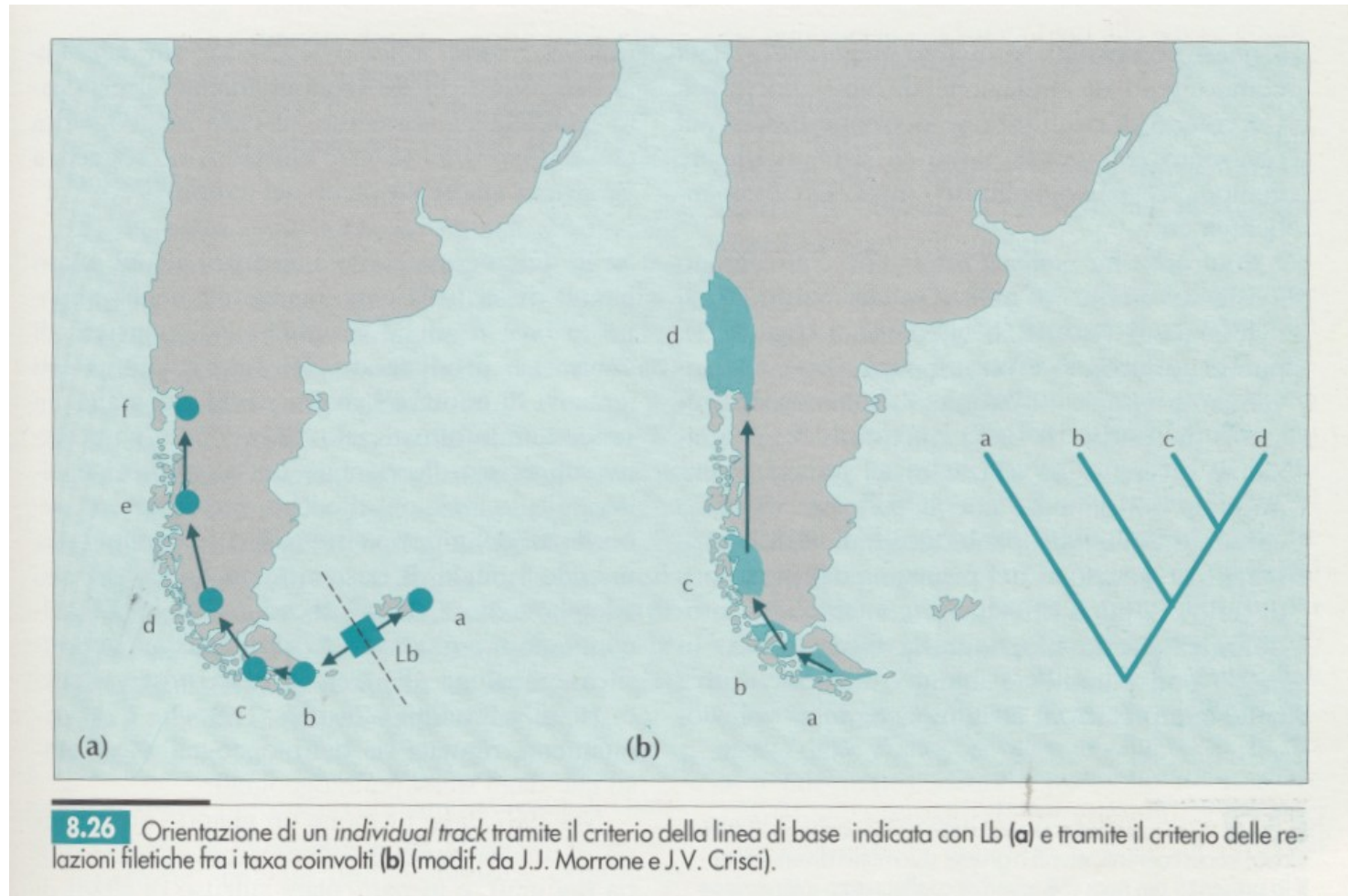
Confronto fra diversi *general track* che coinvolgono lo stesso sistema di aree. Da tale confronto si evidenziano i nodi biogeografici (aree di convergenza tettonica).

METODO PANBIOGEOGRAFICO



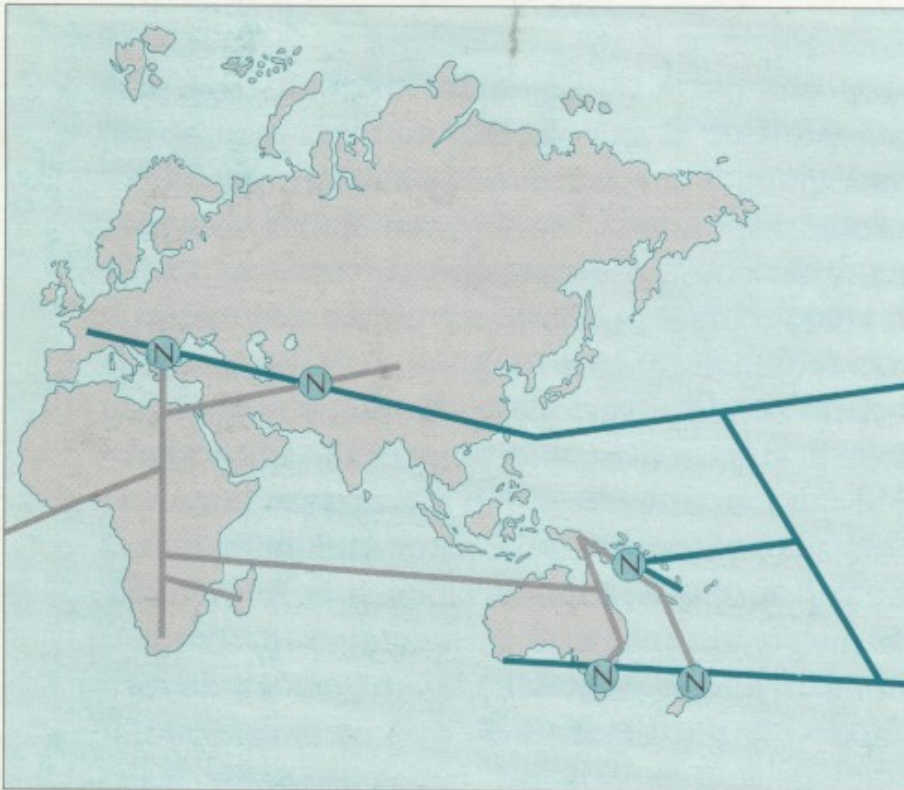
8.25 Individual track ricavato dalla distribuzione del genere *Leiopelma* e gruppi affini (anfibi) (modif. da J.J. Morrone e J.V. Crisci).

METODO PANBIOGEOGRAFICO



METODO PANBIOGEOGRAFICO

8.27 *General tracks*, ottenuti dalla compattazione di *individual tracks* coerenti, riferiti a gruppi sistematici diversi. Si noti la presenza dei nodi (N), punti di confluenza o intersezione di *general tracks* diversi (modif. da R.C. Crow).



BIOGEOGRAFIA FENETISTA

Le classificazioni si basano sul massimo numero di caratteri
olomorfologici

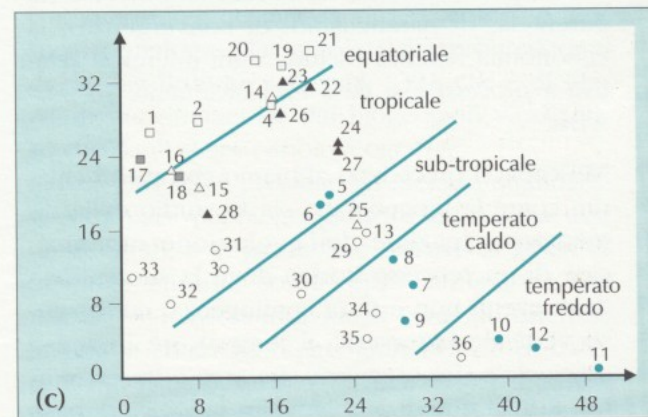
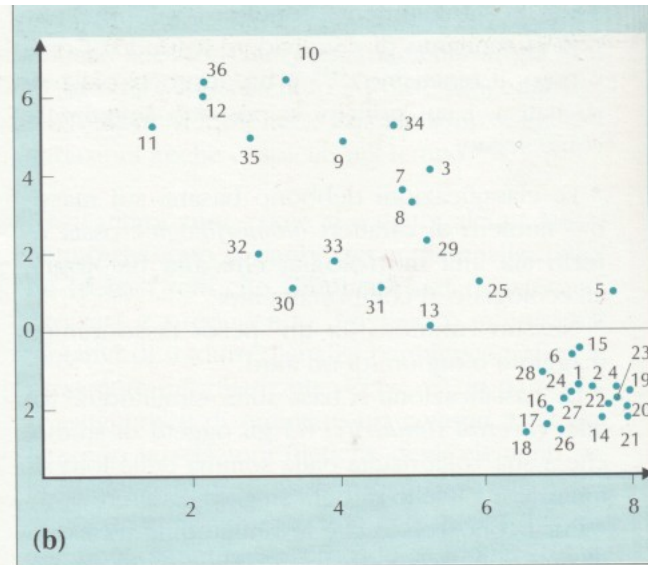
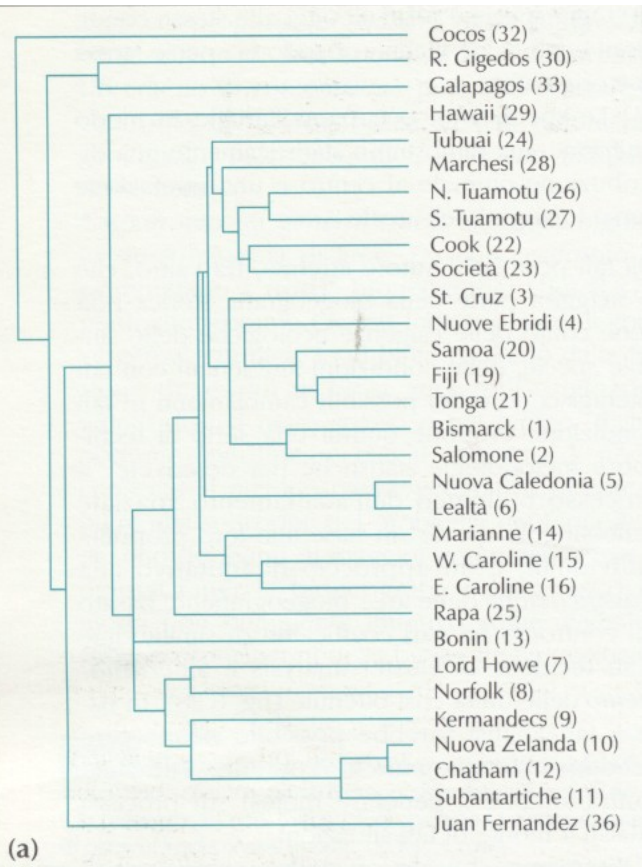
Nessun carattere ha un peso tassonomico maggiore o minore di un altro

La classificazione si basa sulla similitudine totale fra gli oggetti di studio

Esclude ogni inferenza relativa a processi e si basa esclusivamente sui modelli.

Si basa su dei modelli di similitudine fra oggetti li ordina e li classifica e trascura le relazioni storico-genealogiche.

BIOGEOGRAFIA FENETISTA



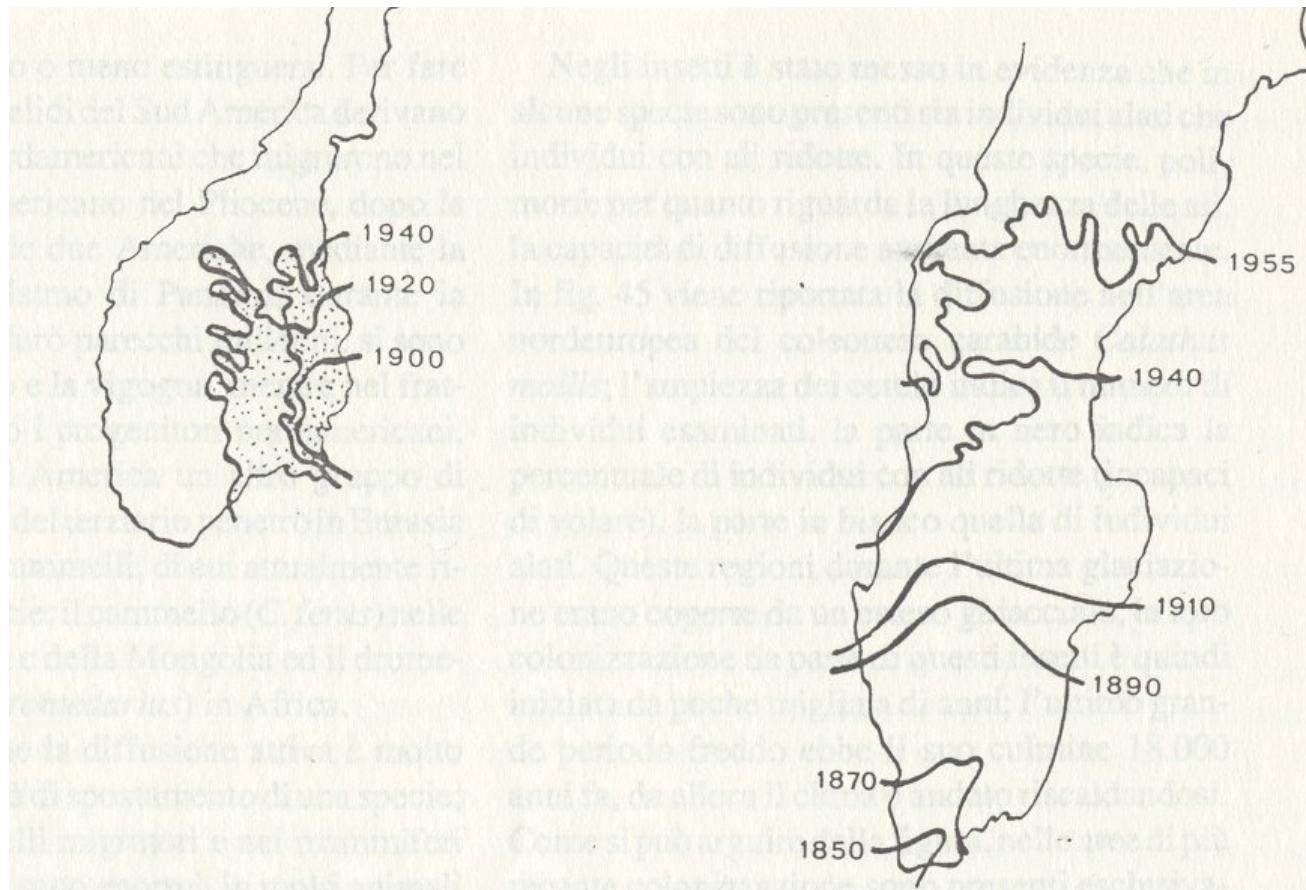
8.28 Schemi di classificazione biogeografica di 36 isole o complessi insulari del Pacifico, basati sulla rispettiva composizione floristica. I dati vengono ordinati in base alla *cluster analysis* di una matrice di somiglianza (a), ad un'analisi delle componenti principali (b) e ad un ordinamento secondo classi latitudinali (c) (da R. Hengeveld).

LA DISPERSIONE ANIMALE

Diffusione: in assenza di vincoli una popolazione in fase di crescita demografica tende ad espandersi nello spazio. Ciò comporta rimescolamento tra le popolazioni all'interno dell'areale sia ampliamento dell'areale stesso.

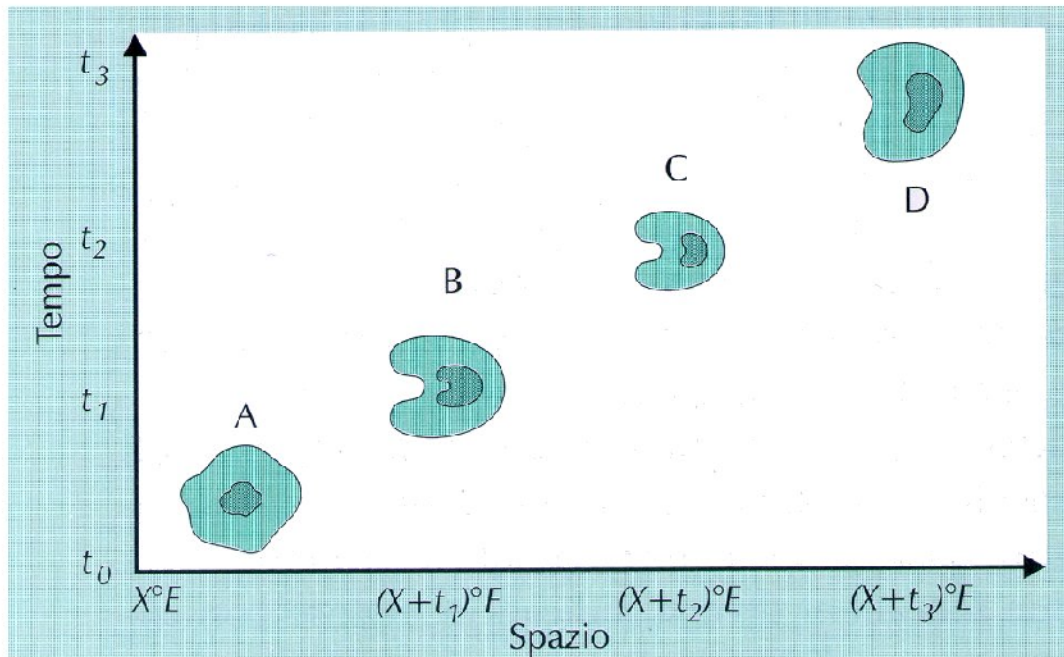
Dispersione: fenomeni di dispersione non gradualali e che coinvolgono soltanto una parte delle popolazioni di una specie. Implicano il superamento di una barriera e può essere attiva o passiva.

DIFFUSIONE



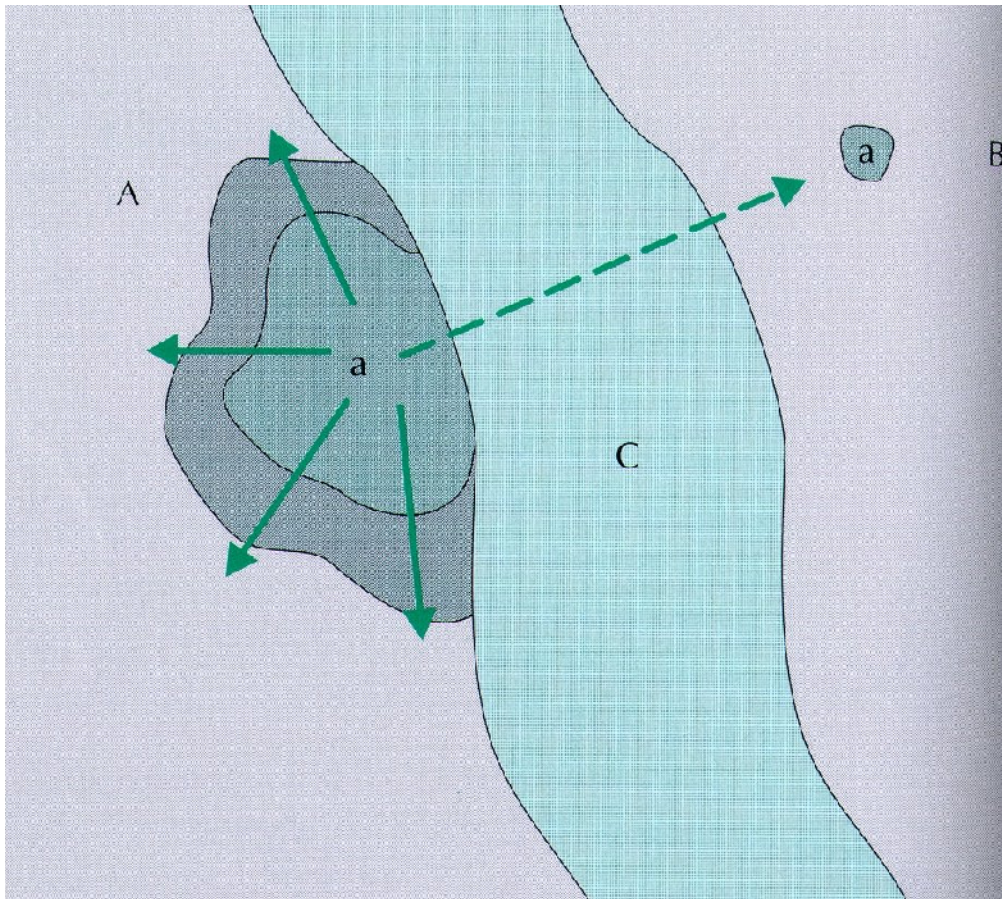
Il caso del Capriolo in Norvegia e Svezia.

DIFFUSIONE



Per una specie, se il fenomeno è costantemente asimmetrico a causa della variazione di un fattore limitante, si ha la “migrazione” dell’areale. Può durare parecchie generazioni.

DISPERSIONE



**Dispersione della specie
a dal territorio A al
territorio B per
superamento della
barriera C.**

GLI SPOSTAMENTI

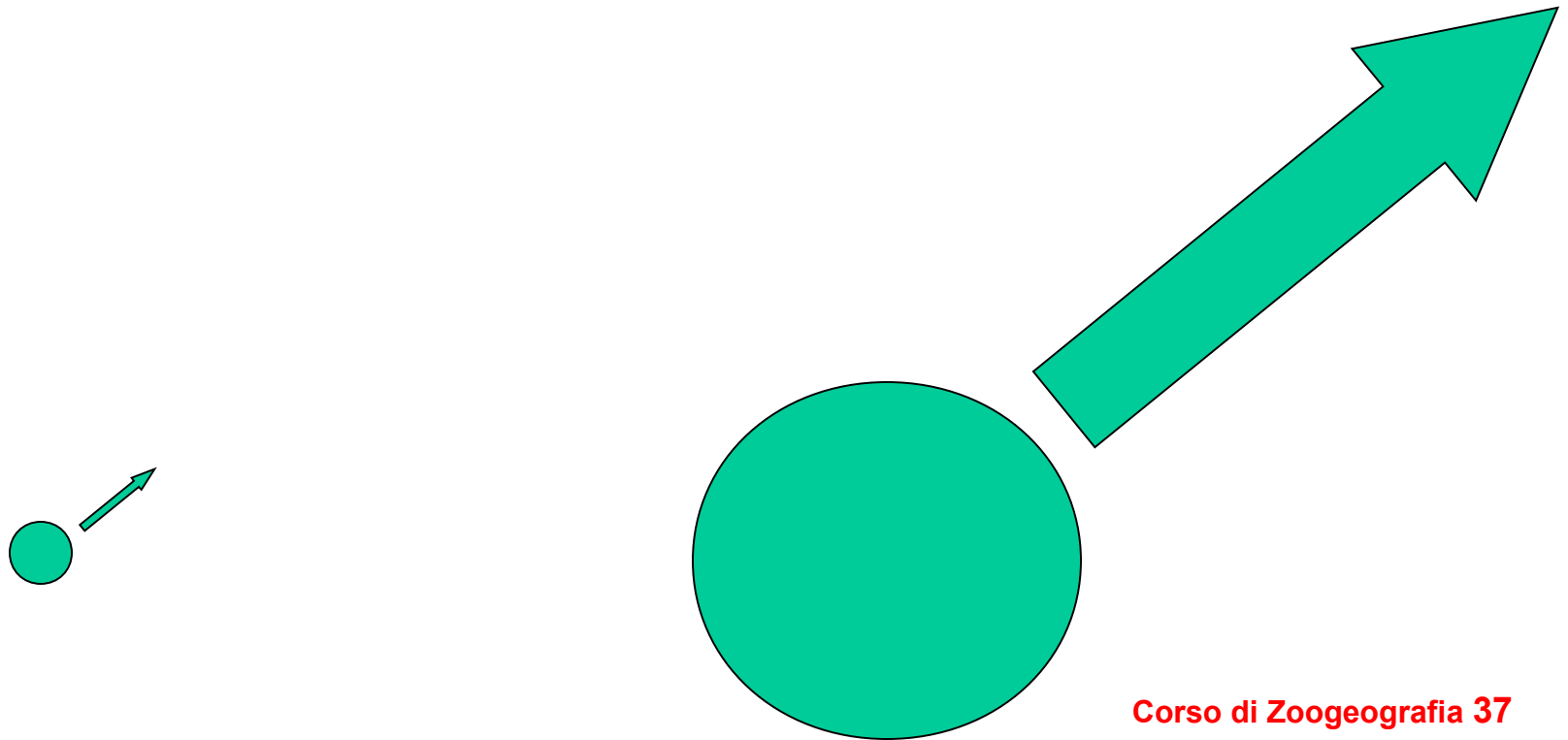
La selezione naturale favorisce gli individui in grado di spostarsi dal luogo natale verso nuove aree, questo per i seguenti motivi:

viene ridotta la competizione intraspecifica in loco (ed anche con individui di specie con nicchia simile);

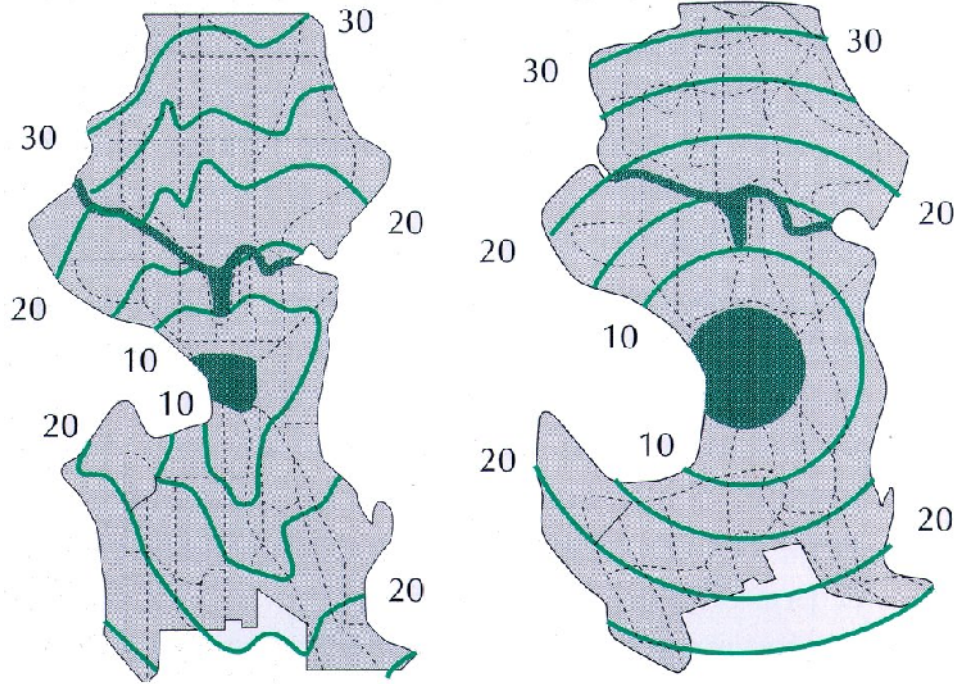
in caso di cambiamento delle condizioni ambientali favorevoli nel sito di nascita occorre ritrovare ambienti idonei in altre aree

ALCUNE RELAZIONI

In genere la capacità di movimento attivo è in relazione alla dimensione dell'animale, inoltre specie estremamente vagili presentano, generalmente, areali molto ampi.



ANISOTROPIA AMBIENTALE



Confini amministrativi (linee punteggiate) e tempi di percorrenza isocroni (linee continue: i numeri indicano i minuti di viaggio) dal centro di Seattle. Regolarizzando le isocrone si ottiene una corrispondente distorsione dello spazio, e cioè uno spazio relativo invece che assoluto (da W. Bunge sec. R. Abler *et al.*).

Gli esseri viventi si muovono in uno spazio temporale che subisce l'influenza della disomogeneità dell'habitat. Un habitat omogeneo viene percorso facilmente in tutte le direzioni possibili, l'anisotropia, invece, provoca percorsi preferenziali di movimento.

IL CONCETTO DI BARRIERA

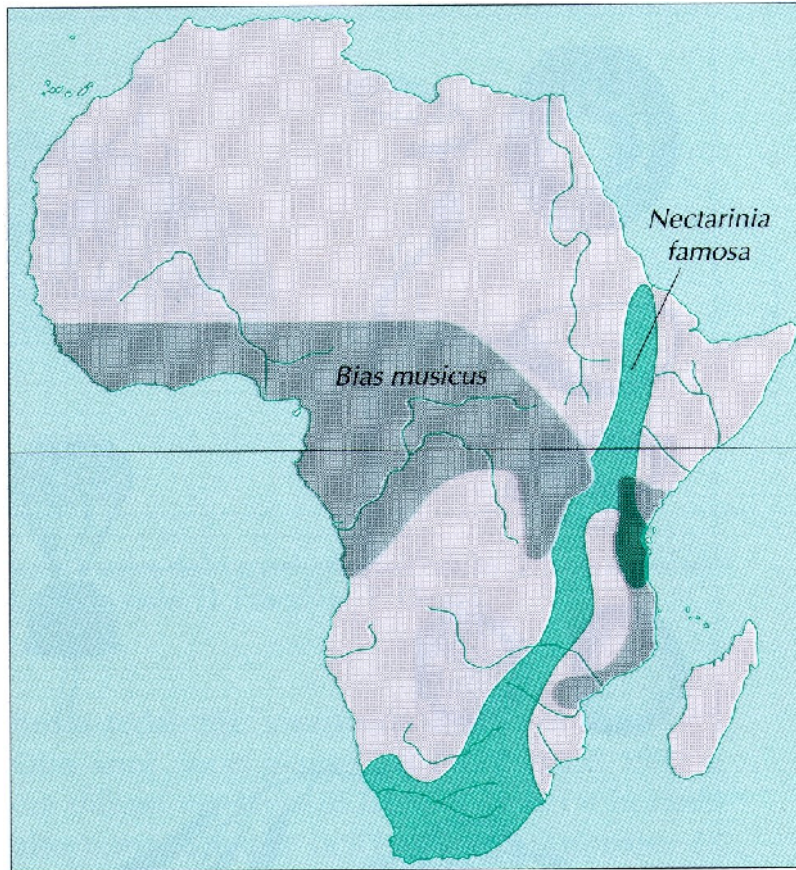
In biogeografia si intende un qualsiasi fattore che funga da ostacolo alla diffusione e alla dispersione di una specie. È un concetto relativo.

Le barriere possono indurre a vie preferenziali di espansione o possono fungere da limiti invalicabili. Variano nel tempo.

Delle barriere possiamo considerare la loro **natura** (discontinuità ambientali fisiche o biologiche) e la loro **efficacia** (grado di porosità).

Alcune barriere possono comportarsi da barriere assorbenti: elementi penetrati al loro interno trovino condizioni adatte e diano origine a popolazioni stabili (oasi e rilievi isolati).

RELATIVITÀ DI UNA BARRIERA



L'areale di *Bias musicus*, specie delle calde pianure tropicali, è diviso in due dalla stretta fascia nord-sud costituita dai rilievi dell'Africa orientale. Questa stessa fascia montuosa costituisce, invece, un corridoio di diffusione per *Nectarinia famosa*, specie che ama climi più freschi (da C.W. Benson, M.P.S. Irwin, sec. M. Udvardy).

A volte una barriera per una specie costituisce una via preferenziale di dispersione per un'altra.

***N. famosa* (Nectariniidae)**

***B. musicus* (Muscicapidae)**

TIPI DI DISPERSIONE PASSIVA

Dispersione anemocora: effettuata tramite il vento.

Dispersione idrocora: avviene per mezzo dell'acqua.

Dispersione zoocora: relativa al trasporto ad opera di animali.

Dispersione antropocora: relativa al trasporto ad opera dell'uomo
(caso particolare della precedente).

DISPERSIONE ANEMOCORA

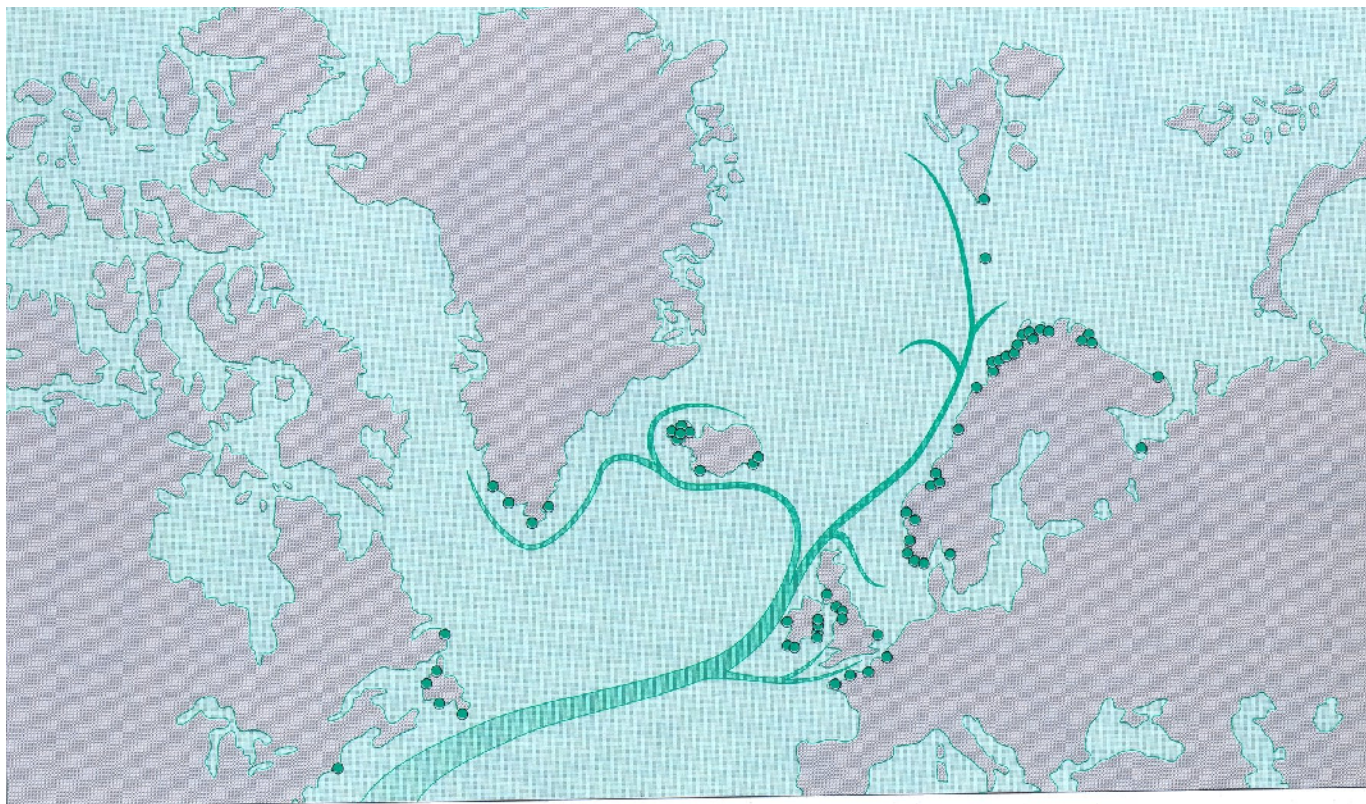
Coinvolge animali di piccole-piccolissime dimensioni (plancton aereo).

Riguarda anche Insetti ed Aracnidi (fenomeno del *ballooning*).

Darwin trovò ragni a 90 chilometri dalle coste del Sud America, in pieno oceano.

Nel 1937 uno stormo di cesene (*Turdus pilaris*) in migrazione, incappò in una forte tempesta che lo trasportò sino alle coste della Groenlandia dove la specie non era mai stata segnalata. Da allora la cesena è entrata a far parte dell'ornitofauna stabile della Groenlandia.

DISPERSIONE IDROCORA



Dispersione idrocora transoceanica dello stafilide attero *Micralymma marinum* dovuta probabilmente a

trasporto passivo legato alla corrente del Golfo (da C.H. Lindroth sec. M. Udvardy).

È naturale ed obbligata per animali acquatici ma può riguardare anche animali terrestri.

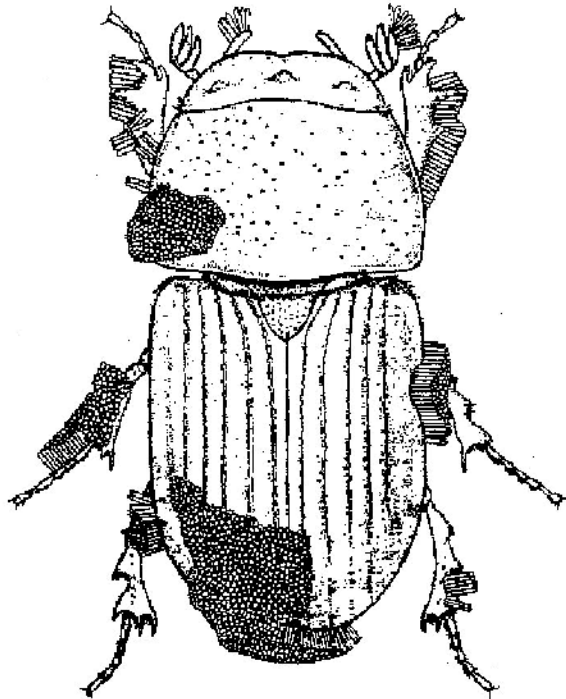
DISPERSIONE IDROCORA-ANEMOCORA



Il caso della *Physalia physalis* le cui forme occupano aree diverse dell'Oceano Pacifico. L'orientamento della vela serve per contrastare l'azione delle correnti sfruttando il vento.

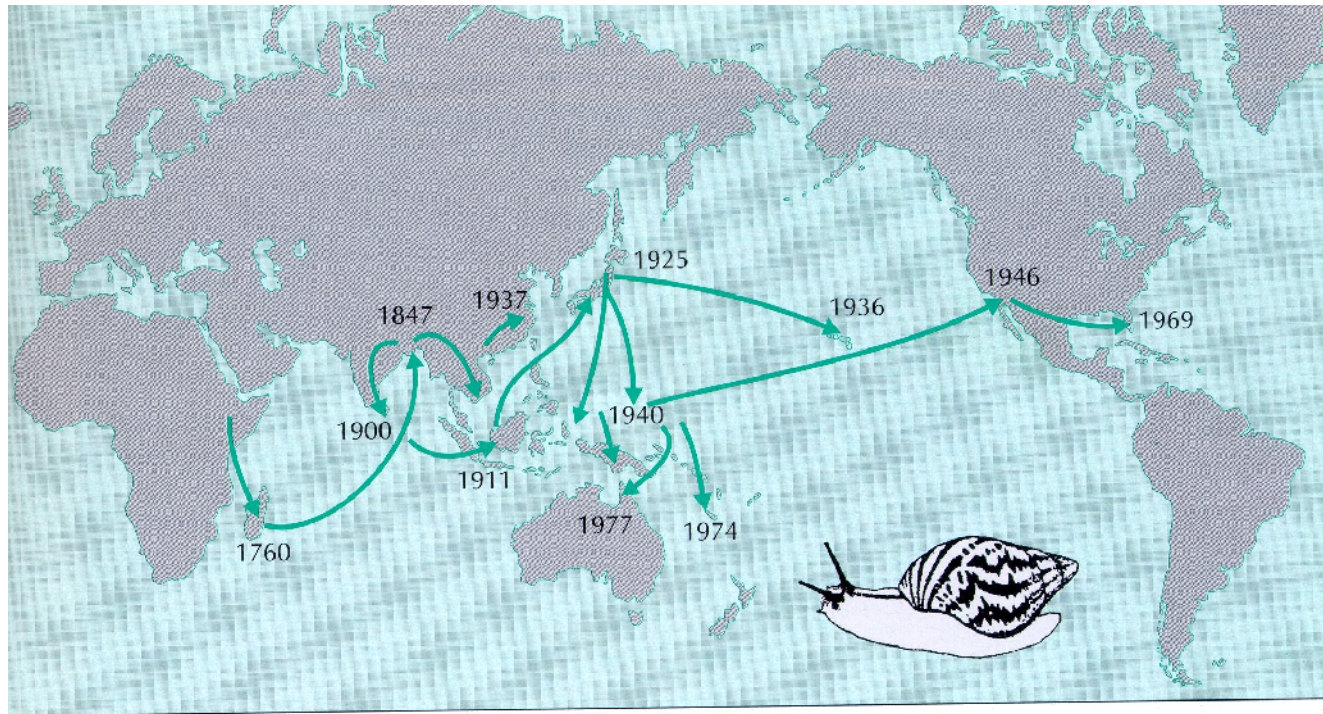
DISPERSIONE ZOOCORA O FORESI

Gli animali possono involontariamente trasportare, internamente o esternamente, piccoli organismi.



Dispersione zoocora. Coleottero stercorario (*Aphodius fimetarius*) carico di migliaia di larve, incistate e compattate, del nematode batteriofago *Coarctadema coarctata* (lunghezza dell'adulto 1.4 mm). Questo verme colonizza il suo habitat preferito (sterco maturo) grazie al trasporto effettuato dai coleotteri (da M.J. Triffit, J.N. Oldham).

DISPERSIONE ANTROPOCORA



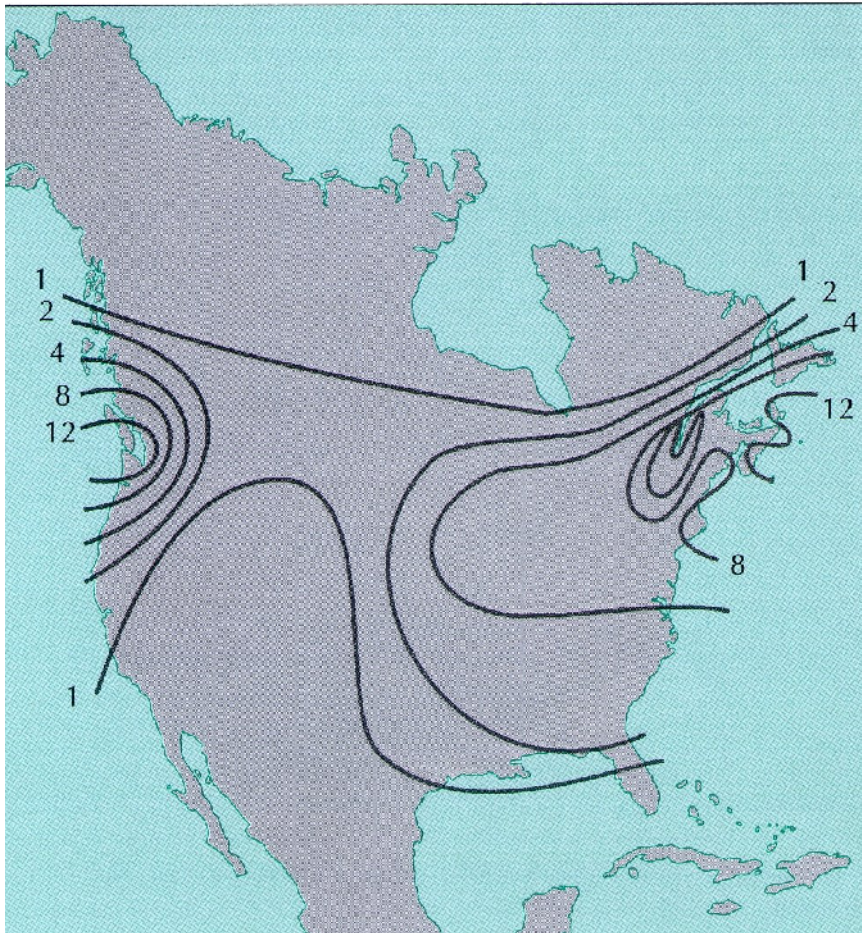
Dispersione antropocora. *Achatina fulica*, gasteropodo terrestre originario dell'Africa orientale, è stato trasportato dall'uomo, volontariamente e involontariamente,

in gran parte delle regioni calde (da A. Brinkmann sec. M. Udvardy modif).

Ha spesso alterato in modo profondo i popolamenti faunistici di certe aree. Può essere involontaria o volontaria.

DISPERSIONE ANTROPOCORA

Dispersione antropocora. «Europeizzazione» della coleotterofauna nordamericana: è riportato il numero di specie di Carabidi europei introdotte accidentalmente in America (da C.H. Lindroth sec. M. Udvardy).



Europeizzazione della coleotterofauna a Carabidi (numero di specie europee introdotte accidentalmente). I due “centri di diversità” sono i porti di New York e Boston (costa est) e S. Francisco (costa ovest).

DISPERSIONE ANTROPOCORA

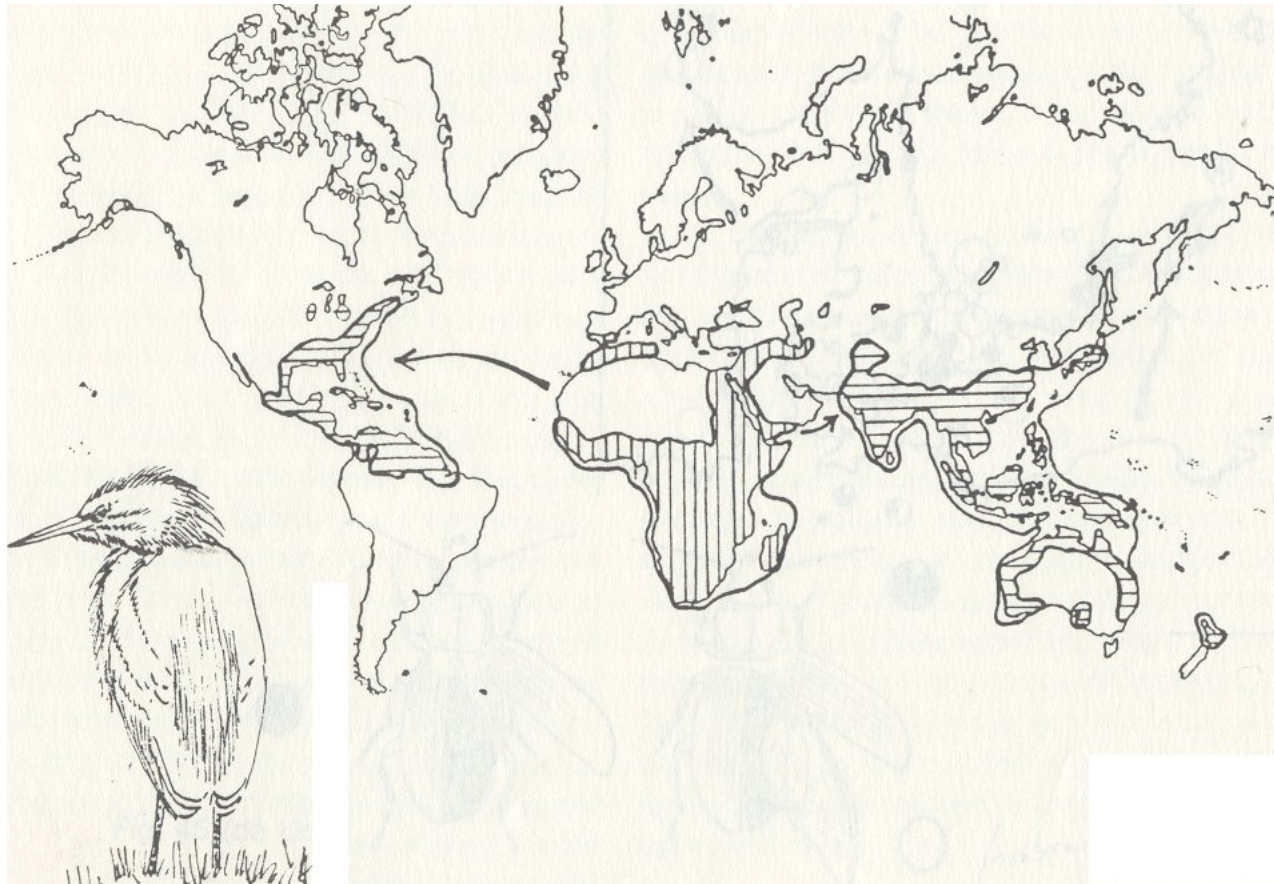
Le introduzioni operate dall'uomo, hanno avuta maggior successo con i Mammiferi che non con gli Uccelli. Nel caso della Nuova Zelanda se analiziamo le introduzioni riuscite, il 63% riguarda Mammiferi e solo il 17% Uccelli.

DISPERSIONE PER SALTI

È lo spostamento di una piccola popolazione che, dopo aver superato lunghe distanze, si stabilisce in un determinato luogo dando origine ad una popolazione stabile. Questo fenomeno è caratterizzato dall'avvenire in **tempi brevi (meno della durata media della vita di un individuo) e dalla presenza di **ambienti inadatti alla sopravvivenza nei territori intermedi** tra l'area di origine e l'area di insediamento.**

È il fenomeno che ha consentito la colonizzazione delle isole oceaniche che non sono mai state congiunte alla terraferma.

DISPERSIONE PER SALTI



Il caso dell’Airone guardabuoi che ha colonizzato il Sud America attraversando l’oceano Atlantico (in seguito introdotto in Nuova Zelanda e nel 1949 nelle Hawaii).

LE RICOLONIZZAZIONI

L'isola di Krakatoa (arcipelago indonesiano) nel 1833 fu coperta dalle ceneri di una eruzione vulcanica che cancellò ogni forma di vita. 50 anni dopo l'isola presentava di nuovo l'originaria copertura ad opera della foresta pluviale tropicale e popolata da 31 specie di Uccelli (provenienti da Java e Sumatra distanti 40 e 80 km).



LE RICOLONIZZAZIONI

Isola di Surtsey, di 2.7 km² (a sud dell'Islanda) formatasi per eruzione vulcanica nel 1963. Il primo colonizzatore fu un Chironomide (*Diamese zernyi*) nel maggio del 1964, in ottobre comparì un Lepidottero (*Agrotis ypsilon*). Nel 1968 le specie di Artropodi erano 70, principalmente Ditteri.

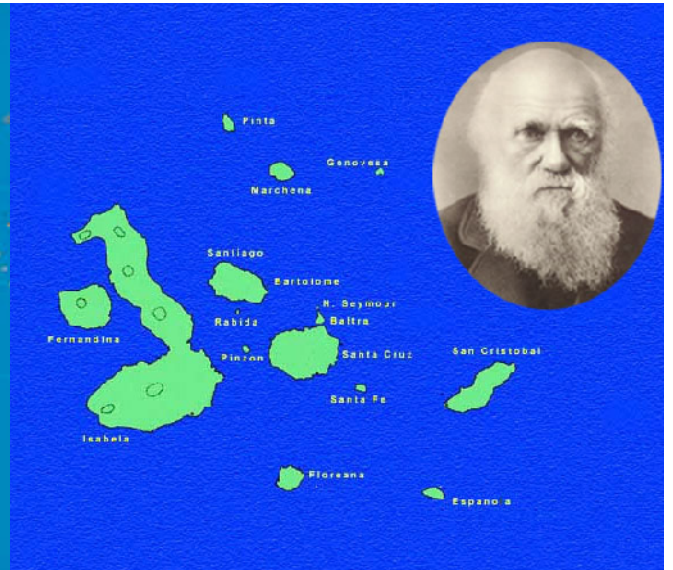
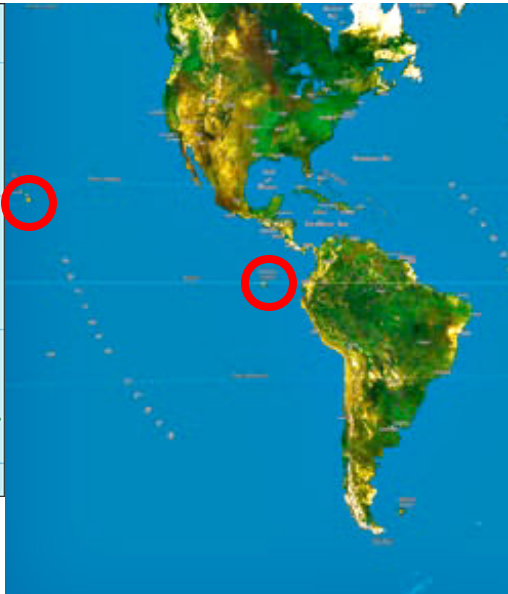


LE RICOLONIZZAZIONI

Anche le isole Galapagos e Hawaii (distanti 800 km dall'Ecuador e 4000 dal Messico) sono arcipelaghi sorti da attività vulcaniche marine che non sono mai stati vicini alla terraferma.

La fauna di questi arcipelaghi è composta da molluschi terrestri, pipistrelli, insetti ed uccelli.

Sulle Galapagos sono presenti anche Roditori e Tartarughe giganti.



CONDIZIONI DI INSUCCESSO DI UN POTENZIALE COLONIZZATORE

- Femmina non gravida o parte di una pianta incapace di attecchire.**
- Impossibilità da parte di un animale di reperire idonee fonti trofiche.**
- Clima inadatto alla sopravvivenza o alla riproduzione.**
- Presenza di predatori ai quali non è adattato.**
- Presenza di concorrenti locali più efficienti.**
- Discendenza che forma una popolazione troppo piccola, che dopo una o poche generazioni si estingue.**

DISPERSIONI E BIOGEOGRAFIA

Gli organismi vegetali tendono a disperdersi più rapidamente di quelli animali. Come conseguenza, l'attuale distribuzione delle specie vegetali tende a riflettere le caratteristiche del suolo e del clima di una regione mentre la distribuzione delle specie animali risente maggiormente della storia geografica e geologica di un'area.