

Spunti per interpretazioni evolutive nella biogeografia delle comunità grazie a studi su sistemi trofici

LONGINO CONTOLI

Centro per la Genetica evolutivista, CNR, Roma

SUMMARY

In the frame of the presently rising interest on functional ecological systems, their special biogeographic relevance, already underlined elsewhere, is emphasized.

In a functional perspective, the «presence - absence» concept can be slightly improved, taking in account several possibilities, ranging from:

- occasional and individual cooccurrence, out of any functional relevance; and:
- regular, functional presence of interactive populations.

The differences between potential (i.e., linked only to faunistic cooccurrence) and actual (i.e., functional interaction) systems are sometime quite strong; in some cases, there is a nearly complete «actual niches displacement» in coexisting species elsewhere forming a prey-predator system.

At a regional level, the functional approach reveals differences not evident according a faunistic analysis: namely, some continental areas behave functionally more like to islands, and vice versa.

That can perhaps open some perspectives of evolutionary research. On a methodological ground, the functional approach can help to overcome the at present widespread subjectivity in the outlining of ecological spacial unities, and to evaluate in a quantitative and probabilistic manner the problem of faunistic absence of a taxon from a given area.

The perspectives of the above opportunities in biogeography are briefly discussed.

La biogeografia classica utilizza tra l'altro due strumenti analitici concettuali: l'entità tassonomica (taxon) ed il dualismo «presenza - assenza»; su di essi si basano le fondamentali acquisizioni ottenute da tale branca biologica, tramite sia l'approccio «storico» sia quello, più recente, ecologico-statistico, nel comune interesse circa le vicissitudini dei popolamenti animali e vegetali in rapporto all'ambiente geofisico e col fine di definire le leggi che le regolano, anche e forse soprattutto in chiave evolutiva.

D'altra parte da tempo, in un contesto culturale soprattutto ecologico, si va sviluppando lo studio dei sistemi che collegano funzionalmente vari organismi tra loro, nel più generale ambito dell'analisi della complessità (cfr. e.g., Margalef & Gutierrez, 1983).

Nella vasta gamma dei possibili livelli di interdipendenza e nel non meno vasto campionario di possibili interazioni funzionali, dirette od indirette (per una discussione su quali tipi di rapporto considerate in linea teorica, cfr. e.g. Patten, 1982; Margalef, 1989; Contoli, 1991), l'attenzione sembra appuntarsi sulle relazioni materiali ed energetiche più dirette ed evidenti: quelle trofiche.

Tra le molte unità trofiche proposte, talune sono assai ampie, sì da essere

a volte, persino, limitate ad una sola area geografica e, al limite, ad un solo ecosistema; altre si basano sull'identificazione topografica o comunque fisiologica dei relativi confini, cosa particolarmente indesiderabile in un contesto biogeografico, anche per la stretta dipendenza di vari aspetti faunistici dall'area del biotopo; a volte si considerano le relazioni potenziali a livello di taxa intesi, per così dire, in maniera adimensionale, piuttosto che a livello di singoli, reali rappresentanti di una data entità in un dato luogo ed in un dato tempo.

Ad integrare le unità di cui sopra, ho proposto l'adozione del «Sub Sistema Funzionale di Flusso» (SSFF), costituito da ogni insieme o sottoinsieme dei flussi che connettono un nodo trofico individualmente inteso ad uno o più altri nodi trofici (Contoli, 1991). Il principale vantaggio del SSFF è quello di ridurre i gradi di libertà coi quali si devono abitualmente fare i conti in questo tipo di ricerche.

In che modo tale approccio può essere utilmente affiancato a quello classico nell'analisi biogeografica, con la pretesa, non certo di sostituirlo, ma piuttosto di integrarlo a fini descrittivi, interpretativi e predittivi della dinamica evolutiva, non più soltanto dei phyla, ma dei «restes», i.e., dell'intreccio delle linee accumulate dalla coevoluzione nelle stesse aree geografiche, in una sorta di cenogeografia evuzionistica?

Consideriamo il caso di una classe di SSFF costituiti da un taxon predatore e dalle sue prede: tali SSFF saranno ovviamente presenti soltanto ove si rinvenga la specie-nodo centrale (quella del predatore) e quelle delle sue prede; si conferma, dunque, la centralità del taxon nell'analisi biogeografica. Ma ad essa (divenuta condizione non più sufficiente, ma solo necessaria) se ne aggiunge un'altra: quella del «canale di flusso», forse l'unità più elementare concepibile nello studio dei sistemi trofici, essendo costituita dal nesso quantitativo tra il predatore ed uno dei taxa predati.

Pertanto, i singoli reperti a livello geografico di quel dato predatore non saranno più equivalenti fra loro, ai sensi dell'analisi biogeografica, ma varieranno al variare dei canali di flusso che in essi terminano.

Così, se nell'analisi classica interessava una lista di taxa presenti in una data area, nell'analisi funzionale interesserà la matrice simmetrica che reca, oltre all'informazione sui taxa presenti, anche quella circa la presenza delle rispettive interazioni, in questo caso, trofiche. Nel caso di un solo tipo di SSFF, tale matrice si riduce, com'è ovvio, ad un vettore per ogni località in esame; cfr. e.g., Contoli *et al.*, 1987, tab. 1, per i SSFF incentrati su *Tyto alba* (Scopoli, 1769).

A questo punto, anche il concetto di «presenza - assenza» viene ad essere modulato in quello di «presenza funzionale - assenza funzionale»; così, due specie possono coesistere in una vasta area, ma interagire solo in una parte di essa. Non entro poi nemmeno nel merito dell'ulteriore articolazione che si può ottenere considerando gli aspetti quantitativi, cioè l'importanza di ciascun canale di flusso. Si noti soltanto che un'analisi funzionale quantitativa può introdurre una maggiore articolazione già nel concetto di presenza di

Tab. 6 - Aree di studio e relativi parametri adottati. I dati di base sono quelli di CONTOLI et al. 1987, integrati grazie ai lavori di NIETHAMMER (1962), CAGNIN et al. (1986), CIGNINI & BERRILLI (1986), AMORI et al. (1986), ALOISE & CAGNIN (1987), NIEDER et al. (1987), ALOISE et al. (1989), CIGNINI (1989), AMARENA (1990), BATTISTI (1990), MADDALENA (1990), HUTTERER (1990), VOGEL et al. (1990), nonché ad osservazioni originali su materiale cortesemente forniti da RAVASINI e da REGGIANI

	GO	FA	EL	MA	SA	CS	CF	SI	PU	LI	CA	LC	MU	LA	AM	TO	ER	NP
SPECIE																		
S a/s	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
S min	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
N fod	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
N ano	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
C leu	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
C sua	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
C rus	-	-	(+)	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C sic	(+)	(+)	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
S cr	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
T rom	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
M ave	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
E que	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
C gla	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
A ter	-	-	-	-	-	-	-	-	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
M sav	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
M mul	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
M arv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M min	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M mys	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A s/f	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
R rat	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
R nor	-	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
M dom	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
PAR NUM	4	5	5	6	7	7	9	11	16	17	17	17	17	17	18	18	19	19
SPP. PRED.	4	4	5	5	6	7	7	7	10	10	13	13	14	16	15	17	17	17
ATT. CAMP.	3,95	2,77	7,82	3,83	8,99	12,61	9,04	10,31	11	6,4	10,6	11,16	10	12,04	8,16	11,61	12,9	10,92
CAR. PRED.	0	0,2	0	0,17	0,14	0	0,22	0,22	0,37	0,41	0,24	0,24	0,18	0,06	0,12	0,06	0,11	0,11

Colonne (località): GO = Gozo; FA = Favignana; EL = Elba; MA = Malta; SA = Sardegna; CS = Corsica; CF = Corfù; SI = Sicilia; PU = Puglia; LI = Liguria; CA = Campania; LC = Lucania-Calabria; MU = Marche-Umbria; LA = Lazio; AM = Abruzzo-Molise; TO = Toscana; ER = Emilia-Romagna; NP = Nord-Padania.

Righe (specie di mammiferi): «-» = assenti; «+» = presenti; «(+)> = presenti e predate da *Tyto alba*; S a/s = *Sorex araneus* vel *sammitticus*; S min = *Sorex minutus*; N fod = *Neomys fodiens*; N ano = *Neomys anomalus*; C leu = *Crocidura leucodon*; C sua = *Crocidura suaveolens*; C rus = *Crocidura ruscoides*; C sic = *Crocidura sicula*; S cr = *Sorex etruscus*; T rom = *Talpa romana*; M ave = *Muscardinus anellarius*; E que = *Eltonys quercinus*; C gla = *Clethrionomys glareolus*; A ter = *Arvicola terrestris*; M sav = *Microtus savini*; M mul = *Microtus multiplex*; M arv = *Microtus arvalis*; M min = *Microtus pennsylvanicus*; A s/f = *Apodemus mystacinus*; A mys = *Microtus pennsylvanicus*; R rat = *Rattus norvegicus*; R nor = *Rattus norvegicus*; M dom = *Mus domesticus*.

Righe (parametri numerici): SPP. PRES. = n° di specie di mammiferi, preda non sporadica di *T. alba* (cfr. CONTOLI et al., 1987); SPP. PRED. = n° di specie c.s., predate da *T. alba*; ATT. CAMP. = attendibilità del campionamento (n° totale di esemplari x n° di siti di rinvenimento delle borre); CAR. PRED. = carenza relativa di predazione (SPP. PRES. / SPP. PRED.).

un'entità di un biotopo, che va dalla presenza occasionale individuale, come nel caso di *Microtus savii* (de Selys Longchamps, 1838) all'Elba, alla presenza funzionale di popolazioni migratrici svernanti o di passo, alla presenza funzionale di popolazioni riproduttive migratrici, alla presenza di popolazioni stanziali, alla presenza della parte di tali popolazioni protetta da un qualche tipo di «effetto rifugio», e così via.

Si noti che le indicazioni ottenibili da questo tipo di studio non riguardano solo le vicissitudini e l'evoluzione dei SSFF stessi e delle cenosi relative, ma pure, attraverso questi, alcuni fattori ecologici connessi con l'evoluzione allopatrica dei taxa componenti.

Si potrebbe pensare che le differenze tra le interazioni potenziali (sulla base delle compresenze faunistiche) e quelle realmente verificate siano in realtà quasi virtuali, tanto da potersi trascurare; ma non è così.

Già in precedenza (Contoli *et al.*, 1987) sono state mostrate vistose divergenze tra i due approcci (cfr., e.g., la fig. 8, op. cit.), così da evidenziare gruppi di regioni nelle quali si riscontra un'affinità trofica molto minore di quella faunistica, ciò che presumibilmente corrisponde a storie biogeografiche simili in contesti ecologici differenti.

Per certi «canali di flusso», si può giungere ad una quali completa separazione delle nicchie realizzate (e.g., nel SSFF «*Tyto alba* - *Sorex minutus* L. 1966; cfr. Aloise *et al.*, 1989) nonostante vi sia simpatria piena.

Ciò comporta, circa la pressione adattativa ambientale sui taxa componenti il SSFF in esame, differenze regionali non rilevabili sulla base dei soli elementi faunistici; tali differenze possono risultare di peso selettivo ed evolutivo forse non trascurabile.

Si noti, per inciso, che la situazione inversa (alta affinità trofica in contesti faunisticamente differenti) sembra più rara, essendo in generale limitata a qualche confronto fra aree insulari e continentali ecologicamente simili.

Un altro confronto istruttivo è quello, regione per regione, circa la differenza fra le diete attese, in base ai dati faunistici, e quelle effettivamente riscontrate. È chiaro che, tanto maggiori dati si avranno sulle diete, tanto più dette differenze tenderanno, caeteris paribus, a ridursi (tab. 1 e fig. 1). Da tale analisi si nota però anche come vi sia, in generale, un'ampia variabilità intorno alla suddetta, ovvia, tendenza generale, peraltro assai blanda (coefficiente angolare della migliore retta di regressione = $-0.003!$) e per nulla statisticamente significativa.

Inoltre, le isole sembrano a prima vista presentare differenze minori rispetto alle regioni continentali; ciò si potrebbe ritenere dovuto, tra l'altro, all'assenza, nelle isole, di un certo numero di specie «rare», sovente localizzate, alle quali nelle altre regioni è dovuta in gran parte la differenza riscontrata fra diete e faune. E tuttavia tali differenze non sono, allo stato, significativamente diverse nelle isole e nelle aree continentali — si consideri, per confronto, che, ad esempio, è altamente significativa la differenza tra il numero di specie presenti nelle isole e nel continente (test «U» di Mann Whitney: $P < 0.002$, 2 c.).

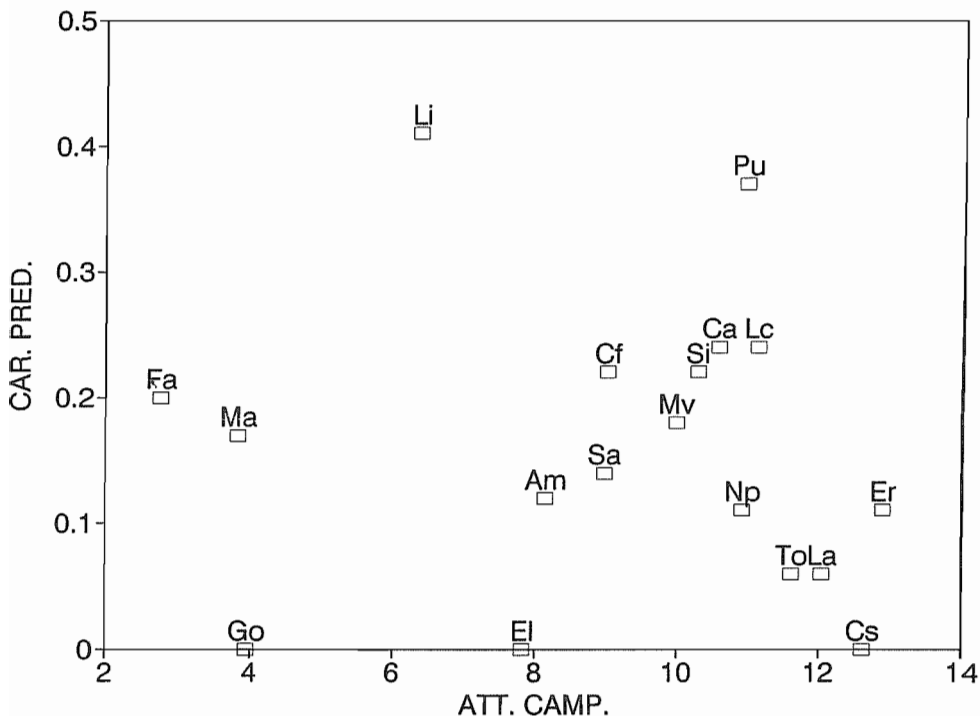


Fig. 1 - Relazione fra l'attendibilità del campionamento (ATT. CAMP.) e la carenza relativa di predazione (CAR. PRED.), per ciascuna area considerata; cfr. Tab. 1.

Si noti, infatti, che le isole e varie regioni del centro-nord tendono a porsi dalla stessa parte del grafico, mentre le regioni periferiche per motivi geografici (Puglia, Calabria-Lucania e Campania) o marginali per cause orografiche (Liguria) si trovano in differente posizione, in parte accompagnate dalla Sicilia, l'isola più grande ed al contempo prossima al continente; ciò corrisponde forse al fatto che, in queste seconde aree, le specie rare (il cui rifornimento dai serbatoi genetici continentali non è nullo, ma di certo esiguo e discontinuo) e nel contempo localizzate non fanno parte in pratica della dieta del predatore, per il quale dette aree sono da apparentare, da questo punto di vista, alle vere isole.

Quanto sopra è meglio visualizzato dalla fig. 2, nella quale è riportata la relazione tra i numeri di specie presenti e predate, ottimo indicatore, quest'ultimo, della marginalità di un'area rispetto ai principali serbatoi genetici della sua fauna. Si noti che le deviazioni dalla bisettrice mostrano due minimi, corrispondenti alle isole ed alle aree meno «marginali»; ed un massimo, circa le aree faunisticamente (oltre che geograficamente) continentali, ma funzionalmente insulari, con l'aggiunta della Sicilia (ma la presenza di *Arvicola* e *Talpa* è assai dubbia!).

Sarebbe interessante verificare se e quanto ciò comporti differenze geni-

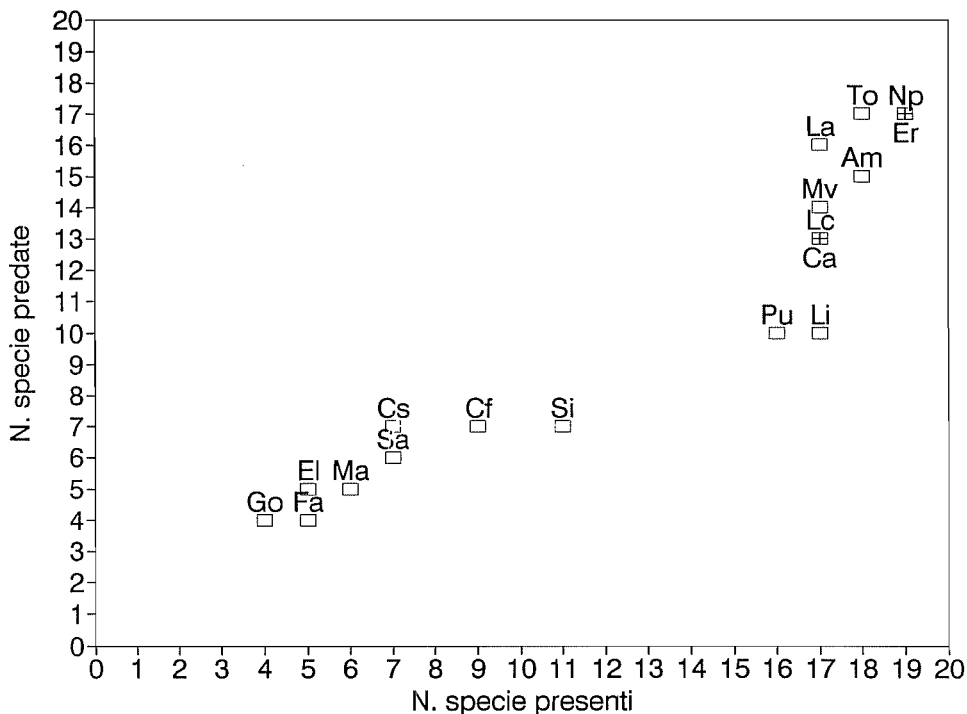


Fig. 2 - Relazione fra il n° di specie presenti (SPP. PRES.) e di specie predate (SPP. PRED.); la correzione per l'attendibilità del campionamento è stata omessa in quanto trascurabile; cfr. Tab. 1.

che e, al limite, evolutive, tra le popolazioni delle specie interessate. Subiranno, le popolazioni funzionalmente pseudo-insulari di un predatore, pressioni adattative in parte simili a quelle sopportate dalle popolazioni viventi nelle vere isole? Risentiranno, le popolazioni dei taxa predabili del detto predatore (presenti ma non effettivamente predate nelle pseudo-isole), nella loro evoluzione, di questa differenza, rispetto alle popolazioni predate, circa un parametro di nicchia tutt'altro trascurabile? E, anche nel gioco della coevoluzione, quali effetti indiretti di tal tipo si sommano a quelli diretti e già cospicui dell'impatto antropico sull'ambiente?

La risposta a tali quesiti richiederebbe altrettante linee di ricerca le quali, aprendo la strada ad ulteriori verifiche, e.g. genetiche, dei modelli proposti, potranno più utilmente svilupparsi attraverso la collaborazione con approcci paleogeografici, paleontologici, biogeografici e faunistici convenzionali, etc., ma pure ecologici applicati, alla luce delle molte e rapide modifiche ambientali prodotte in maniera imponente dall'Uomo.

Detta collaborazione potrà giovare anche di possibilità metodologiche offerte, ancora, dall'analisi ecologica funzionale, al fine di:

— far superare il pericolo di ambiguità (sempre in agguato, non solo negli approcci classici, ma pure in una rinnovata «ecogeografia») circa i limiti

spaziali dell'ecosistema, tracciati ancora troppo spesso su basi puramente fitonomiche; invece, un'analisi dei sistemi funzionali, basata anche soltanto sul semplicissimo rapporto «media delle diversità/diversità della media» (cfr. Contoli, 1986; Marzilli & Contoli, 1991) permette, non solo di evidenziare delle discontinuità a livello biogeografico, ma pure di graduarne il peso ed il significato ecosistemico;

— impostare in termini probabilistici il problema delle assenze faunistiche e, di conseguenza, dei limiti degli areali, sulla base di metodologie effettivamente quantitative e standardizzabili (cfr. Contoli, 1986).

RINGRAZIAMENTI

G. Aloise, G. Amori, O. Locasciulli, A. Marzilli, B. Massa, M. Ravasini, G. Reggiani e molti altri hanno agevolato in vario modo il mio lavoro; il Prof. M. Zunino, con il suo cortese invito in occasione del XXVIII° congresso della S.I.B., mi ha stimolato in maniera decisiva nel presente impegno.

BIBLIOGRAFIA

- ALOISE G., CAGNIN M., 1987 - *Nuovi dati sulla corologia di alcune entità rilevanti della microteriofauna della Calabria* - *Hystrix*, **2**: 1-6.
- ALOISE G., CAGNIN M., CONTOLI L., 1989 - *Separazione degli «habitat realizzati» tra due specie costituenti un sistema preda-predatore* - S.I.T.E./ATTI, **7**: 973-975.
- AMARENA D., 1990 - *Elementi di valutazione ambientale tramite l'analisi del sistema trofico Tyto alba - piccoli mammiferi nell'area della piana del Garigliano* - Tesi di laurea in Sc. biologiche, In: «La Sapienza», Roma (ciclostilato).
- AMORI G., CRISTALDI M., CONTOLI L., 1986 - *Sui Roditori (Gliridae, Arvicolidae, Muridae) dell'Italia peninsulare ed insulare in rapporto all'ambiente bioclimatico mediterraneo* - *Animalia*, **11**: 217-269.
- BATTISTI C., 1990 - *Sistemi trofici «mammiferi terragnoli Tyto alba (Scopoli, 1769)» nel Salento: aspetti faunistico-biogeografici ed ecologici* - Tesi di laurea in Sc. Naturali, In: «La Sapienza».
- CAGNIN M., ALOISE G., BISAZZA A., 1986 - *Contributo alla conoscenza ed all'inquadramento biogeografico dei micromammiferi della Sila Grande (Calabria, Italia)* - *Biogeografia*, **X** (n.s.): 793-803.
- CIGNINI B., 1989 - *Umanesimo della pietra verde*, **4**: 63-66.
- CIGNINI B., BERRILLI F., 1986 - *Primi dati sul sistema trofico Tyto alba - micromammiferi nella penisola salentina* - *Boll. Zool.*, suppl. 1985: 53.
- CONTOLI L., 1986 - *Sistemi trofici e corologia: dati su Soricidae, Talpidae ed Arvicolidae d'Italia predati da Tyto alba (Scopoli 1769)* - *Hystrix*, **1**(2): 95-118.
- CONTOLI L., 1991 - *Sulla diversità dei sottosistemi funzionali di flusso (SSFF)* - S.I.T.E./ATTI, **12**.
- CONTOLI L., SALUCCI M.P., VIGNA TAGLIANTI A., 1987 - *Per una biogeografia dei sistemi trofici: il sistema «mammiferi terragnoli Tyto alba» nell'Italia peninsulare e nelle isole maggiori* - *Biogeografia*, **XI** (n.s.): 211-231.
- HUTTERER R., 1990 - *Temporal and geographical variation of shrews of the sicilian-maltese archipelago since the pleistocene* - *Vie Milieu*, **40**(2/3): 213-217.
- MADDALENA T., VOGEL P., 1990 - *Relations génétiques entre Crocidures méditerranéennes: le cas des musaraignes de Gozo (Malte)* - *Vie Milieu*, **40**(2/3): 119-123.
- MARGALEF R., 1989 - *On diversity and connectivity, as historical expressions of ecosystems* - *Coenoses*, **4**(3): 121-126.
- MARGALEF R., GUTIERREZ E., 1983 - *How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity* - *Am. Nat.*, **121**: 601-607.
- MARZILLI A., CONTOLI L., 1991 - *Metodologie informatiche applicate alla relazione «diversità trofica-ambiente»* - S.I.T.E./ATTI, **12**: 000-000.
- NIEDER L., VARANI C., AMBROGIO A., 1987 - *Prima segnalazione in pianura padana di Clethrionomys glareolus* - *Hystrix*, **2**: 63-68.
- NIETHAMMER J., 1962 - *Die saugtiere von Korfu* - *Bonn. Zool. Beitr.*, **13**(1/3): 1-49.

- PATTEN B.C., 1982 - *Environs: relativistic elementary particles for ecology* - Am. Nat., **119**(2): 179-219.
- PIMM S.L., 1984 - *The complexity and stability of ecosystems* - Nature, **307**: 321-326.
- VOGEL P., MADDALENA T., SCHEMBRI P.J., 1990 - *Cytotaxonomy of shrews of the genus Crocidura from mediterranean islands* - Vie Milieu, **40**(2/3): 124-129.