

Comunità, specie e popolazioni in biogeografia Note in margine al simposio «Biogeografia di Comunità» (Torino, settembre 1990)

ALESSANDRO MINELLI

Dipartimento di Biologia - Via Trieste 75 - I 35121 Padova

Un aspetto imbarazzante, ma al tempo stesso stimolante, della biogeografia, è la difficoltà che si incontra a circoscrivere un consistente corpus di problemi e di metodi di lavoro che siano propri di questa disciplina, e non semplicemente presi a prestito dall'una o dall'altra delle numerose scienze con le quali la biogeografia naturalmente interagisce, come la sistematica, l'ecologia e la geografia.

Nello stesso tempo, non sembra facile, entro i confini della tradizione biogeografica italiana, superare la consueta impostazione di lavoro, ampiamente rispecchiata dai precedenti convegni della S.I.B., secondo la quale la ricerca ruota, in maniera pressoché totale, attorno ai due abituali nuclei di interesse: da un lato, l'analisi del popolamento vegetale e animale di determinate aree, meglio se circoscritte da confini fisiografici netti e magari antichi; dall'altro, l'analisi della distribuzione corologica delle specie appartenenti ad un determinato taxon, meglio se ricco di entità a distribuzione relitta, disgiunta, vicariante.

Ciò non significa, naturalmente, che l'analisi di questi dati di distribuzione geografica debba necessariamente seguire un preciso e fisso canone interpretativo. Realtà diverse meglio si prestano, a seconda dei casi, ad essere esaminate secondo le linee della biogeografia storica, oppure in accordo ai paradigmi di una biogeografia dinamica che si tinge largamente di ecologia, come è ben documentato anche dalla recente storia della S.I.B.

La disputa sul *come* interpretare le distribuzioni, anzi, è divenuto un elemento sempre più importante delle nostre analisi e discussioni, segno di vitalità della S.I.B. e della sua capacità di partecipare ai dibattiti che si sviluppano in sede internazionale.

Ci si può chiedere, però, se tutta questa problematica esaurisca realmente l'intero ambito della biogeografia. Questione aperta, se è vero — come dicevo — che la biogeografia è, assai più di altre branche delle scienze naturali, una disciplina la cui problematica è solo parzialmente definita. Forse — ed è questo lo spunto da cui ha preso l'avvio questo simposio torinese sulla Biogeografia di Comunità — è possibile ed opportuno affrontare in chiave bio-

geografica anche altre realtà, oltre alle distribuzioni attuali o passate di un taxon o alle liste floristiche e faunistiche di una determinata area. Forse, è legittimo e fruttuoso esaminare in chiave geografica anche entità più complesse, come le comunità biotiche o, addirittura, fenomeni relazionali quali catene alimentari, rapporti coevolutivi, o altro.

Certo, nell'affrontare simili questioni appare necessaria una verifica preliminare della *comparabilità* degli oggetti che tentiamo di esaminare. Fino a che punto, e secondo quali criteri biogeografici, possiamo confrontare, per esempio, due aree a faggeta, oppure le entomofaune legate ad una stessa pianta in due località lontane? Ed in quale senso, e su quale evidenza empirica, siamo forse autorizzati a ricercarne i punti di confronto in quella dimensione temporale, storica, che ben difficilmente possiamo ignorare nell'analisi biogeografica?

Simili questioni sono state toccate da vicino, in questo simposio, da Halffter, da Zunino e collaboratori e, soprattutto, da Contoli, il quale ha messo bene in rilievo i limiti del valore informativo legato alla semplice presenza comune di una stessa specie, o anche di più specie, in stazioni differenti. Queste presenze comuni acquistano un ben diverso valore, quando si possa constatare che nell'una e nell'altra località una specie A ed una specie B non solo sono presenti, ma sono tra loro legate ad uno stesso rapporto funzionale, ad esempio dalla predazione di A su B. Una volta accertato questo fatto, la somiglianza tra i due popolamenti non sarà più limitata alla presenza comune delle specie A e B, ma includerà un nuovo elemento, la presenza comune di un rapporto A-B, cioè proprio di un elemento costitutivo di una stessa struttura di comunità.

Questo sembra, invero, un buon inizio. Ma subito, nel procedere, si incontra un ostacolo difficilmente sormontabile. Occorre, infatti, mettersi d'accordo sul concetto stesso di comunità. Cosa non facile, come ricorda Halffter, ora che i vecchi paradigmi della scuola ecologica americana di mezzo secolo fa sembrano avere, in pratica, solo un valore storico.

Ciò non significa necessariamente, tuttavia, che tutta la nostra biogeografia tradizionale sia fondata su basi molto più solide di quelle di una ipotetica biogeografia di comunità. Accennerò, e brevemente, a due soli aspetti della questione: le analisi basate su comparazioni fra dati (presenze, assenze) relativi a taxa sopraspecifici e quelle basate su comparazioni fra dati relativi alle specie.

Non mi attardo, naturalmente, sul problema posto dalla natura non monofiletica di molti taxa che ancora attendono un'adeguata risistemazione su base filogenetica: ogni comparazione basata su di essi non potrà essere che fuorviante. Ma i rischi non finiscono qui. Che i taxa monofiletici abbiano una loro realtà storica, uno status ontologico da individui, sembra essere ormai fuori discussione, ma è anche chiaro il carattere puramente convenzionale, arbitrario, del rango tassonomico che noi ad essi riconosciamo. Che cosa significa che un determinato taxon è rappresentato, sul continente X, da 4 famiglie o da 23 generi, mentre è presente sul continente Y con 2 famiglie e

12 generi? Non c'è forse il rischio che le nostre famiglie (o i nostri generi) siamo degli oggetti tra loro omogenei come le famose mele e pere che, ci insegnavano alla scuola elementare, non si possono sommare tra loro? Il problema del rango, naturalmente, non si pone se, invece di fare le nostre solite statistiche (quante famiglie nell'area X e quante nell'area Y) analizziamo invece le distribuzioni di taxa monofiletici in termini di biogeografia cladistica. Ma non mi sembra che quest'ultima possa rispondere a *tutti* i nostri interrogativi riguardanti la distribuzione geografica delle piante e degli animali.

Ma non potremmo accontentarci di ragionare, più concretamente, in termini di specie? Forse sì, ma anche in questo caso non è detto che le nostre comparazioni siano sempre ovvie e sicure. Mayr ha spesso insistito (v. ad esempio Mayr, 1988:301) sulla necessità di chiarire se nel confronto fra due faune non siano forse coinvolte delle superspecie, rappresentate da due o più semispecie entro l'ambito geografico preso in considerazione; effettuata questa verifica, sarà possibile operare opportune correzioni numeriche alle stime del numero di «specie» presenti nelle due aree a confronto. Questo punto mi sembra senz'altro rilevante, ma non è che l'inizio di un difficile discorso. Riprendo nelle righe seguenti alcune considerazioni che ho recentemente sviluppato in altra sede (Minelli, 1992).

Un motivo di incertezza riguarda la diversità dei comportamenti, rilevanti ai fini biogeografici, che può manifestarsi all'interno di uno stesso spazio. In molti uccelli migratori, ad esempio, popolazioni diverse seguono rotte migratrici ben distinte e coprono, stagionalmente, percorsi di lunghezza differente, fino al caso limite in cui la stessa specie comprende sia popolazioni migratrici che popolazioni semplicemente erratiche o addirittura stanziali. In questi casi è evidentemente improprio e fuorviante considerare la specie nel suo insieme come una corretta unità per un discorso biogeografico. In simili casi, inoltre, è sempre problematico (ma non irritante!) stabilire fino a che punto i diversi comportamenti che si realizzano nell'ambito di una specie abbiano un fondamento genetico.

È anche chiaro, inoltre, che le specie hanno una loro «morfologia», come incisivamente scrive Hull (1988:403): spesso sono suddivise in demi, i cui rapporti dinamici meritano di essere presi in considerazione anche dal punto di vista del biogeografo, magari utilizzando la moderna nozione di *metapopolazione*. Questo termine fu introdotto nella letteratura ecologica da Richard Levine nel 1970, a indicare una *popolazione di popolazioni*, nozione astratta che si sarebbe dimostrata molto utile nell'analisi della dinamica presente all'interno della specie, soprattutto in ambienti instabili nel tempo. Quale può essere la sua importanza in un contesto biogeografico?

Supponiamo di ripetere in due anni diversi una ricerca di campagna in un'area ben circoscritta, ad esempio una piccola isola, un lembo di bosco o un tratto di scogliera. Potremo così ottenere due inventari floristici o faunistici che saranno probabilmente simili tra loro, a parte un ristretto numero di specie presenti solo nel primo oppure nel secondo dei due censimenti. Da questa osservazione si può essere indotti a supporre una diretta continuità

genetica, per *tutte* le specie censite in entrambi gli anni, fra gli individui rilevati nel secondo censimento e quelli ossevati in precedenza, ma questa deduzione è del tutto gratuita. È ben possibile che le popolazioni locali di alcune specie si siano nel frattempo estinte e che la rinnovata presenza delle stesse specie, nel nostro luogo di osservazione, sia dovuta invece ad un nuovo processo di colonizzazione: una colonizzazione, peraltro, per attivare la quale possono essere stati sufficienti spostamenti molto modesti, a partire da un'isola vicina, da un lembo di bosco contermina, da un tratto di scogliera poco discosto.

Un esempio drammatico della realtà di simili situazioni ci viene dalle ricerche di Johnson & Black (1982, 1984) sul gasteropode marino *Siphonaria jeanae*. Questi autori hanno studiato nell'arco di alcuni anni la variabilità genetica di sifonarie campionate lungo una scogliera australiana, dimostrando differenze significative fra popolazioni distanti tra loro appena 50 m, nonché fra gli adulti presenti in un dato tratto di scogliera ed i giovani appena metamorfosati presenti in mezzo ai primi. Secondo Johnson & Black, queste differenze sono dovute alla diversa origine degli sciame di larve, portati dai moti del mare, che vanno a metamorfosarsi, anno dopo anno, su tratti anche vicini della stessa costa, o sul medesimo tratto in anni successivi. Non vi è dunque continuità genetica diretta, fra gli adulti ed i giovani che si sviluppano in uno stesso tratto di scogliera, anche se è ragionevole pensare che essi rientrino tutti in uno stesso insieme di popolazioni (una metapopolazione appunto) formato di tante microscopiche popolazioni locali che continuamente si rinnovano, occasionalmente magari estinguendosi, solo per essere rimpiazzate da altri gruppi di individui, appartenenti ad una stessa metapopolazione.

I processi dinamici descrivibili in termini di metapopolazione non hanno, certo, la stessa rilevanza per tutti gli organismi e per tutti i contesti ambientali. Tuttavia, la notevole importanza di una visione dinamica dei popolamenti, in termini di metapopolazione, appare evidente quando si considerino l'estrema eterogeneità e la capillare distribuzione delle possibili cause di disturbo ambientale, che rendono precaria, sulla scala dei tempi ecologici, la sopravvivenza locale di una popolazione.

Questi fattori di disturbo possono causare la frammentazione di un habitat, prima continuo su vaste estensioni, in «isole» troppo piccole per garantire a lungo la sopravvivenza locale di una specie. Secondo Virkkala (1987), nella Finlandia settentrionale popolazioni residenti di passeriformi possono sussistere, in lembi di foresta matura, solo se questi superano i 2000 ettari e Rolstad (1991) ritiene che in tratti isolati di foresta boreale la sopravvivenza di popolazioni di uccelli non passeriformi, per quanto si può prevedere dalle conoscenze sul loro *home range*, sui loro movimenti stagionali e sui loro parametri demografici, sia possibile solo se questi lembi di foresta hanno almeno un'estensione di centinaia di migliaia di ettari, forse addirittura di qualche milione di ettari.

Non dimentichiamo, inoltre, come gli areali molto frammentati siano anche soggetti con particolare frequenza e intensità a fenomeni di esplosione

demografica, ad esempio di fitofagi (Taylor, 1991) con ovvie ripercussioni sulle intere comunità.

Le dinamiche descrivibili in termini di popolazione sono naturalmente più marcate, e quindi più facilmente osservabili, in contesti ambientali soggetti a rapido turnover, come le aree antropizzate, gli ecotoni, gli stadi iniziali di una successione serale, etc., ma non è il caso di sottovalutarne la portata anche in contesti in apparenza stabili. Runkle (1985), ad esempio, ha posto l'accento sulla necessità di considerare attentamente anche le dinamiche degli ambienti forestali, che potrebbero sfuggire alla nostra attenzione proprio per la grande inerzia demografica degli alberi, a paragone con quasi tutti gli altri esseri viventi.

Vale forse la pena, quindi, di stendere un primo elenco di questioni biogeografiche da affrontare in termini di metapopolazione:

1. L'appartenenza di una determinata specie animale o vegetale alla fauna o alla flora di una determinata area non è necessariamente un dato incontrovertibile: quanto stabile o continua nel tempo dev'essere la presenza di una specie in una determinata area, perché si possa considerarla, a tutti gli effetti, appartenente alla flora o alla fauna locale? Dobbiamo esigere una sua effettiva continuità genetica a livello di popolazione locale?

2. C'è da attendersi che la continuità di un insediamento sia particolarmente precaria verso i margini dell'areale di una specie: su quali dati di presenza dovremo basarci, per tracciare su una carta questi confini di areale?

3. Non sarebbe forse opportuno considerare la distribuzione geografica di una specie in termini probabilistici e descriverne, accanto all'*areale realizzato*, in cui la continuità di presenza supera una conveniente soglia prefissata, anche l'*areale virtuale*, esteso a tutte le aree che appaiono coinvolte, anche se in modo saltuario, da insediamenti sostenuti da una dinamica a livello di metapopolazione?

Per concludere queste brevi note: i maggiori progressi della biogeografia sono derivati, fino ad ora, da un vivace confronto fra i diversi paradigmi interpretativi con cui si è cercato di dare ragione delle distribuzioni di taxa o dei popolamenti di aree a confronto, ma non sarà male, adesso, dedicare qualche sforzo ad una revisione, e ad un possibile ampliamento, delle entità elementari a cui l'indagine biogeografica si applica. Aprendo una porta, così, all'attuale, complesso dibattito attorno alla stessa nozione di specie ed allargando gli orizzonti, nello stesso tempo, sia alla fenomenologia intraspecifica, sia ad entità o a fenomeni di più vasta portata, anche a livello di comunità, come si è tentato di fare, un po' in punta di piedi, in questo convegno S.I.B. di Torino.

BIBLIOGRAFIA

- HULL D.L., 1988 - *Science as a process*. The University of Chicago Press, Chicago and London, XIII+586 pp.
- JOHNSON M.S., BLACK R., 1982 - *Chaotic genetic patchiness in an intertidal limpet*. *Siphonaria sp.* Marine Biology, 70:157-164.
- JOHNSON M.S., BLACK R., 1984 - *Pattern beneath the chaos: the effect of recruitment on genetic patchiness in an intertidal limpet* (*Siphonaria jeanae*). *Evolution*, 38:1371-1383.
- LEVINS R., 1970 - *Extinction*, in M. Gerstenhaber (ed.), *Some mathematical problems in biology*. American Mathematical Society, Providence, R.I., pp. 77-107.
- MAYR E., 1988 - *Towards a new philosophy of biology*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass.-London, XI-564 pp.
- MINELLI A., 1992 - *Metapopolazioni e biogeografia*, in G. Netto (a cura di) *Scritti in onore di Enrico Opocher*. Ateneo di Treviso, Treviso, pp. 529-538.
- ROLSTAD J., 1991 - *Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42:149-163.
- RUNKLE J.R., 1985 - *Disturbance regimes in temperate forest*, in S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Academic Press, San Diego-New York-Berkeley -Boston-London-Sydney -Tokyo-Toronto, pp. 17-55.
- TAYLOR A.D., 1991 - *Studying metapopulation effects in predator-prey systems*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42:305-323.
- VIRKKALA R., 1987 - *Effects of forest management on birds breeding in northern Finland*. *Ann. Zool. Fenn.*, 24:281-294.