

# L'evoluzione imprevedibile dei fringuelli di Darwin

**Un lavoro che entra di diritto tra i classici della biologia evoluzionistica, raccontato dalla coppia di zoologi che da oltre 30 anni studia i celebri uccelli delle Galapagos**

PETER R. GRANT E B. ROSEMARY GRANT

**U**N PROBLEMA FONDAMENTALE DELLA BIOLOGIA è quello di capire le fasi del processo di speciazione, perché la dinamica con cui una specie si scinde in due ci permette di comprendere la biodiversità che osserviamo oggi. A partire dal 1973, abbiamo deciso di affrontare questo problema studiando i fringuelli di Darwin nell'arcipelago delle Galapagos. La recente radiazione adattativa dei fringuelli in un arcipelago isolato è un sistema particolarmente adatto per chiarire come avvengono i processi di adattamento e di moltiplicazione delle specie e come interpretarli. I vantaggi vengono dal fatto che tutte le quattordici specie di fringuelli sono strettamente imparentate fra loro in quanto sono derivate da un comune antenato negli ultimi 2-3 milioni di anni; nessuna specie si è estinta per le attività umane e non ci sono quindi anelli mancanti; vivono in ambienti prevalentemente indisturbati nei quali si sono evolute e si sono distribuite tra le diverse isole con vari gradi di distinzione morfologica. Quindi, considerando le popolazioni dell'intero arcipelago, è come se l'intero processo di speciazione in tutti i suoi stadi, dalla colonizzazione iniziale alla divergenza e infine alla formazione di una barriera riproduttiva tra le specie, fosse rimasto fissato nello spazio, consentendoci di studiarne ogni passaggio.

Tre problemi strettamente connessi ci hanno preoccupato fin dall'inizio: come si può spiegare la speciazione; come e con quale frequenza ha luogo l'adattamento all'ambiente; e infine come si mantiene la variabilità genetica quantitativa – cioè di quei tratti che variano in maniera continua, come le

dimensioni del becco – in piccole popolazioni, a fronte di forze che tendono a ridurla come la selezione naturale e la deriva genetica casuale. Per cercare di rispondere abbiamo adottato la strategia di associare studi comparativi, che mettevano a confronto diverse combinazioni di specie su tutto l'arcipelago, a ricerche intensive di lunga durata sulle popolazioni delle isole di Genovesa (11 anni) e di Daphne Major (33 anni). Considerando gli aspetti ecologici, comportamentali e genetici dell'evoluzione, e ponendo attenzione alle loro interazioni, speravamo di arrivare a comprendere meglio l'evoluzione dei fringuelli rispetto a quanto sarebbe stato possibile esaminando uno solo di questi aspetti.

La speciazione inizia quando si costituisce una nuova popolazione, continua con la divergenza di quest'ultima dalla popolazione precedente e si completa quando gli individui delle due popolazioni coesistono nello stesso luogo senza ibridarsi. Ma come avvengono questi processi? In condizioni naturali è raro avere l'opportunità di osservare l'in-

tero iter, mentre è possibile osservare singolarmente ciascuno dei passaggi. Il primo passo della speciazione implica una divergenza ecologica e uno dei modi con cui si presenta è il processo evolutivo dell'adattamento all'ambiente attraverso la selezione naturale della variazione fenotipica ereditaria. Normalmente l'adattamento viene solo inferito dai ricercatori, perché di rado si ha la possibilità di studiarlo direttamente, ma le nostre ricerche ci hanno consentito di indagarlo in ambo i modi. In passato l'adattamento dei fringuelli sulle diverse isole è stato dedotto da una



CORTESIA ALITORE



JAMES DAVIS - EYE LUBRICATIONS / CORBIS / CONTRASTO

Isla Bartolome, Galapagos. A sinistra un esemplare di *Geospiza scandens*, o fringuello terricolo del cactus.

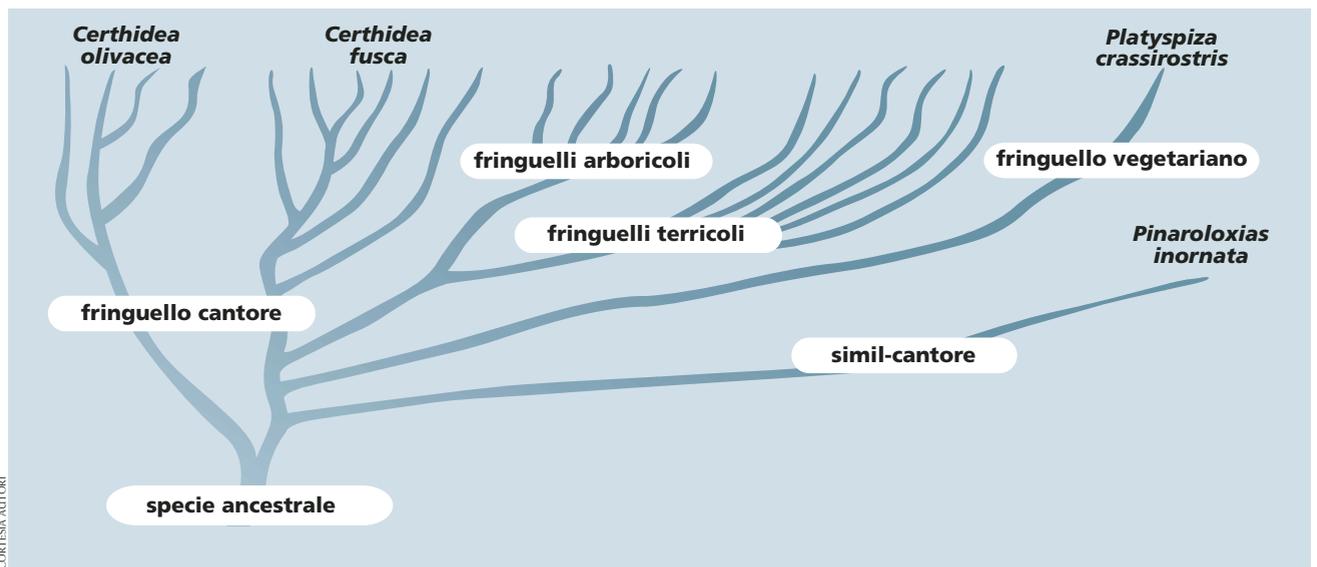
parte misurando le dimensioni e la forma del becco nelle varie specie, dall'altra in base alle caratteristiche dell'alimentazione (Lack D., *Darwin's Finches*, Cambridge University Press, Cambridge 1947). I nostri studi iniziali hanno rafforzato queste conclusioni attraverso la campionatura e la quantificazione delle caratteristiche fisiche del cibo disponibile nelle diverse isole, di quello effettivamente ingerito e delle dimensioni del becco. In precedenza l'ornitologo David Lack aveva avuto due intuizioni sulla storia evolutiva dell'adattamento dei fringuelli. La prima era che le interazioni competitive tra le specie spiegano alcuni casi di distribuzione mutuamente esclusiva dei caratteri e la maggiore differenza nelle dimensioni del becco tra i fringuelli simpatrici, che coesistono cioè in una stessa area (fenomeno detto «spostamento dei caratteri»). La seconda riguardava le interazioni competitive, che dovrebbero essere più severe nella stagione secca quando il cibo scarseggia.

Entrambe le considerazioni hanno trovato conferma nel nostro lavoro sul campo. Una simulazione realizzata mediante un modello ha prodotto una maggiore concordanza tra le dimensioni del becco osservate e quelle previste quando si sono incluse nel modello le interazioni competitive rispetto a quando non le si è prese in considerazione. E in effetti la disponibilità di cibo nella stagione secca, salvo rare eccezioni, è inferiore che nella stagione delle piogge e ovviamente la popolazione diminuisce quando il cibo

scarseggia. Pertanto le specie si adattano all'ambiente e un elemento importante dell'ambiente è la presenza di specie concorrenti. Quindi le considerazioni di Lack erano corrette.

### I ritmi del cambiamento

Le illazioni sull'evoluzione adattativa avvenuta nel passato sono più plausibili se confortate da una dimostrazione dell'evoluzione in corso oggi. Abbiamo raggiunto una migliore comprensione dell'adattamento con studi di lunga durata delle popolazioni dei fringuelli terricoli (le varie specie del genere *Geospiza*) sulle due isole di Genovesa e Daphne Major. Abbiamo catturato e misurato un grande numero di fringuelli e li abbiamo contrassegnati con fasce colorate sulle zampe per seguirne il destino. Questa tecnica semplice ed efficace ci ha consentito di mettere in luce i ritmi del cambiamento ecologico ed evolutivo in corso. Ha dimostrato inoltre che i fringuelli terricoli possono vivere fino a 16 anni, un risultato inatteso se si considera che gli habitat delle pianure delle Galapagos presentano a volte condizioni climatiche rigide, e che le specie delle regioni settentrionali temperate hanno una longevità inferiore. Ancora più straordinaria è stata la scoperta che cambiamenti adattativi significativi possono avvenire in meno di un anno; si tratta quindi, almeno potenzialmente, di un processo rapido e non smisuratamente lento come si supposeva.



CORTESIA AUTORI

L'albero evolutivo dei fringuelli delle Galapagos ricavato dai Grant, che differisce da quelli più simmetrici proposti in precedenza e appare sbilanciato, perché solo uno dei due grandi rami iniziali si è sviluppato molto.

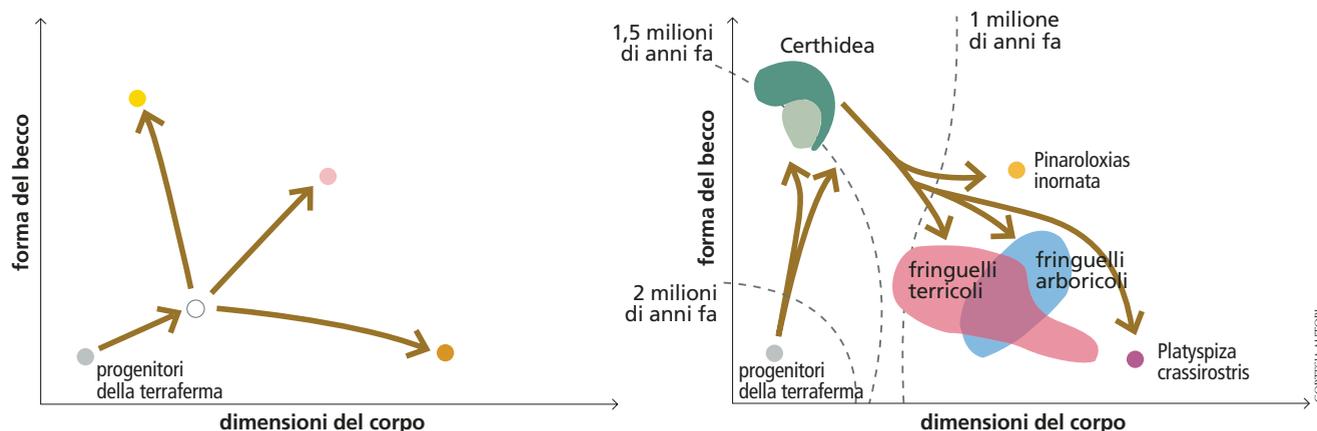
Il verificarsi della selezione naturale è stato chiaramente dimostrato durante la siccità che ha colpito l'isola di Daphne Major nel 1977. I fringuelli terricoli di taglia media (*Geospiza fortis*) hanno consumato gran parte dei piccoli semi disponibili per poi passare a cibarsi sempre più dei semi grandi e duri, divenuti in proporzione più abbondanti. Tuttavia solo gli esemplari più grandi, con i loro larghi becchi, riuscivano a rompere i semi ed estrarne il contenuto. Questi fringuelli quindi sono sopravvissuti con una frequenza relativamente alta: era in corso una selezione naturale. Durante i 33 anni di studi abbiamo scoperto che la selezione naturale non è ristretta a un solo carattere, una particolare specie o un'unica isola, ha avuto luogo anche nella popolazione dei fringuelli terricoli dei cactus (*Geospiza scandens*) su Daphne, e nei grandi fringuelli terricoli dei cactus (*Geospiza conirostris*) e nei grandi fringuelli terricoli (*Geospiza magnirostris*) su Genovesa. La selezione avviene di frequente e varia, come direzione e forza, a seconda delle particolari condizioni ambientali.

La selezione naturale genera l'evoluzione se la caratteristica selezionata è ereditaria. I nostri studi hanno dimostrato che i tratti morfologici soggetti alla selezione naturale (le dimensioni del becco e del corpo) erano altamente ereditari e che le correlazioni genetiche fra loro erano in genere molto forti e uniformemente positive. Questi risultati sono stati utilizzati per prevedere le risposte evolutive a una selezione naturale ripetuta, e le previsioni sono state verificate osservando i cambiamenti che avvenivano di generazione in generazione. Le osservazioni hanno corrisposto con buona precisione alle previsioni, sia dopo la siccità del 1977 sia in seguito a eventi di sele-

zione negli anni successivi, dimostrando così che la selezione naturale conduce a frequenti cambiamenti evolutivi in natura. Queste considerazioni ci aiutano a capire molto circa l'instabilità evolutiva delle popolazioni quando sono sottoposte a un cambiamento ambientale: per esempio aiutano a spiegare i grandi cambiamenti a cui sono andati incontro diversi organismi in periodi di tempo apparentemente brevi nei reperti fossili studiati dai paleontologi.

### Il contesto ambientale

Un'altra conclusione di rilievo è stata che per capire l'evoluzione nel lungo periodo è tanto importante il continuo monitoraggio dell'ambiente quanto lo è il continuo monitoraggio delle popolazioni di fringuelli. Tutto questo è emerso da uno studio sulle conseguenze di El Niño nel 1983, un evento senza precedenti per durata e intensità che ha rovesciato sulle isole piogge torrenziali, al quale sono seguiti due anni di siccità. Il contrasto non avrebbe potuto essere più estremo. Semplicisticamente si poteva prevedere una replica degli eventi del 1977, con una selezione dello stesso tenore. Ma una previsione simile sarebbe stata del tutto sbagliata perché nel 1983 la vegetazione, e quindi il contesto ambientale in cui gli uccelli si procuravano il cibo, avevano subito profondi cambiamenti: le piante che producevano semi grandi erano state soppiantate, come specie prevalenti, da quelle a semi piccoli. La nuova situazione si è protratta a lungo, dato che l'abbondanza di semi piccoli è perdurata fino al 1999, e solo negli ultimi sei anni, relativamente secchi, la vegetazione ha iniziato a riavvicinarsi per quantità e composizione a quella esistente prima del 1983, pur



Andamento della diversificazione dei caratteri morfologici nel tempo. In ambo i grafici lo spostamento verso destra segnala una crescita delle dimensioni del corpo e quello verso l'alto denota un becco più appuntito, mentre il tempo è indicato dalle righe tratteggiate. In alto, la diversificazione che si sarebbe avuta senza cambiamenti ambientali; in basso, quella realmente osservata.

senza essere ancora tornata alle caratteristiche di quel periodo.

Il punto importante è che due siccità non hanno mai gli stessi effetti visto che le conseguenze dipendono dalle condizioni iniziali. Le siccità possono esercitare o meno effetti selettivi sui fringuelli a seconda che all'inizio del fenomeno vi sia un'abbondanza di semi piccoli o di quelli grandi (e di quali), ma anche a seconda della precedente storia evolutiva degli uccelli. Così la siccità del 1977 ha prodotto marcate conseguenze selettive sul becco di due specie, mentre quella del 1985-86 ha avuto effetti meno evidenti e nella direzione opposta sul becco di una sola delle specie, e la siccità del 1988-89 non ha avuto effetti selettivi su nessuna delle due specie.

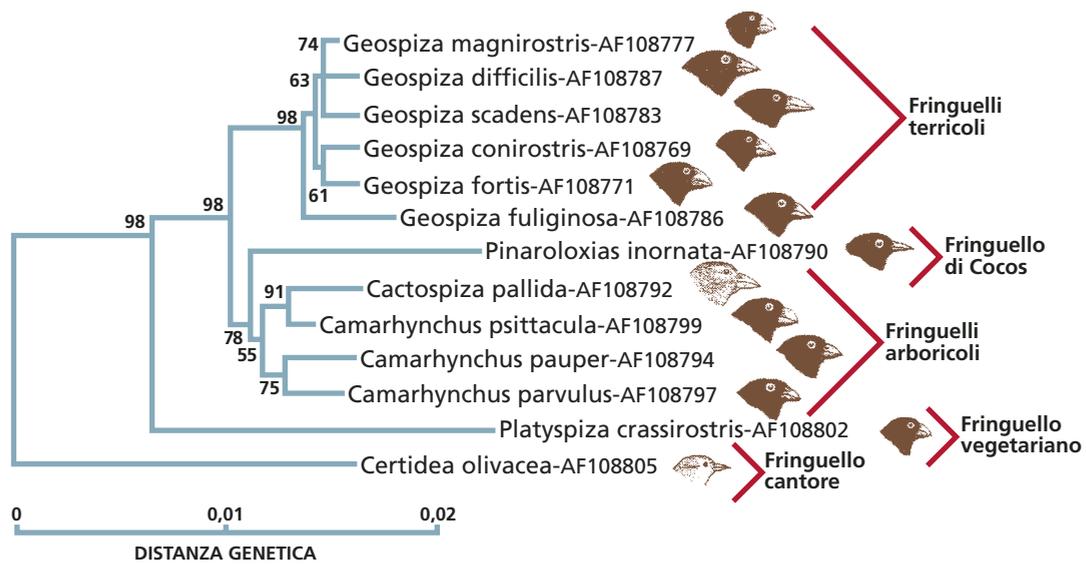
Questo studio ha offerto un fondamento empirico per le teorie generali sull'adattamento alle risorse alimentari con o senza diversificazione della specie. Inoltre ha svelato un fatto sorprendente: in conseguenza della selezione naturale, i fringuelli dell'isola di Daphne Major non sono morfologicamente o geneticamente gli stessi rispetto ai loro antenati. L'ambiente circostante è cambiato, e gli uccelli pure. In collaborazione con due ricercatori dell'Università di Harvard, Arkhat Abzhanov e Cliff Tabin, stiamo ora esplorando i cambiamenti evolutivi delle dimensioni del becco anche a livello di genetica molecolare.

Secondo il classico modello di speciazione per «effetto del fondatore» proposto da Ernst Mayr, il passo cruciale della speciazione si verifica nel momento in cui viene fondata una nuova popolazione da parte di un piccolo numero di individui. In questa situazione una rapida evoluzione può aver luogo come risultato dell'inincrocio (l'incrocio fra

organismi geneticamente affini), della deriva genetica casuale, della perdita di variabilità genetica e della selezione di un gruppo di geni le cui interazioni cambiano per effetto di una sostanziale alterazione delle frequenze degli alleli. Se i cambiamenti sono abbastanza profondi possono produrre una nuova specie, isolata dal punto di vista riproduttivo dalla popolazione che l'ha generata. Nonostante sia stato scritto molto sulle possibili conseguenze evolutive dell'effetto del fondatore, di rado è stato possibile esaminare i cambiamenti genetici che si verificano in concreto in natura. Noi abbiamo avuto la fortuna di essere testimoni della nascita di una nuova popolazione sull'isola di Daphne Major e abbiamo così potuto effettuare una valutazione diretta di questo modello. Due femmine e tre maschi del fringuello terricolo grosso (*Geospiza magnirostris*) hanno costituito una popolazione riproduttiva alla fine del 1982, in concomitanza con l'inizio di El Niño, e abbiamo così avuto occasione di seguire la loro sorte, e quella dei loro discendenti, per i successivi vent'anni.

Come previsto dal modello dell'effetto del fondatore, nei primi dieci anni si è verificata una depressione da inincrocio (una perdita di vigore dovuta alla scarsa variabilità genetica causata dall'accoppiamento ripetuto tra consanguinei) più pronunciata rispetto a quanto non fosse mai stato documentato per le due popolazioni residenti di *G. fortis* e *G. scandens*. Tuttavia la sopravvivenza dei primi individui nati dagli inincroci si è rivelata ben più elevata del previsto. Spesso le eccezioni sono più istruttive delle osservazioni che concordano con le aspettative. In questo caso, la conclusione tratta dall'inattesa osservazione è che gli svantaggi genetici dell'inincrocio





Un albero evolutivo dei fringuelli di Darwin che illustra la distanza genetica fra le specie, ricostruita in base alle sequenze di due segmenti di DNA mitocondriale. Per confronto sono illustrate anche le differenze morfologiche nella forma del becco (liberamente adattato da Pnas 1999, Vol. 96, 5101).

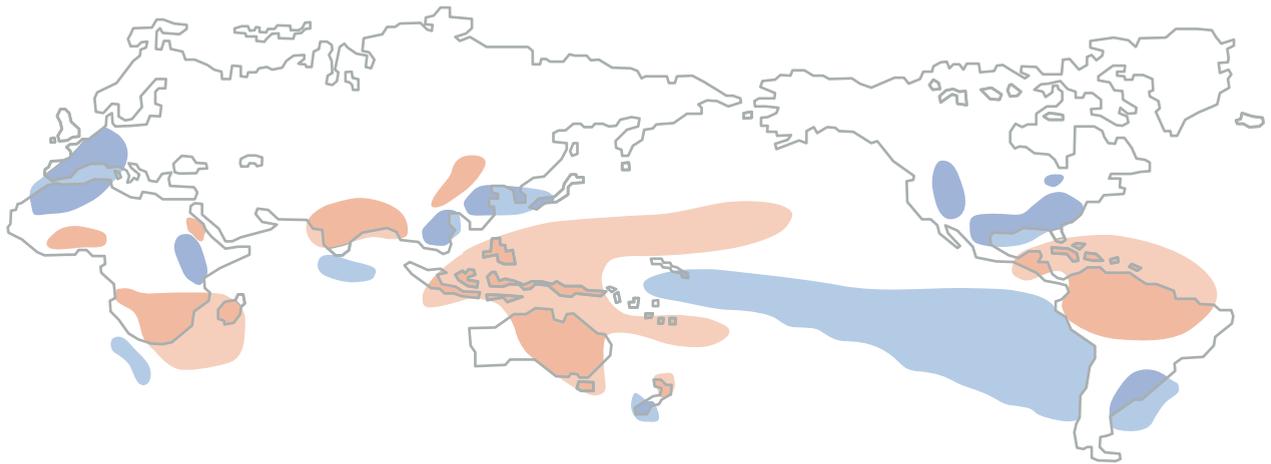
senza considerazione per le rispettive dimensioni del becco. Ciò non contraddice l'ipotesi del sottoprodotto ma ne dimostra l'insufficienza. Nella scelta del partner deve entrare in gioco qualche altro elemento che di norma induce all'accoppiamento conspecifico ma di quando in quando porta invece all'ibridazione. Questo elemento è il canto

La tesi dell'importanza del canto è stata avanzata dapprima da Robert Bowman, che la ha sostenuta con un ricco corredo di analisi del canto e dei profili di trasmissione del suono. Bowman ha dimostrato che alcune caratteristiche del canto, come l'altezza del tono, variavano tra le specie in funzione della dimensione del corpo, mentre altre caratteristiche variavano in funzione delle modalità di trasmissione del suono nell'habitat occupato. Facendo seguito a questi studi, abbiamo dimostrato che gli individui che ascoltavano un canto registrato, in assenza di qualsiasi indizio morfologico, potevano discriminare tra il canto della propria specie e quello di specie affini. Le due serie di esperimenti descritti hanno quindi dimostrato che il canto e la forma del becco vengono usati come segnali per l'accoppiamento. Come mai allora le specie si ibridano? La risposta sta in parte nella modalità con cui i fringuelli apprendono il canto e altre informazioni che usano in seguito nella scelta del partner.

Bowman, con una piccola serie di esperimenti di laboratorio in cui esponeva i fringuelli nelle prime settimane di vita a canti registrati, ha dimostrato che il canto viene appreso tra i 10 e i 30 giorni successivi alla schiusa tramite un processo di imprinting. Il canto è

esclusivo dei maschi, e una volta appreso rimane immutato a vita. Questi risultati, associati ad analisi di discendenza su Daphne e Genova, hanno dimostrato che il canto si trasmette tipicamente da padre a figlio. Tuttavia la normale trasmissione può essere turbata dall'imprinting erroneo cui possono andare incontro i piccoli uccelli esposti ai canti di altre specie. Per chiarire le cause delle perturbazioni è stato necessario un lungo studio su Daphne, reso difficile dalla rarità di questi eventi e dalle inusuali circostanze in cui accadono. In un caso, per esempio, una coppia aggressiva di *G. scandens* ha costretto gli occupanti di un altro nido, *G. fortis*, ad abbandonarlo e ha allevato il piccolo nato da un uovo di *G. fortis* insieme ai propri. Il piccolo maschio di *G. fortis* «in affidamento», una volta cresciuto, ha prodotto il canto di *G. scandens*.

Un elemento chiave per capire come le caratteristiche del canto e del becco vengano usate nella scelta del partner è emerso dagli studi di discendenza: nelle coppie che si ibridano o si incrociano (un ibrido si incrocia con uno dei genitori), il segnale principale sia per i maschi sia per le femmine è il canto paterno. Gli uccelli che hanno subito un imprinting erroneo infatti scelgono il partner in base al canto piuttosto che alla morfologia, e gli ibridi si accoppiano con membri delle specie che cantano come i loro padri. I caratteri del becco diventano il segnale principale solo quando c'è una grande differenza nella dimensione del becco fra l'ibrido, o l'individuo generato dal reincrocio, e i potenziali partner della specie che produce il suo canto. Per esempio, esemplari di *G. fortis* che per un imprinting alte-



Mappa degli incrementi (in blu) e delle diminuzioni (in rosso) delle precipitazioni che si verificano durante il fenomeno di El Niño (liberamente adattato da Trends in Ecology & Evolution 2001;16:89). A destra Peter e Rosemary Grant alle Galapagos.

rato hanno imparato a riconoscere il canto del molto più grosso *G. magnirostris* su Daphne non si sono ibridati. Una spiegazione parsimoniosa dello sviluppo delle preferenze per l'accoppiamento è che il canto si impara dai genitori e da altri esemplari conspecifici in associazione ai caratteri morfologici, in primo luogo la forma e la dimensione del becco.

### L'apprendimento e il caso

Riepilogando, la speciazione inizia in condizioni di separazione geografica fra due popolazioni (allopatria) come risultato dell'adattamento locale dei tratti del becco, trasmissibili geneticamente, che sono importanti anche nella scelta del partner. Divergono anche i caratteri del canto, trasmessi culturalmente. Alcune caratteristiche del canto, come la frequenza, variano in relazione alla dimensione del corpo e altre, come la velocità di ripetizione delle note, variano in relazione alla taglia del becco e alla muscolatura della mandibola, forse indipendentemente dalle dimensioni del corpo. Quindi diverse osservazioni sui fringuelli di Darwin sono coerenti con l'ipotesi del sottoprodotto adattativo di Dobzhansky. Ci sono tuttavia due motivi per ritenere che occorra un modello di speciazione più completo.

In primo luogo è necessario rendere esplicito il ruolo dell'apprendimento nello sviluppo delle preferenze per l'accoppiamento. Le preferenze non sono innate o «geneticamente determinate». Grazie all'apprendimento un membro di una specie può, in una certa misura, produrre i canti di un'altra nonostante la differente forma del becco e può scegliere il partner basandosi in larga parte sul canto appreso. Una domanda cruciale è quindi quali caratteristiche del canto siano impiegate per tale scelta e come queste divergano. Qualsiasi evento che causi tale divergenza

in condizioni di allopatria porta alla speciazione.

In secondo luogo bisogna incorporare in modo esplicito nel modello il ruolo del caso, in quanto questo è un fattore importante nella differenziazione del canto. Il cambiamento nella composizione dei canti individuali da una generazione all'altra probabilmente avviene attraverso errori nell'imitazione, di cui su Daphne abbiamo notato qualche esempio seppur lieve. Il caso più straordinario è stata la comparsa di una variante insolita nel canto della popolazione dei *G. scandens*, causata a quanto pareva da una spina di cactus conficcata nella gola di un esemplare. I suoi figli hanno appreso e cantato lo stesso canto anomalo, che a distanza di due generazioni veniva eseguito da almeno cinque maschi sull'isola. Le frequenze delle varianti del canto si modificano in modo casuale di generazione in generazione perché alcuni maschi lasciano più figli di altri, in modo molto simile alle casuali variazioni di frequenza degli alleli selettivamente neutrali. Abbiamo documentato questo fenomeno su Daphne nelle popolazioni dei *G. fortis* e dei *G. scandens*, come pure nella popolazione dei *G. magnirostris* nei primi anni dopo la colonizzazione dell'isola.

### L'importanza del canto

L'importanza del caso nella speciazione è sottolineata dal fatto che popolazioni di una stessa specie su isole vicine con habitat quasi identici possono produrre canti distinti. L'esempio più solido è dato da *Geospiza difficilis*, il fringuello terricolo dal becco affilato, nelle isole settentrionali di Wolf e di Darwin. Tra le due popolazioni non ci sono differenze morfologiche o di habitat che aiutino a giustificare le differenze nel canto, e dunque non resta altra possibile spiegazione che una fortuita differenza iniziale nella



CORTESIA AUTORI



CORTESIA AUTORI

colonizzazione delle due isole, o una deriva culturale casuale nelle caratteristiche del canto simile alla deriva genetica casuale. Sarebbero necessarie prove di ascolto di canti registrati per verificare se gli uccelli di un'isola rispondano ai canti dell'altra. Le differenze sono però così profonde che con ogni probabilità le due popolazioni si ignorerebbero, perché i membri dello stesso *G. difficilis* su una terza isola, Genovesa, distinguono tra i canti dell'isola di Wolf e i propri, piuttosto simili. In questo caso le pur sottili differenze tra i canti di Genovesa e quelli di Wolf, probabilmente nella scansione temporale del canto, hanno creato una potenziale barriera riproduttiva.

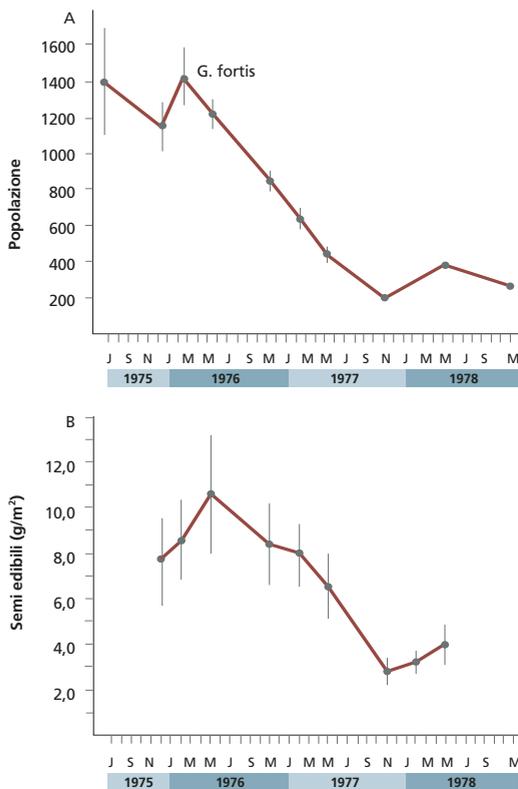
Un'altra possibilità è che le popolazioni rimangano separate su isole diverse per un tempo sufficiente alla formazione di barriere riproduttive semplicemente in conseguenza dell'accumulo di alleli diversi attraverso le mutazioni. Si arriva così al punto in cui, anche se i membri delle due popolazioni si incontrano e scelgono di accoppiarsi, non sono in grado di produrre una prole fertile e vitale perché le specie sono ormai geneticamente incompatibili: durante lo sviluppo dei piccoli si verificano interazioni negative tra il genoma materno e quello paterno.

Incompatibilità genetiche del genere non sono però state identificate tra le quattro coppie di fringuelli terricoli che si ibridano su Daphne e Genovesa, né per quanto riguarda la fitness riproduttiva né per le capacità di sopravvivenza della progenie di ibridazioni e reincroci. Infatti, seguendo la sorte di questa progenie per verificarne l'eventuale svantaggio rispetto alle specie progenitrici, siamo giunti all'importante conclusione che la loro fitness (capacità di giungere a riprodursi e lasciare discendenti) non è immutabile ma varia a seconda dell'ambiente: come le variazioni ambientali alterano la fitness negli uccelli nati dagli incroci, così influenzano quella della progenie di ibridazioni e reincroci. Dal 1973 al 1982 su Daphne i pochi ibridi nati dall'accoppiamento di *G. fortis* con *G.*

*fuliginosa* o *G. scandens* non sono sopravvissuti abbastanza da riprodursi (come pure è accaduto a molti non ibridi). In quel momento abbiamo pensato che la causa stesse nelle incompatibilità genetiche, ma il loro successo riproduttivo dal 1983 in poi ha dimostrato che questo non era vero. La loro sorte dipendeva dal rifornimento alimentare. Prima del 1983 i semi grandi e duri di *Opuntia echios* e i frutti legnosi di *Tribulus cistoides* erano le fonti di cibo dominanti. Gli ibridi non riuscivano ad aprire i frutti di *Tribulus* per giungere ai semi e impiegavano il doppio del tempo rispetto ai *G. scandens* per aprire i semi di *Opuntia*. Il passaggio a una continua e abbondante produzione di semi piccoli e morbidi in seguito al fenomeno climatico di El Niño nel 1983 ha offerto una fornitura alimentare appropriata agli ibridi e ai reincroci, dotati di becco di dimensioni intermedie. Dal 1983, la sopravvivenza di queste ultime due categorie è stata pari se non superiore a quella delle specie pure.

Queste scoperte dimostrano che durante la speciazione il comportamento appreso è di primaria importanza nella creazione di barriere riproduttive. Solo in un momento successivo le specie accumulano un cambiamento genetico tale che, se anche provassero ad accoppiarsi, sarebbero incapaci di generare una prole fertile e vitale. Quest'ultimo passo segna l'incontrovertibile completamento della speciazione. Molte, se non tutte, le popolazioni coesistenti dei fringuelli di Darwin non sono ancora giunte a questo stadio, sebbene di fatto si comportino come specie, rimanendo distinte anche a fronte di scambi genetici occasionali.

Nell'ultimo milione di anni o più le oscillazioni tra le condizioni glaciali e interglaciali alle latitudini temperate hanno causato l'innalzamento e l'abbassamento del livello dei mari. Nell'arcipelago delle Galapagos, piccole isole sono emerse e sono state sommerse. Le loro popolazioni di fringuelli possono aver rappresentato il punto di partenza per la forma-



Variazioni della popolazione di *Geospiza fortis* e dell'abbondanza di semi su *Daphne major* prima e dopo la siccità del 1977 (liberamente adattato da Grant, 1986).

zione di specie attraverso la selezione e l'ibridazione. Gli studi odierni sulle popolazioni di una piccola isola come *Daphne* possono fare luce su queste dinamiche e in particolare su come venga mantenuta la variabilità genetica quantitativa.

La variabilità genetica si perde attraverso la deriva e la selezione ed è rigenerata dalla mutazione. In linea di principio i tassi di perdita e di aumento potrebbero equivalersi, portando a un livello d'equilibrio mantenuto a lungo. All'inizio questo semplice schema appariva insufficiente a spiegare gli alti livelli di variabilità fenotipica, e presumibilmente genetica, nei caratteri quantitativi in molte popolazioni di fringuelli. Gli spostamenti di uccelli da un'isola a un'altra, che producono un alto tasso di scambio genico, sono una possibile risposta al problema, ma in tal caso ne generano un altro: perché, nonostante un flusso genico così sostenuto, le medie dei caratteri di varie popolazioni differiscono tanto?

Un'alternativa al flusso genico intraspecifico è il flusso genico tra le specie. Lunghi studi su *Daphne* e *Genovesa* hanno dimostrato che i rari eventi di ibridazione (<1%) e il successivo scambio genico attraverso i reincroci (fenomeno detto introgressione) accrescono la variabilità genetica, legando in

questo modo il destino evolutivo di una specie all'altra. L'interdipendenza fluttua in relazione ai cambiamenti di direzione dei reincroci; su *Daphne* per esempio si è passati da un flusso genico predominante da *G. scandens* a *G. fortis* a un flusso predominante in direzione opposta. L'introggressione non è stata bilanciata da una perdita di variabilità genetica attraverso una selezione direzionale oscillante; al contrario, negli ultimi vent'anni l'ingresso di nuovi alleli nella popolazione di *G. scandens* è aumentata e oggi la maggior parte degli individui mostra le tracce genetiche dei reincroci. Quindi, *G. fortis* e *G. scandens* al momento stanno convergendo sia dal punto di vista fenotipico sia da quello genetico ma sono tenuti separati dal canto. Questa straordinaria situazione si è creata grazie a un'alta sopravvivenza degli ibridi e dei reincroci e non attraverso un aumento delle ibridazioni.

Lo scambio di geni attraverso l'ibridazione ha implicazioni interessanti per la speciazione. Per esempio, implica una tensione dinamica tra specie ecologicamente differenziate derivate da un comune antenato. Questa situazione è alquanto diversa dalla consueta visione della speciazione come un costante incremento delle differenze tra le popolazioni che impedisce infine l'ibridazione.

### Quattro alternative

Gli eventi su *Daphne* illustrano come i fenomeni di divergenza possano essere capovolti in determinate condizioni ambientali. Il risultato, se il processo continua, è difficile da prevedere, ma si possono immaginare quattro alternative. Le specie possono rimanere distinte come sono ora, separate dalla diversità del canto. Possono finire per fondersi in un'unica popolazione bilingue e panmittica – in cui cioè ogni individuo può accoppiarsi a caso con qualsiasi altro di sesso opposto, senza preferenze – come risultato di un aumento della frequenza di ibridazione nelle successive generazioni, dovuta a una maggiore somiglianza morfologica. O ancora, il contesto ambientale potrebbe tornare alle condizioni precedenti nel 1983 e in tal caso lo scambio genico potrebbe diminuire, la fitness degli ibridi potrebbe calare e le due specie si separerebbero tornando alle rispettive caratteristiche morfologiche del 1973, quando abbiamo dato inizio alle ricerche.

Se l'ambiente cambia, una quarta possibilità è quella di una nuova traiettoria evolutiva condotta dalla selezione naturale e facilitata dall'ibridazione. Ibridazione e il reincrocio giocano un ruolo di facilitazione. Oltre ad accrescere la variabilità su cui possono agire gli agenti di selezione, l'ibridazione di specie con differenti allometrie (l'aumento di dimensioni di una parte del corpo in relazione al resto), come *G. fortis* e *G. scandens*, indebolisce la correlazione genetica

tra i diversi tratti, allentando i vincoli genetici alle nuove direzioni del cambiamento evolutivo.

A nostro parere questi effetti dell'ibridazione possono essere generalizzabili. Isole piccole e transitorie come Daphne, con sistemi ecologici unici, possono essere state teatro di fenomeni di introgressione che hanno facilitato nuove direzioni evolutive e hanno contribuito alla radiazione adattativa. È noto che l'ibridazione non è ristretta a Daphne e a Genovesa. In tutto l'arcipelago le specie sono spesso geneticamente più simili l'una all'altra sulla stessa isola che su isole differenti, e questo è indice di una diffusa ibridazione, seppure a basso livello, dato che le specie di una stessa isola possono ibridarsi mentre quelle su isole diverse non lo fanno. Può darsi che l'ibridazione vada avanti in modo episodico sin da quando la diversificazione adattativa dei fringuelli ancestrali ha dato luogo a due popolazioni che vivevano nello stesso ambiente. L'ibridazione può essere stata importante nelle prime fasi delle radiazioni adattative anche in altri organismi e in altri ambienti nel mondo.

Uno studio continuo, ripetuto ogni anno, può permettere di capire più a fondo le cause del cambiamento e di misurarlo con più precisione. Nel nostro caso, la continuità ci ha offerto indubbi benefici che non avremmo ottenuto con studi saltuari. Forse la scoperta più significativa è che gli effetti di lungo periodo di eventi rari ma severi possono avere conseguenze durature per l'ambiente e per gli organismi che lo sfruttano. Studi irregolari o di breve durata con ogni probabilità non sarebbero in grado di individuare questi eventi e interpretarne le conseguenze. Il migliore esempio è dato dall'evento critico che è stato il fenomeno El Niño nel 1982-83 su Daphne. Se avessimo interrotto gli studi prima di quell'anno avremmo potuto concludere erroneamente che le siccità selezionano invariabilmente corpi e becchi larghi, che gli ibridi non si riproducono e che l'isola non può sostenere altre specie (come *G. magnirostris*). Se avessimo iniziato dopo il 1983 saremmo rimasti all'oscuro delle origini dell'attuale processo di ibridazione e convergenza di *G. fortis* e *G. scandens*, non avremmo testimoniato la colonizzazione dei *G. magnirostris* e non avremmo ragione di credere che quest'ultimo non sia sempre stato un membro della comunità di fringuelli che si riproducono sull'isola.

Concludiamo sottolineando che il nostro studio, come altri studi di lunga durata, non è progredito con uno stabile accumulo di sapere lungo una

traiettoria lineare. Le aspettative iniziali erano condizionate dalle idee che ci eravamo fatti in base alla letteratura e, com'è quasi inevitabile, abbiamo incontrato sorprese durante il percorso. El Niño e le siccità si sono dimostrati fenomeni molto più intensi di quello che potevamo aspettarci e il cambiamento evolutivo molto più rapido delle previsioni. Ci siamo resi conto gradualmente dell'importanza del canto e dell'interazione fra l'evoluzione genetica e quella culturale, di un cambiamento nel destino degli ibridi e delle sue implicazioni per la speciazione, del fatto che i cambiamenti della vegetazione provocati dai mutamenti climatici potevano avere – accanto alle ovvie conseguenze ecologiche – anche conseguenze evolutive, e del fatto che un capovolgimento climatico non comporta uno stravolgimento delle caratteristiche della vegetazione perché vi è un'inerzia nel sistema. La scala temporale rilevante per l'analisi dei fenomeni si è spostata dall'anno al decennio. Alcune osservazioni, come il successo dell'inincrocio in *G. magnirostris*, ci hanno costretto a ripensare la teoria. Infine, non avevamo alcuna base per supporre che al termine dello studio le popolazioni non sarebbero state, da un punto di vista fenotipico e genetico, com'erano all'inizio. Le conseguenze di quest'ultimo risultato sono ancora in fase di verifica.

Queste scoperte sono state rese possibili dalla protezione e conservazione dello speciale biota delle Galapagos a opera del Galapagos National Parks Service. Questi sforzi, cui a volte si sono opposti con forza gli interessi commerciali, sono stati sostenuti dalla Charles Darwin Foundation e dalla Charles Darwin Research Station sull'isola di Santa Cruz, e da organizzazioni di fund-raising tra cui la Charles Darwin Foundation Inc. e Friends of Galapagos in Svizzera, Gran Bretagna e in altri paesi europei. L'ulteriore approfondimento delle conoscenze sui processi evolutivi nell'arcipelago delle Galapagos, negli ambienti marino e terrestre, dipenderà in modo cruciale dalla continuità di questa campagna per la conservazione. Con il suo riconoscimento dell'importanza della ricerca sulla biologia delle popolazioni dei fringuelli di Darwin, la Commissione per il Premio Balzan incoraggerà quest'attività e, noi ci auguriamo, stimolerà iniziative analoghe per una più ampia conservazione dei sistemi naturali nel mondo. Siamo infinitamente grati per questo.

---

Peter R. Grant, B. Rosemary Grant, Princeton University, New Jersey

#### Ringraziamenti

A Peter e Rosemary Grant è stato assegnato il Premio Fondazione Internazionale Balzan 2005 per le loro ricerche sui fringuelli di Darwin. Ringraziamo la Fondazione che ci ha concesso l'uso di questo testo che verrà pubblicato in "Premi Balzan 2005. Laudationes, discorsi, saggi", Libri Scheiwiller, Milano.