

# Genetica della Conservazione

Lezione 6

Tassonomia

Roberto Persentili  
Università di Urbino "Carlo Bo"

# A che serve la tassonomia?

Definire accuratamente la posizione tassonomica di una popolazione permette di stabilire se essa è davvero in pericolo, e quanto. La tassonomia inoltre permette di definire le unità di gestione all'interno della specie. In questo modo si evita che specie non considerate tali si estinguano, o che si dia protezione a specie e popolazioni che di fatto non sono tassonomicamente diverse da altre non in pericolo. **Le ambiguità tassonomiche sono prevalentemente dovute a carenza di dati sulla popolazione in esame!**

# Il caso del *Peripatus*

Gli onicofori del genere *Peripatus* sono considerati dei fossili viventi perché sono morfologicamente immutati da circa 570 milioni di anni. Su base morfologica, in Australia nel 1985 vennero descritte 7 specie. In seguito ad analisi di allozimi e microsattelliti, ora il numero di specie chiaramente differenziate è superiore a 100!



# Un esempio opposto

La pantera della Florida (a sinistra) era considerata in pericolo. Tuttavia i dati genetici dimostrano che non c'è una differenza significativa tra le 8 sottospecie morfologicamente riconosciute di puma del Nord America (tra cui la pantera della Florida).



La maggior parte delle specie classificate sono state storicamente identificate in base a caratteristiche morfologiche. Tuttavia queste possono avere scarsa o nessuna relazione con la genetica e l'evoluzione. Ad esempio nel caso del *Peripatus* abbiamo a che fare con **specie criptiche** (o gemelle), mentre Masai e Cinesi (ma anche Alano e Chihuahua) sono chiaramente la stessa specie!



# Definizione di specie



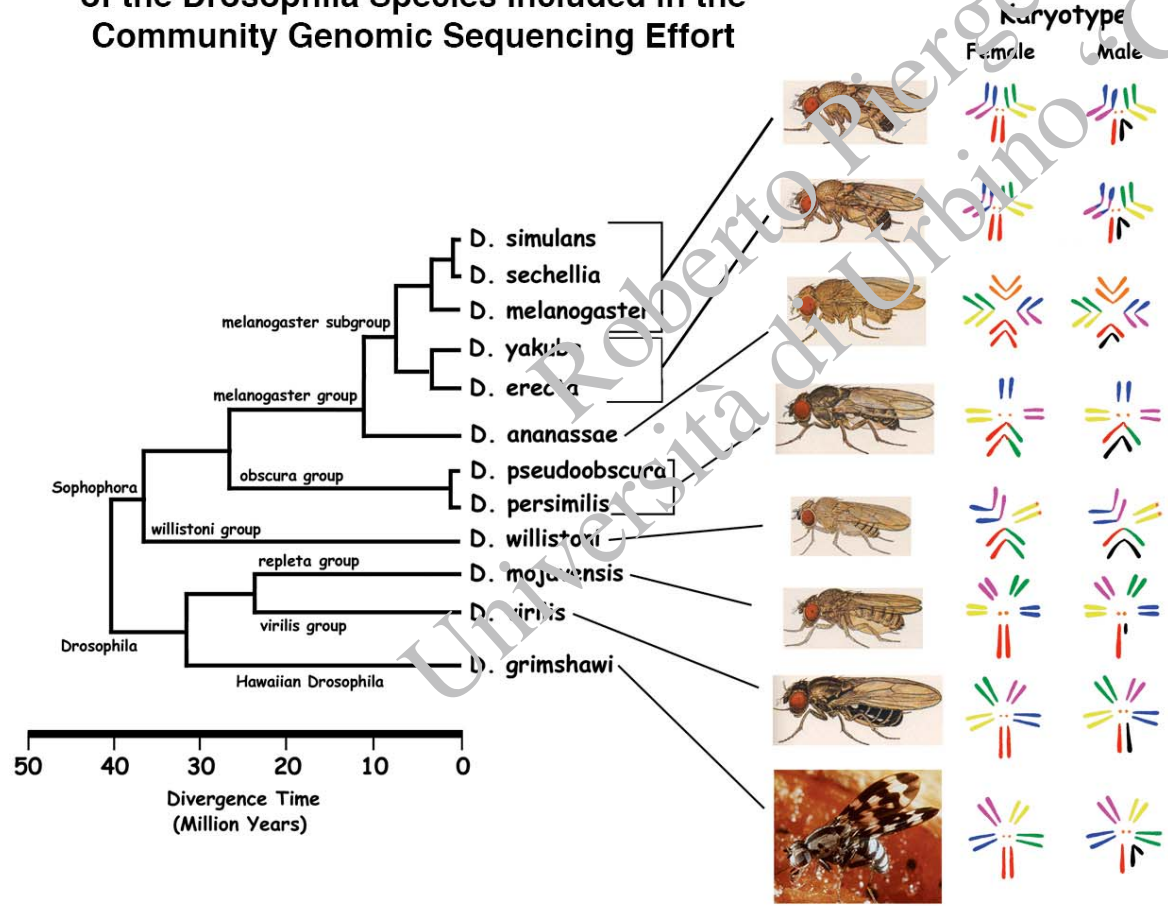
*Muntiacus reevesi* (Cina) e *Muntiacus muntjak* (India) sono morfologicamente molto simili, ma l'analisi del cariotipo rivela che il primo ha 46 cromosomi, il secondo solo 6 nelle femmine e 7 nei maschi, dimostrando che sono chiaramente due specie distinte. Probabilmente la seconda specie ha accumulato una serie di fusioni e riarrangiamenti cromosomici che hanno portato all'isolamento riproduttivo.

## Un esempio di specie criptiche



# Riarrangiamenti cromosomici ed evoluzione

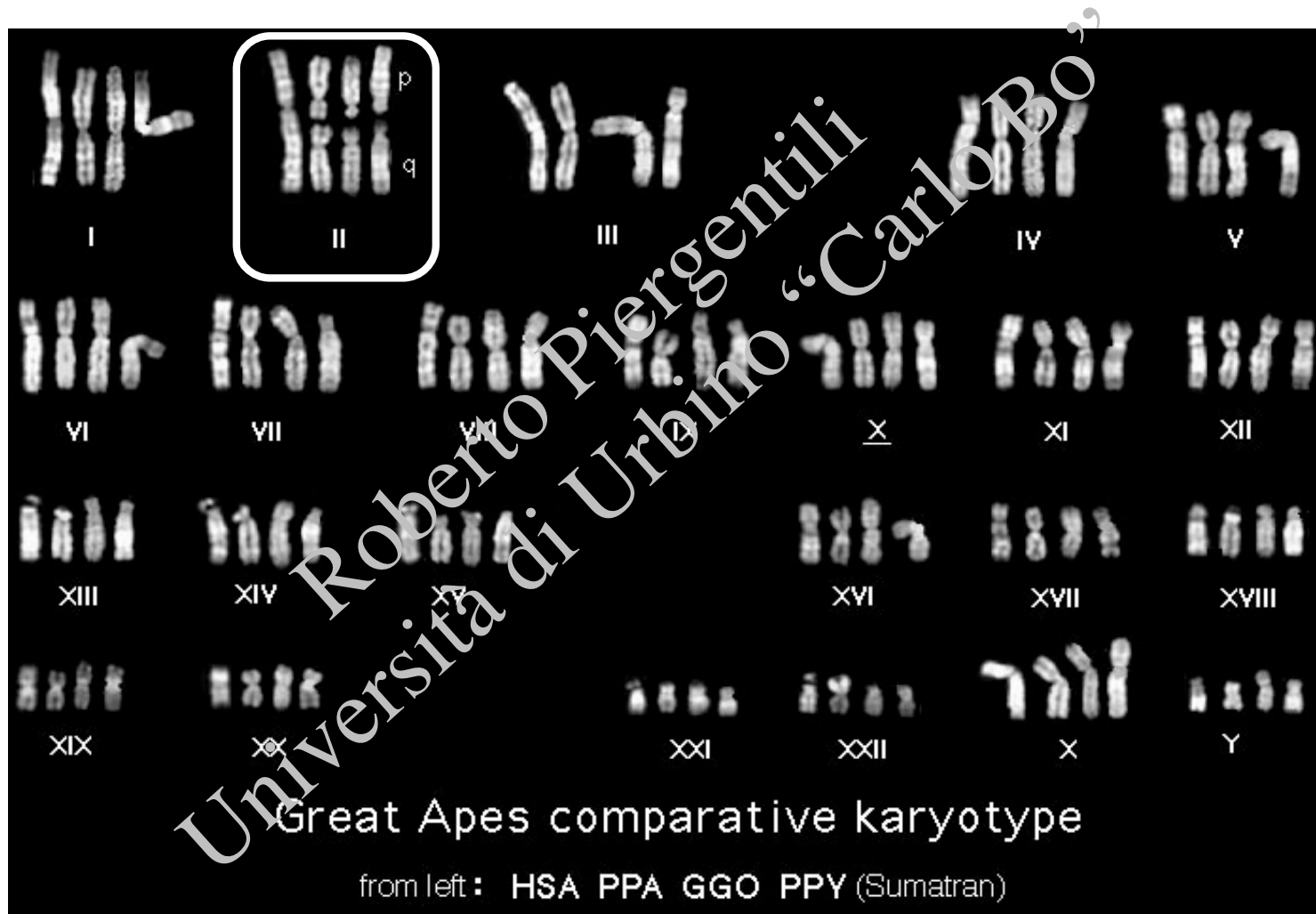
Syntenic Relationships of the Chromosomal Arms of the *Drosophila* Species Included in the Community Genomic Sequencing Effort



Muller Element Correspondence

	A	B	C	D	E	F
X	2L	2R	3L	3R	4	
X	2L B/C*	2R C/B*	3L	3R	4	
XLXR	3R	3L	2R	2L	4L4R	
XL A***	4	3	XR D/A**	2	5	
XL	2R	2L	XR	3 F/E***		
X	3	5	4	2	6	
X	4	5	3	2	6	
X	3	2	5	4	6	

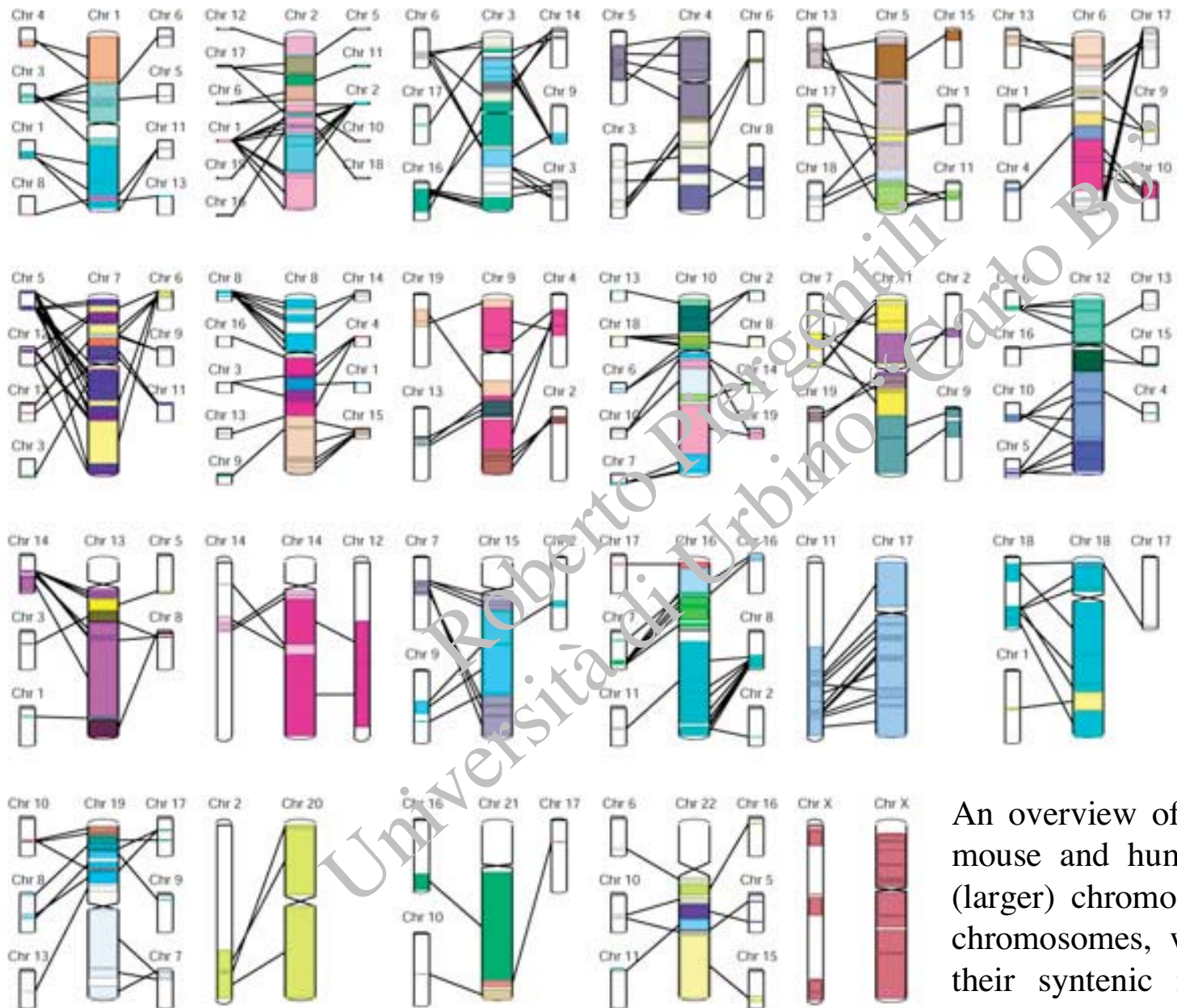
# Cariotipi di primati a confronto



**Legenda:** HSA=*Homo sapiens* (uomo); PPA=*Pan paniscus* (scimpanzè bonobo); GGO=*Gorilla gorilla*; PPY=*Pongo pygmaeus* (orangutan).



# Sintenia uomo-topo



An overview of the synteny between mouse and human (...). The central (larger) chromosomes are the human chromosomes, which are flanked by their syntenic mouse chromosomes. Lewis et al. Genome Biology 2002

# Definizione morfologica di specie

Al momento esistono almeno 22 definizioni diverse di specie che prendono in considerazione vari aspetti dell'organismo in esame. La specie morfologica è basata su caratteri morfologici. Viene generalmente usata per le specie attuali e per quelle fossili. Il dimorfismo sessuale unito a variabilità morfologica, ad esempio, possono apparentemente accomunare esternamente organismi appartenenti a specie totalmente differenti. Tipico è il caso di maschi di dimensioni ridotte di alcuni coleotteri che tendono a rassomigliare a femmine di specie differenti.



*Lucanus sp.* in alto a destra due femmine.

# L'omologia

La classificazione dei viventi si basa essenzialmente sulle somiglianze sia a livello di struttura del corpo, sia di sviluppo embrionale, sia (più recentemente) di sequenze di DNA e proteine (evoluzione molecolare). Può accadere che una struttura ancestrale, derivata dallo stesso gruppo di cellule a livello embrionale, si sia evoluta successivamente per compiere funzioni diverse e che quindi abbia assunto anche forme nuove per poter fare ciò. In questo caso si parla di **organi omologhi**. Nelle piante ad esempio sono omologhe tra loro le foglie, i viticci e le spine, tutte derivanti dalla stessa struttura embrionale ma specializzatesi successivamente per poter svolgere funzioni diverse (rispettivamente fotosintesi, sostegno e difesa). Stessa cosa negli animali, dove sono omologhi ad esempio l'ala dell'uccello, la zampa del cavallo, la pinna della balena (un mammifero, non un pesce) e il braccio dell'uomo: l'analisi delle ossa componenti e la loro posizione relativa, accoppiata al loro comune sviluppo embrionale, ne forniscono la prova certa.

# Definizione biologica di specie

La definizione più *autorevole* è quella biologica. **Una specie è un gruppo di individui realmente o potenzialmente interfecondi, capaci di produrre prole illimitatamente interfeconda, e che è riproduttivamente isolato da tutti gli altri gruppi (Dobzhansky e Mayr). Questa definizione si adatta quasi sempre bene agli animali.**

# Limiti della definizione biologica di specie

È inapplicabile con gli organismi a riproduzione asessuata (per esempio le piante che si propagano per via vegetativa)

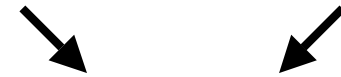
Presenta alcune falle nel caso dei vegetali che si autofecondano

È inadeguato per quelle popolazioni che praticano abitualmente inincrocio

È confuso per le specie che possono ibridarsi parzialmente

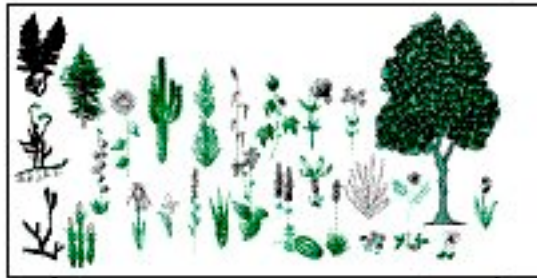
Ha poca rilevanza per le specie fossili

# Applicazione del concetto biologico di specie



Cavallo ed asino NON sono la stessa specie perché sia il mulo (foto grande, prodotto dall'incrocio fra un asino ed una cavalla) che il bardotto (il reciproco) sono sterili.





**Kingdom: Plantae**  
**Plant Kingdom**



**Division:**  
**Anthophyta**  
**Flowering Plants**



**Class:**  
**Liliopsida**  
**Monocots**



**Order:**  
**Liliales**



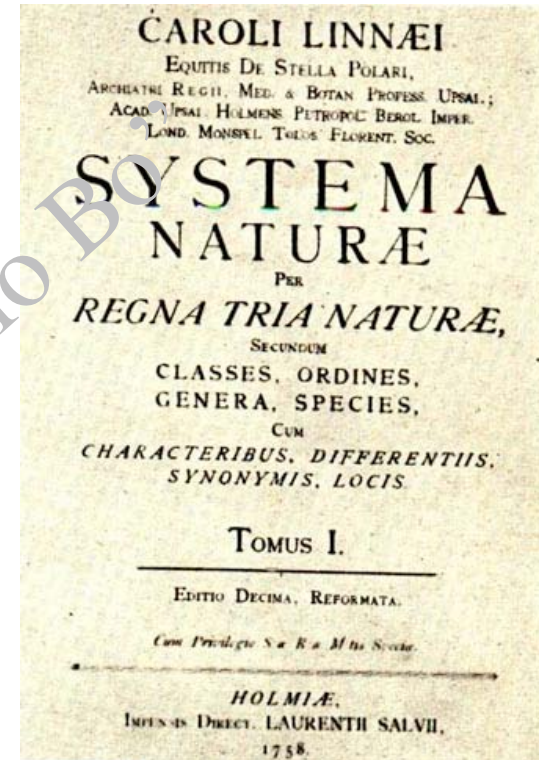
**Family:**  
**Liliaceae**  
**Lily Family**



**Genus:**  
**Lilium**  
**Lilies**



**Species**  
**Lilium Superbum L.**  
**Turk's Cap Lily**



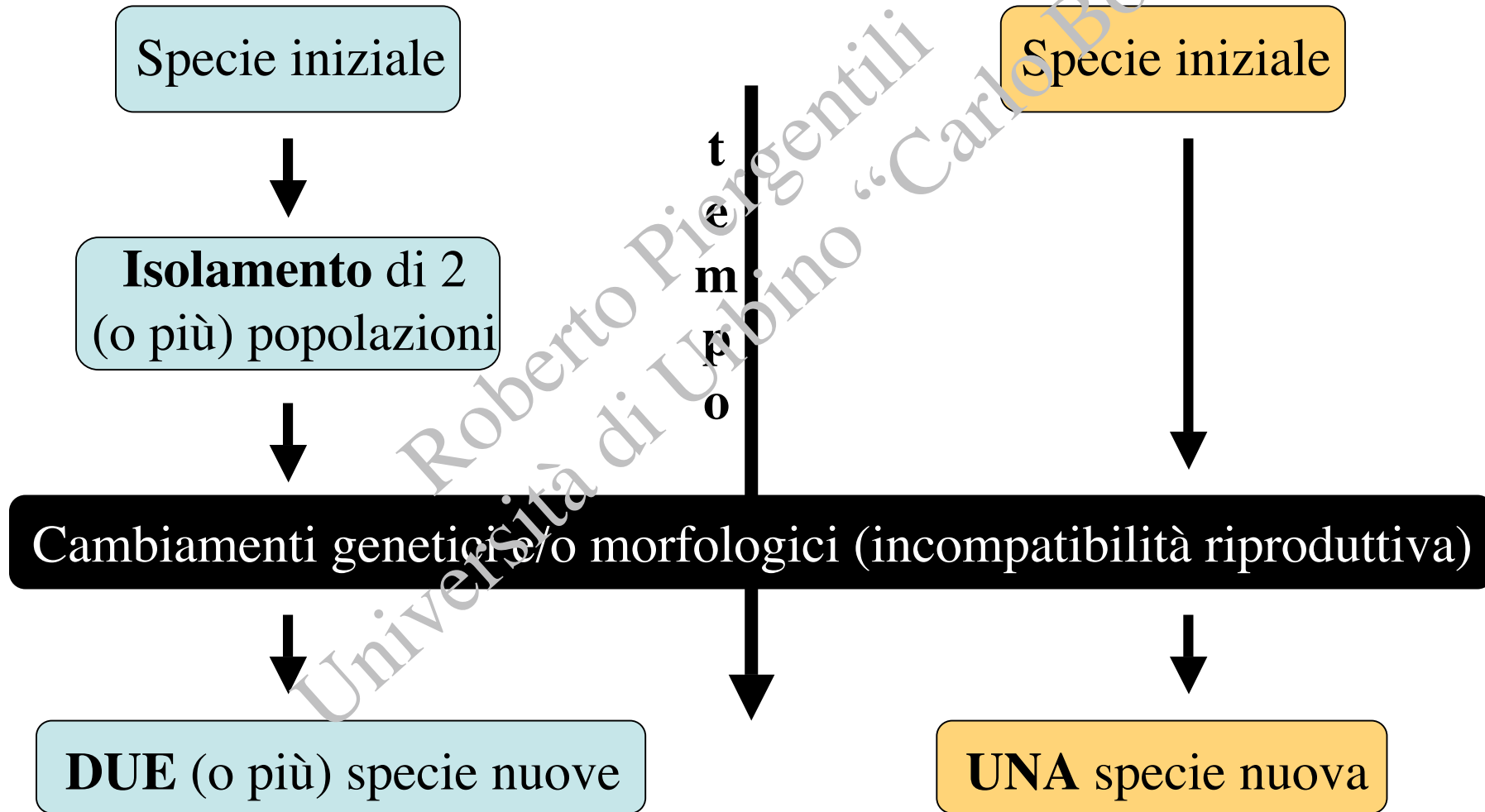
La classificazione  
dei viventi

# Il concetto di *sottospecie*

La sottospecie è un gruppo di popolazioni di una specie che condividono con le altre popolazioni della stessa specie lo stesso habitat e la stessa area geografica. Sono facilmente distinguibili per uno o molti caratteri morfologici determinati geneticamente ma di norma non sono isolate riproduttivamente dalle altre (anche se ci può essere una riduzione della vitalità o della fitness degli ibridi). Alcuni le considerano popolazioni *a metà strada* nel processo evolutivo di divergenza che porta alla completa speciazione.



# Come nasce una specie?



# La speciazione allopatrica

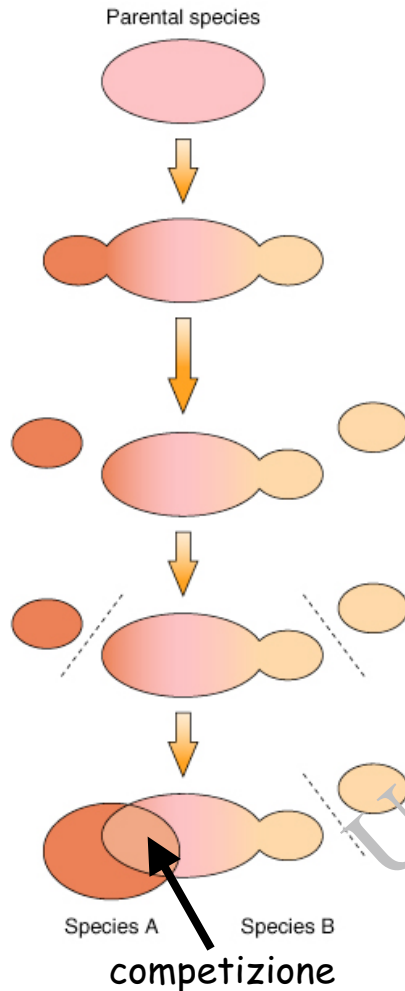
La *speciazione geografica* o *allopatrica* si attua quando incidentalmente un esiguo numero di individui di una data popolazione viene a trovarsi **isolato a causa di una qualche barriera**: pochi semi trasportati accidentalmente in un territorio isolato (per esempio su un'isola), un gruppetto di animali che si trova improvvisamente separato dalla popolazione madre da una grossa frana, ecc. Il *pool* genico della popolazione fondatrice già inizialmente sarà diversificato per motivi stocastici. Le nuove condizioni ambientali favoriranno per selezione ulteriori cambiamenti genetici, per cui, se l'isolamento permane per un periodo sufficientemente lungo, la specie neoformata non sarà più in grado di incrociarsi con la popolazione a cui un tempo apparteneva, anche se rientrasse in contatto con questa.

# La speciazione simpatica

La *speciazione simpatica* è un processo veloce di diversificazione. Si realizza, a differenza di quanto accade nel caso della speciazione allopatrica, quando una nuova specie sorge **nello stesso luogo di residenza** di quella genitrice. Anche la **speciazione per poliploidia** è un processo simpatico perché la nuova forma poliploide scaturisce sotto forma di alcuni individui, nel corso di una sola generazione, a partire da individui diploidi. Il più documentato e meglio teorizzato processo di speciazione simpatica non-poliploide è quello basato sulle cosiddette *razze legate all'ospite*, fasi intermedie costituite da insetti che si nutrono di piante. (...) Quando l'evoluzione del nuovo ceppo progredisce a tal punto da far sì che essa si stabilisca saldamente sull'ospite di adozione, ma non tanto da isolarlo riproduttivamente, siamo di fronte a una razza legata all'ospite che diverrà specie vera e propria solo se si differenzierà ulteriormente fino a impedire ogni possibilità di incrocio.

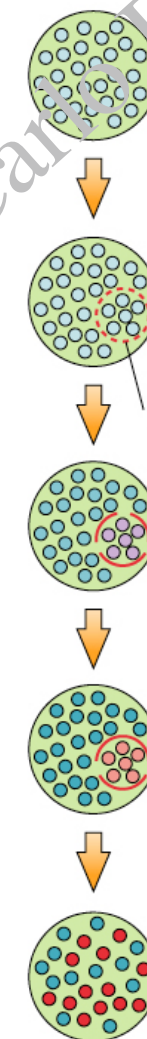
# Confronto tra le due speciazioni

Allopatric Speciation Model



- 1 A single population or group of similar populations exists in a homogeneous environment.
- 2 The environment becomes partly diversified in physical or biotic factors, or new populations are built up from migrants into new environments. The populations become genetically diversified, giving rise to races with different ecological requirements but which nevertheless can still exchange genes at their boundaries. No reproductive isolating mechanisms have developed.
- 3 Further differentiation and migration produce geographic isolation of some subpopulations.
- 4 Some subpopulations acquire enough genetic differences to be reproductively isolated from the original population and from each other.
- 5 Further changes in the environment permit some of the newly evolved species to reenter the area still occupied by the original population. Because of past differentiation, the two species exploit the environment in different ways and are prevented from merging by the barriers of reproductive isolation. Natural selection against the formation of hybrids reinforces the isolating mechanisms and favors further differentiation in the ways the two species exploit their environment.

Model of Sympatric Speciation

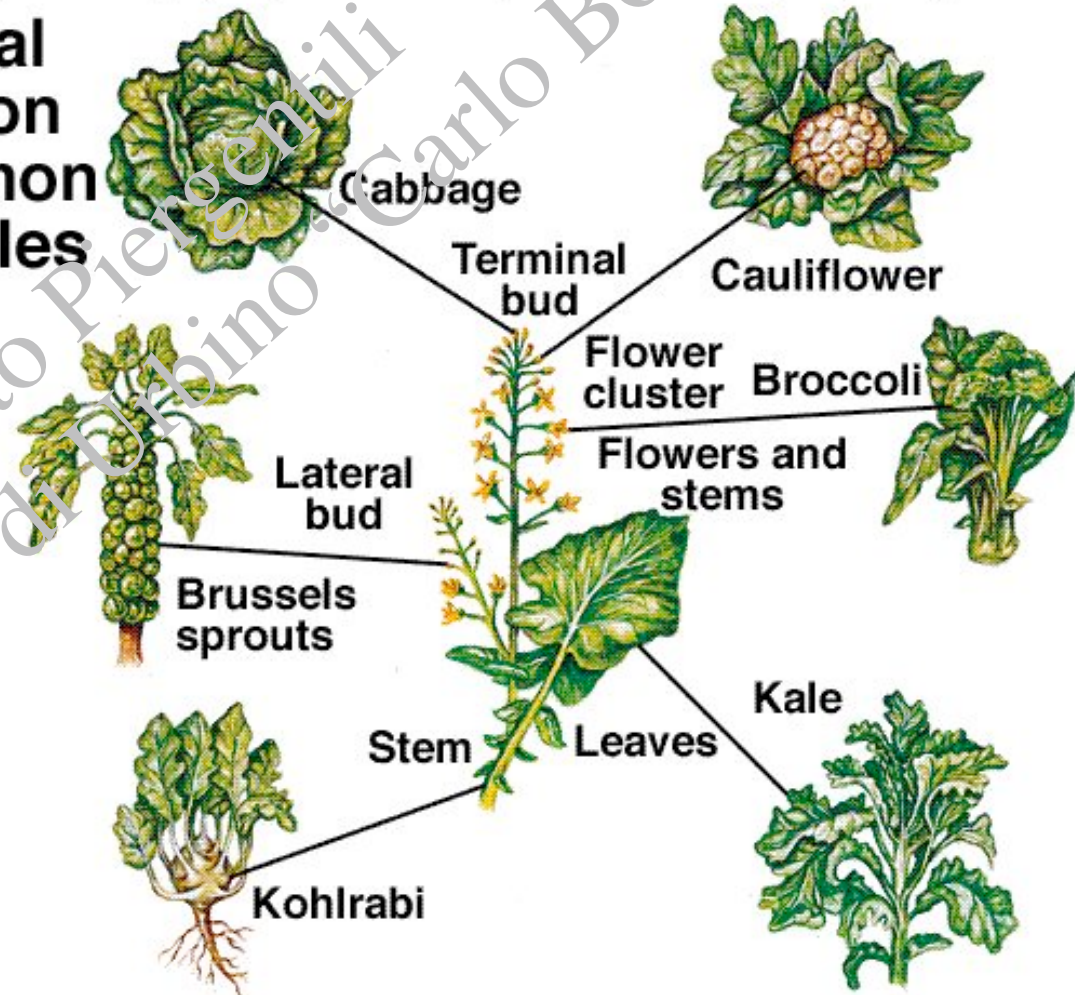


- 1 A population of interbreeding individuals inhabits a territory.
- 2 Partial ecological isolation between groups of individuals limits gene flow.  
New ecological zone
- 3 More restricted gene flow between groups causes increased genetic divergence.
- 4 Partial reproductive isolation develops, causing increased genetic divergence.
- 5 Reproductive isolation is completed, creating two distinct species.

# Razze e specie artificiali

Randy Moore, Dennis Clark, and Darrell Vodopich, Botany Visual Resource Library © 1999 The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

## Artificial Selection of Common Vegetables



12.1 Ibridazione. Una specie di azalea (*Kalmia latifolia*), che vive nelle regioni montane, ha fiori rosa assai belli, ma è troppo alta per essere usata come pianta ornamentale (in alto a sinistra). Un'altra specie di azalea (*Kalmia angustifolia*), che vive nei luoghi sabbiosi e aridi, è di dimensioni più modeste, ha foglie piccole e pelose, e fiori bianchi poco vistosi (in alto a destra). Dall'incrocio delle due specie, sono state ottenute piante ornamentali, che sommano i caratteri positivi delle due specie (in basso a destra).

# La speciazione simpatica all'opera

## Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers

H. D. Bradshaw Jr<sup>1</sup> & Douglas W. Schemske<sup>2</sup>

NATURE | VOL 426 | 13 NOVEMBER 2003 | www.nature.com/nature

Table 1 Pollinator visitation rates to NILs of *M. lewisii* and *M. cardinalis*

	Bumblebees (10 <sup>-3</sup> visits per flower per hour)	Hummingbirds (10 <sup>-3</sup> visits per flower per hour)
<i>M. lewisii</i> NILs		
Wild-type (pink; Fig. 1a)	15.1	0.0212
'Mutant' (yellow-orange; Fig. 1b)	2.63	1.44
<i>M. cardinalis</i> NILs		
Wild-type (red; Fig. 1c)	0.148	189
'Mutant' (dark pink; Fig. 1d)	10.9	168

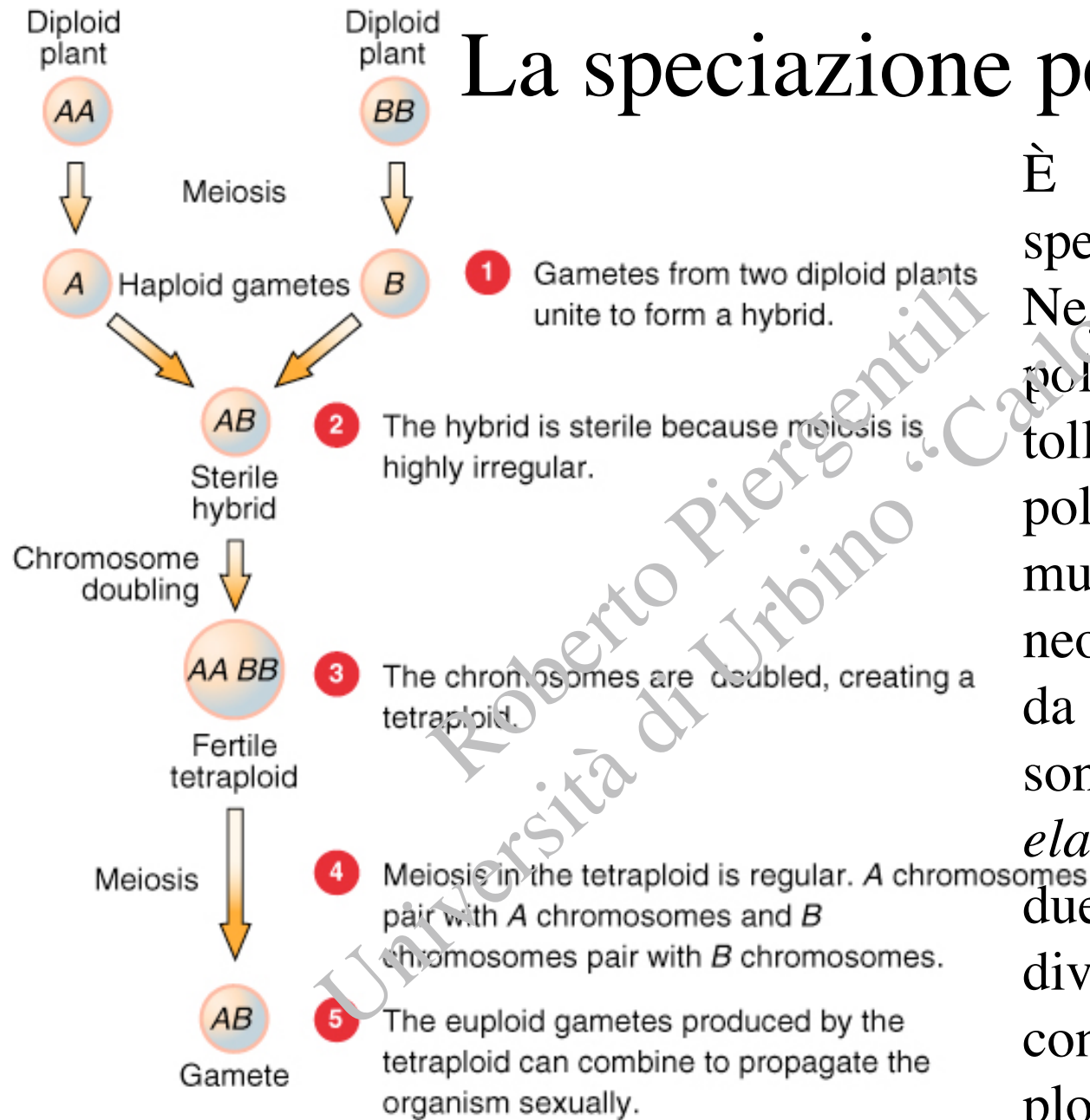
Note that the visitation rates estimated to bumblebees to red-flowered *M. cardinalis* NILs and for hummingbird visits to pink-flowered *M. lewisii* NILs are likely to be less accurate owing to the small absolute number of visits ( $N = 2$  and  $N = 1$ , respectively).



Figure 1 Near-isogenic lines of *M. lewisii* and *M. cardinalis* with alternate alleles at the *YUP* locus. **a, b**, *M. lewisii*; **c, d**, *M. cardinalis*. The wild-type allele at the *YUP* locus (**a, c**) has been substituted by introgression with the allele from the other species (**b, d**). Flowers in each NIL pair (**a** and **b**, **c** and **d**) are full siblings.

Può bastare una sola mutazione per iniziare un processo di speciazione!

# La speciazione per poliploidia



È un esempio di speciazione simpatica. Negli animali la poliploidia non è tollerata e la cellula poliploide di solito muore o diventa neoplastica. Le piante da questo punto di vista sono molto più *elastiche*: un ibrido tra due piante (sterile) può diventare fertile in conseguenza della poliploidizzazione.

# Autopoliploidia

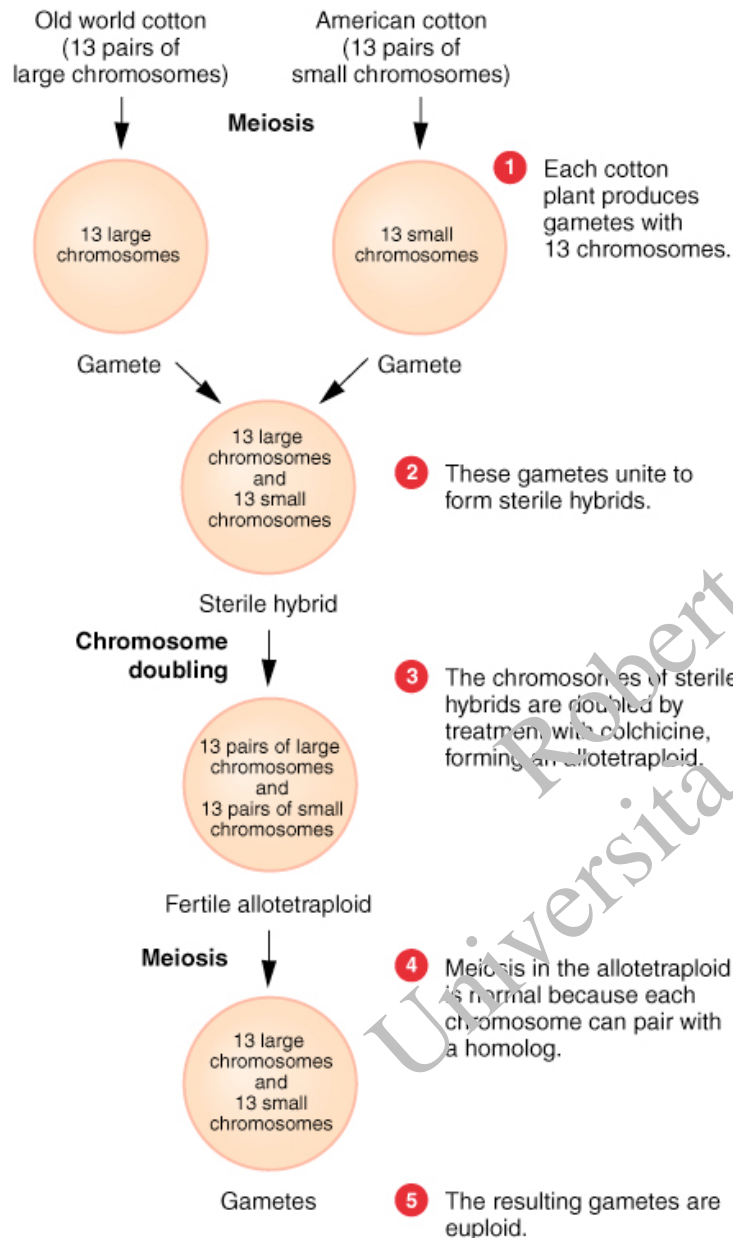
I poliploidi si formano per **aumento** (di norma, raddoppio) **del numero di cromosomi** rispetto alla specie progenitrice. Probabilmente ciò avviene in seguito alla (erronea!) formazione di gameti diploidi. Poiché tutti i cromosomi hanno omologhi, se il *carico genetico* è sopportabile dallo zigote si formerà un nuovo individuo che, per **autofecondazione**, può propagarsi. Questo individuo è isolato riproduttivamente dalla specie progenitrice perché gli eventuali zigoti derivati dall'incrocio sarebbero triploidi e quindi sterili per mancanza di omologhi all'atto della segregazione meiotica. Ad esempio, la *Sequoia sempervirens* è esaploide ( $6n$ ) rispetto alla specie più vicina che è  $2n=22$ .



# Allopolipliodia

Due specie evolutivamente, e quindi geneticamente, vicine possono ibridarsi, ma gli ibridi  $F_1$  eventualmente vitali sono sterili perché i cromosomi non hanno omologhi in meiosi e la segregazione è aberrante. Se però, ancora per errore, si formano dei gameti diploidi (riproduzione sessuata) oppure alcune cellule somatiche poliploidizzano (riproduzione vegetativa, asessuata) e sono vitali, può formarsi un nuovo individuo che può riprodursi, ma che è geneticamente (cromosomicamente) incompatibile con le due specie parentali. Negli animali la speciazione per poliploidia è rara (qualche pesce e anfibio) e di solito passa attraverso la **partenogenesi** (salmoni tetraploidi).

# Due esempi pratici di allopoliplodia



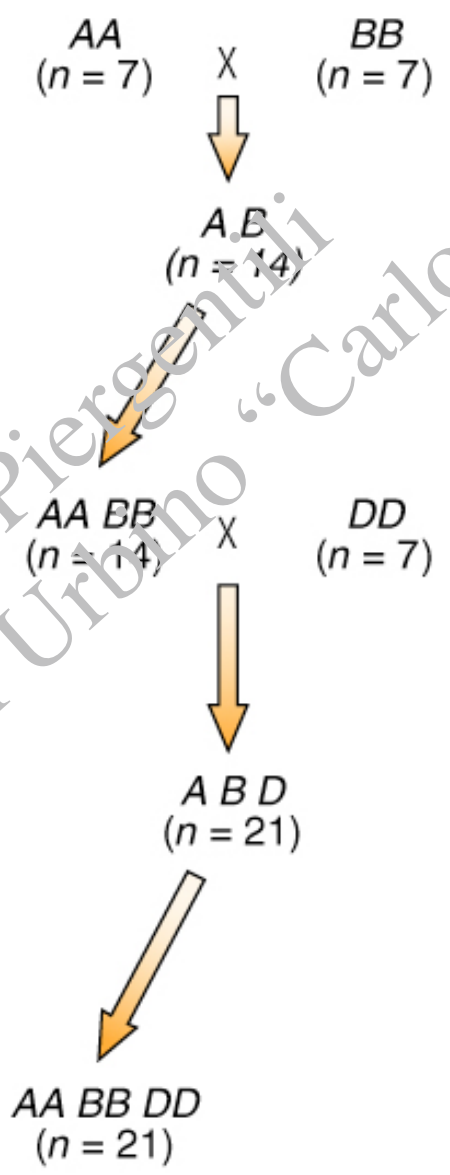
1 Each cotton plant produces gametes with 13 chromosomes.

2 These gametes unite to form sterile hybrids.

3 The chromosomes of sterile hybrids are doubled by treatment with colchicine, forming an allotetraploid.

4 Meiosis in the allotetraploid is normal because each chromosome can pair with a homolog.

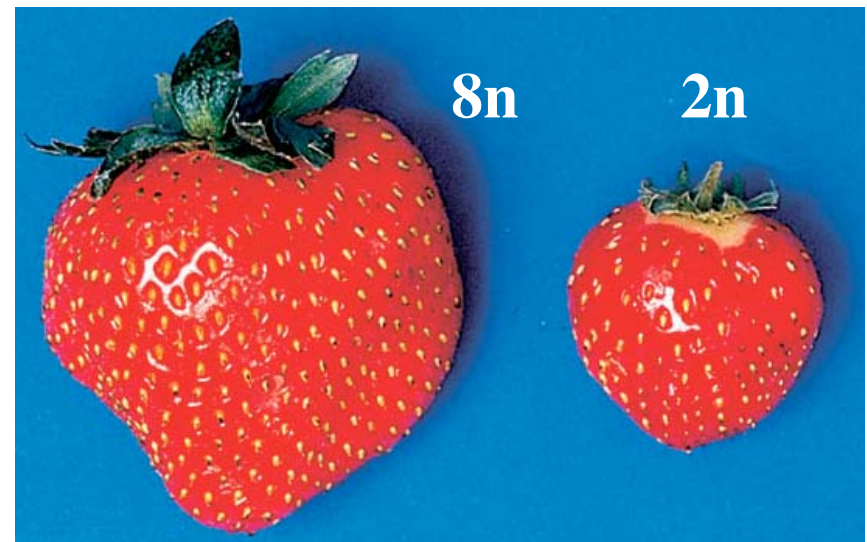
5 The resulting gametes are euploid.



- 1 Two diploid species cross to produce a hybrid with two different sets of chromosomes in its genome.
- 2 The chromosomes in the hybrid double to form a tetraploid.
- 3 The tetraploid hybrid crosses with another diploid species to produce a plant with three different sets of chromosomes in its genomes.
- 4 The chromosomes in the triple hybrid double to form a hexaploid.
- 5 Modern bread wheat is a hexaploid hybrid of three different species.

# La poliploidia e l'evoluzione delle piante coltivate

- 1/3 delle piante con fiori sono poliploidi
- La poliploidia spesso aumenta le dimensioni e il vigore della nuova specie
- Le piante poliploidi sono spesso selezionate per le coltivazioni
  - Tetraploidi: caffè, arachidi
  - Ottaploidi: fragole



# Analisi genetiche per la tassonomia

Le analisi genetiche sono utili soprattutto per le popolazioni **simpatiche**, in particolare per quelle morfologicamente simili. **Se i marcatori genetici analizzati denotano assenza di scambio, si è di fronte a due specie distinte.** Se lo scambio c'è ma è ridotto, bisognerà valutarne volta per volta il valore (flusso genico) e decidere se considerarle separate o no. Ad esempio, due *Peripatus* morfologicamente simili che vivono sulle stesse piante in Australia hanno differenze fissate nell'86% di 21 loci analizzati, e ora sono considerati specie distinte. Contrariamente, se i loci genetici sono tutti in comune, si ha a che fare con la stessa specie.

# Analisi genetiche per la tassonomia

In caso di popolazioni **allopatriche**, si parte ovviamente dal presupposto che il flusso genico è vicino a zero. In tal caso la sterilità o scarsa vitalità degli ibridi, quando possibile (in base al pericolo di estinzione della popolazione in esame) può dare la *quasi* certezza di avere a che fare con specie diverse. *Quasi* perché anche alcune sottospecie danno tra loro ibridi poco vitali e/o poco fertili. In caso di ibridi vitali e fertili, bisognerà invece valutare citologicamente (cromosomi, rivedere *Muntiacus*) e molecolarmente (allozimi, microsatelliti) l'entità della somiglianza, per decidere se si è di fronte a semplici popolazioni separate oppure a sottospecie.



# Analisi genetiche e tassonomia

Le differenze cromosomiche, se presenti, evidenti e *numerose*, forniscono le previsioni migliori sull'isolamento riproduttivo (ma sono poco usate, soprattutto ai nostri giorni);

il mtDNA è il marcatore genetico più usato, ma la sua differenziazione può essere dovuta (1) a scarsa dispersione femminile (2), a selezione specifica per certi *pattern*, (3) alla deriva genetica, quindi è **sconsigliabile usare il solo mtDNA** per studi tassonomici.

Quindi l'analisi tassonomica dovrebbe utilizzare parecchi parametri per definire una popolazione, tra cui (a) morfologia, (b) comportamento nell'accoppiamento; (c) cariotipo; (d) marcatori genetici nucleari; (e) marcatori genetici mitocondriali.

# La distanza genetica

Misura il grado di differenziazione tra individui e/o popolazioni diverse. Maggiore è la differenziazione, maggiore è l'isolamento riproduttivo. La **distanza genetica di Nei** ( $D_N$ ) è lo strumento più usato. L'indice di identità genetica di Nei ( $I_N$ ) è dato da:

$$I_N = \frac{\sum_{i=1}^m (p_{ix} p_{iy})}{\sqrt{\left(\sum_{i=1}^m p_{ix}^2\right) \left(\sum_{i=1}^m p_{iy}^2\right)}}$$

da cui:  $D_N = -\ln(I_N)$

dove  $p_{ix}$  è la frequenza  $p$  dell'allele  $i$  nella popolazione X e  $p_{iy}$  è la frequenza dello stesso allele nella popolazione Y;  $m$  è il numero di alleli noti a quel locus.



# Interpretazione di $D_N$

Se le frequenze  $p$  dell'allele nelle due popolazioni sono circa uguali ( $p_{ix} \approx p_{iy}$ ) allora l'identità genetica tende a 1 e la distanza genetica tende a zero.

Se le popolazioni invece non condividono alcun allele, allora l'identità genetica tende a zero e la distanza genetica tende ad infinito.

Ovviamente, le stime sono tanto più attendibili quanti più alleli vengono considerati.

# Limiti di

## $D_N$

Il valore stimato della distanza genetica di Nei è solo indicativo; esistono infatti sottospecie che hanno valori di  $D_N$  maggiori di quanto non siano quelli tra specie!

**TABELLA 6.1.** Differenze genetiche tra sottospecie e specie utilizzando la distanza genetica di Nei  $D_N$ .

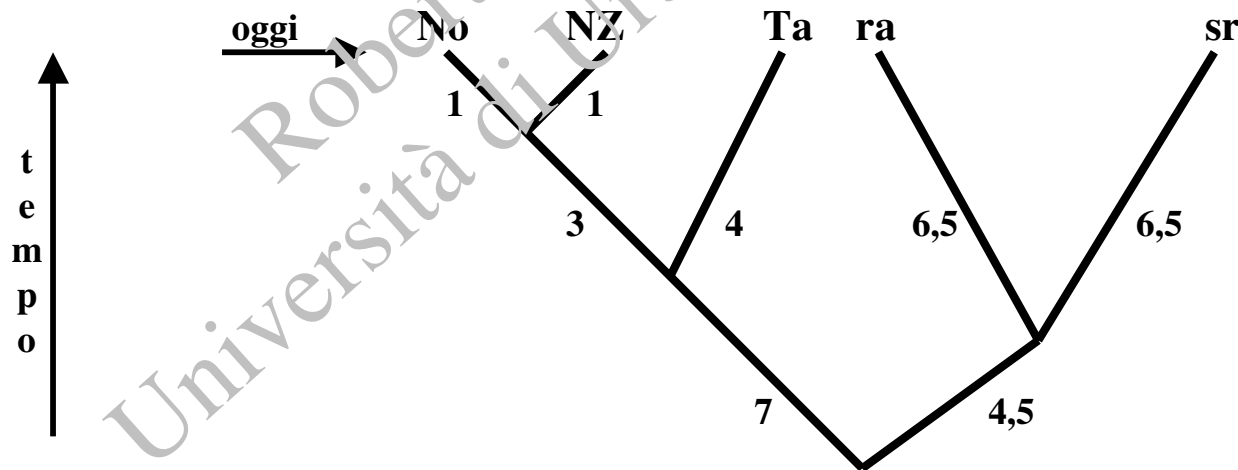
Confronto	$D_N$
<b>Sottospecie</b>	
Cervi	0,02
Topi	0,19
Roditori "pocket gophers" (genere <i>Geomys</i> )	0,004–0,26
Scoiattoli terrestri	0,10
Lucertole	0,34–0,35
Gruppo <i>Drosophila willistoni</i>	0,23±0,03
Piante (pepe)	0,02–0,07
<b>Specie</b>	
Macachi	0,02–0,10
Scoiattoli terrestri	0,56
Roditori "gophers" (genere <i>Geomys</i> )	0,12
Uccelli ( <i>Catharus</i> )	0,01–0,03
Fringuelli delle Galapagos	0,004–0,07
Lucertole ( <i>Anolis</i> )	1,32–1,75
Lucertole ( <i>Crotaphytus</i> )	0,12–0,27
Anfibi	0,61–1,01
Salamandre	0,18–3,00
Teleostei ( <i>Xiphophorus</i> )	0,36–0,52
Teleostei ( <i>Hypentelium</i> )	0,09–0,33
<b>Moscerini della frutta (specie distinte)</b>	
gruppo <i>obscura</i>	0,29–0,99
gruppo <i>willistoni</i>	1,21±0,06
specie delle Hawaii	0,33–2,82
Piante (pepe)	0,05–0,79

# Gli alberi filogenetici

Le relazioni evolutive tra le specie possono essere schematizzate tramite un albero filogenetico. In questa rappresentazione, due organismi di due specie diverse ma vicine sono collegati tra loro da due segmenti che, sommati, rappresentano la distanza evolutiva; questi segmenti convergono in un punto (nodo) che rappresenta l'antenato comune più vicino. Questi schemi possono essere costruiti anche con singoli geni, ma chiaramente **maggiore è il numero di loci analizzato, maggiore è l'affidabilità dell'albero.** Come regola generale **andrebbero considerati molti geni ben caratterizzati a livello allelico, marcatori genetici neutrali, con tasso di mutazione neutrale** (evitare loci ipervariabili tipo MHC o ipovariabili tipo istoni) **ed uguale per i due organismi, e la popolazione originale dovrebbe essere monomorfica.**

# Un esempio pratico sulle civette australiane

confronto	Differenze in bp nel mtDNA
Bubuk Norfolk – Nuova Zelanda	2
Bubuk Norfolk – Tasmania	8
Nuova Zelanda – Tasmania	8
Reale Australiana – Sparviero Rossiccia	13
Bubuk Norfolk – Reale Australiana	21
Bubuk Norfolk – Sparviero Rossiccia	23



**Il valore assoluto del tempo (anni) si calcola in base alla velocità di accumulo delle mutazioni nel mtDNA (tasso di mutazione,  $\mu$ ).**

# Limiti degli alberi filogenetici

Gli alberi filogenetici per due o più gruppi di organismi possono dare indicazioni erranee quando:

- la selezione agisce in maniera diversa sullo stesso carattere nelle diverse popolazioni;

- il tasso di mutazione è diverso per quel carattere nelle varie linee evolutive

- il tasso di evoluzione cambia nel tempo

- la popolazione di partenza è polimorfica per un carattere (caso frequente!) e le diverse linee evolutive, per campionamento casuale, fissano un certo allele (*lineage sorting*)

**In generale, è bene affidarsi ad almeno 30 loci polimorfici allozimici o 20 loci microsatelliti.**

# La depressione da esoincrocio

Nel caso si abbia a che fare con due popolazioni o due sottospecie della stessa specie, che siano geneticamente differenziate, e soprattutto se la differenziazione avviene in seguito ad adattamenti ad habitat diversi, gli ibridi  $F_1$  possono avere una **fitness ridotta** (per fertilità o vitalità) rispetto ai due gruppi di partenza. È un evento molto importante da considerare quando si vuole cercare di recuperare una popolazione con depressione da inincrocio, esoincrocandola con una popolazione non depressa. Nel caso della divergenza all'habitat, ad esempio, l'ibrido potrebbe non essere adatto a nessuno dei due habitat delle popolazioni da cui è originato.

# L'esempio delle rane corroboree

Le *Pseudophryne corroboree* sono degli anfibi che vivono in Australia. Nella zona di ibridazione tra popolazioni del nord e del sud (diverse per colorazione e tipo di alcaloidi cutanei secreti) il 17% degli ibridi hanno anomalie larvali (nelle singole popolazioni le anomalie sono meno del 4%).



# La depressione da esoincrocio

Se la differenziazione tra popolazioni è dovuta a deriva genetica, anziché ad adattamento, è probabile che la depressione da esoincrocio sia poca o nulla.

Diventa invece molto marcata quando la **differenziazione** è **adattativa** e quando la **dispersione** delle popolazioni è **limitata**. Molti esempi in tal senso in effetti derivano dalle piante (di solito a bassa dispersione).



# Depressione da esoincrocio e selezione

Anche se l'incrocio tra le popolazioni determina una depressione da esoincrocio, **la selezione naturale di solito ripristina rapidamente la fitness e spesso l'aumenta** □ gli svantaggi a breve termine sono di norma ampiamente bilanciati dai vantaggi a medio termine (eterosi). Fanno eccezione i casi in cui gli ibridi  $F_1$  siano totalmente sterili o con sopravvivenza estremamente ridotta (nel qual caso però spesso si è di fronte ad un errore tassonomico!)

# Le unità di gestione

Se due popolazioni o sottospecie sono sufficientemente differenziate nelle caratteristiche adattative o nella composizione genetica, possono richiedere trattamenti separati al fine della conservazione. La scelta si fa tenendo in considerazione il bilancio tra:

il *costo* di mantenere due o più popolazioni al posto di una sola;

i rischi da depressione da esoincrocio o i benefici derivanti dalla fusione.

# Unità evolutivamente significative (ESU)

**Una ESU è una popolazione che possiede un'alta priorità per un intervento di conservazione mirato.** Tuttavia una ESU accettabile deve essere dichiarata tale sia in seguito a differenze genetiche e molecolari, sia in base agli adattamenti ad ambienti diversi □ se c'è elevato flusso genico, non ha senso parlare di ESU, così come non ha senso parlarne se le differenze tra popolazioni sono dovute a deriva genetica in popolazioni a scarso flusso genico, nel qual caso ripristinare il flusso dà vantaggi in termini di conservazione.

# ESU ed interscambiabilità

Una proposta per definire una ESU consiste nel valutare se due popolazioni sono interscambiabili ecologicamente e/o geneticamente. Se lo sono in entrambi i casi, non ha senso parlare di ESU distinte. Altrimenti si valuta caso per caso.

**Interscambiabili ecologicamente significa che occupano nicchie ecologiche simili.**

**Interscambiabili geneticamente significa che le differenze genetiche tra di esse non sono statisticamente significative.**

# Misura dell'interscambiabilità

		interscambiabilità	
		genetica	ecologica
periodo di tempo	recente		
	storico		

Il segno + indica divergenza, ossia impossibilità di interscambio.

Il segno – indica convergenza, ossia possibilità di interscambio.

Si possono formare 16 ( $2^4$ ) possibili combinazioni di + e –.

Maggiore è il numero di +, maggiore è il differenziamento, minore è l'interscambiabilità.

# Come mettere + e –

**L'interscambiabilità genetica** è esclusa (segno +) quando c'è evidenza di flusso genico limitato, mentre è accettabile (segno –) se c'è evidenza di flusso genico tra le popolazioni. L'analisi, al solito, va ripetuta per numerosi loci.

**L'interscambiabilità ecologica** è esclusa (segno +) quando c'è evidenza di differenziazione (per selezione naturale o deriva genetica) mentre è accettabile in caso contrario (segno –).

**La scala temporale** serve invece a distinguere differenziazioni evolutive *vere* (storico) dagli effetti di recenti isolamenti (recente); inoltre permette di distinguere un contatto secondario (recente) da un flusso genico di lunga durata (storico).