

La speciazione

Concetto morfologico di specie:

Linneo classificò le specie solo sulla base del loro aspetto.

Secondo questo concetto una specie comprende tutti gli individui che si assomigliano.

(A)



Lophodytes cucullatus
Maschio, British Columbia



Lophodytes cucullatus
Maschio, New Mexico

(B)



Lophodytes cucullatus
Femmina

Figura 22.1 Non tutti i membri della stessa specie hanno lo stesso aspetto (A) È facile identificare questi due maschi di smergo dal cappuccio come appartenenti alla stessa specie, anche se fotografate a migliaia di chilometri di distanza, dalla British Columbia

al New Mexico. Nonostante la loro separazione geografica, i due individui sono molto simili morfologicamente. (B) Lo smergo dal cappuccio presenta dimorfismo sessuale, il che significa che l'aspetto della femmina è piuttosto diverso da quello del maschio.

Concetto biologico di Ernst Mayr (1904-2005) :

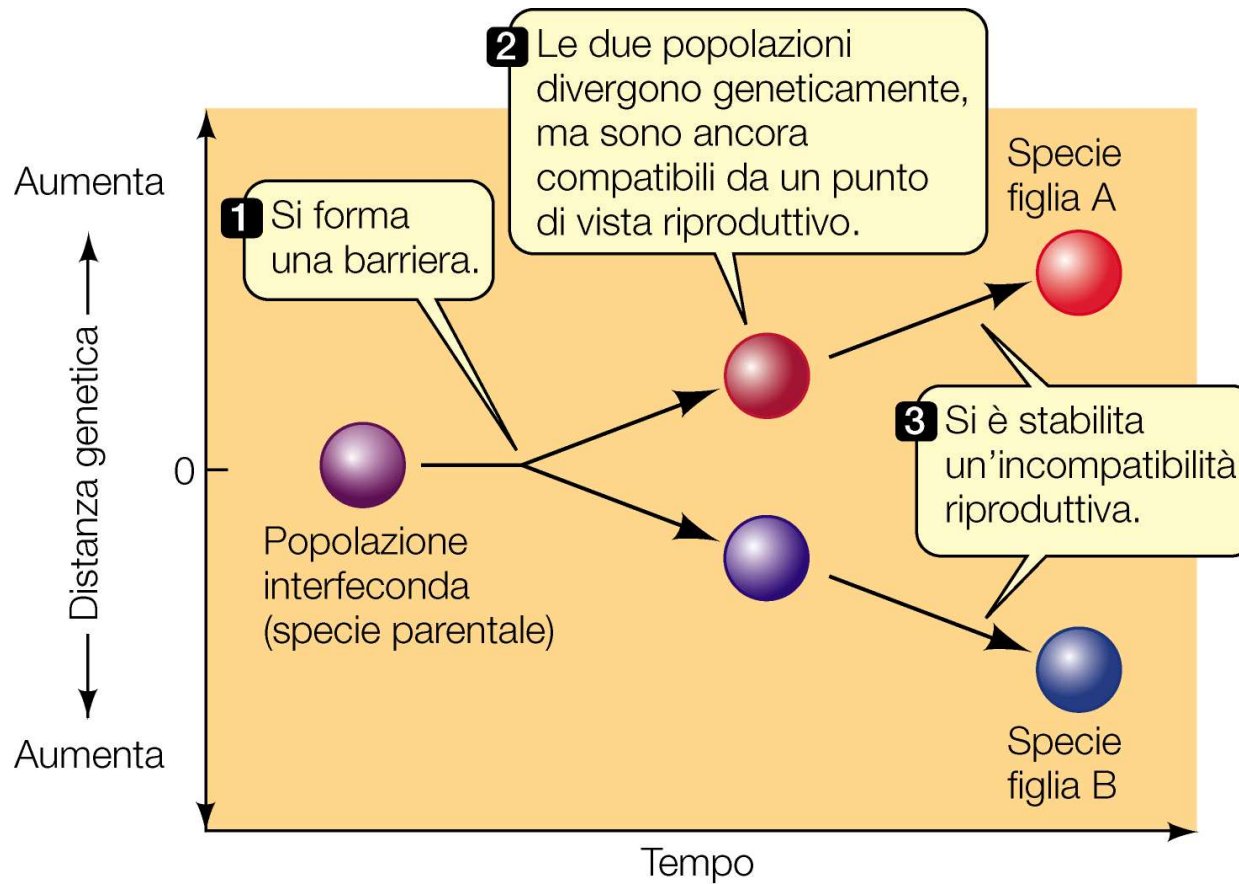
Le specie sono gruppi di popolazioni naturali all'interno dei quali, avvengono realmente o posso avvenire, incroci, che sono **riproduttivamente isolati** da altri gruppi del genere.

Concetto di specie come linea evolutiva:

Una specie si divide in due o più specie figlie che poi evolvono come linee distinte.

Una linea evolutiva è una serie di popolazioni in rapporto antenato-discendente seguita nel corso del tempo

L'isolamento riproduttivo è il fattore chiave della speciazione



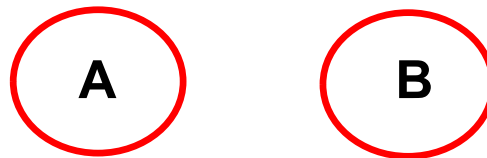
SPECIAZIONE

QUANDO UNA POPOLAZIONE SI SCINDE IN POPOLAZIONI SEPARATE, CHE DIVERGONO GENETICAMENTE L'UNA DALL'ALTRA.

IL PROCESSO MEDIANTE IL QUALE SI FORMANO NUOVE SPECIE

SPECIAZIONE GEOGRAFICA: avviene quando all'interno dell'areale originario si forma una BARRIERA FISICA e la specie si evolve in 2 specie figlie.

Viene detta anche **SPECIAZIONE ALLOPATRICA** perché le popolazioni vivono in areali completamente separati (da barriere geografiche) e di solito se la barriera geografica non cade, FINISCONO PER DIVERGERE GENETICAMENTE



Ai lati della barriera fisica **specie sorelle** strettamente imparentate fra loro

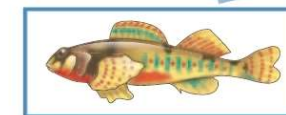
Es. barriera fisica la glaciazione del Pleistocene

FIGURA CHIAVE

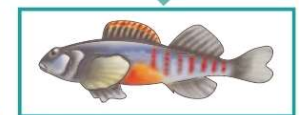
(A) Distribuzione dei pesci fluviali nel Pliocene



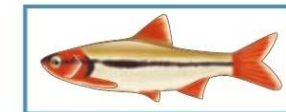
(B) Distribuzione dei pesci fluviali nel Pleistocene



A₁ *Etheostoma tetrazonum*



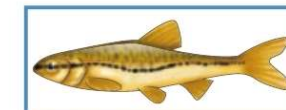
A₂ *E. variatum*



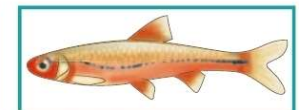
B₁ *Luxilus zonatus*



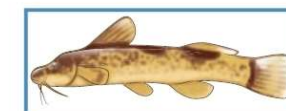
B₂ *L. coccogenis*



C₁ *Notropis nubilus*



C₂ *N. leuciodus*



D₁ *Noturus albater*



D₂ *N. elegans*

Figura 22.6 Speciazione allopatrica La speciazione allopatrica può verificarsi quando una popolazione ancestrale si trova divisa in due popolazioni separate da una barriera fisica, e successivamente le linee che discendono da queste popolazioni divergono. (A) Molte specie di pesci d'acqua dolce erano distribuite nel Pliocene (circa 3-5 milioni di anni fa) su tutti gli altopiani centrali del Nord America. (B) Durante il Pleistocene, i ghiacciai avanzarono e isolarono le popolazioni ittiche sulle montagne di Ozark e Ouachita, a ovest, dalle popolazioni ittiche degli altopiani degli Appalachi, a est. Numerose specie si sono divise in due a causa di questa separazione, e tra queste gli antenati delle quattro coppie di specie sorelle qui illustrate.

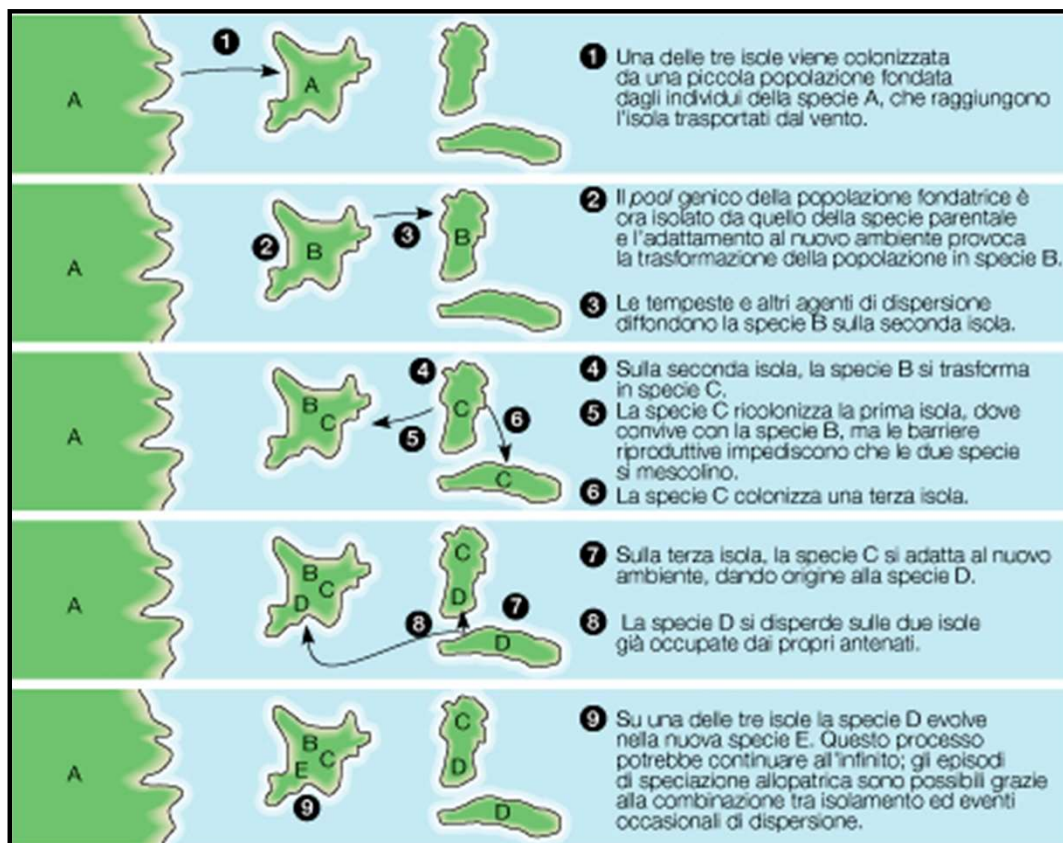


Dopo il ritiro dei ghiacciai, perché le specie di pesci dei monti Ozark e Ouachita sono rimaste riproduttivamente isolate da quelle degli Appalachi a est?



Animazione 22.1 **Meccanismi della speciazione**
Speciation Mechanisms

Modello per la radiazione adattativa in un arcipelago



Eventi di colonizzazione (fondazione) nelle isole Hawaii

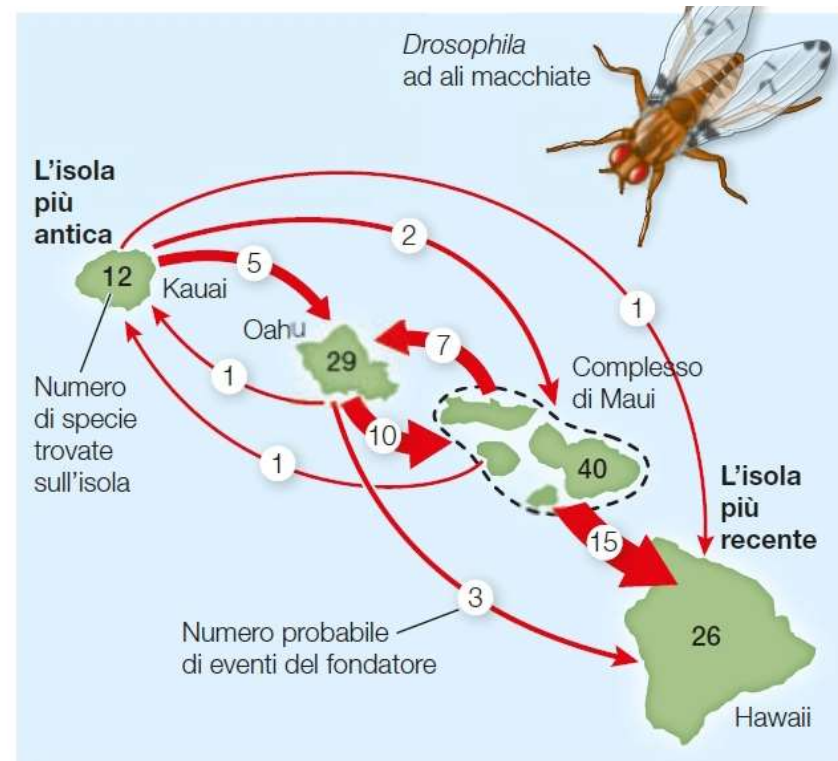


Figura 22.7 L'effetto del fondatore può portare alla speciazione allopatrica Le numerose specie di *Drosophila* ad ali macchiate che vivono nelle isole Hawaii sono il prodotto di ripetuti effetti del fondatore, cioè della fondazione di nuove popolazioni da parte di individui provenienti da un'altra isola. L'età delle diverse isole dell'arcipelago è varia, rispecchiando la sequenza con cui esse si sono formate mentre la crosta terrestre ha continuato a muoversi sopra un «punto caldo» di natura vulcanica.



Animazione 22.2 **Effetto del fondatore e speciazione allopatrica**
Founder Events and Allopatric Speciation

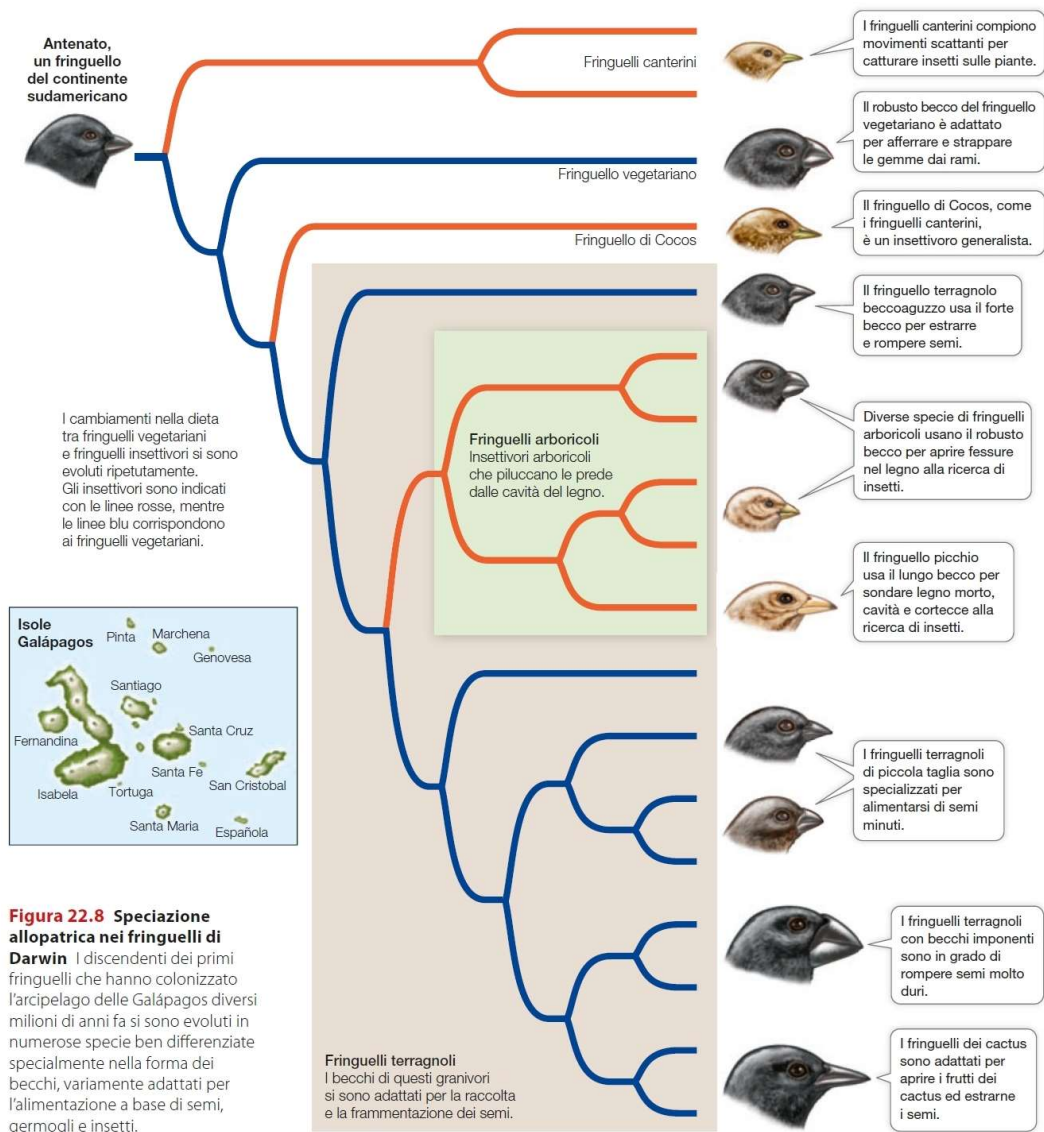


Figura 22.8 Speciazione allopatrica nei fringuelli di Darwin I discendenti dei primi fringuelli che hanno colonizzato l'arcipelago delle Galápagos diversi milioni di anni fa si sono evoluti in numerose specie ben differenziate specialmente nella forma dei becchi, variamente adattati per l'alimentazione a base di semi, germogli e insetti.

La speciazione simpatrica avviene in assenza di barriere fisiche

Speciazione simpatica può derivare più spesso dalle modalità con cui utilizzano le risorse

Es. parassiti ed insetti specializzati verso una o poche specie di ospiti.

Certi insetti frequentano sempre le stesse piante ospiti e su tali piante incontrano i partner sessuali e depongono le uova.

Se avviene però colonizzazione di piante nuove, tali individui si incroceranno tra loro, isolandosi dalla specie parentale (selezione diversificante)

es.: mosca della mela *Rhagoletis pomonella* dello stato di New York

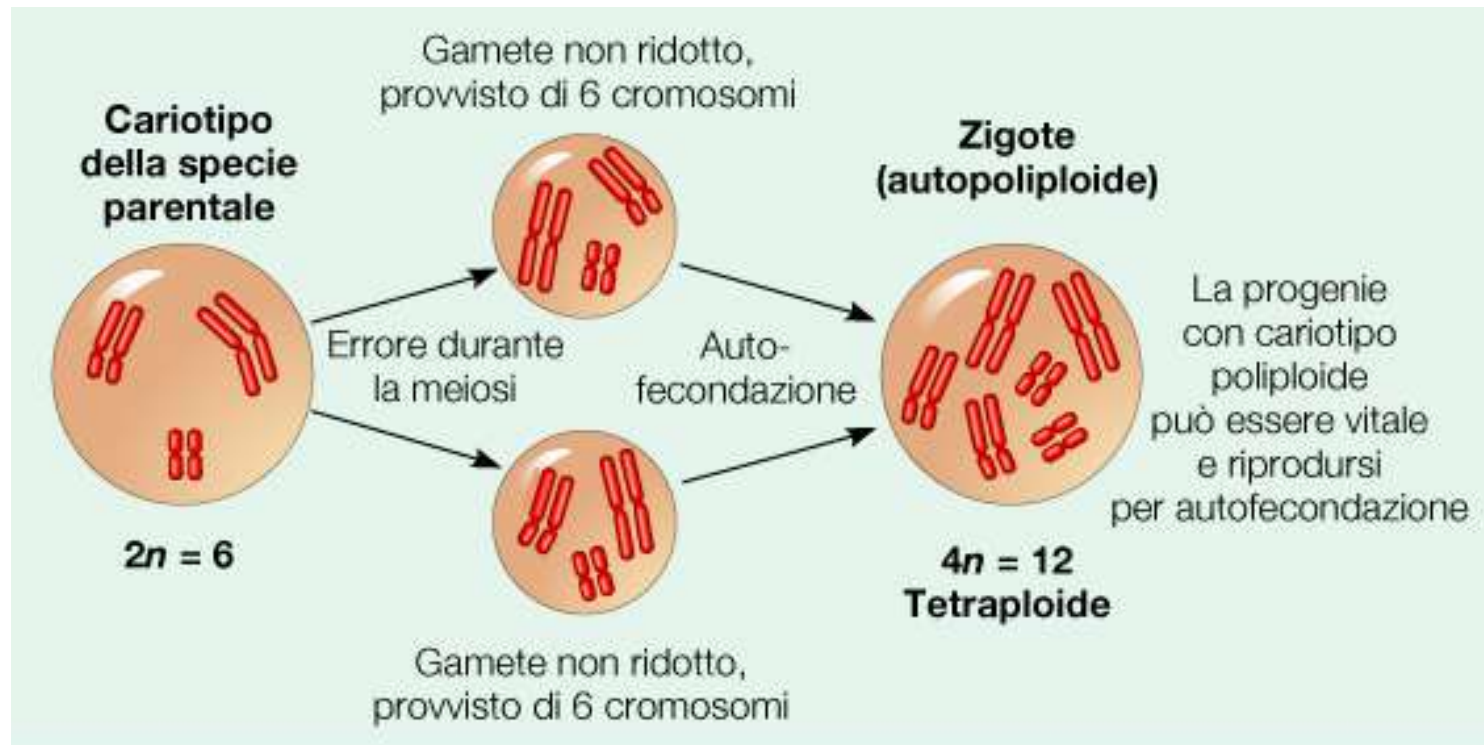
Fino alla metà del 1800 questa mosca solo sui frutti del biancospino, dove avvenivano corteggiamenti, accoppiamenti e deposizione delle uova. Circa 150 anni fa le mosche iniziarono a deporre le uova sulle mele importate dagli immigrati europei. Piante imparentate ma odore dei frutti diverso e i frutti del melo si sviluppano prima di quelli del biancospino. Le femmine precoci hanno iniziato a preferire i meli e tra gli adulti precoci si è sviluppata una preferenza per i meli

I 2 gruppi di *Rhagoletis pomonella* sulla buona strada per diventare sp. distinte

OPPURE

Speciazione simpatica per poliploidia: porta a una speciazione rapida

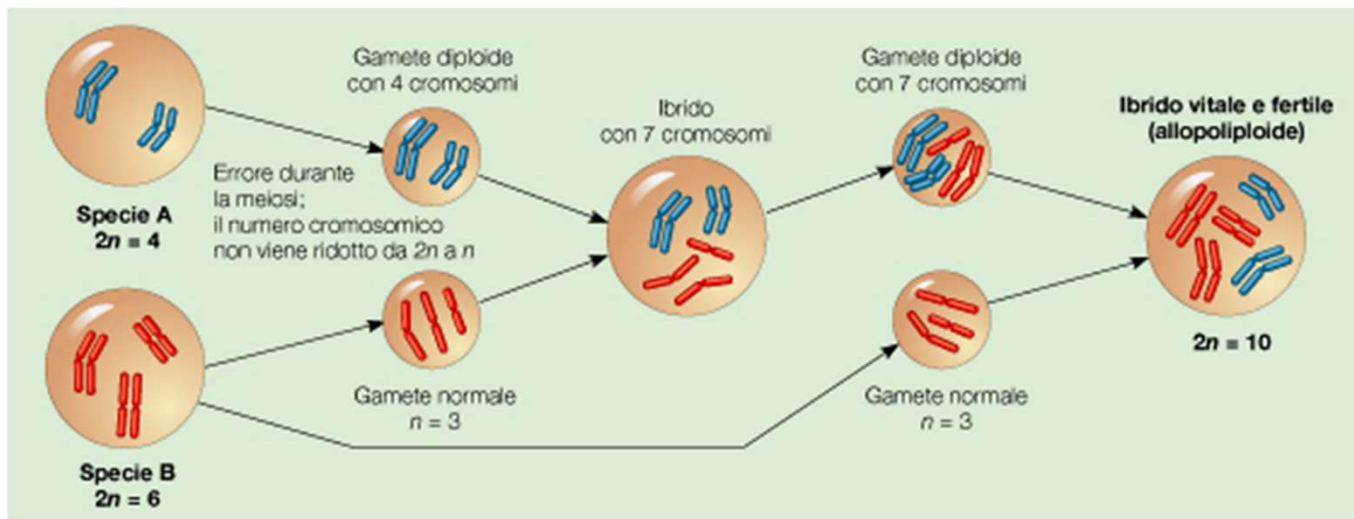
La speciazione simpatrica mediante autopoliploidia nelle piante



La speciazione simpatica mediante alloploidia nelle piante

Meccanismi che permettono la produzione di ibridi fertili sotto forma di nuove specie poliploidi.

La nuova specie è caratterizzata da un numero cromosomico pari alla somma dei cromosomi delle due specie parentali



Fra gli animali: speciazione simpatica per allopoliploidia piuttosto rara

Es.: l'anfibio *Hyla versicolor*, sp. tetraploide ha avuto origine da ibridazione tra popolazioni orientali e occidentali dell'Ilide diploide *Hyla chrysocelis*



Hyla chrysocelis



Hyla versicolor

Gli individui tetraploidi sono riproduttivamente isolati dai loro antenati diploidi

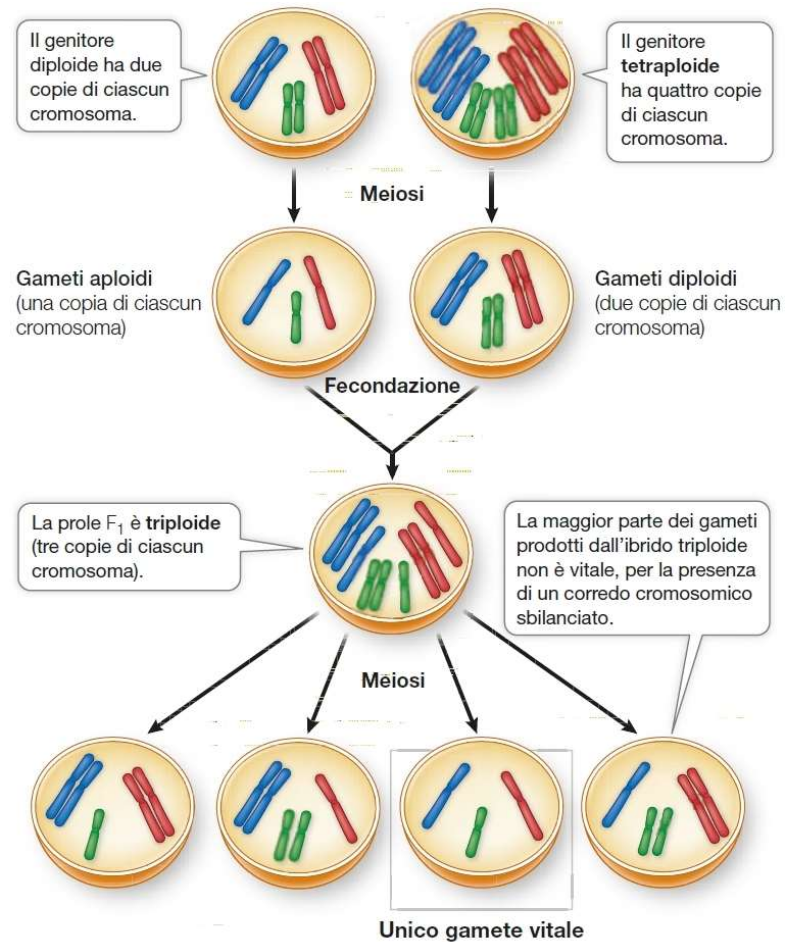


Figura 22.9 Gli individui tetraploidi sono riproduttivamente isolati dai loro antenati diploidi Anche se la progenie triploide derivata dall'incrocio di un diploide con un tetraploide può sopravvivere e raggiungere la maturità sessuale, la maggior parte dei gameti che produrrà avrà un numero aneuploide (sbilanciato) di cromosomi. In pratica, questi ibridi triploidi sono sterili. La maggior parte delle specie ha un numero molto maggiore di cromosomi, per cui i gameti vitali prodotti dagli ibridi sono estremamente rari.

MECCANISMI DI ISOLAMENTO: i fattori che riducono le possibilità di incrocio tra individui di 2 differenti popolazioni che vengono in contatto fra di loro.

Si dividono in 2 differenti categorie:

- a. **MECCANISMI PREZIGOTICI**: diminuiscono le probabilità che si realizzino ibridi
- b. **MECCANISMI POSTZIGOTICI**: riducono la sopravvivenza o la fertilità degli ibridi formati

Meccanismi di isolamento prezigotico

Isolamento meccanico

incompatibilità fisica dei genitali, es. le strutture genitali di molti insetti come le farfalle alpine che differiscono nella forma, anche se queste farfalle identiche sotto tutti gli altri aspetti; isolamento riproduttivo delle Angiosperme impollinate da particolari insetti o animali.

Anatomia del fiore perfettamente adattata a specifici impollinatori che trasferiscono il polline solo in piante della stessa sp.



Figura 22.10 Isolamento meccanico mediato dal mimetismo

Molte specie di orchidee mantengono l'isolamento riproduttivo grazie a fiori che hanno un aspetto e un profumo che ricordano quelli delle femmine di una specie, e una sola, di api o di vespe. Un maschio della specie giusta deve posarsi sul fiore e tentare, in un certo senso, di accoppiarsi con esso; solo i maschi di quella specie hanno una forma tale da permettere loro di raccogliere il polline dell'orchidea e di depositarlo su un altro fiore della stessa specie. I vincoli dovuti a queste modalità di impollinazione producono un efficace isolamento riproduttivo dell'orchidea dalle specie affini, che attirano specie diverse di impollinatori. Le specie mostrate in figura sono i due partner di una relazione interspecifica; vedi un altro esempio in ► Figura 55.13.

Meccanismi di isolamento prezigotico

Isolamento temporale

(rientra anche quello stagionale):
per individui che si riproducono
in diversi momenti del giorno o in
diversi periodi dell'anno.

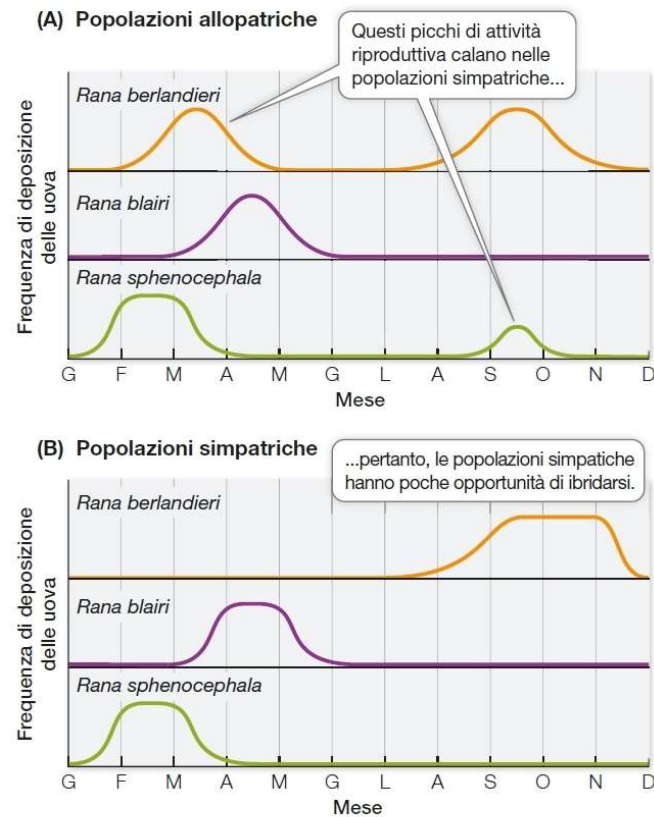


Figura 22.11 Isolamento temporale per divergenza delle stagioni riproduttive (A) I picchi delle stagioni riproduttive di tre specie di rana leopardo (*Rana*) si sovrappongono, quando le specie sono fisicamente separate (allopatria). (B) Se due o più specie di *Rana* vivono insieme (simpatria), la sovrapposizione tra i picchi delle loro stagioni riproduttive è notevolmente ridotta o eliminata. La selezione contro l'ibridazione nelle aree di simpatria aiuta a rinforzare questo meccanismo di isolamento prezigotico.

? Quale tipo di selezione aiuta a rinforzare questo meccanismo di isolamento prezigotico nelle aree di simpatria?

Meccanismi di isolamento prezigotico

Isolamento comportamentale

differenze nel comportamento di accoppiamento impediscono la riproduzione. Molti animali hanno evoluto complicate attività di CORTEGGIAMENTO prima della riproduzione (es.: diverse specie di moscerini della frutta, *Drosophyla*; le lucciole; la allodola americana occidentale e orientale; le sule)



le sule si accoppiano solo dopo uno specifico rituale di corteggiamento durante il quale il maschio solleva ripetutamente le zampe, mettendo in risalto il colore blu delle zampe

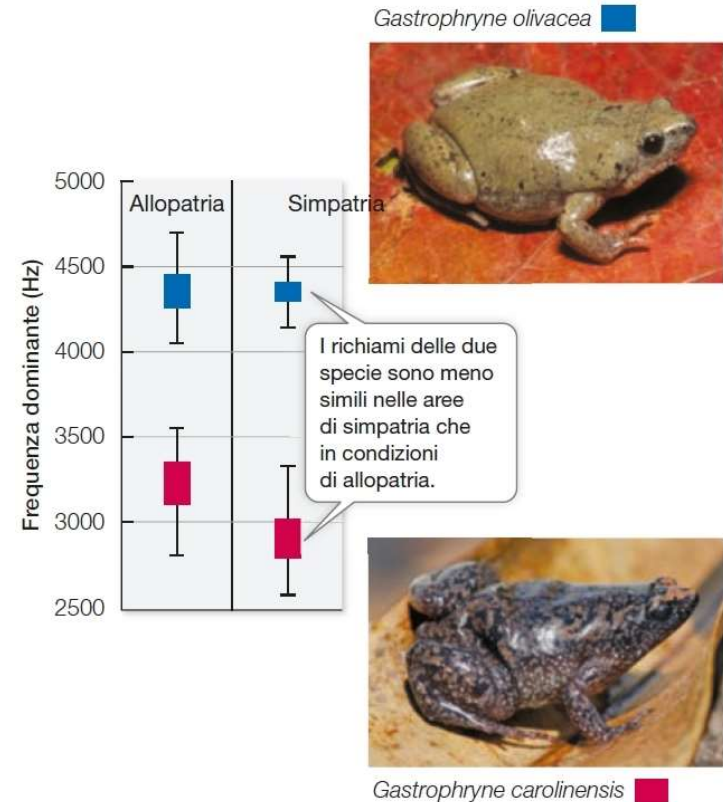


Figura 22.12 Isolamento comportamentale mediato da differenze nei richiami riproduttivi I maschi della maggior parte delle specie di rana emettono richiami specie-specifici. Quelli delle due specie illustrate, che sono molto affini tra loro, differiscono nella loro frequenza dominante (un'onda sonora ad alta frequenza produce un suono acuto, mentre un'onda a bassa frequenza produce un suono grave). Le femmine delle rane sono attratte dai richiami dei maschi della propria specie.

Media Clip 22.1 Richiami di accoppiamento della rana boccastretta
Narrowmouth Toads Calling for Mates

Meccanismi di isolamento prezigotico

Isolamento comportamentale

Isolamento riproduttivo legato
alla preferenze alimentari
degli impollinatori

(A)



(B)



(C) *Aquilegia formosa*



(D) *A. pubescens*



Figura 22.13 I meccanismi di isolamento riproduttivo possono essere mediati dalle interazioni fra due specie

(A) La morfologia e il comportamento di questo colibrì sono adatti per nutrirsi del nettare di fiori pendenti.

(B) La proboscide, utilizzata da questa farfalla crepuscolare (una sfinge) per estrarre il nettare dai fiori, è adatta a succhiare i fiori che si aprono verso l'alto. (C) Di regola, i fiori di *Aquilegia formosa* sono pendenti e vengono impollinati da colibrì.

(D) I fiori di *A. pubescens* si aprono normalmente verso l'alto e sono impollinati dalle sfingi. Inoltre, i lunghi speroni di questi fiori sembrano limitare l'accesso da parte di alcuni altri potenziali impollinatori.

Isolamento da Habitat

Quando specie affini evolvono preferenze a vivere e riprodursi in habitat diversi e non vengono mai a contatto tra loro

Es.: il moscerino della frutta *Rhagoletis pomonella* dello stato di New York

Es.: I cicladi del lago Malawi

2 milioni di anni fa formazione del lago Malawi

Piccolo n di pesci entrarono nel lago, tra cui il ciclade aplocromo

Oggi i discendenti sono rappresentati da quasi un migliaio di specie, tutte endemiche del lago. I primi eventi di speciazione per adattamenti ad ambienti diversi, substrato delle rive roccioso o sabbioso.

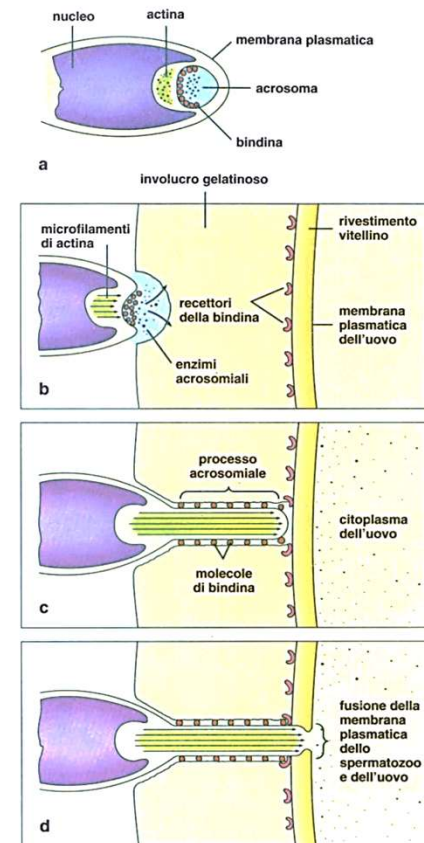
Adattamento successivo a vari tipi di dieta a portato ad altri eventi di speciazione. Infine una diversificazione dei colori nella competizione tra i maschi per attirare le femmine (selezione sessuale)



Isolamento gametico

gli spermatozoi e le uova sono incompatibili. Anche quando i gameti provenienti da specie diverse si incontrano raramente si uniscono a formare lo zigote.

Negli animali sia che la fecondazione sia esterna che interna c'è un riconoscimento specie-specifico (bindina – glicoproteine sulla membrana vitellina). Un meccanismo simile al riconoscimento molecolare nel fiore che riconosce il polline della sua specie.



Ruolo del filamento acrosomiale e della bindina nella fecondazione in riccio di mare

WOLFE, *Biologia molecolare e cellulare* - EdiSES

Meccanismi di isolamento post zigotici

Bassa vitalità degli zigoti ibridi: potrebbero non riuscire a maturare normalmente e morire durante lo sviluppo

Bassa vitalità degli adulti ibridi: la prole ibrida minor speranza di sopravvivenza della prole non ibrida

Infertilità degli ibridi: gli ibridi possono raggiungere l'età adulta ma risultano sterili (mulo)

Se l'isolamento riproduttivo è incompleto si possono formare delle zone ibride

B. variegata 
(ululone dal ventre giallo)



B. bombina 
(ululone dal ventre rosso)



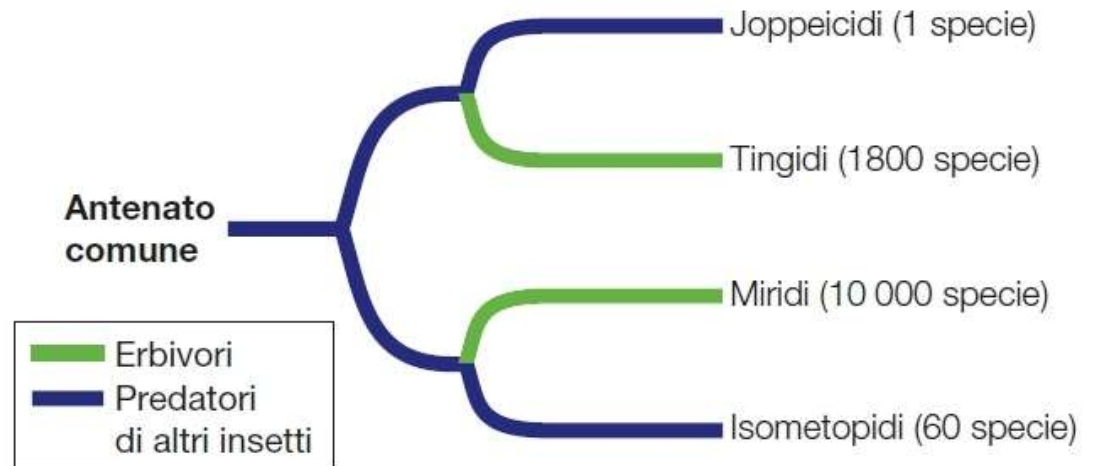
Figura 22.14 Una zona ibrida La lunga e stretta zona dove l'ululone dal ventre rosso si incontra con l'ululone dal ventre giallo e si ibrida con esso è rimasta stabile per centinaia di anni.

Numerosi i fattori che possono influenzare il tasso di speciazione nei vari organismi tra cui:

Dieta: specializzazione alimentare

Complessità di comportamenti: impollinazione (es aquilegie), selezione sessuale

Capacità di dispersione di diverse specie



I predatori di insetti sono generalisti e si nutrono di specie molto diverse mentre i fitofagi sono specializzati per nutrirsi di una sola sp. di pianta

Figura 22.15 Un cambiamento di dieta può facilitare la speciazione Tra gli emitteri, un gruppo di insetti, le linee che comprendono specie fitofaghe mostrano tassi di speciazione di molte volte superiori a quelli dei gruppi zoofagi (predatori).

La selezione sessuale porta a tassi di speciazione più elevati

Alti tassi di speciazione per le specie poligame (33 sp di uccelli del paradiso) ed elevato dimorfismo sessuale

La scelta del partner più complessa porta a speciazione

Minori tassi di speciazione per specie monogame (5 sp di manucodie)

(A) *Paradisaea minor*



(B) *Manucodia comrii*



Figura 22.16 La selezione sessuale può portare a tassi di speciazione più elevati (A) Gli uccelli del paradiso (sopra, un uccello del paradiso minore maschio e, sotto, la femmina) e (B) le manucodie sono due gruppi di uccelli del Pacifico Meridionale, strettamente imparentati fra loro. I tassi di speciazione sono molto più elevati negli uccelli del paradiso (33 specie), che sono poliginici e hanno un vistoso dimorfismo sessuale, rispetto alle manucodie (5 specie), monogame e senza evidente dimorfismo sessuale.

Una speciazione rapida può portare a una radiazione adattativa

Es.: Isole Hawaii - 1000 sp di chioccioline, 1000 sp piante a fiore, 10.000 sp insetti , + 100 sp uccelli

Madia sativa (tarweed)



Argyroxiphium sandwicense



Wilkesia gymnoxiphium



Dubautia menziesii



Figura 22.17 Evoluzione rapida nelle spade d'argento delle Hawaii Si ritiene che le spade d'argento, tre generi strettamente affini tra loro di asteracee che vivono sulle isole Hawaii, siano discese da un unico antenato comune simile a *Madia sativa*,

che avrebbe colonizzato le Hawaii provenendo dalla costa pacifica del Nord America. Le quattro specie di piante qui mostrate hanno tra loro un'affinità maggiore di quanto non suggerisca la loro morfologia.