

<i>Bollettino della Società Paleontologica Italiana</i>	24 (2-3)	1985	191-193	—	Modena, Settembre 1986
---	----------	------	---------	---	------------------------

Effetto arcipelago: un esempio nelle faune fossili del Gargano

Claudio DE GIULI

Federico MASINI

Danilo TORRE

Dipartimento di Scienze della Terra
Università di Firenze

ABSTRACT — [Archipelago effect: an example from the fossil mammals of the Gargano, Italy] — *Some hypotheses on island endemism are considered and it is shown how the existence of an archipelago widely influences island communities. The study of the fossil mammals from the « terra rossa » fissures of the Gargano peninsula suggests that during Neogene times the area was part of an archipelago. Detailed analysis shows the development of different evolutive patterns in the Gargano paleo-island during the documented time span. These patterns can be explained considering interactions of the faunal exchange among different island and the geographic and climatic evolution of the area. A major conclusion is that variations in size or morphology alone cannot be used as chronologic tools if the existence of an archipelago is suspected and the documentation is scattered or poor.*

1. Gli enedemismi insulari hanno attratto l'attenzione dei naturalisti fin dalle prime esplorazioni geografiche condotte con criteri scientifici durante l'800. Gli studi sulle faune delle Galapagos furono fondamentali per lo sviluppo della teoria dell'evoluzione di Darwin, così come le ricerche sulle isole delle Indie Orientali portarono Wallace a formulare un'analoga ipotesi evoluzionista. Ancora intorno alla metà del '900 nuovi studi sulle faune delle Indie Orientali condotti da Mayr (1942, 1963) furono essenziali a questo Autore per elaborare l'ipotesi della speciazione geografica.

I fenomeni di endemismo non sono ovviamente limitati alle isole vere e proprie: essi si verificano in tutti i casi nei quali una comunità si trova in qualche modo ad essere isolata.

È interessante a questo proposito l'esempio delle flore e delle faune (farfalle, ma anche rettili e uccelli) che danno luogo ad aree di endemismo all'interno della foresta tropicale dell'Amazzonia (Brown & Gibson, 1983). La spiegazione più ragionevole di questo fenomeno è data dalla frammentazione della foresta tropicale durante le fasi più fredde o aride del Pleistocene. Durante queste fasi si ebbe verosimilmente la formazione di vere e proprie oasi-isola nelle quali flora e faune si modificarono producendo endemismi a livello sottospecifico e specifico. Alla nuova espansione della foresta le oasi-isole sono state riassorbite, ma molte delle differenze si sono mantenute determinando un aumento del grado di diversità biologica del sistema.

Gli studi sulla biogeografia e l'ecologia delle isole svolti dall'inizio degli anni '60, hanno prodotto modelli generali d'interpretazione dei fenomeni di endemismo. Questi modelli sono classificabili in due gruppi: quelli relativi alle influenze dell'insularità sulla struttura delle comunità biologiche e quelli riguardanti le cause delle modificazioni morfologiche dei singoli taxa, in particolare i fenomeni ricorrenti di gigantismo e nanismo.

Nel primo gruppo va segnalato il lavoro di Mc Arthur & Wilson, 1963, dove viene messo in evidenza che: a) il numero

delle specie presenti cresce con l'aumento dell'area delle isole; b) il numero delle specie diminuisce con l'aumento della distanza dal continente o da altra sorgente di immigrazioni; c) l'associazione delle specie si rinnova continuamente a causa di ricorrenti colonizzazioni ed estinzioni, ma il numero delle specie rimane all'incirca costante. In questo modello il tasso di colonizzazione è influenzato dalla distanza, mentre quello delle estinzioni dalle dimensioni dell'isola. Brown & Brown, 1977, hanno corretto il modello di Mc Arthur & Wilson, in modo che tenesse conto dell'influenza della distanza anche sul tasso di estinzione. Infatti, quanto più un'isola è vicina all'area di origine di una specie, tanto più nuove immigrazioni possono impedire l'estinzione della specie stessa.

In questo modello viene introdotta la variabile area che tuttavia non può essere assunta come fattore primario agente sulla regolazione della struttura delle comunità biologiche. In realtà essa opera in quanto influisce su quei fattori, come varietà e disponibilità delle risorse, pressione della predazione e competizione interspecifica, che direttamente influenzano le comunità stesse.

Nel secondo gruppo di modelli meritano di essere ricordati, fra i più recenti, quelli di Heaney, 1978, Case, 1978, Lawlor, 1981. Heaney presenta un modello in cui la variazione della taglia di una specie, messa in relazione con le differenti aree da essa occupate, disegna una curva di tipo parabolico quando tutte le isole hanno clima equivalente, nessun scambio genetico fra loro e nessuna pressione selettiva particolare. I fattori principali che determinano l'andamento della curva, sono la competizione interspecifica, la disponibilità delle risorse e la pressione predatoria. La posizione dell'apice della curva (massima taglia) rispetto ai valori della superficie dell'isola varia da specie a specie e, spesso, essa si trova ad uno degli estremi dell'intervallo di variazione delle aree per cui un solo lato della curva si rende evidente.

Case attribuisce l'aumento della taglia degli organismi all'incremento della disponibilità delle risorse per individuo,

quando la popolazione è in condizioni di equilibrio (costanza numerica). L'Autore presume che, per mantenere alto il rapporto « risorse disponibili / domanda consumatori » nella situazione di equilibrio, sia necessario che le specie abbiano un comportamento territoriale. Le eccezioni vengono da Case spiegate con una serie di ipotesi subordinate: predazione selettiva, limitazione per fattori fisici e/o biologici (diametro massimo possibile delle gallerie per animali scavatori, ottimizzazione della taglia per una più efficiente predazione).

Lawlor riprende il modello di Case, ma ritiene che un marcato comportamento territoriale non sia sufficiente a mantenere un alto rapporto risorse-richiesta. Egli afferma che uno dei fattori principali che influenzano la taglia sia costituito dal tipo di distribuzione delle risorse. Discontinuità nella distribuzione e periodicità delle risorse inducono, nelle isole, una diminuzione della taglia.

Comune a tutte le ipotesi è l'importanza del rapporto risorsa/domanda. Alcuni ricercatori hanno ipotizzato che in assenza di competitori la taglia aumenti per allargare lo spettro delle risorse sfruttabili.

Ricordiamo inoltre che esiste un valore minimo di accumulo di grassi necessario alla possibilità di gravidanza delle femmine. In condizione di abbondanza di risorse, gli individui più grandi dovrebbero quindi aumentare la loro fertilità pareggiando quella degli individui di taglia minore; per questo motivo e per la maggiore competitività degli individui più grossi, la taglia media tenderebbe a spostarsi verso maggiori dimensioni. In condizioni di carenza di cibo, al contrario, gli individui piccoli risulterebbero più fertili e godrebbero quindi di una maggiore probabilità di sopravvivenza.

Abbiamo presentato in modo molto sintetico, e certamente parziale, alcune delle ipotesi più interessanti per mostrare come questa materia sia tutt'ora argomento di discussione e non abbia ancora raggiunto uno stadio di maturazione soddisfacente.

I modelli esposti rappresentano delle semplificazioni estreme e talvolta delle vere e proprie astrazioni, e sono quindi insufficienti a spiegare la complessità dei casi reali. La composizione di una associazione non è solo conseguenza delle condizioni presenti ad un determinato momento in una data isola, ma anche frutto della storia di quell'area.

Una situazione che ha grande influenza sulla struttura di una comunità insulare è data dalla esistenza di un arcipelago, dove, a partire da colonizzatori provenienti dall'area continentale si innescano radiazioni speciative per l'effetto della molteplicità degli isolamenti. La possibilità di migrazioni tra isola e isola porta sovente forme affini (specie sorelle) ad occupare una stessa area e quindi a competere per lo sfruttamento delle risorse; ciò provoca divergenza di adattamenti e differenziazioni di taglia. Un esempio classico di questo fenomeno è dato dai Drepanidi della Hawaii e dai fringuelli delle Galapagos descritti da Amadon, 1947, e Lack, 1947.

2. Esempi di endemismo insulare fossile sono numerosi nell'area mediterranea, tuttavia rarissimi sono i riferimenti a speciazioni con formazione di specie sorelle distinte essenzialmente per taglia. Un caso particolarmente fortunato è quello costituito dalle faune presenti nei riempimenti a terre rosse delle fessure carsiche del Gargano. La documentazione paleontologica è particolarmente ricca e consente di seguire in dettaglio la storia delle associazioni per un intervallo di tempo geologicamente significativo. Questo permette di apprezzare lo sviluppo di fenomeni biologici che altrove non sono osservabili per l'eccessiva parzialità delle informazioni, e fa del Gargano un caso emblematico per lo studio dei fenomeni connessi con la condizione di arcipelago (De Giuli & Torre, 1984).

Il Gargano appartiene alla provincia geologica Apulo-Dalmatica che durante tutto il Neogene fu probabilmente caratte-

rizzata da un insieme di terre variamente emerse. L'area sollevata subì una progressiva frammentazione con successive invasioni marine dal Miocene Inferiore al Pleistocene Inferiore. Un periodo di estese regressioni si ebbe tuttavia durante il Messiniano e l'inizio del Pliocene, almeno nell'attuale area adriatica (De Giuli *et al.* in press).

I mammiferi fossili delle terre rosse sono rappresentati principalmente da taxa con affinità miocenica ma l'età dei depositi deve essere attribuita al Pliocene in base alla presenza di *Apodemus* e a dati geologici locali. La fauna nel suo complesso si presenta altamente endemizzata fin dalle fessure più antiche campionate e mostra chiaramente che le connessioni delle terre Apulo-Dalmatiche con le vicine masse continentali dovettero essere discontinue nello spazio e nel tempo. L'esistenza per lunghi intervalli di tempo di un arcipelago è ragionevolmente dimostrata da radiazioni speciative che presuppongono una distribuzione frammentata delle popolazioni originarie. Infatti nelle fessure si incontrano forme appartenenti a pochi gruppi tassonomici superiori ma raramente in ogni singola fessura questi gruppi sono rappresentati da una singola specie; anzi la regola è che o l'uno o l'altro sia rappresentato da almeno due specie sorelle. Per esempio l'insettivoro gigante *Deinogalerix* è rappresentato in totale da 5 forme di cui almeno due si trovano assieme in molte fessure. Un comportamento analogo si riscontra per i cervoidi del genere *Hoplitomeryx* e per il *Prolagus*, ma l'esempio più clamoroso per ricchezza di documentazione e immediatezza di lettura è dato da *Microtia*, genere di muride endemico che probabilmente trae origine da un colonizzatore fine miocenico.

3. I più antichi resti fossili noti di questo genere presentano una trasformazione morfologica già molto marcata rispetto a tutti i muridi continentali conosciuti, con una forte convergenza verso le strutture dentarie tipiche delle microtine. Nell'arco di tempo rappresentato dalle fessure la storia di *Microtia* può essere suddivisa in quattro fasi.

Nella fase più antica troviamo due, forse tre, specie già presenti nell'area ma in competizione fra loro come suggerisce la tendenza a scomparire delle forme più piccole a vantaggio delle forme di taglia più grande e con dentatura più evoluta (maggior numero di creste nel primo molare inferiore e nel terzo molare superiore).

A questa fase ne segue un'altra durante la quale nell'area è presente essenzialmente una sola specie che va evolvendosi con un graduale aumento della taglia e della complessità della dentatura (aumento dell'ipsodontia e delle creste del primo molare inferiore e del terzo molare superiore). Nei campioni si continuano a trovare rarissimi rappresentanti di una specie più piccola che si possono interpretare come testimoni di una stentata sopravvivenza delle forme piccole della prima fase o di un continuo arrivo di individui da popolazioni che vivevano in terre vicine.

Nella terza fase si assiste alla comparsa di due nuove specie una di piccola taglia ed una di taglia molto grande che si affiancano a quella « residente ». Il grado di evoluzione della dentatura di questi due nuovi arrivati ci fa escludere la possibilità che essi siano derivati direttamente dalla forma indigena; anche la derivazione della specie di taglia minore dalle forme residuali presenti nella fase precedente può essere esclusa in quanto esiste un deciso salto morfologico nella dentatura di queste due specie. L'ipotesi più accettabile è che le due nuove specie rappresentino due immigrati provenienti da isole diverse dell'arcipelago Apulo-Dalmatico. Le condizioni ambientali in questa fase sono tali da sostenere la coabitazione di queste tre specie sorelle. La linea indigena di taglia intermedia prosegue l'evoluzione della sua dentatura e contemporaneamente, dopo un breve periodo in cui non sembrano disturbarsi, si verificano

variazioni correlate di taglia fra le tre specie, che suggeriscono un processo di coadattamento dovuto probabilmente a competizione per le risorse alimentari. Il sistema costituito dalle tre *Microtia* può aver subito interazioni anche da parte di *Prolagus* che occupava la stessa zona adattativa e che mostra, fin dall'inizio di questa fase, un deciso aumento di taglia.

Nell'ultima fase diventa dominante la sola *Microtia* piccola ed è possibile che le altre due specie sorelle siano del tutto scomparse. Ciò dimostrerebbe l'inizio di una situazione ambientale fortemente critica.

Le deduzioni sulle condizioni ambientali durante le quattro fasi sono suffragate anche dalle variazioni del grado di diversificazione delle associazioni. Merita osservare che nelle varie linee filetiche di *Microtia* la dentatura ha subito trasformazioni parallele, sebbene con velocità diversa, mostrando una chiara canalizzazione del processo evolutivo.

In conclusione lo studio dei mammiferi fossili presenti nei riempimenti a terre rosse delle fessure carsiche del Gargano rivela che, durante il Neogene ed in particolare il Pliocene, il Gargano faceva parte di un arcipelago. Infatti si osservano i seguenti fenomeni:

- 1) radiazioni speciative a partire da pochi taxa originari;
- 2) la presenza in uno stesso luogo e nello stesso momento di specie sorelle che, per lo stesso tipo di adattamento ma diverso grado di evoluzione, devono essersi differenziate in aree separate;
- 3) lo sviluppo di fenomeni di divergenza adattativa correlata alla copresenza di specie strettamente affini.

L'abbondanza delle testimonianze consente di verificare che, durante l'intervallo di tempo documentato, nella paleoisola del Gargano si ebbe una molteplicità di situazioni imputabili alle interferenze prodotte sulle associazioni locali dagli scambi faunistici con le altre isole dell'arcipelago, dalle variazioni geografiche e dall'evoluzione climatica dell'area. Tutto ciò dimostra come sia difficile costruire una cronologia se non si hanno dati sufficienti a dare una visione relativamente dettagliata della successione dei fatti. Informazioni solo parziali su differenze di taglia, o comunque su differenti gradi di evoluzione, tra forme derivate da uno stesso colonizzatore, non permettono, in una situazione di arcipelago, di formulare ipotesi cronologiche con un accettabile grado di affidabilità.

OPERE CITATE

- AMADON, D., 1947, Ecology and evolution of some Hawaiian birds: *Evolution*, v. 1, pp. 63-68,
- BROWN, J.H. & GIBSON, A.G., 1983, *Biogeography*: pp. 1-643, C.V. Mosby Comp., St. Louis-Toronto-London.
- , & KODRIC-BROWN, 1977, Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction: *Ecology*, v. 58, pp. 445-449.
- CASE, T.J., 1978, A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates: *Ecology*, v. 59, pp. 1-18.
- DE GIULI, C., MASINI, F., TORRE, D. & VALLERI, G., in stampa, Mammal migration events in emerged areas of the Apulian platform during the Neogene: *Giornale di Geologia*, Bologna.
- , & TORRE, D., 1984, Species interrelationships and evolution in the Pliocene endemic faunas of Apricena (Gargano Peninsula, Italy): *Geobios*, Mem. Spec. 8, pp. 379-383, Lyon.
- HEANEY, L.R., 1978, Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (*Callosciurus prevosti*) of Southeast Asia: *Evolution*, v. 32, pp. 29-44.
- LACK, D., 1947, *Darwin's finches*: Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- LAWLOR, T.E., 1982, The evolution of body size in mammals: evidence from insular populations in Mexico: *Am. Nat.*, v. 119, pp. 54-72.
- MAYR, E., 1942, *Systematics and the origin of species*: Columbia Univ. Press, New York.
- , 1963, *Animal species and Evolution*: Harvard Univ. Press, Cambridge Mass..
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1963, An equilibrium theory of insular zoogeography: *Evolution*, v. 17, pp. 373-387.

(manoscritto ricevuto il 15 marzo 1985)

C. DE GIULI, F. MASINI & D. TORRE

Dipartimento di Scienze della Terra
Via G. La Pira 4, 50121 Firenze - Italia

