

Specie e speciazione

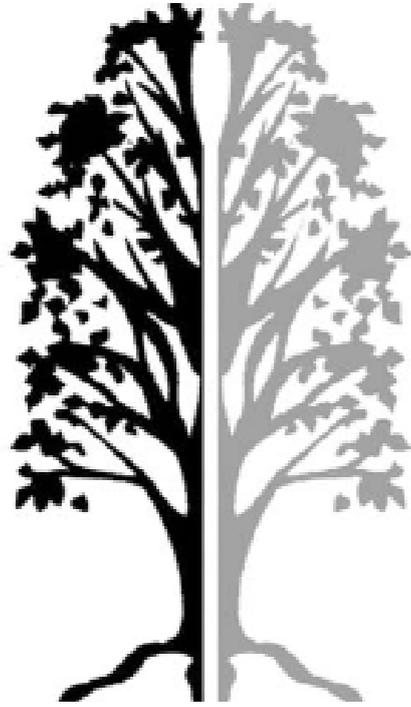


- Semplice osservazione: il mondo dei viventi è suddiviso in entità distinte
- Perché? Come si sono formate queste entità così diverse, visto che l'origine è unica? Come si mantengono?
- Possiamo andare oltre l' 'Origine delle specie' e l'estensione della genetica di popolazioni per studiare l'origine e il mantenimento delle specie?

Sui concetti di specie: cos'è prima di tutto una specie?

- La “specie” è un concetto molto importante ed usato in biologia, ma non esiste una definizione universalmente applicabile. Come definiamo una specie? Che proprietà deve avere un gruppo di individui per essere chiamato “specie”?
 - Non stiamo parlando di riconoscimento, che avviene una volta definite le caratteristiche distintive di una specie
- Molti biologi potrebbero essere d'accordo sul fatto che una specie è “la più piccola unità evolutiva indipendente”
 - L'indipendenza evolutiva si verifica quando il flusso genico si interrompe (o diventa molto limitato) e quando deriva, mutazione e selezione agiscono separatamente nelle popolazioni
- Quindi, si potrebbe dire che l'essenza nel concetto di specie è l'assenza di flusso genico, e che la speciazione implica almeno due stadi: isolamento genetico e divergenza
- Non è tutto così semplice, e in pratica verificare l'assenza di flusso genico e la divergenza, e la “indipendenza evolutiva” è spesso difficile (soprattutto senza studi genetici)
- Linneo e l'approccio tipologico
- Il concetto morfologico (fenetico) di specie
- Il concetto biologico di specie (Mayr, 1942)
- Il concetto ecologico di specie
- Il concetto filogenetico/evoluzionistico di specie
- La identificazione di specie è un processo dinamico: nuove informazioni portano a nuove specie o meno specie
- La definizione di una specie ha anche importanti implicazioni pratiche

Sui concetti di specie: cos'è prima di tutto una specie?



SPECIES, CONCEPTS OF

James Mallet
University College London

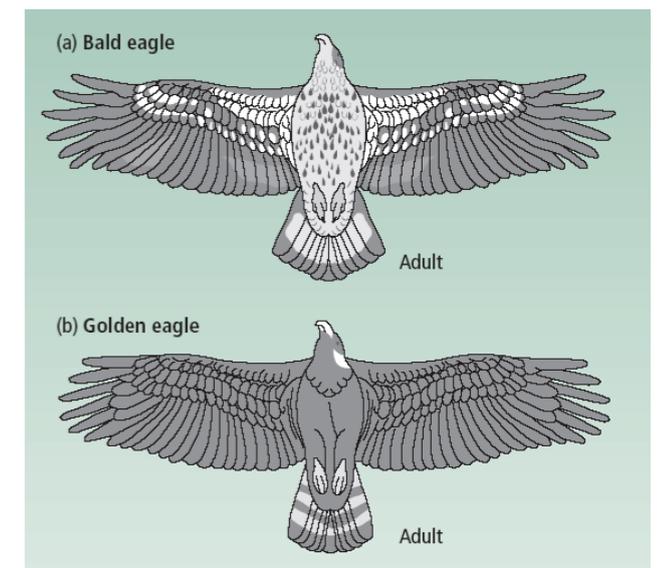
Encyclopedia of Biodiversity

Copyright © 2007 Elsevier Inc. All rights of reproduction in any form reserved.

Il concetto morfologico di specie

- Una specie è un gruppo di organismi simili fenotipicamente
- Gran parte delle specie sono definite sulla base di questo concetto, vista l'assenza di dettagliate informazioni sulla compatibilità riproduttiva e le relazioni filogenetiche. E' la base del sistema linneano.
- Soprattutto dati morfologici (reperiti conservati e non vivi), poco comportamento
- E' direttamente applicabile ai fossili; si può applicare ad organismi asessuali
- Svantaggi
 - Non considera gli aspetti evolutivi (almeno non direttamente): si basa sull'osservazione e non sul meccanismo
 - E' piuttosto arbitrario: sono frequenti i disaccordi tra ricercatori
 - Polimorfismo o specie diverse? (specie politipiche, caste, razze cromosomiche, ecc.)
 - Quali caratteri usare?
 - Disaccordo riguarda anche i metodi statistici da applicare
 - Le specie criptiche (gemelle o sibling) non vengono identificate

Aquila di mare testabianca
(*Haliaeetus leucocephalus*)
Aquila reale (*Aquila chrysaetos*)



Il concetto morfologico

Lilium martagon L.



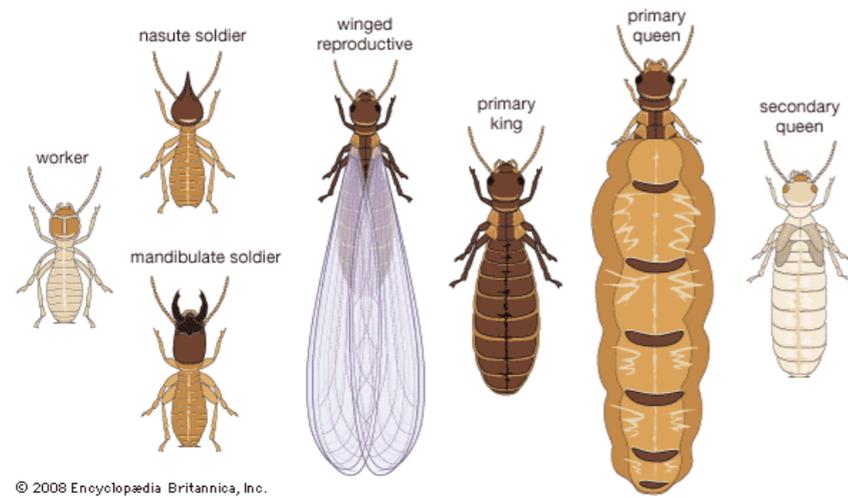
Numerosi fiori rosati punteggiati di scuro



Dense infiorescenze erette di colore giallo-arancio punteggiato di marrone

Lilium bulbiferum L.

La variabilità morfologica intra-specifica: non sono specie diverse!



Termiti

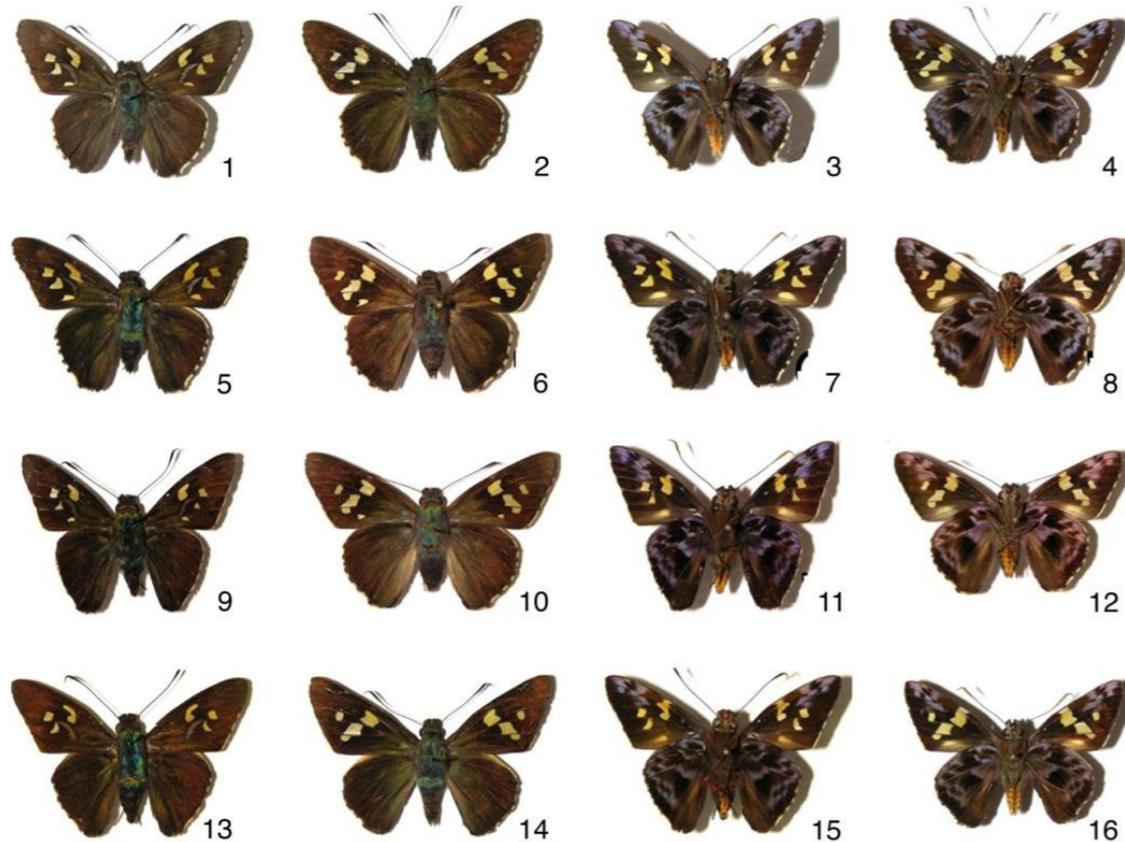


Cepaea nemoralis



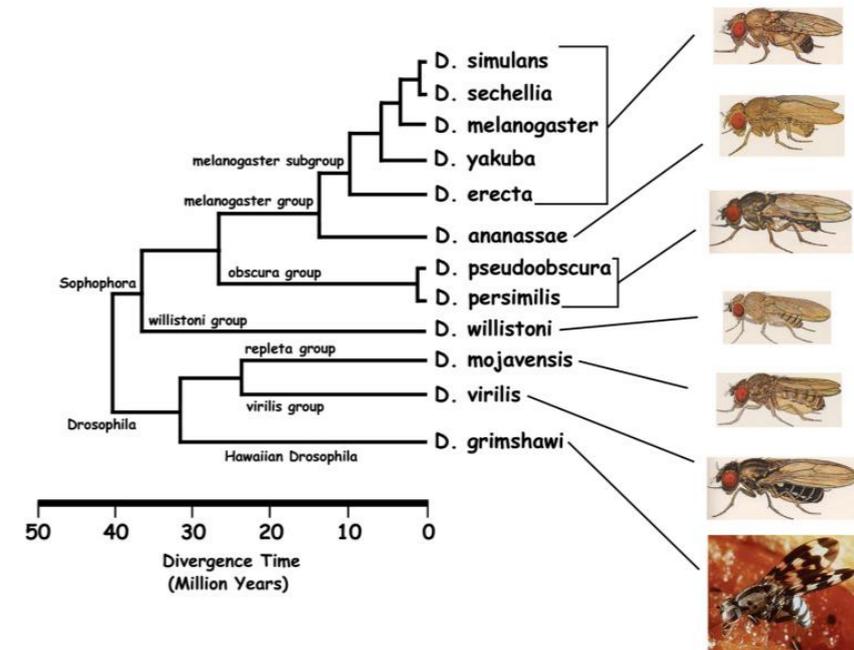
Heliconius herato

Il “problema” delle specie criptiche (gemelle)



Burns J M et al. PNAS 2008;105:6350-6355

Males (columns one and three) and females (columns two and four) of four cryptic species of *Perichares* in dorsal (left) and ventral (right) view.



Specie criptiche in *Drosophila*

Le specie criptiche (gemelle o sibling) differiscono sul piano riproduttivo (non sono interfeconde), ma non su quello morfologico

Il “problema” delle specie criptiche (gemelle)

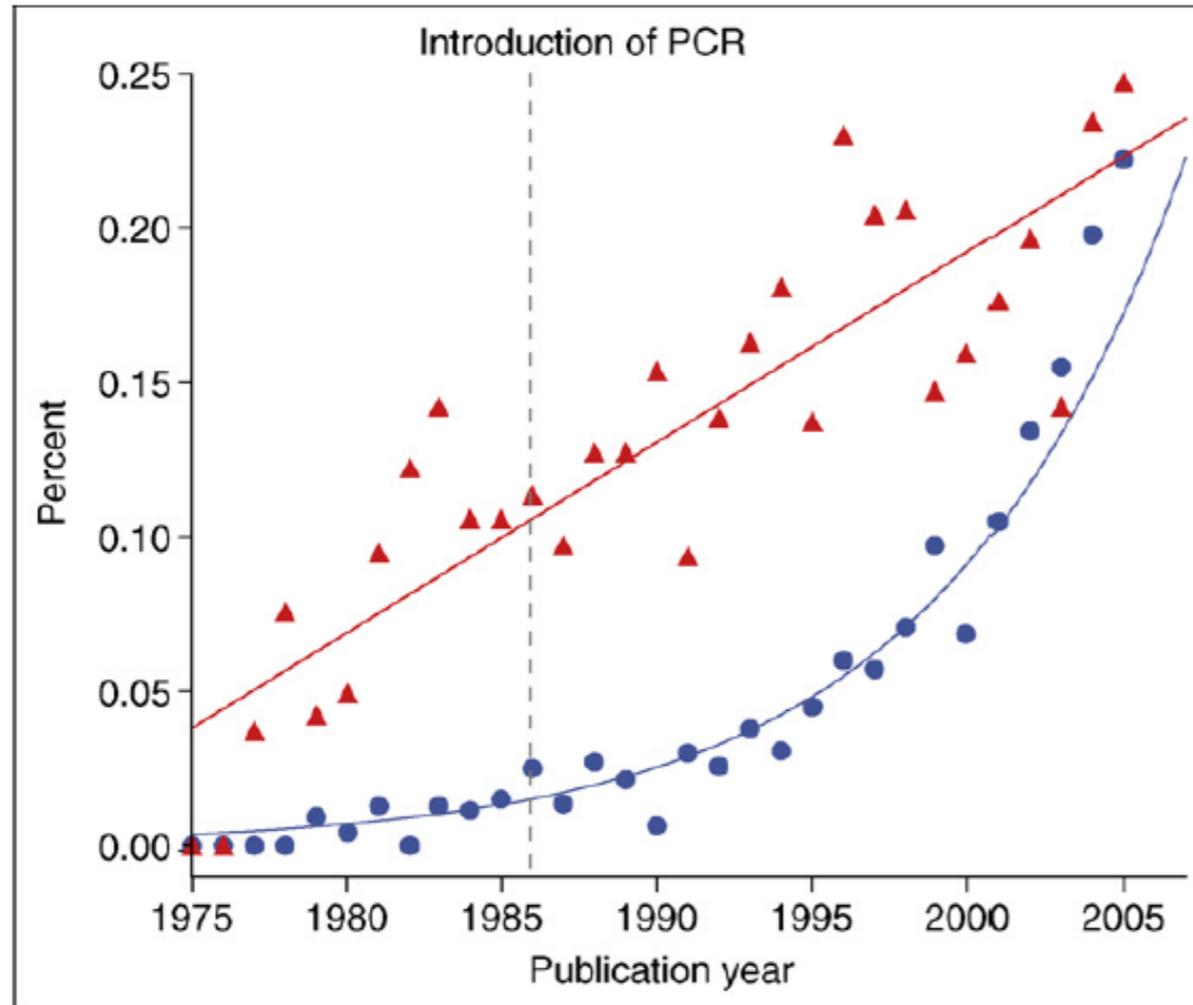


Figure 1. Increased recognition of cryptic species. Although the concept of ‘cryptic’ species has existed for hundreds of years, their study has increased exponentially over the past two decades. The percent of peer-reviewed publications in Zoological Record Plus (CSA) that mention ‘cryptic species’ (circles) or ‘sibling species’ (triangles) in the title, abstract, or keywords has increased dramatically since the advent of PCR. Similar positive trends are observed in absolute number of publications per year, and in publications cited in other searchable databases of biological literature, including Science Citation Index (ISI) and Biosis Previews (Biological Abstracts) (OVID).



Cryptic species as a window on diversity and conservation

David Bickford¹, David J. Lohman¹, Navjot S. Sodhi¹, Peter K.L. Ng¹, Rudolf Meier¹, Kevin Winker², Krista K. Ingram³ and Indraneil Das⁴

¹Department of Biological Sciences, National University of Singapore, 14 Science Drive 4, Singapore 117543, Republic of Singapore

²University of Alaska Museum, 907 Yukon Drive, Fairbanks, AL 99775, USA

³Department of Biology, Colgate University, 13 Oak Drive, Hamilton, NY 11346, USA

⁴Institute of Biodiversity and Environmental Conservation, Universiti Malaysia Sarawak, 94300, Kota Samarahan, Sarawak, Malaysia

Il “problema” delle specie criptiche (gemelle)

Research article

Open Access

Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions

Markus Pfenninger* and Klaus Schwenk

Address: Abteilung Ökologie & Evolution, J.W. Goethe-Universität, Biologie Campus Siesmayerstraße, 60054 Frankfurt am Main, Germany

Email: Markus Pfenninger* - Pfenninger@bio.uni-frankfurt.de; Klaus Schwenk - K.Schwenk@bio.uni-frankfurt.de

* Corresponding author

Published: 19 July 2007

Received: 13 April 2007

BMC Evolutionary Biology 2007, 7:121 doi:10.1186/1471-2148-7-121

Accepted: 19 July 2007

Background

Cryptic species are two or more distinct species that were classified as a single species due to their morphological similarity. Facilitated through technical advances such as PCR and direct DNA sequencing, many phylogenetic, phylogeographic and population genetic studies in the last two decades discovered – frequently without *a priori* intention – genetically divergent but morphologically cryptic lineages. These discoveries continue to increase exponentially and raise a number of general questions, such as: How frequent are cryptic species? Are cryptic species evolutionary young? Is morphological stasis upon speciation more often found in environmental extremes, such as the tropics, the arctic or the deep sea? A recent review proposed that the distribution of cryptic species is

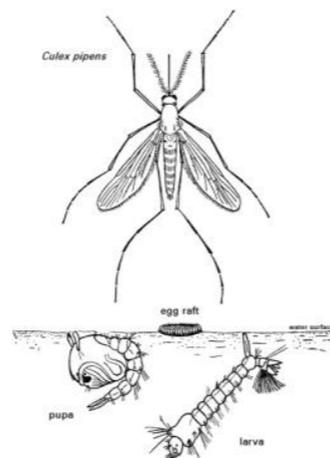
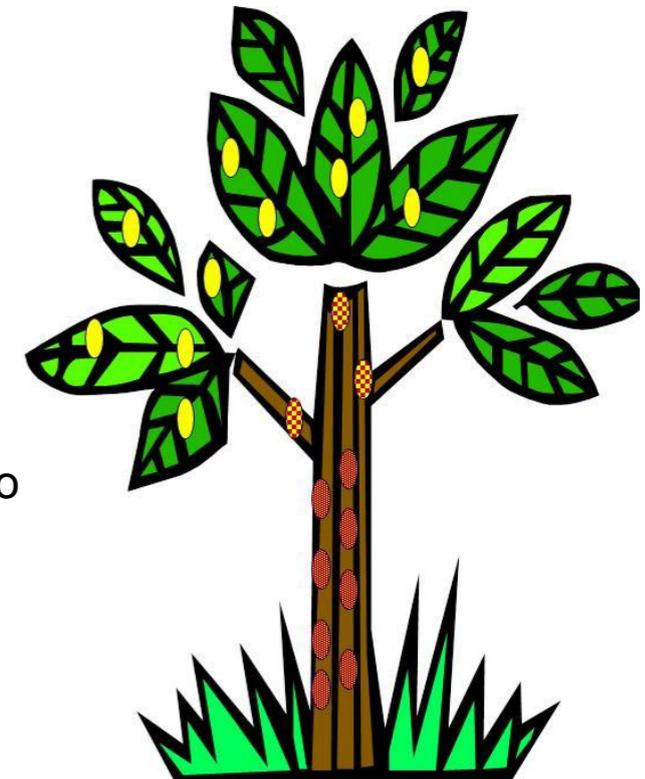
non-random across taxonomic groups and biomes, which might have substantial consequences for biodiversity assessments, macroecology, biogeography, conservation management and evolutionary theory [1]. Biodiversity estimates of certain taxonomic groups might be largely underestimated, ecological interactions remain hidden, conservation efforts may be inappropriate and cryptic pathogens, parasites and invasive species might represent unrecognised threats to human health. To tackle these issues, we need more information on the proportion of cryptic species in different phyla and different biomes. Here, we analysed the Zoological Record™ database (1978–2006) for the taxonomic and biogeographical distribution of cryptic metazoan species in relation to the number of described species.

Il concetto biologico (BSC)

- Una specie è un gruppo di organismi interfecondi, riproduttivamente isolati da un altro gruppo di organismi che quindi appartengono ad una specie diversa
 - Gli individui di una specie non si accoppiano con individui di una specie diversa in condizioni naturali, o se lo fanno non producono prole vitale o fertile
- La specie corrisponde quindi ad un pool genico che non scambia geni con altri pool genici (altre specie)
- E' in accordo con l'idea di evoluzione di pool genici; se c'è libero scambio di geni tra individui, il gruppo è un'unica unità evolutiva che evolve in maniera indipendente da altre unità evolutive (altre specie), mantiene omogeneità intraspecifica e evolve geni che interagiscono in modo coordinato nei genomi.
- Non conta il livello di somiglianza fenotipica
- Il BSC è la definizione più utilizzata, e quella in genere considerata più utile
- Svantaggi
 - Non è definita per una specie se non considerandone altre. Alternativamente si può considerare la condivisione di meccanismi e sistemi di fecondazione
 - Non è applicabile a specie asessuali
 - Se due gruppi non sono simpatici, sarebbero necessari esperimenti per verificare l'interbreeding (problemi associati a condizioni non naturali e difficoltà di valutare riduzioni limitate di fertilità degli ibridi)
 - Non si può applicare ai fossili o agli organismi conservati e non vivi
 - Difficile da applicare direttamente in molte piante e animali che ibridano molto

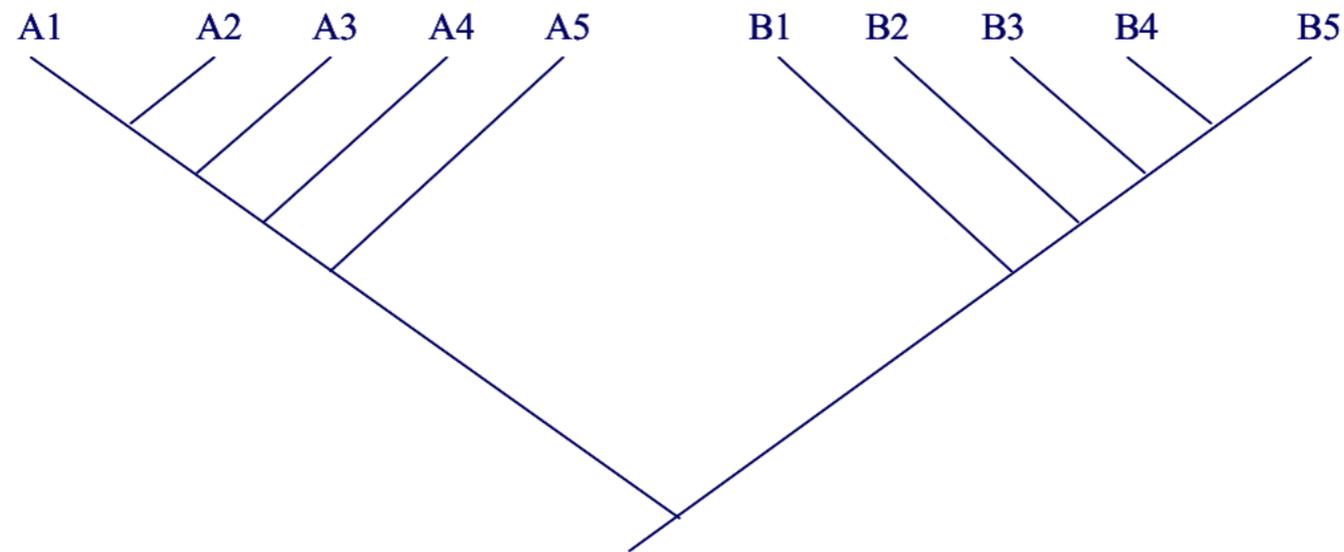
Il concetto ecologico

- Una specie è il gruppo di organismi fenotipicamente simili che occupa una specifica nicchia ecologica
- Funziona per specie asessuali
- Non ci sono barriere apparenti
- E chiaramente legato al concetto biologico, implicando un premio selettivo per l'incrocio solo con individui della stessa specie (altrimenti si perde l'adattamento)
- L'"integrità" di specie non è tanto mantenuta dall'isolamento riproduttivo, ma piuttosto dalla selezione per l'adattamento a diverse nicchie (nicchia diversa → specie diversa)
 - L'ibridazione non invalida il riconoscimento di una specie su base ecologica, se l'ibrido è meno adatto o ha range molto ridotto
- Svantaggi
 - Difficile da definire per specie in cui diversi stadi vitali occupano diverse nicchie
 - Problema: la nicchia è difficile da definire senza considerare la specie che la occupa. E se definisco prima la specie...
 - Definizione di nicchia non sempre univoca: uno spazio concettuale delineato da tutte le interazioni (biotiche ed abiotiche) che influenzano l'esistenza di una specie in un ecosistema

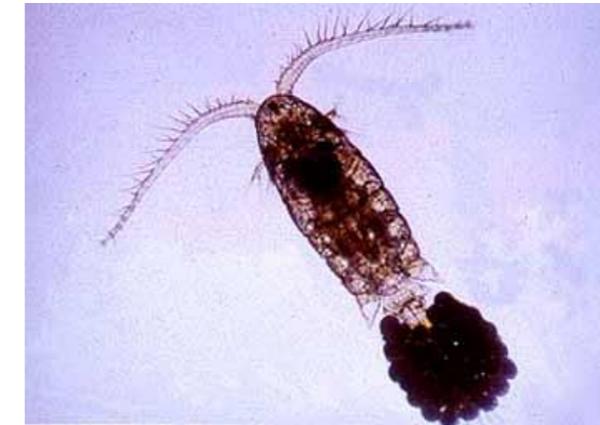
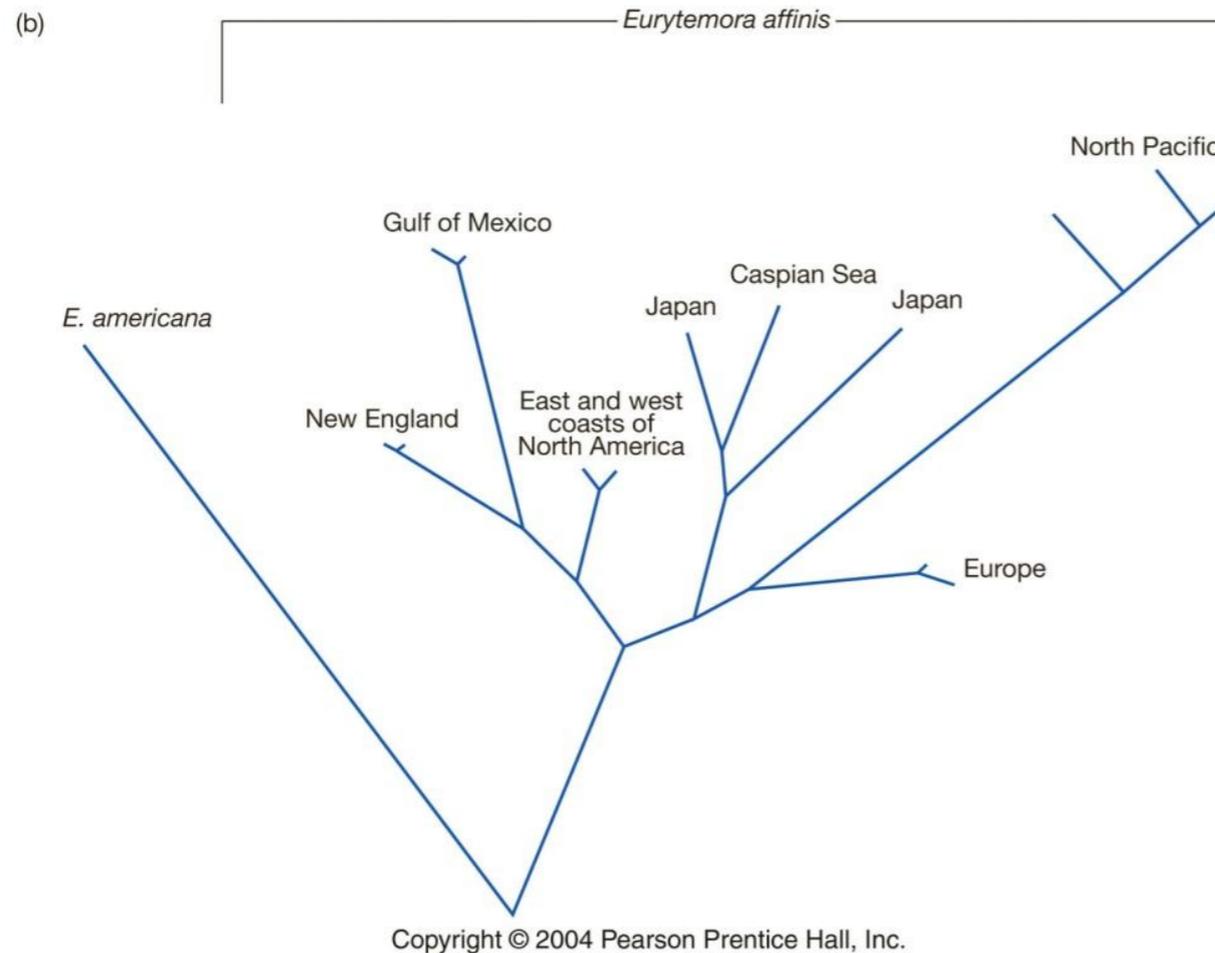


Il concetto filogenetico

- Una specie è il gruppo monofiletico più piccolo: l'assenza o la riduzione di flusso genico produce divergenza e monofilia, e quindi la monofilia è indizio di speciazione avvenuta
- Si può applicare a organismi asessuali
- Svantaggi
 - La costruzione di un albero corretto può richiedere molta informazione (tratti e individui)
 - Gruppi monofiletici solo frequenti anche all'interno di gruppi interfecondi con popolazioni ben differenziate
 - Gruppi non monofiletici non sono rari all'interno di gruppi che producono ibridi non fecondità ridotta
 - Esiste soggettività nel livello della filogenesi da utilizzare come limite



Uno studio genetico e di cross-breeding sul copepode *Eurytemora affinis*



Evolution, 54(6), 2000, pp. 2014–2027

GLOBAL PHYLOGEOGRAPHY OF A CRYPTIC COPEPOD SPECIES COMPLEX AND REPRODUCTIVE ISOLATION BETWEEN GENETICALLY PROXIMATE “POPULATIONS”

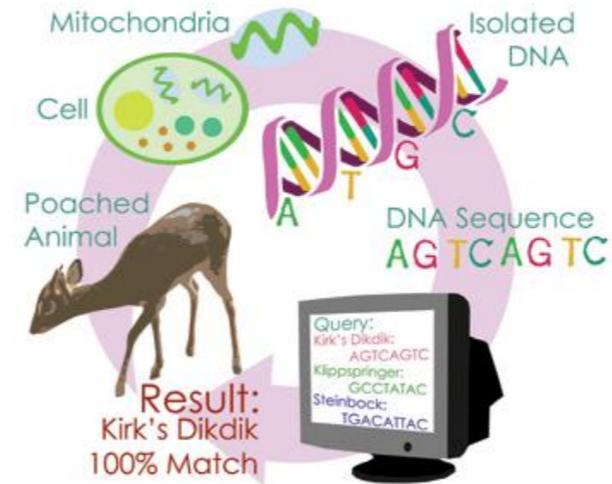
CAROL EUNMI LEE¹

Marine Molecular Biotechnology Laboratory, School of Oceanography, University of Washington, Seattle, Washington 98195-7940

Abstract.—The copepod *Eurytemora affinis* has a broad geographic range within the Northern Hemisphere, inhabiting coastal regions of North America, Asia, and Europe. A phylogenetic approach was used to determine levels of genetic differentiation among populations of this species, and interpopulation crosses were performed to determine reproductive compatibility. DNA sequences from two mitochondrial genes, large subunit (16S) rRNA (450 bp) and cytochrome oxidase I (COI, 652 bp), were obtained from 38 populations spanning most of the species range and from two congeneric species, *E. americana* and *E. herdmani*. Phylogenetic analysis revealed a polytomy of highly divergent clades with maximum sequence divergences of 10% in 16S rRNA and 19% in COI. A power test (difference of a proportion) revealed that amount of sequence data collected was sufficient for resolving speciation events occurring at intervals greater than 300,000 years, but insufficient for determining whether speciation events were approximately simultaneous. Geographic and genetic distances were not correlated (Mantel's test; $r = 0.023$, $P = 0.25$), suggesting that populations had not differentiated through gradual isolation by distance. At finer spatial scales, there was almost no sharing of mtDNA haplotypes among proximate populations, indicating little genetic exchange even between nearby sites. Interpopulation crosses demonstrated reproductive incompatibility among genetically distinct populations, including those that were sympatric. Most notably, two geographically distant (4000 km) but genetically proximate (0.96% 16S, 0.15% COI) populations exhibited asymmetric reproductive isolation at the F_2 generation. Large genetic divergences and reproductive isolation indicate that the morphologically conservative *E. affinis* constitutes a sibling species complex. Reproductive isolation between genetically proximate populations underscores the importance of using multiple measures to examine patterns of speciation.

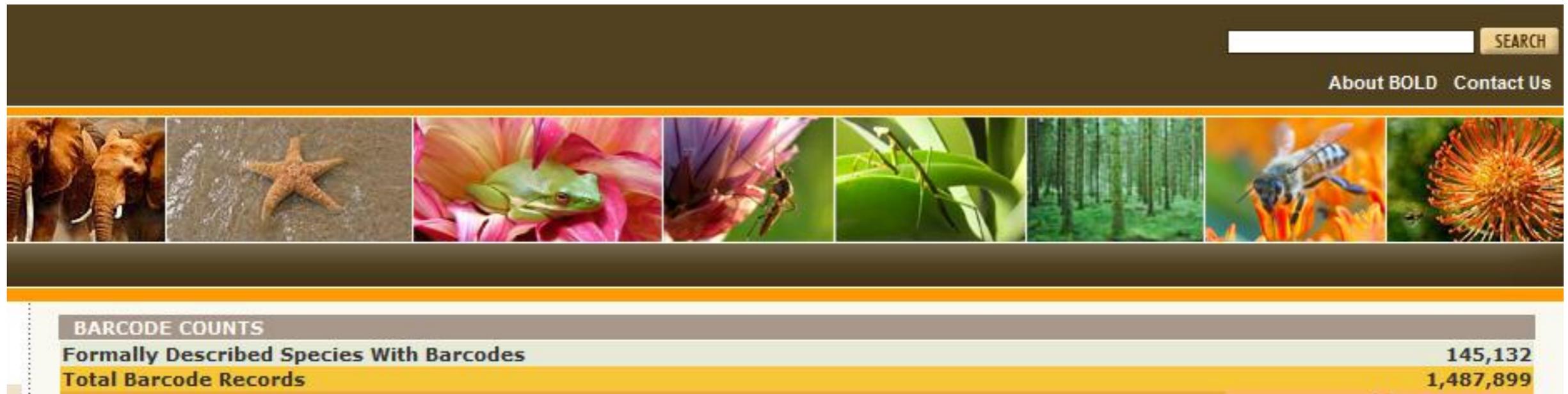
- Questa filogenesi (basata su due geni mitocondriali) indica l'esistenza di almeno 8 specie filogenetiche
- I test di incrocio indicano che gli individui in specie distinte filogenetiche sono riproduttivamente isolati.

Il DNA barcoding per assegnare un individuo a una specie



- DNA barcoding: 648 bp della citocromo ossidasi I in animali (altro bar code in piante)
- Problemi di definire il limite di variabilità entro specie che, se superato, porta alla definizione di specie
- Utile per identificare specie, meno per classificarle.
- Integrazione con informazioni fenotipiche

Il DNA barcoding per assegnare un individuo a una specie



The screenshot displays the BOLD Systems website interface. At the top right, there is a search bar with a "SEARCH" button and navigation links for "About BOLD" and "Contact Us". Below this is a horizontal gallery of eight images: elephants, a starfish, a green frog on a pink flower, a bee on a purple flower, a green insect on a leaf, a forest scene, a bee on a yellow flower, and a close-up of a flower's center.

| BARCODE COUNTS | |
|--|-----------|
| Formally Described Species With Barcodes | 145,132 |
| Total Barcode Records | 1,487,899 |

www.boldsystems.org/

Il DNA barcoding per assegnare un individuo a una specie

Integrated taxonomy: traditional approach and DNA barcoding for the identification of filarioid worms and related parasites (Nematoda)

Emanuele Ferri^{1,2}, Michela Barbuto², Odile Bain³, Andrea Galimberti², Shigehiko Uni⁴, Ricardo Guerrero⁵, Hubert Ferté⁶, Claudio Bandi¹, Coralie Martin³ and Maurizio Casiraghi^{*2}

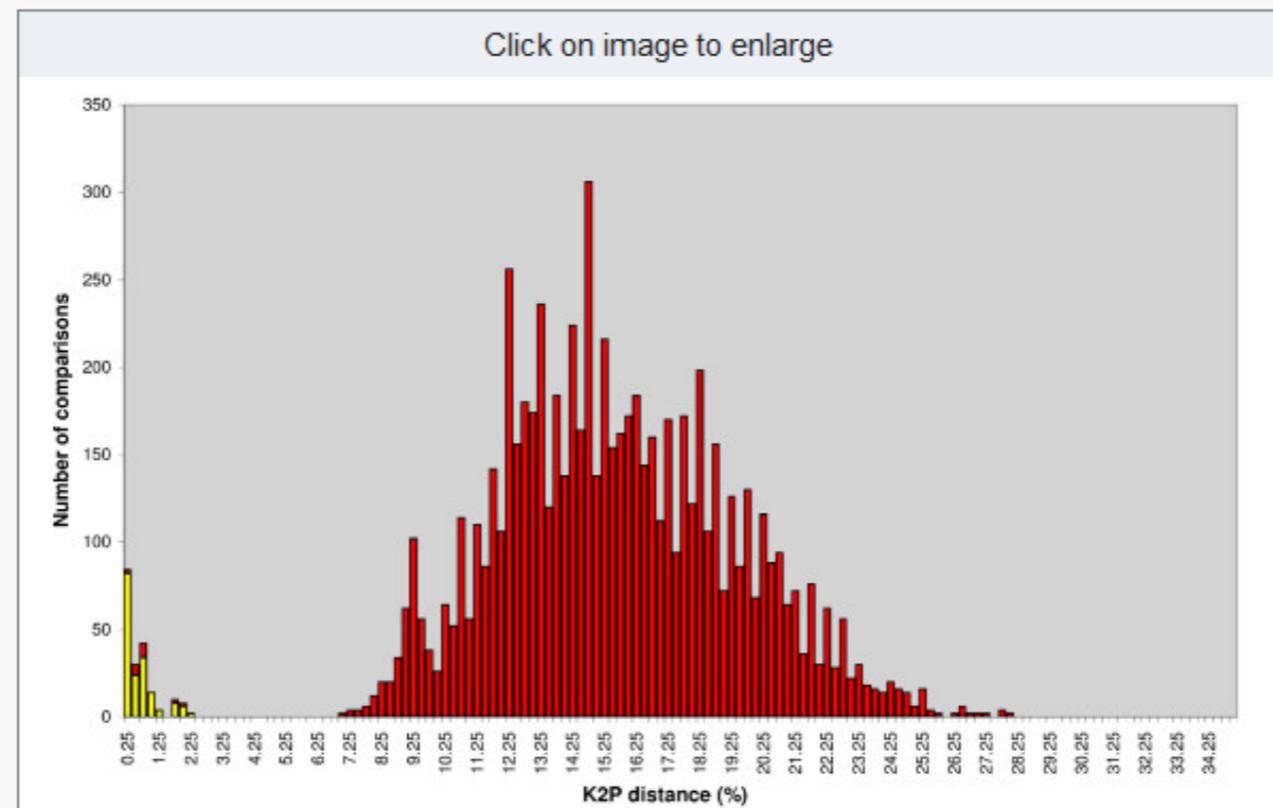


Figure 2

K2P distance graph of *cox1* filarioid nematodes. Frequency distribution of intraspecific and interspecific genetic divergences in morphologically identified filarioid nematodes. Graph shows 877 intraspecific and 21775 interspecific comparisons across 46 filarioid species. Distances were generated after alignment with MUSCLE, and calculated with MEGA (pairwise deletion), using Kimura's two parameter substitution model.

II DNA barcoding per assegnare un individuo a una specie

Open access, freely available online PLOS BIOLOGY

DNA Barcoding: Error Rates Based on Comprehensive Sampling

Christopher P. Meyer*, Gustav Paulay

Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville, Florida, United States of America

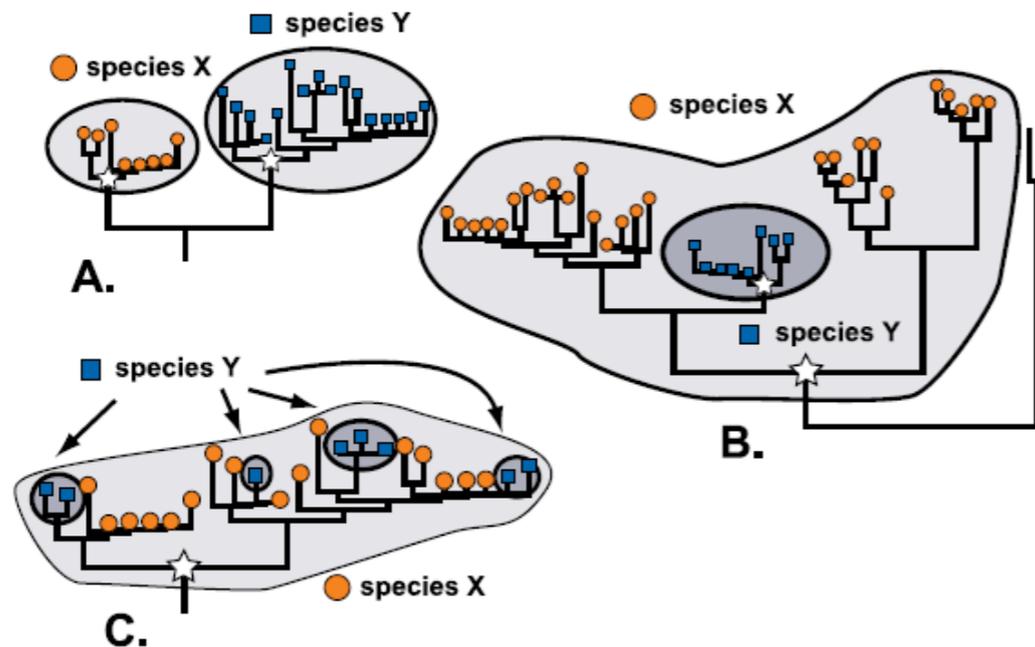


Figure 1. Phylogenetic Relationships and Terminology

(A) Reciprocal monophyly. Members of each species share a unique common ancestor. For each species, the white star represents the coalescent, the point at which all extant haplotypes share a common ancestry.

(B) Paraphyly. One species (Y), is monophyletic, but nests within another recognized species (X). Thus, the coalescent of species Y (small star) is contained within the coalescent of species X (large star).

(C) Polyphyly. Neither species X or Y are monophyletic, and both coalesce to the white star.

DOI: 10.1371/journal.pbio.0030422.g001

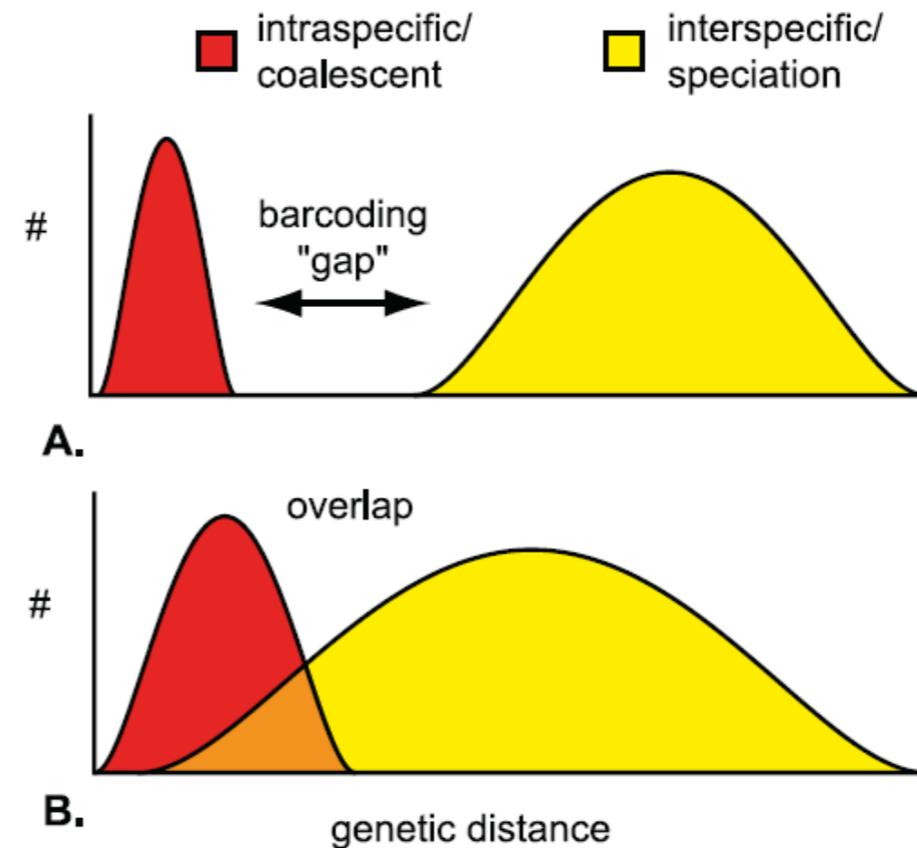


Figure 2. Schematic of the Inferred Barcoding Gap

The distribution of intraspecific variation is shown in red, and interspecific divergence in yellow. (A) Ideal world for barcoding, with discrete distributions and no overlap. (B) An alternative version of the world with significant overlap and no gap.

DOI: 10.1371/journal.pbio.0030422.g002

Esiste il problema del “concetto di specie”?

- Ha senso cercare una definizione unica per dire quando un gruppo di individui è una specie distinta? O cercare di rispondere alla domanda “cos’è una specie”?
- Dovremmo anche spingerci a cercare una definizione di sottospecie, razza e varietà?
- Possiamo evitare completamente il problema accontentandoci di dire che è un concetto arbitrario e parlare semplicemente di continuità tra varietà e specie?
- In molti casi è sicuramente importante e pratico definire, sapere riconoscere, e dare un nome ad una specie secondo regole standardizzate (tassonomia), anche per poterla proteggere
- In generale, forse è meglio accontentarci di una definizione non univoca e precisa del concetto di specie, e dedicarci allo studio dei meccanismi di isolamento riproduttivo (le **barriere** che mantengono le “specie”), e alle modalità con le quali si possono accumulare differenze e si possono formare le “specie” (**speciazione**)

Come si mantiene una specie: le barriere che permettono l'isolamento riproduttivo

- **Le barriere di isolamento, o barriere al flusso genico**
 - In generale, la definizione fa riferimento ad un **carattere** evoluto, non alla semplice presenza di una barriera fisica
 - Attenzione, evoluto non significa necessariamente che il carattere si è diffuso per un vantaggio selettivo (per esempio, per prevenire la formazione di ibridi), ma si è sviluppato come prodotto collaterale di un processo di divergenza
- Classificazione delle barriere secondo Coyne e Orr, 2004

Le barriere che permettono l'isolamento riproduttivo

Barriere pre- accoppiamento: impediscono il trasferimento di gameti

- Isolamento ecologico: i partner non si incontrano
 - Isolamento temporale (riproduzione in diverse stagioni o ore)
 - Isolamento dell'habitat (le aree preferite per l'accoppiamento sono diverse)
- Incontro è possibile ma non avviene l'accoppiamento
 - Isolamento comportamentale (es: diversi canti/rituali/colorazioni o feromoni)
 - Isolamento da impollinatori (diverse specie impollinatrici)

Barriere pre-zigotiche post-accoppiamento: i gameti vengono trasferiti, o comunque avviene la copula, ma non la formazione dello zigote non avviene

- Isolamento meccanico (mancata corrispondenza tra organi genitali)
- Isolamento copulatorio comportamentale (comportamento specie-specifico durante l'accoppiamento impedisce l'emissione di gameti)
- Isolamento gametico (mancata fecondazione, competizione spermatica a favore della specie "giusta")

Barriere post-zigotiche: lo zigote si forma, ma non si sviluppa in un adulto vitale e fertile

- Barriere estrinseche (la fitness dell'ibrido dipende dal contesto)
 - Non vitalità ecologica (gli ibridi sono sfavoriti nei diversi habitat delle specie parentali)
 - Sterilità comportamentale (gli ibridi hanno scarso successo nella ricerca del partner)
- Barriere intrinseche (la fitness dell'ibrido non dipende dal contesto)
 - Non vitalità dell'ibrido (probabilmente nello sviluppo)
 - Sterilità o bassa fecondità dell'ibrido (anche in F2 o successive)

Esempi di barriere pre-accoppiamento (comportamentale e dell'habitat)

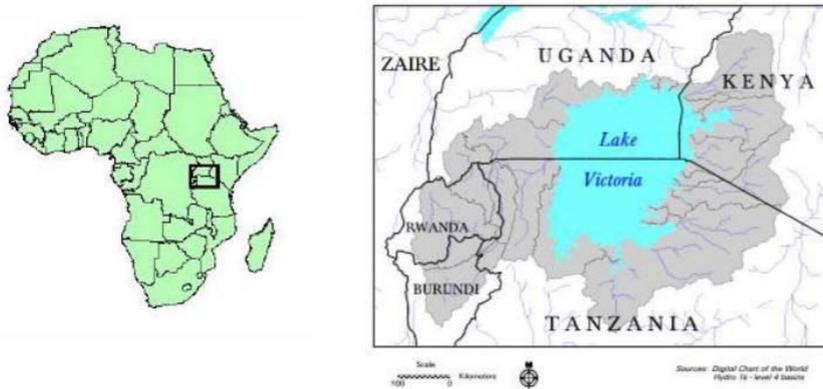


Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.



Cosa può succedere in ambienti alterati alle barriere pre-zigotiche?

Africa and the Lake Victoria Basin



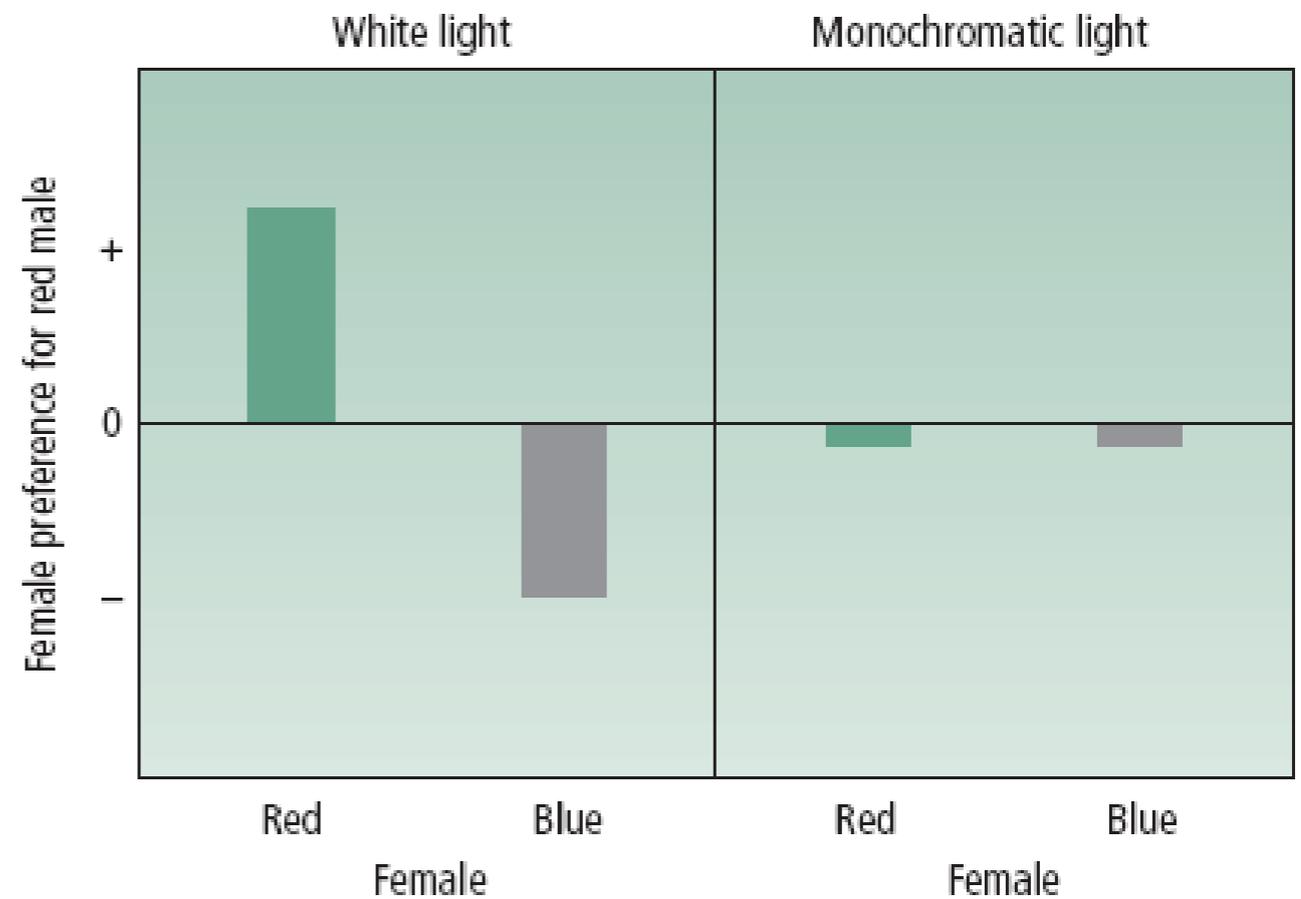
Normal light



Monochromatic orange light



In condizioni di **illuminazione normale** gli accoppiamenti avvengono tra portatori di livree simili

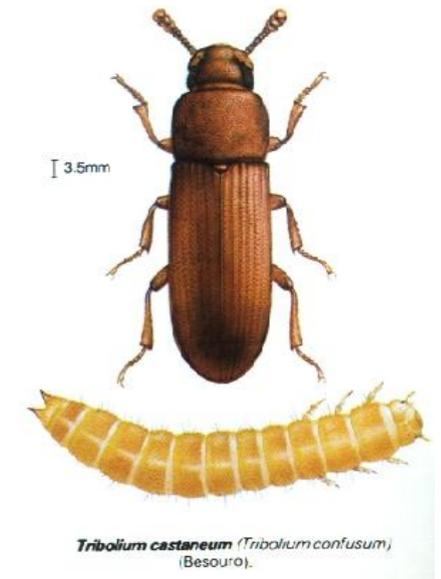


Con **luce monocromatica** (le livree sembrano uguali) non c'è scelta nell'accoppiamento

Esempi di barriere pre-zigotiche (gametica)

Competizione spermatica: *Tribolium castaneum* e *Tribolium freemani* (coleottero della farina); Wade et al., 1993

....nella fase che precede l'accoppiamento le due specie non sono isolate: i maschi di entrambe le specie copulano indiscriminatamente con le femmine a prescindere dalla specie di appartenenza di queste...i maschi tenteranno l'atto sessuale con altri maschi, con coleotteri morti di entrambi i sessi o con qualsiasi oggetto come un grumo di farina che somigli ad un coleottero... (Da Ridley, Evoluzione, 2006)



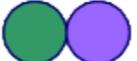
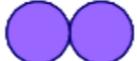
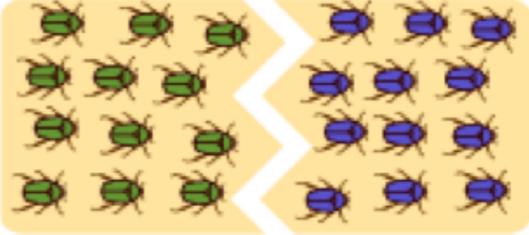
| ♀ | ♂ | | |
|-------------|-----------------------------|-----------------------------|---|
| T. freemani | T. freemani | Prole vitale e fertile | } Simile nr di uova e di % alla schiusa |
| T. freemani | T. castaneum | Prole vitale ma non fertile | |
| T. freemani | T. freemani T. castaneum | <3% ibridi | |

La competizione spermatica riduce quasi interamente la formazione di prole ibrida

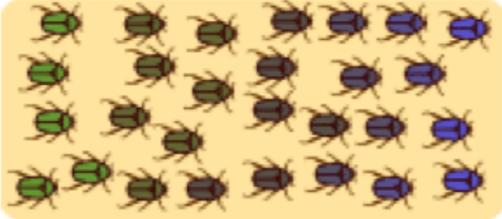
Barriere post-zigotiche

- Esempio più classico: mulo, con corredo cromosomico sbilanciato
- Molti studi in corso per capire la genetica dell'isolamento post-zigotico
 - Quali sono i geni incompatibili che determinano la sterilità dell'ibrido?
 - Quanto sono importanti i singoli geni rispetto a riarrangiamenti cromosomici o dell'intero genoma?
 - Qual è il meccanismo con il quale si giunge all'isolamento post-zigotico?
- La ridotta o assente vitalità/fertilità dell'ibrido è probabilmente dovuta all'azione di molti geni
 - Teoria di Dobzhansky - Muller

Consideriamo un solo locus: A con due alleli A e a

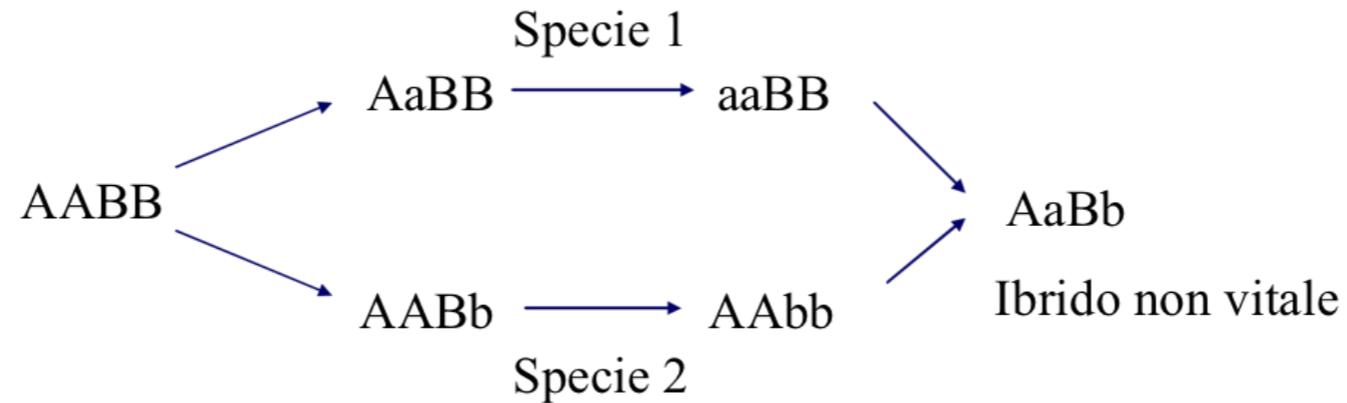
| | | | | |
|----------|---|---|---|---|
| | specie1 | ibrido | specie2 | |
| Genotipi |  |  |  |  |
| w | buona | bassa | buona | |

Ma durante la speciazione avviene
AA (ancestrale) \Rightarrow Aa (intermedio) \Rightarrow aa (nuova specie)



Paradosso: l'intermedio non è vitale o è sterile

Teoria di Dobzhansky – Muller, la possibile soluzione e un esempio ipotetico



Sistema genotipo-enzima-substrato

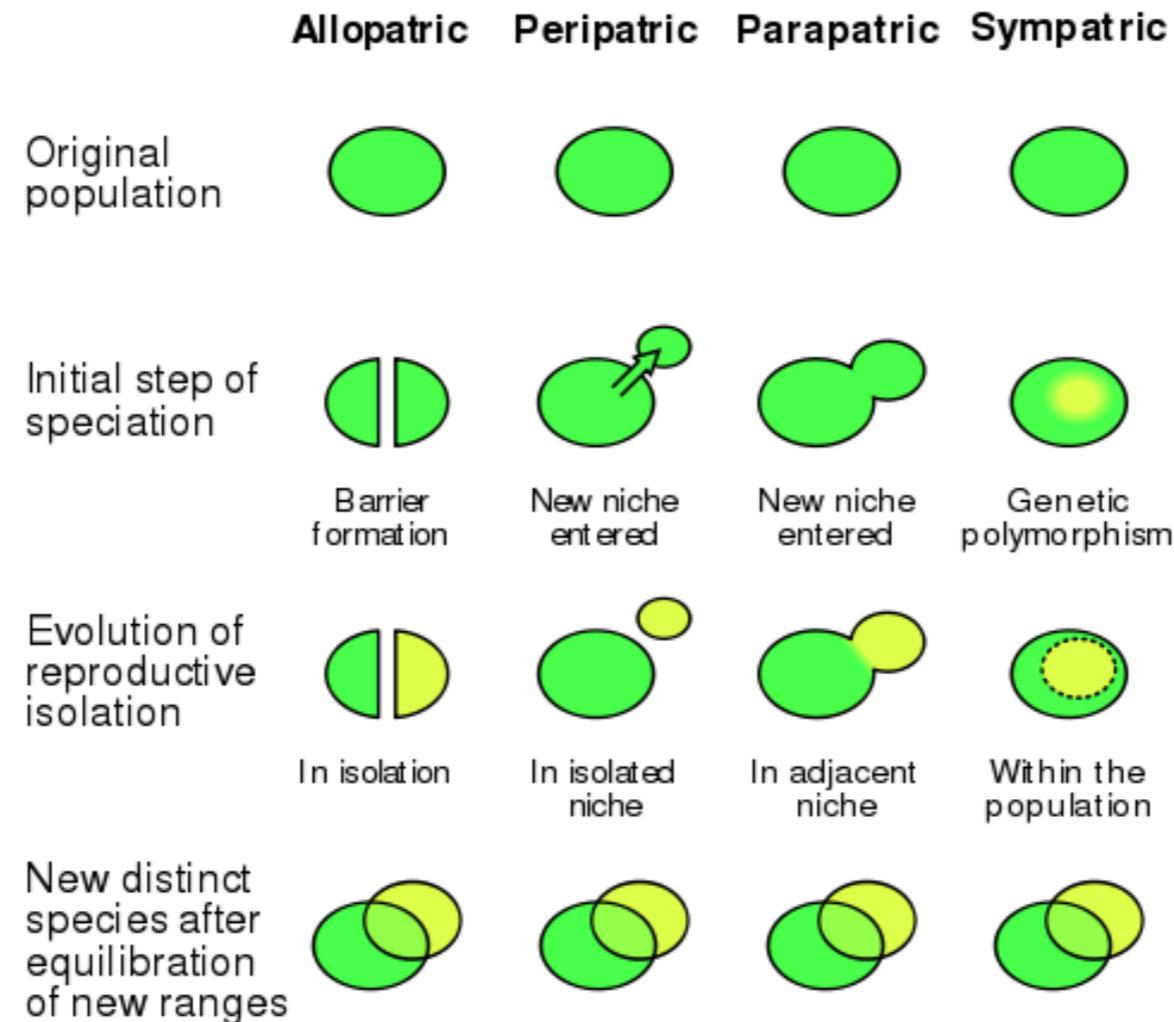
| | | | | | | |
|---------|---|----|--|---------|---|----|
| G1 | | G2 | | g1 | | g2 |
| ↓ | | ↓ | | ↓ | | ↓ |
| E1 | | E2 | | e1 | | e2 |
| S1 ⇒ S2 | ⇒ | S3 | | s1 ⇒ s2 | ⇒ | s3 |

- Esempio con duplicazione genica e successiva degenerazione di geni
- Sembra confermato da più studi che l'infertilità dell'ibrido è quasi sempre dovuta all'iterazione tra molti geni
- Le possibili incompatibilità aumentano a valanga (snowball effect) con il numero di geni incompatibili (N sostituzioni in due gruppi che si stanno separando: $N(N-1)/2$ possibili incompatibilità)
- Dati sperimentali disponibili (esempi in *Xiphophorus*, *Drosophila*, ecc)

Come si formano nuove specie? I modelli di speciazione

- La formazione di nuove specie richiede sempre una riduzione iniziale di flusso genico, l'accumulo di qualche tipo di differenze tra i gruppi separati (per selezione, mutazione e/o deriva), che determinano in tempi variabili l'isolamento riproduttivo. La formazione di specie non è un processo estraneo a quanto possiamo immaginare conoscendo i meccanismi evolutivi entro una specie
- I principali modelli di speciazione vengono classificati in base alla relazione geografica tra i gruppi che formeranno le nuove specie:
 - Speciazione allopatrica: prevede la formazione una barriera geografica (fisica) al flusso genico
 - Speciazione allopatrica per vicarianza: il range continuo si suddivide
 - Speciazione allopatrica per dispersione (detta anche speciazione peripatrica): colonizzazione nuova area disgiunta
 - Assenza di flusso genico e traiettorie evolutive completamente indipendenti (selezione, deriva, migrazione o mutazione agiscono indipendentemente nelle due aree) come processo quasi inevitabile e automatico che porta all'isolamento riproduttivo
 - Speciazione parapatrica: avviene tra gruppi con areale in contatto
 - Divergenza lungo un gradiente ambientale o due habitat diversi (ma senza barriera al flusso genico)
 - La selezione nelle due aree è più forte del flusso genico
 - La selezione in relazione all'habitat è considerata importante, ma possono intervenire deriva e altri processi selettivi secondari (per esempio, sistemi sensoriali e selezione sessuale) per portare all'isolamento riproduttivo
 - Speciazione simpatica: avviene tra gruppi che occupano la stessa area geografica
 - L'isolamento riproduttivo può avvenire in seguito all'utilizzo differenziale delle risorse
 - L'isolamento riproduttivo può avvenire in seguito a forti riarrangiamenti cromosomici

Come si formano nuove specie? I modelli di speciazione

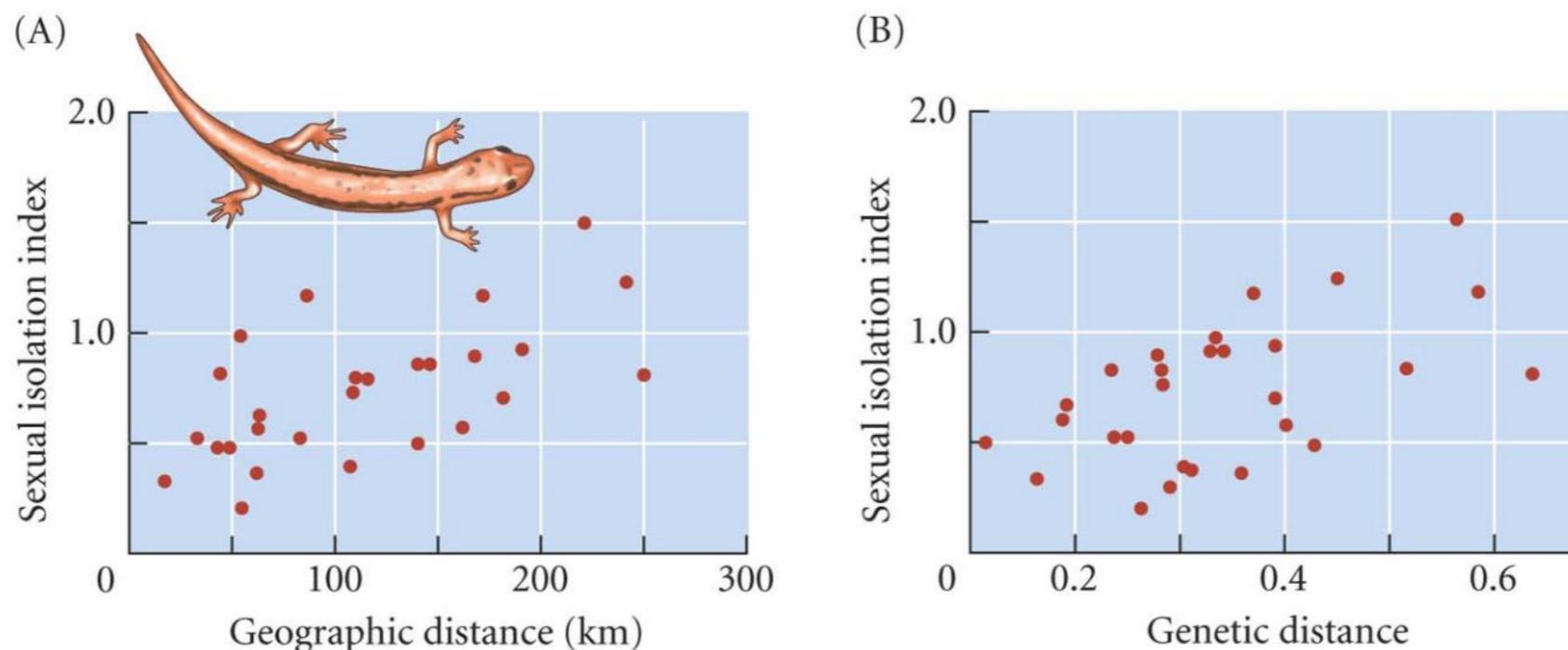


- Le differenze sono spesso sfumate: pochissimo flusso genico potrebbe essere compatibile con allopatria ma anche con parapatria
- Esistono altri modi per classificare i modelli di speciazione, più focalizzati sul meccanismo evolutivo più importante nella formazione di specie
 - Speciazione per deriva genetica, per selezione in habitat diversi (ecologica), per selezione sessuale, per divergenza cromosomica

L'accumulo di differenze e l'isolamento riproduttivo non sono processi rari

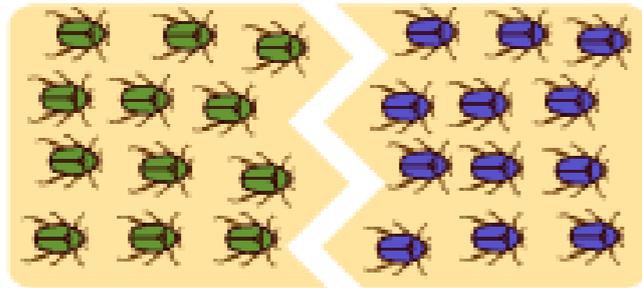
Un'evidenza chiara e dimostrata più volte è che la riduzione di flusso genico (anche dovuto semplicemente alla distanza geografica) determina divergenza genetica e isolamento riproduttivo (ovviamente in funzione delle capacità di dispersione di una specie). La formazione di isolamento riproduttivo e la formazione di nuove specie non è un processo che si verifica con eccessiva difficoltà

E comunque con 27 «raddoppiamenti di specie» (una ogni 130 milioni di anni) si possono raggiungere 100 milioni di specie in 3.5 miliardi di anni.

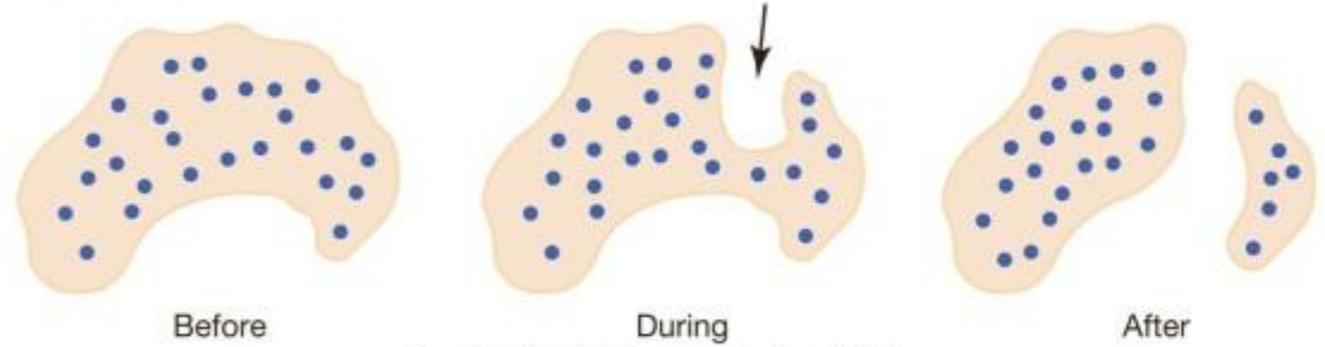


Popolazioni di salamandra *Dasmognathus ocrophaeus* in Carolina: popolazioni distanti accumulano isolamento riproduttivo, e questo è associato a maggiore distanza genetica

Speciazione allopatrica per vicarianza

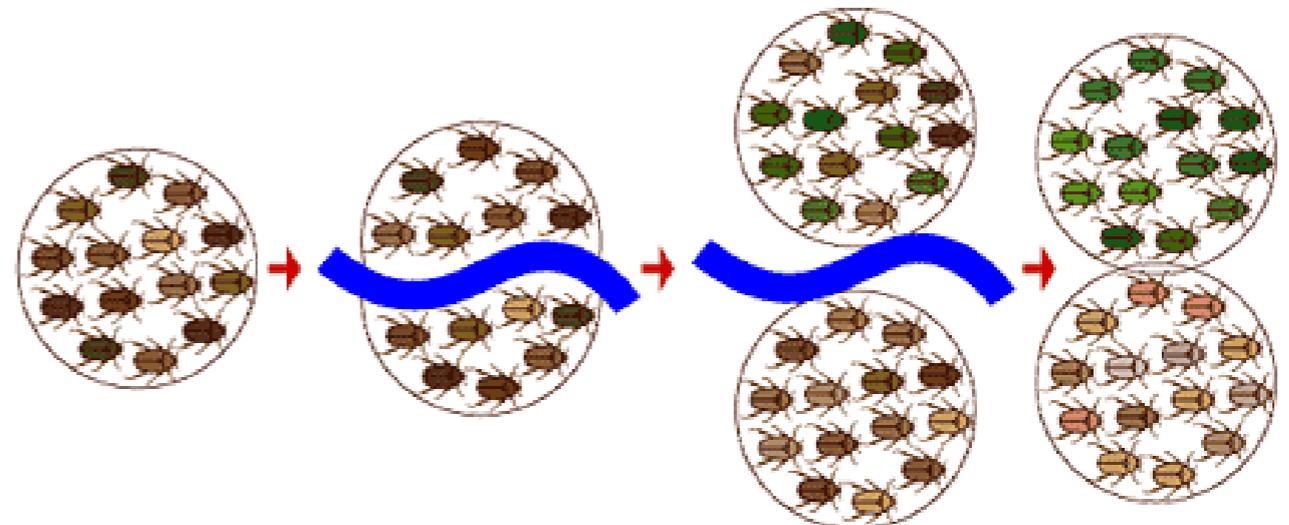
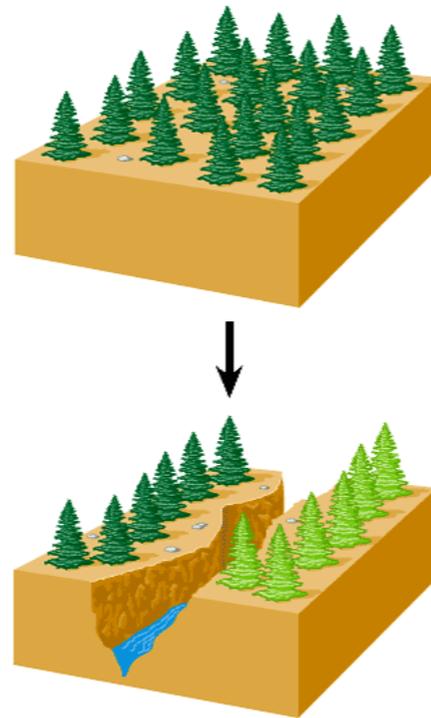
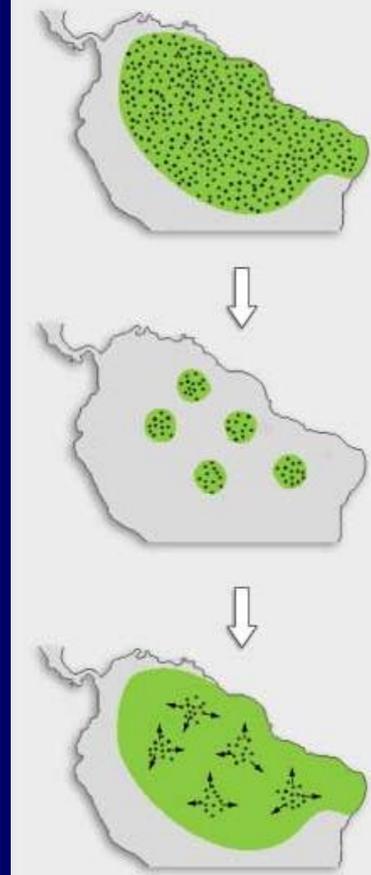


(b) Vicariance

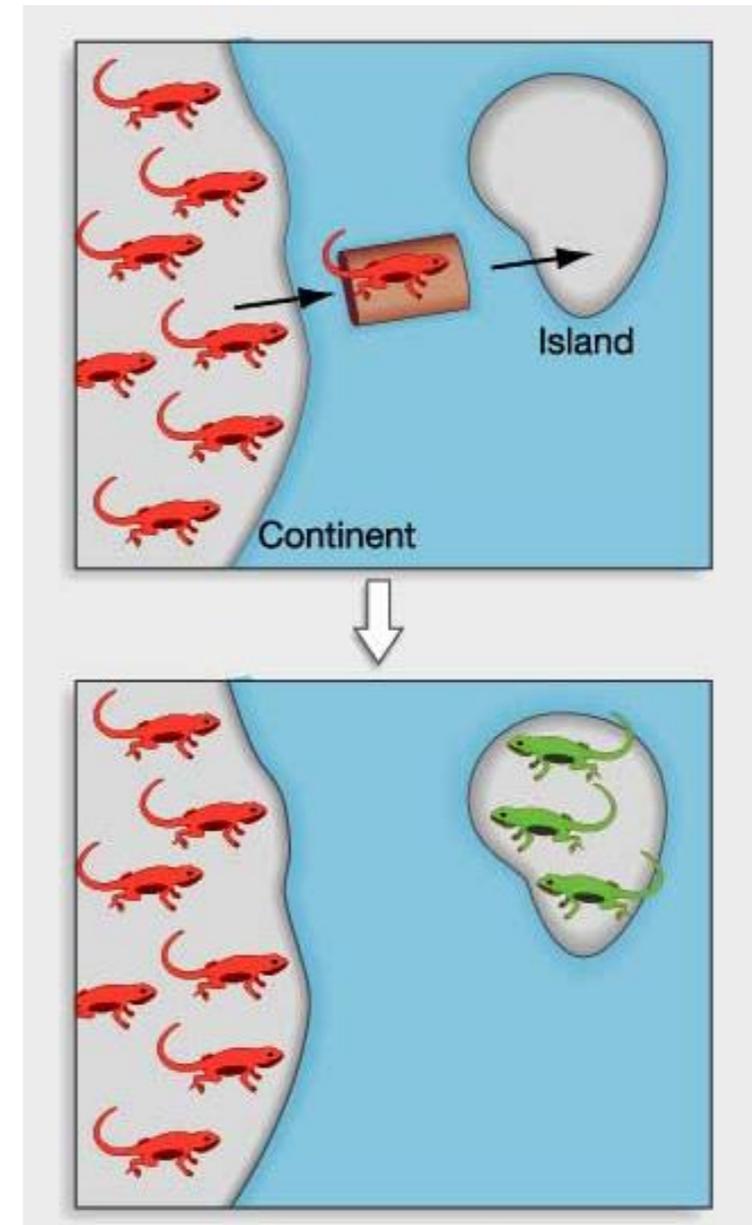
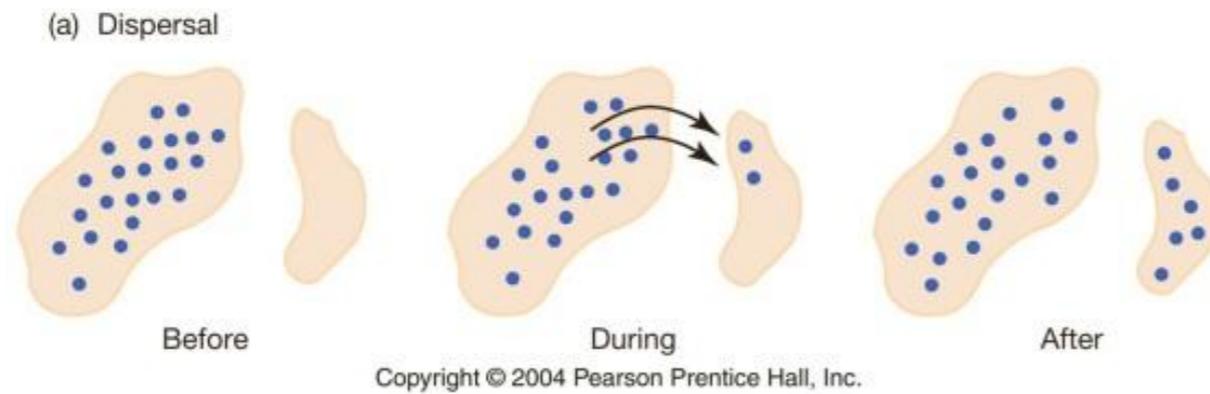


Copyright © 2004 Pearson Prentice Hall, Inc.

REFUGIUM HYPOTHESIS



Speciazione allopatrica per dispersione o speciazione peripatrica



Speciazione allopatrica

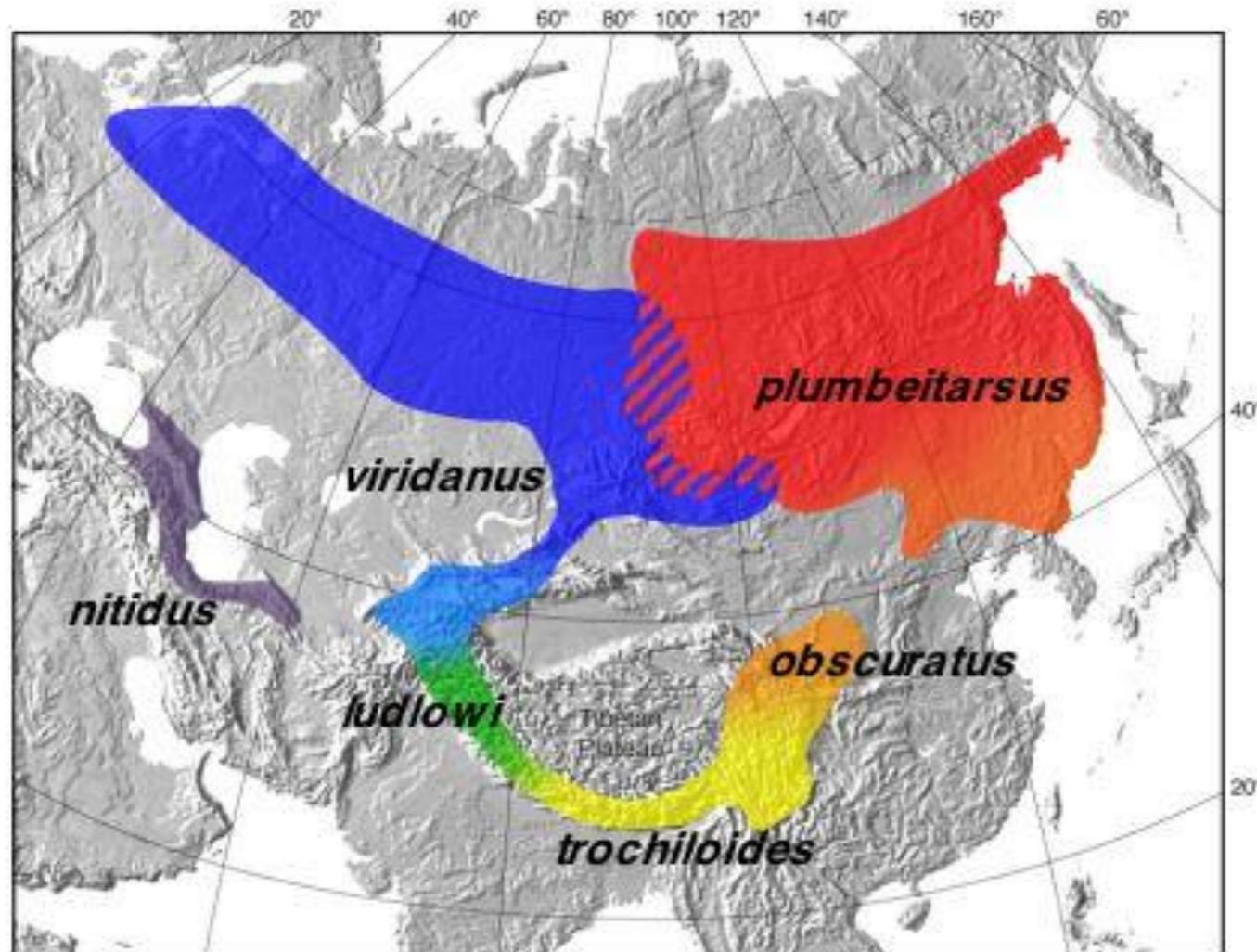
Ampie evidenze per la speciazione allopatrica

- Esistenza specie politipiche
- Esistenza isolati geografici (spesso in regioni periferiche dell'areale o su isole)
- Divergenze genetiche si accumulano frequentemente
 - (non sempre a divergenza genetica raggiunta si avrà speciazione!)
- Presenza di barriere riproduttive chiare ma meno facile da evidenziare in allopatria: evidenze indirette (per esempio sfasamenti temporali nel periodo riproduttivo) o servono esperimenti (esempio con salamandra)
 - Più facile da dimostrare in presenza di contatti secondari: le specie ad anello

Esperimenti in laboratorio

Specie ad anello

Il lui verdastro (*Phylloscopus trochiloides*)



West Siberian greenish warbler
(*P. t. viridanus*).



East Siberian greenish warbler
(*P. t. plumbeitarsus*).

Map of Asia showing the six subspecies of the greenish warbler described by Ticehurst in 1938. The crosshatched blue and red area in central Siberia shows the contact zone between *viridanus* and *plumbeitarsus*, which do not interbreed. Colors grade together where Ticehurst described gradual morphological change. The gap in northern China is most likely the result of habitat destruction.

Specie ad anello

Le salamandre del genere *Ensatina* in California

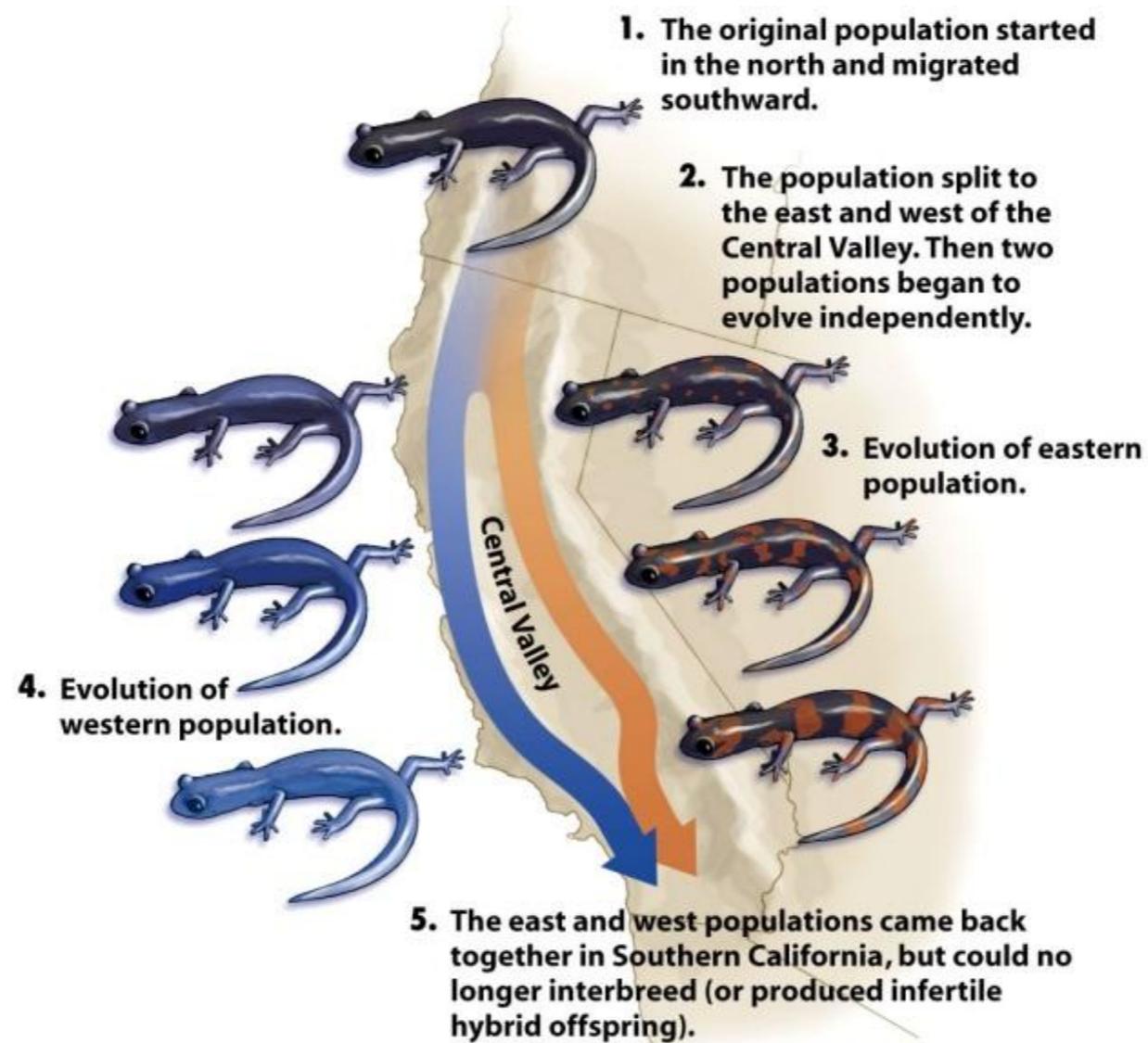
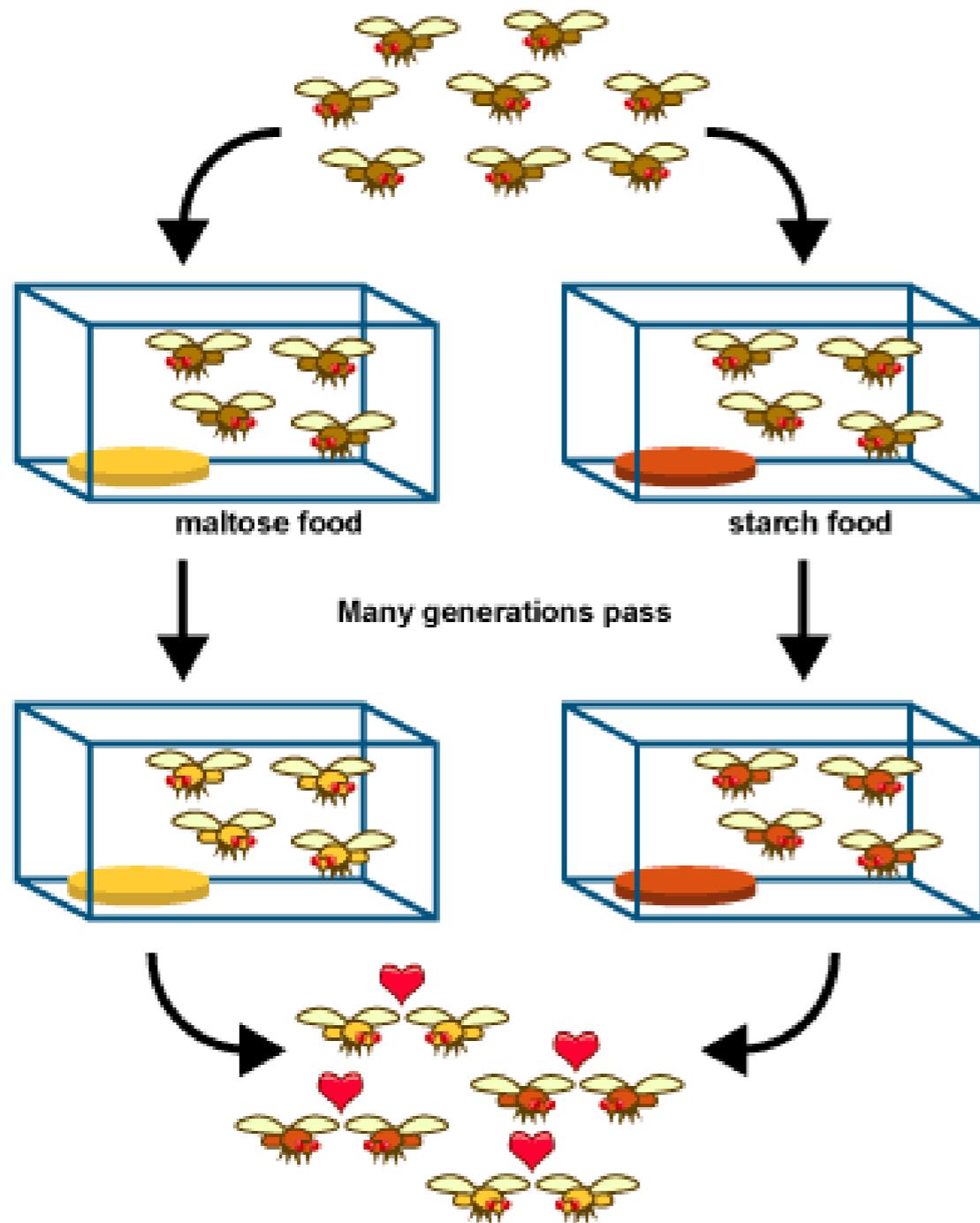


Figure 18-3 A Brief Guide to Biology, 1/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Esperimenti di speciazione allopatrica in laboratorio



- Diverse fonti di cibo (maltosio e amido)
- Evoluzione di differenti enzimi digestivi
- Altri adattamenti correlati (pleiotropia o effetto *autostop*)
- Isolamento prezigotico

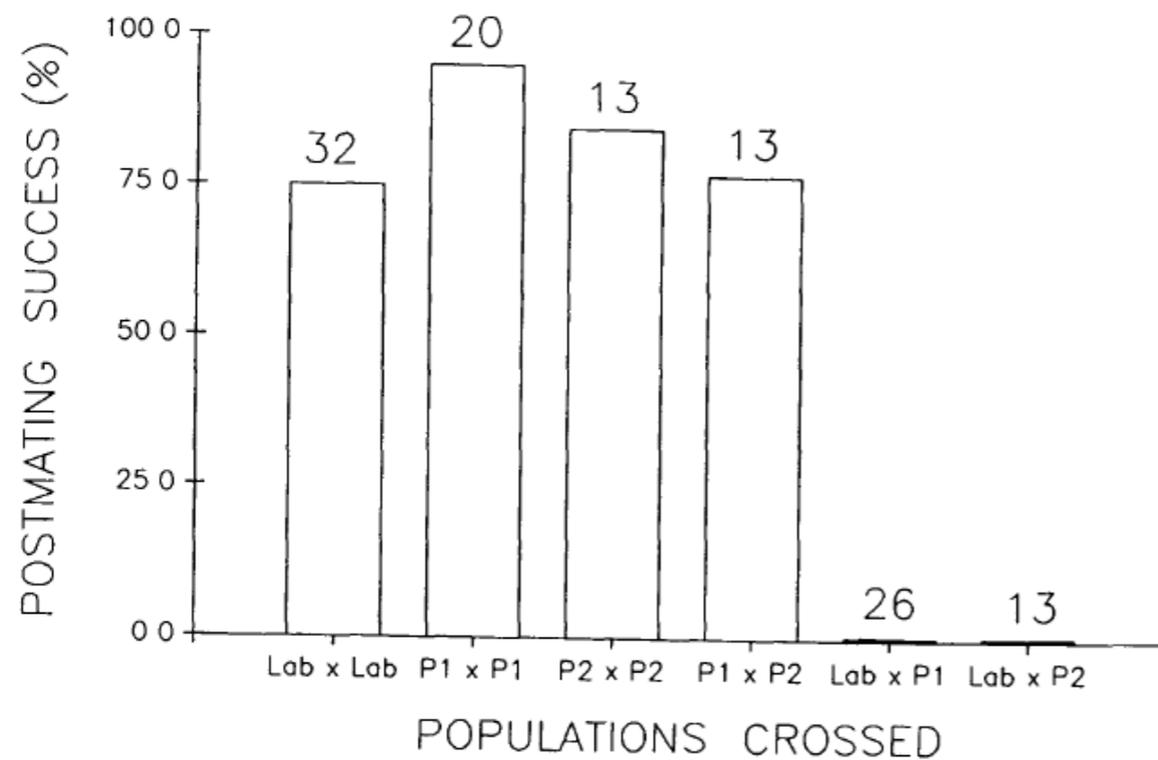
Esperimenti di speciazione allopatrica in laboratorio

Evidence for Rapid Speciation Following a Founder Event in the Laboratory

Author(s): James R. Weinberg, Victoria R. Starczak, Daniele Jörg

Reviewed work(s):

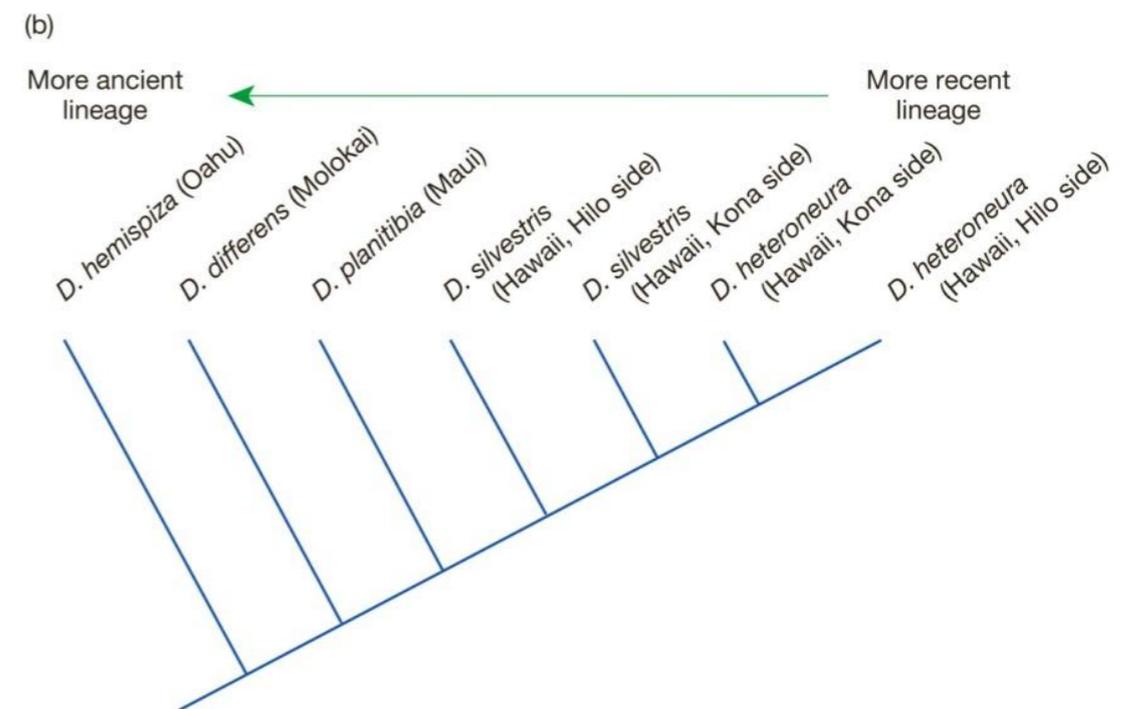
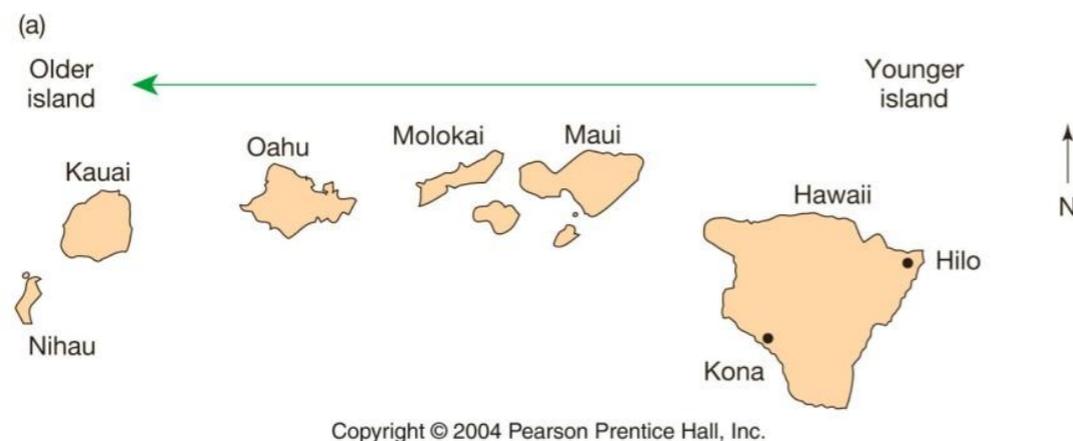
Source: *Evolution*, Vol. 46, No. 4 (Aug., 1992), pp. 1214-1220



Poche decine di anni dopo aver fondato una nuova popolazione in laboratorio, si osserva anche isolamento prezigotico (aggressività verso «specie» diverse)

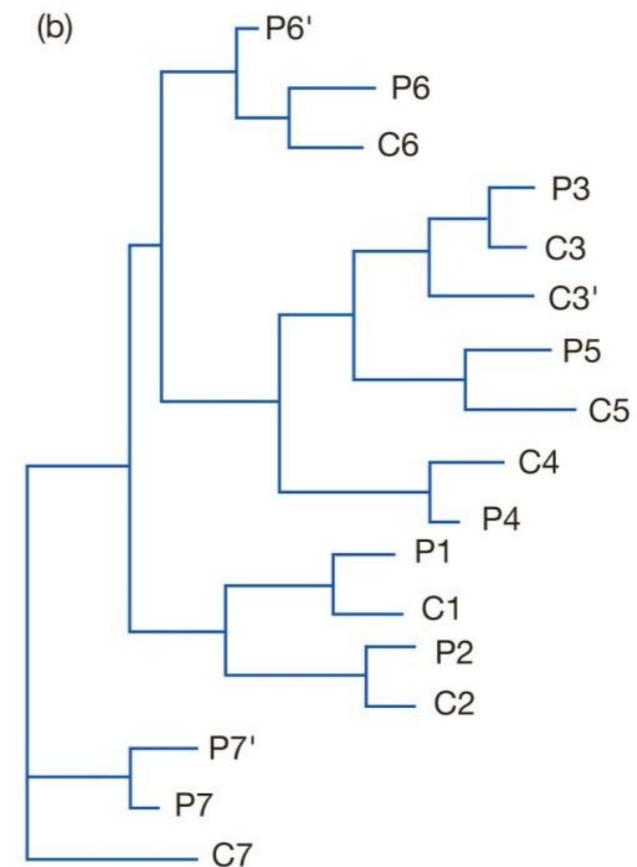
Speciazione allopatrica per dispersione (spec. peripatrica) in drosofile hawaiane

- Over 500 endemic species in 2 genera
- Occupy a wide variety of ecological niches
- Many species have ranges restricted to single islands
- One of the most famous *adaptive radiations*
- “Founder hypothesis” – one gravid female (or a few individuals) disperse to another island and start a new isolated population
- Predictions:
 - Closely related species should tend to be on neighboring islands
 - At least some phylogenetic branching sequences should correspond to the sequence in which islands were formed



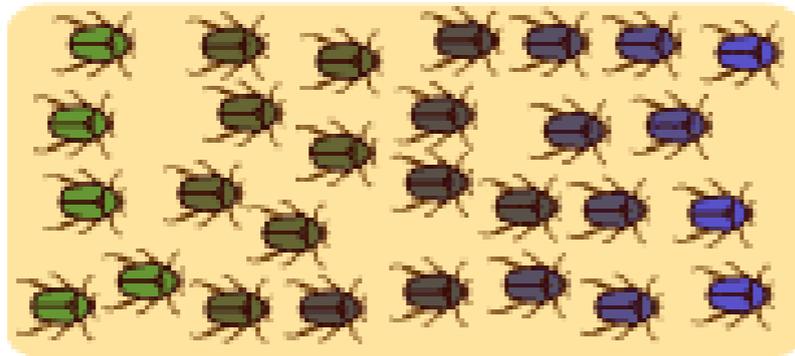
Speciazione allopatrica per vicarianza in gamberetti di Panama

- Before the formation of the Panamanian land bridge about 3 million years ago, the Pacific Ocean and Caribbean Sea were connected. The formation of the land bridge was a vicariant event that divided populations of marine organisms
- Seven species pairs identified on the basis of morphology – one member of each pair in the Caribbean and the other member in the Pacific. This is what would be expected if there were seven species originally, and each was subsequently split by the formation of the land bridge.
- Data on mtDNA sequences confirms this hypothesis



Copyright © 2004 Pearson Prentice Hall, Inc.

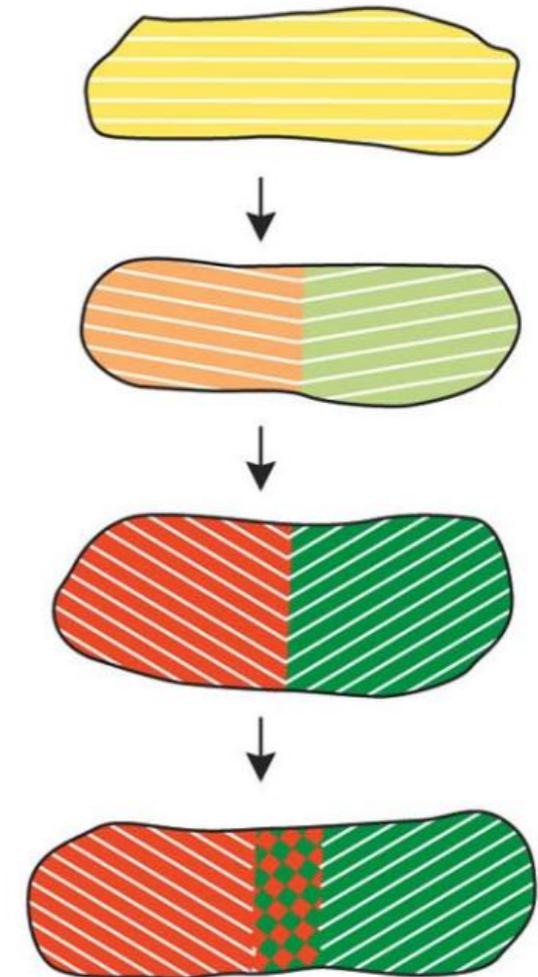
Speciazione parapatrica (in contiguità geografica)



Punti chiave:

- Divergenza (probabilmente per selezione) in ambienti contigui (separazione geografica assente)
- Zona ibrida primaria (con ibridi meno adatti nelle due aree delle due «specie» in formazione) può essere presente

(C) Parapatric speciation

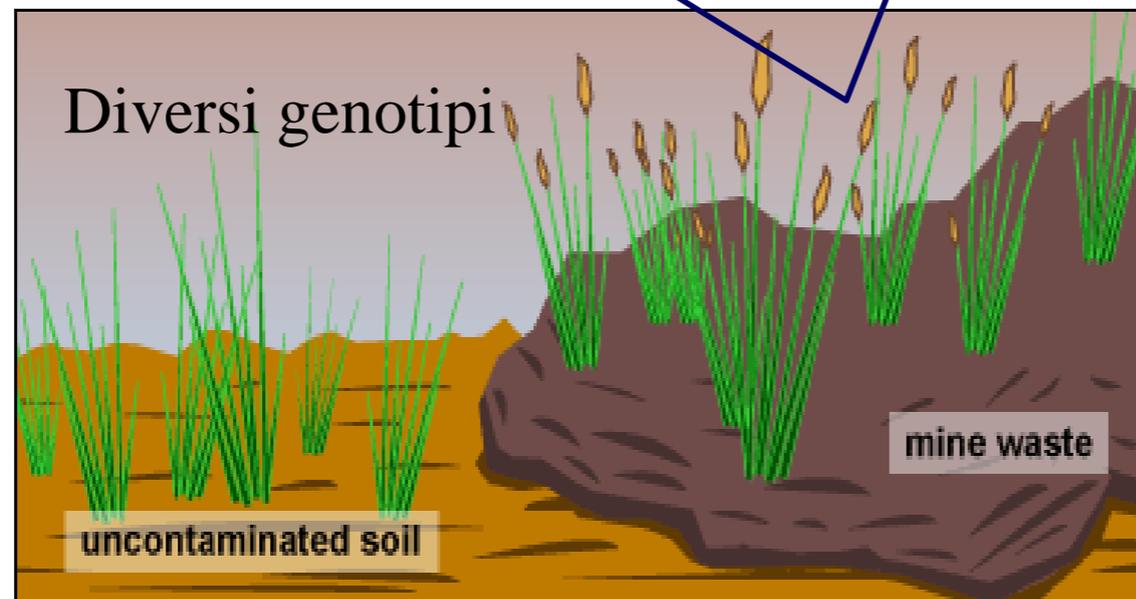
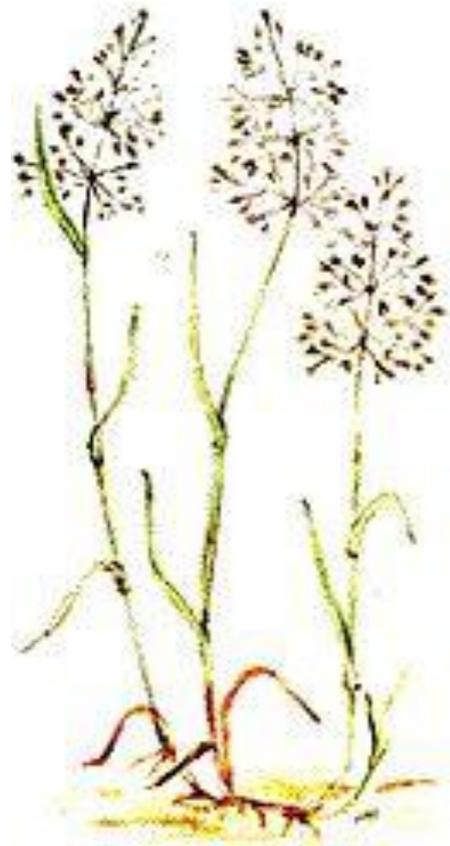


Range expansion
leads to sympatry

Speciazione parapatrica (in contiguità geografica)

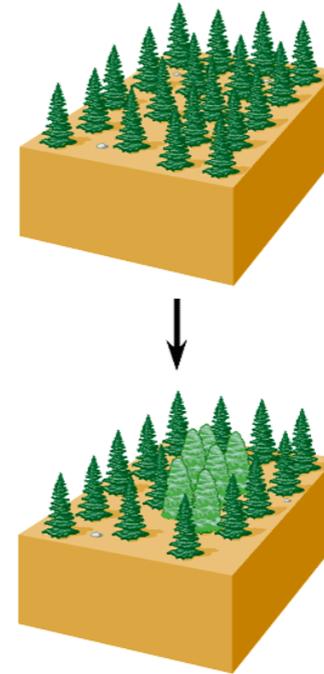
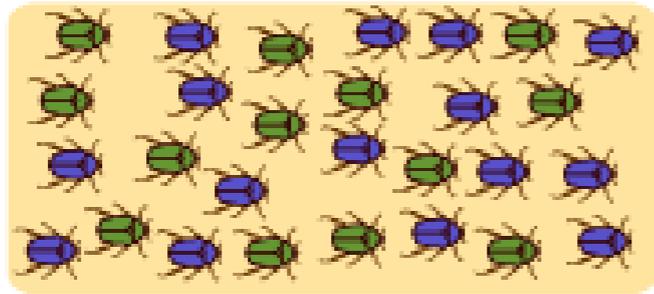
La selezione può produrre divergenza nonostante il flusso genico:
Agrostis tenuis e la resistenza ai metalli pesanti

Rilievi depositati da attività
di estrazione metallica:
molti metalli pesanti
(Cu, Zn, Pb)



Flusso genico presente
Selezione molto forte

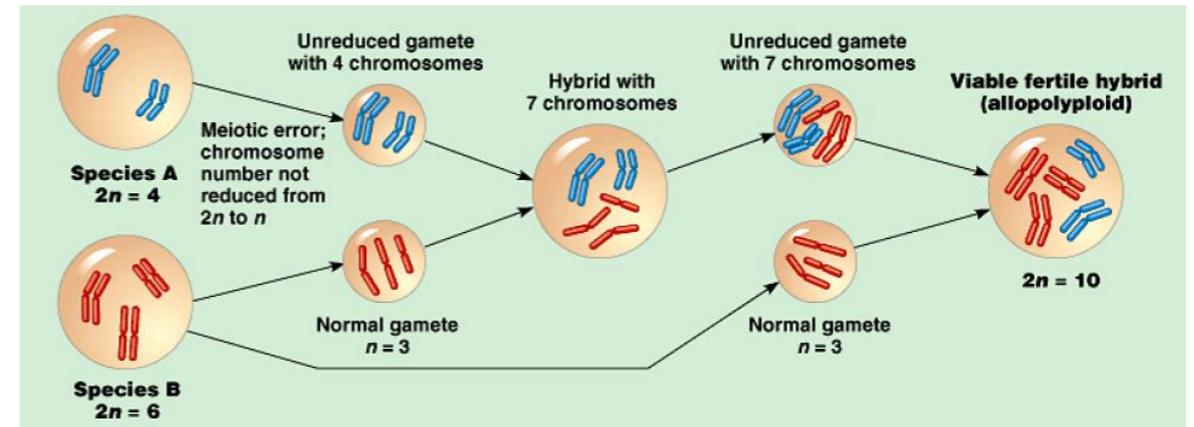
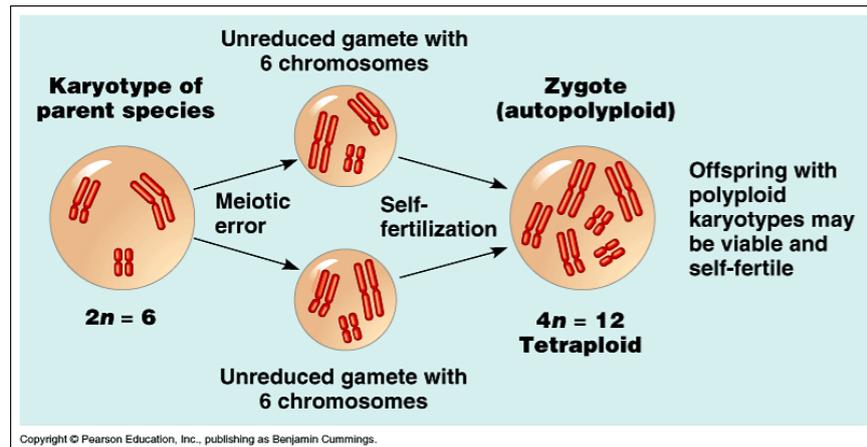
Speciazione simpatica



Punti chiave:

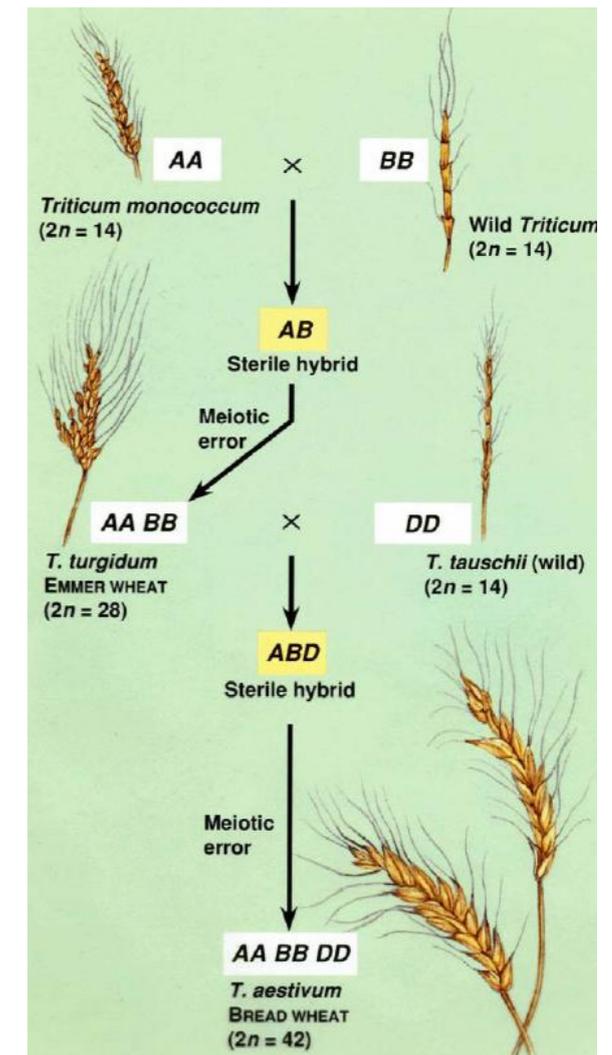
- Non dipende da separazione o distanza geografica
- Importanza della preferenza e specializzazione per nicchie diverse
- Non sempre facile escludere una iniziale allopatria (per questo è meglio studiare la speciazione simpatica in isole o laghi!)
- Importante probabilmente l'accoppiamento assortativo, favorito per esempio se gli individui tendono ad accoppiarsi nella nicchia dove sono nati (riduce flusso genico)
- Probabile che sia frequente in insetti erbivori (specializzazione per ospite) o comunque in specie fortemente dipendente da un ospite

Una speciale forma di speciazione simpatica istantanea per ploidia



Punti chiave:

- Molto diffusa nelle piante
- Popolazioni poliploidi generalmente separate da barriere post-zigotiche da antenati diploidi
- Importante la produzione di gameti non ridotti
- Importante è arrivare a condizioni di poliploidia con numero pari di corredi cromosomici (altrimenti problemi di sterilità)
- Autopoliploidia (stessa specie) e allopoliploidia (specie diverse)
- Allopoliploidia importante per esempio nell'evoluzione del frumento



Speciazione simpatrica in corso nella mosca del biancospino

- Il biancospino (hawthorn, *Crataegus*) cresce in tutto il nordamerica e produce un piccolo frutto di cui si ciba la larva di una piccola mosca (*Rhagoletis pomonella*)
- A partire dal 1864, ci si accorse che la larva stava diventando una peste per le coltivazioni di mele (*Malus*), e gli insetti che parassitavano mele e biancospini si stavano differenziando



- La mosca del melo e del biancospino sono indistinguibili fenotipicamente
- Non esistono barriere fisiche tra loro



Biancospino



Mela (Empire red)



Le femmine lasciano le uova (fertilizzate) nel frutto, di cui si cibano le larve

Speciazione simpatrica in corso nella mosca delle mele

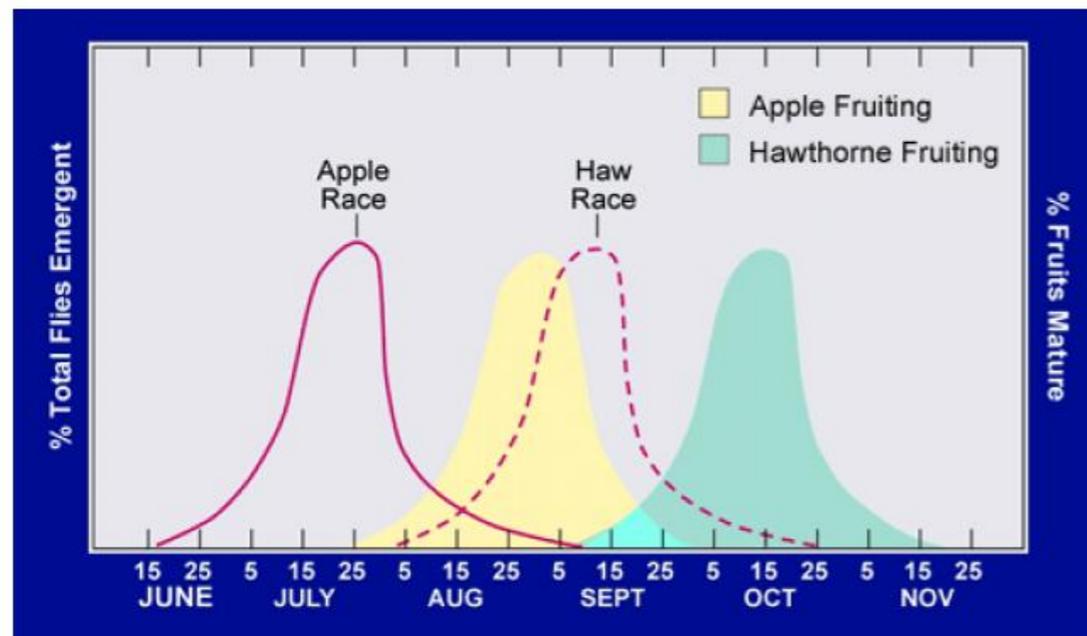
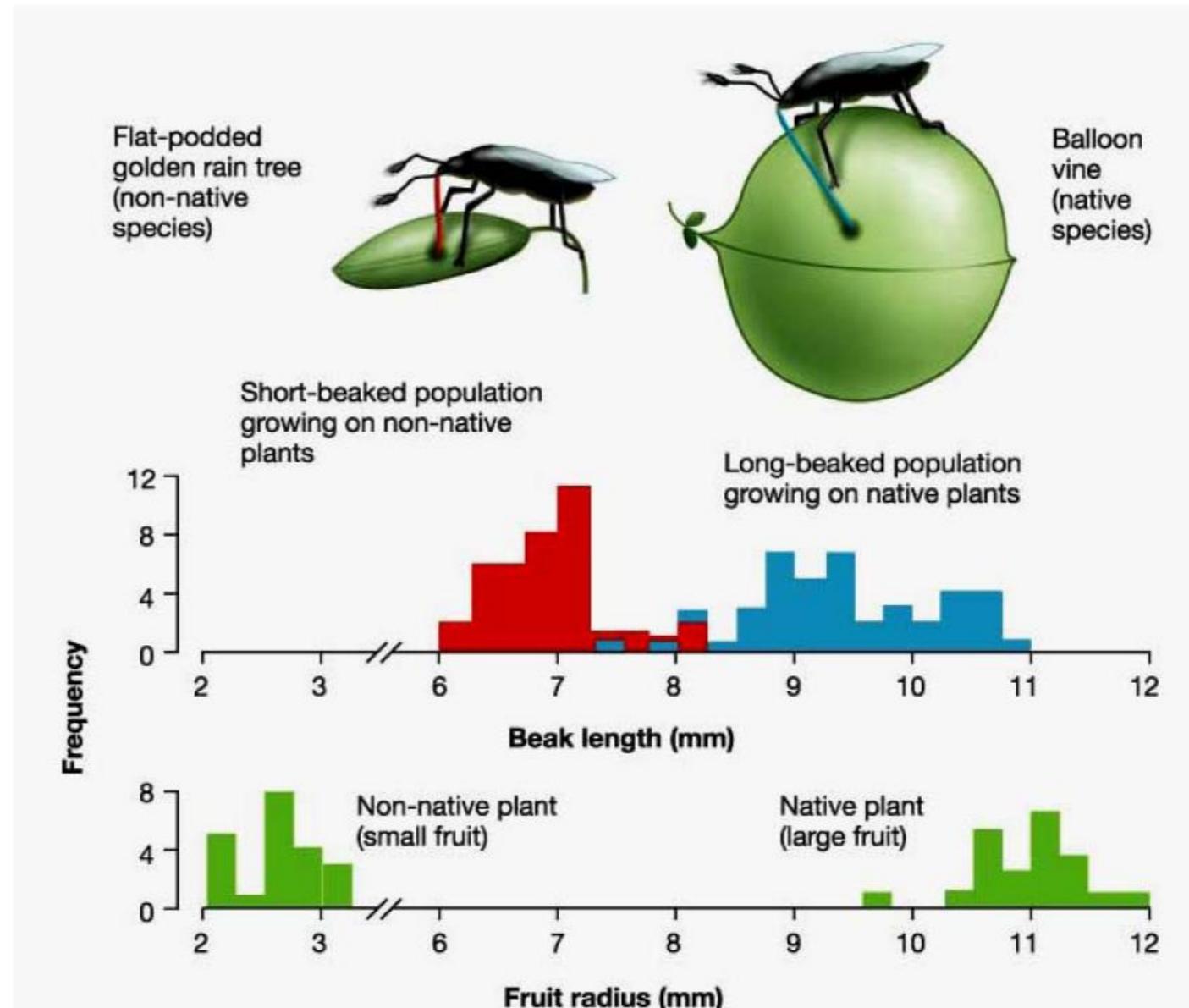


Figure 6: Emergence of *Rhagoletis pomonella* (adapted from [Bush, 1969](#))

- La maturazione del frutto avviene prima nelle mele rispetto al biancospino
- Le mosche emergono dalla pupa (forma invernale) prima della maturazione dei frutti, e ciò avviene prima nella mosca delle mele

- Divergenza genetica si sta accumulando
- Esiste specializzazione (preferenze per melo o biancospino)
- Solo 6% di accoppiamenti tra “razze”
- Selezione ha agito probabilmente sulla lunghezza del periodo larvale, di circa 40 gg nel caso di larve sulle mele e 55 gg sul biancospino (pressione selettiva: nel melo, la maturazione avviene prima).
- Forse la variabilità genetica necessaria era pre-esistente in popolazioni messicane
- La divergenza nella preferenza è avvenuta in simpatria

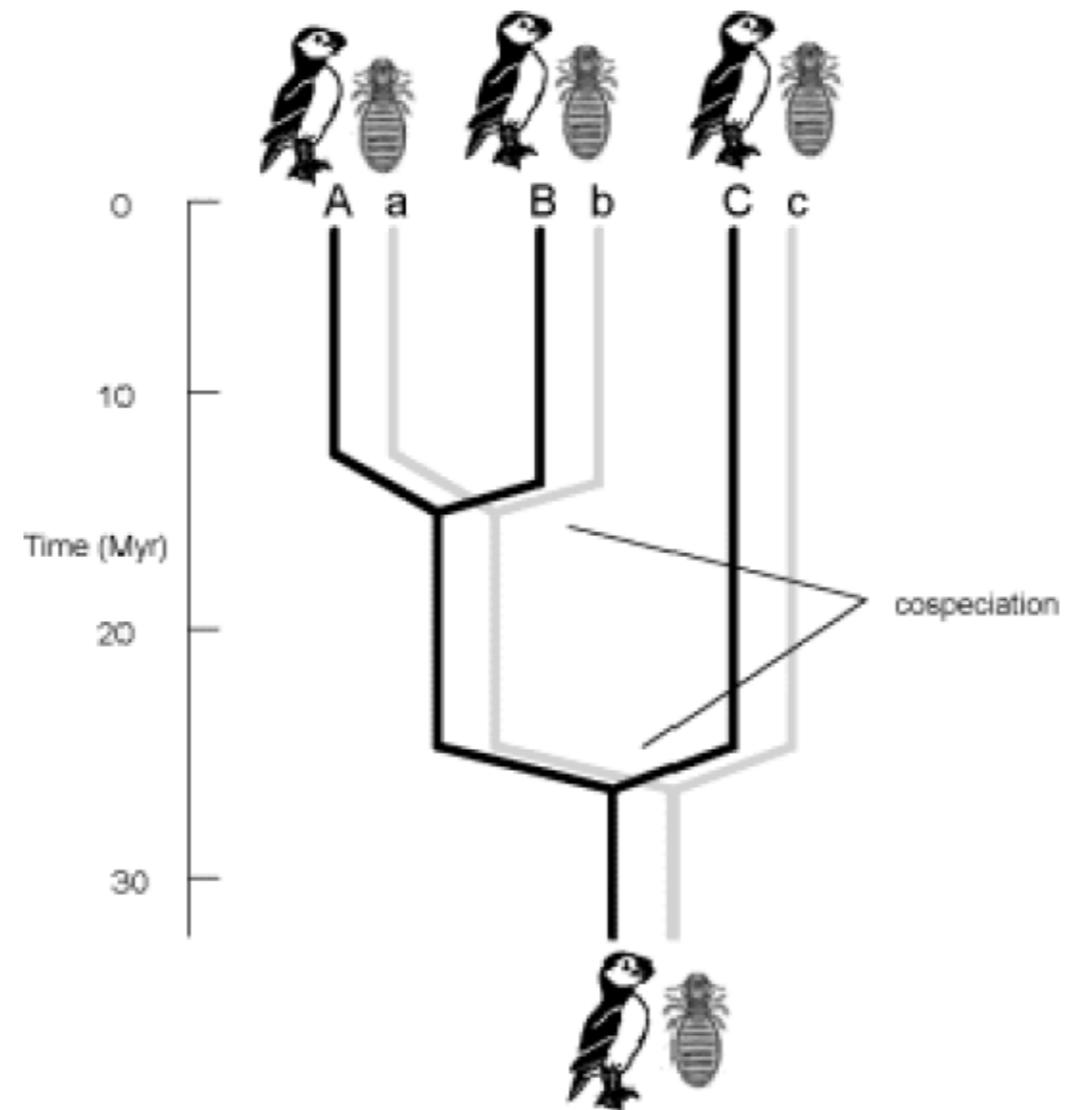
Ulteriore esempio di speciazione in corso in seguito a diversificazione delle risorse



Jadera haemotoloma

- 1. Una specie di pianta di origine asiatica è stata introdotta negli Stati Uniti negli anni '20
- 2. Alcuni individui hanno colonizzato la nuova specie
- 3. Ne è seguito un forte processo di divergenza e specializzazione

Speciazione simpatica e coevoluzione ospite-parassita o preda-predatore



Il concetto di rinforzo, o rafforzamento, dell'isolamento riproduttivo

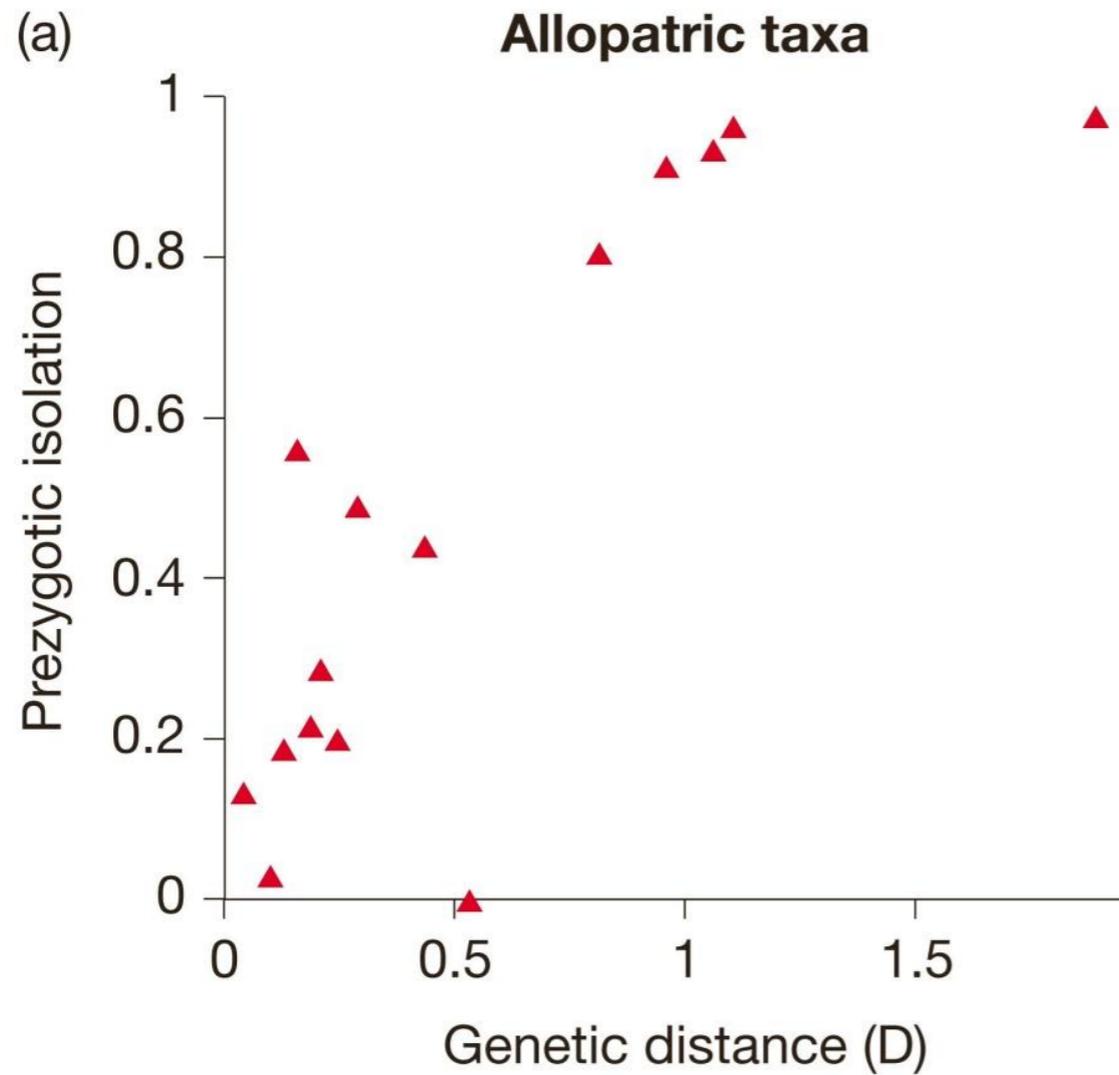
1. Specie incipienti A e B in contatto (anche secondario)
2. Compaiono mutazioni che rendono i loro portatori (in una o entrambe le specie) meno inclini ad accoppiarsi con l'altra specie
3. Gli individui non mutanti (che non selezionano il partner della specie "giusta") hanno ridotta fitness (producono per esempio prole sterile o meno fertile)
4. La selezione favorisce la fissazione della mutazione
5. L'isolamento riproduttivo (meglio, i caratteri che lo determinano) non sarebbe un effetto collaterale della divergenza genetica, ma si evolve come adattamento per evitare la produzione di ibridi con bassa fitness

In altre parole, quando gli ibridi hanno ridotta fitness, ci possiamo aspettare che la selezione naturale favorisca (rinforzi) l'isolamento riproduttivo?

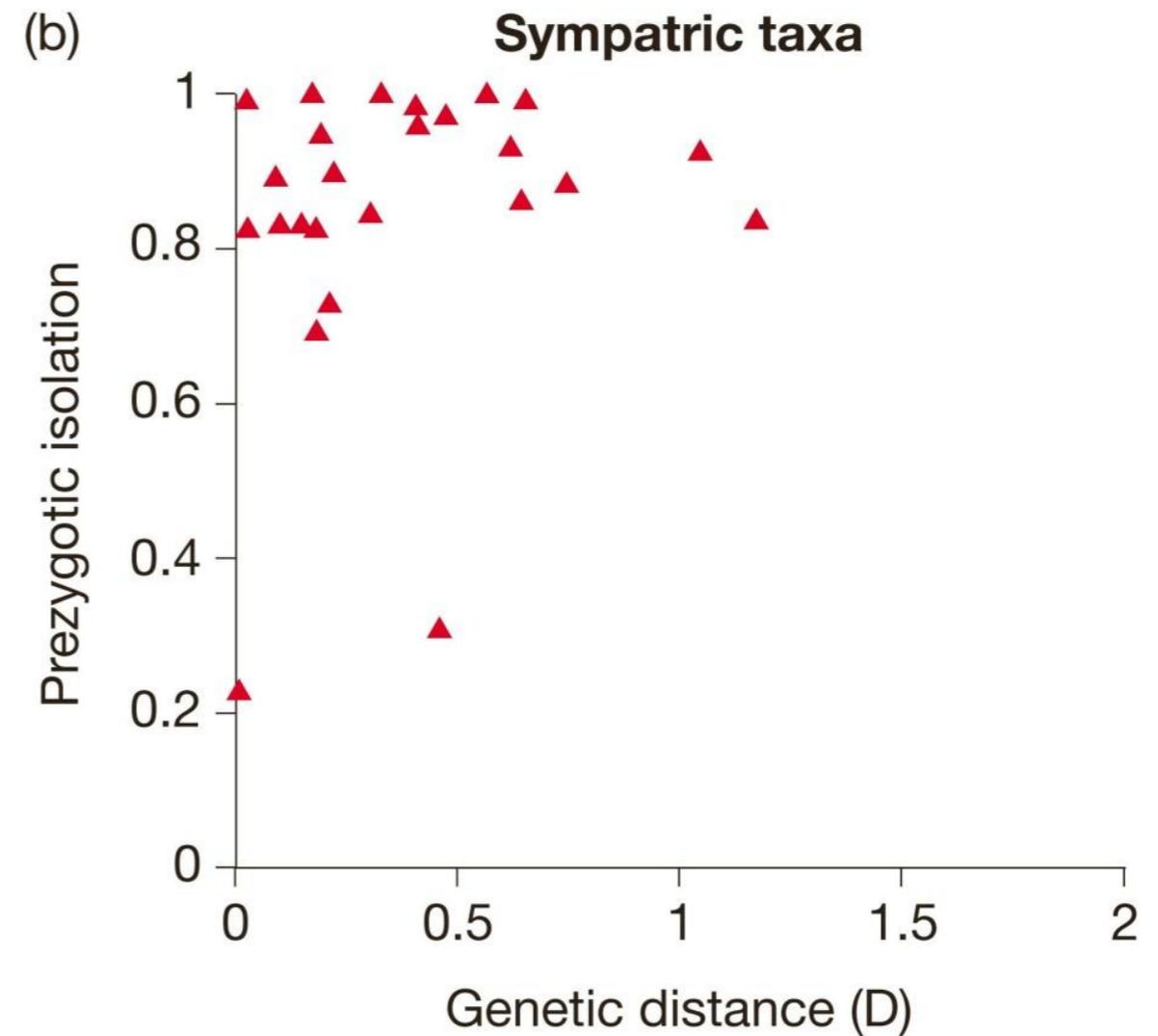
Evidenze di rinforzo (Coyne e Orr, 1997)

- Si analizzano coppie di specie sorelle nel genere *Drosophila*
- Ogni coppia viene classificata in simpatica o allopatrica
- Si misura la distanza genetica in ogni coppia (che si assume proporzionale all'età dell'antenato comune)
- Si misura il grado di isolamento prezigotico in ciascuna coppia (attraverso esperimenti di scelta sessuale)
- Predizione
 - Coppie di specie simpatriche avranno una maggiore probabilità di coppie di specie allopatriche di avere un maggiore isolamento prezigotico anche quando la distanza genetica è bassa. La predizione è dovuta al fatto che solo in simpatria può verificarsi il rinforzo (ovvero in condizioni che permettono l'ibridazione)
 - L'isolamento post-zigotico, dovuto solo all'accumulo di incompatibilità, dovrebbe essere simile in coppie simpatriche e allopatriche

Evidenze di rinforzo (Coyne e Orr, 1997)



Copyright © 2004 Pearson Prentice Hall, Inc.



Copyright © 2004 Pearson Prentice Hall, Inc.

Evidenze di rinforzo (Coyne e Orr, 1997)

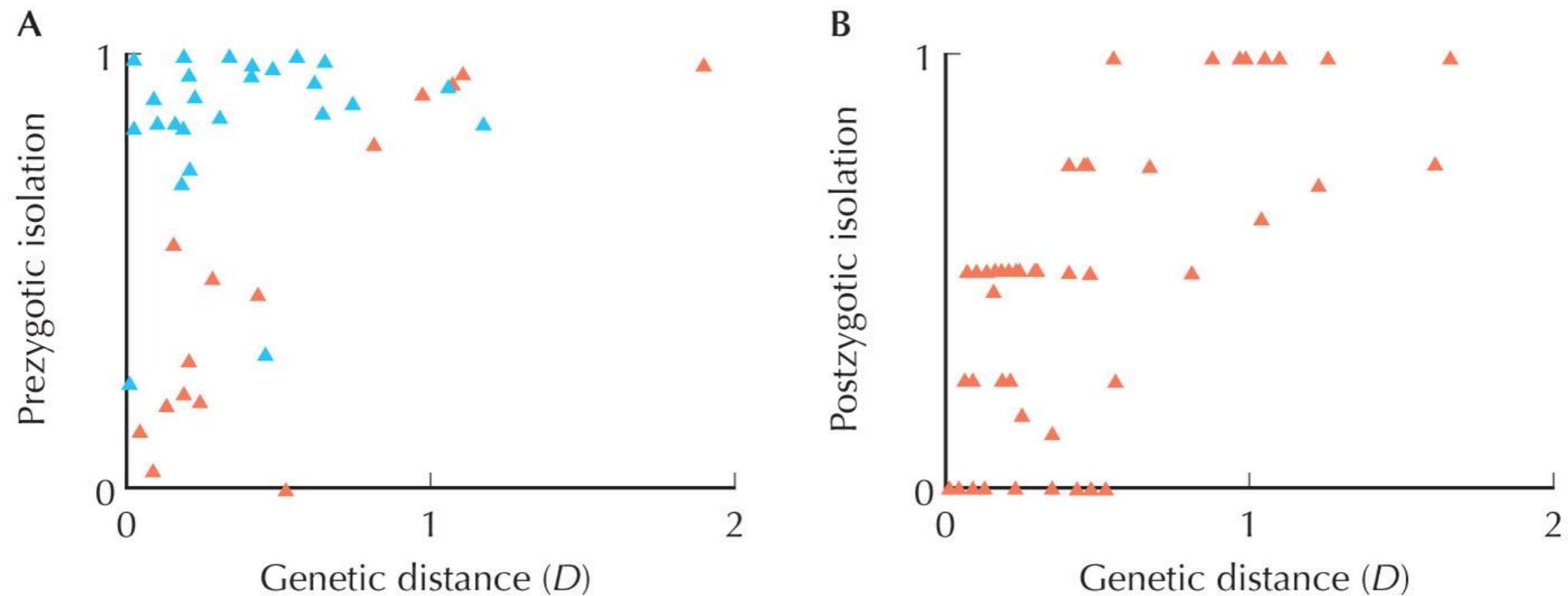


FIGURE 22.11. (A) Strength of prezygotic isolation plotted against genetic distance D for pairs of *Drosophila* species. Prezygotic isolation was measured by laboratory mate choice experiments. *Blue triangles*, sympatric pairs; *red triangles*, allopatric pairs. (B) Postzygotic isolation against Nei's D . There is no significant difference between sympatric and allopatric pairs, and so these are not distinguished. Crude measures of postzygotic isolation were given by the fraction of the four kinds of F_1 hybrids that survive or are fertile (male or female, from each of the two possible **reciprocal crosses**).

22.11, modified from Coyne J.A. et al., *Evolution* **51**: 295–303, © 1997 Society for the Study of Evolution

Qualche problema con la teoria del rinforzo

- Prima di tutto, è importante ricordare che il rinforzo non può agire sull'isolamento postzigotico. Un allele che riducesse la fertilità o la sopravvivenza dell'ibrido non potrebbe per definizione aumentare di frequenza (la selezione naturale sfavorisce, e non favorisce, gli alleli che determinano bassa fitness)
- Il rinforzo dell'isolamento prezigotico presenta qualche dubbio teorico
 - Difficile immaginare che alleli favoriti dalla selezione solo nelle zone ibride si diffondano ovunque nella specie
 - Il flusso genico nella zona ibrida (dove agisce la selezione) introduce alleli diversi da quelli che favoriscono l'isolamento
 - Il rinforzo può essere debole se molti incroci nella zona ibrida sono backcrosses che producono comunque prole relativamente fit (gli ibridi non di prima generazione avranno pochi geni con incompatibilità o che causano ridotta fitness)
 - Ad ogni passo verso l'isolamento (e quindi verso l'impedimento di incroci tra le due specie diverse) l'intensità della selezione si riduce (non si formano più ibridi)
 - Il carattere che determina la riduzione di fitness nell'ibrido (per esempio AA e aa sono fit nelle due specie, ma l'ibrido Aa ha fitness ridotta), e quello che determina la scelta assortativa (per esempio BB è verde e bb è rosso, e la scelta del partner corretto è basata sul colore), devono essere associati (in linkage). Se gli individui AA sono solitamente verdi (AABB) e quelli aa sono solitamente rossi (aabb) il rinforzo funziona. Ma se i due loci non sono associati e si forma per ricombinazione un individuo AAbb, questo sarà rosso, verrà scelto da individui aabb e si formerà prole Aabb con fitness ridotta.
 - L'evidenza di maggiore isolamento riproduttivo tra specie simpatriche (in coppie che possono essere sia simpatriche che allopatriche) potrebbe essere dovuta al fatto che nel caso di contatti secondari solo le coppie con forti incompatibilità genetiche persistono e vengono osservate (le altre si amalgamano e non vengono riconosciute come specie o popolazioni distinte in simpatria)
- In conclusione, la divergenza con isolamento riproduttivo come prodotto collaterale è ben documentato e sicuramente ha un ruolo importante nella speciazione. Il meccanismo di rafforzamento (adattamenti per evitare la formazione di ibridi con bassa fitness) può essere stato importante ma le evidenze a favore non sono numerose

Quanto tempo ci vuole per formare una specie?

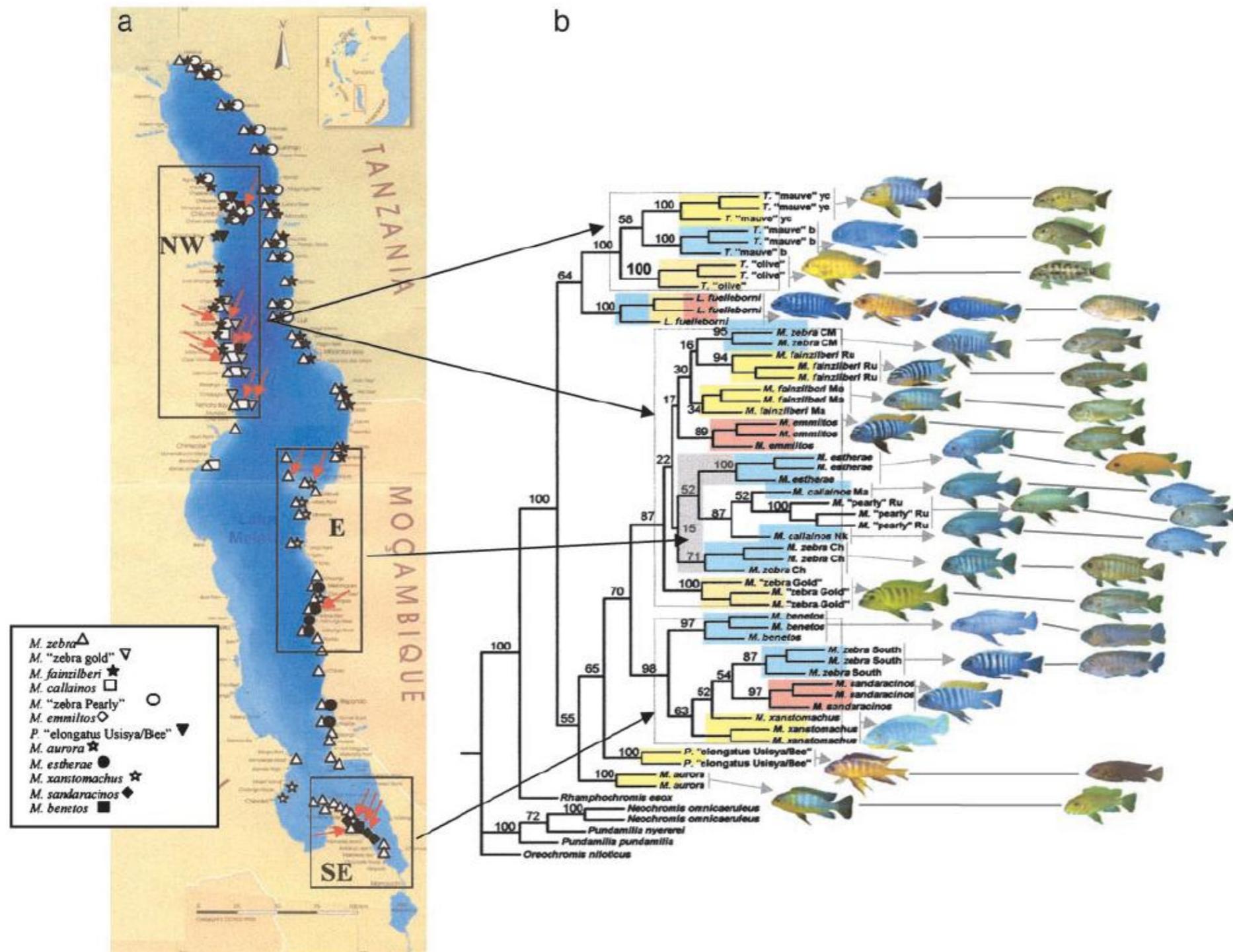
- A volte si parla di tempi tra 100,000 e 5.000.000 di anni
- Non si possono in realtà fare generalizzazioni
 - Dipende dalle pressioni selettive
 - Dipende dal tempo di generazione
 - Dipende dalla deriva genetica e quindi dalla dimensione effettiva
- E' vero però che per accumulare incompatibilità genetiche (che impediscano una reversione della speciazione) ci vuole parecchio tempo: molte specie considerate «buone» possono ibridare se esiste la possibilità (e i cambiamenti climatici recenti stanno offrendola...)

Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation

Current Biology Vol 16 No 9
R334

A large fraction of the world's species diversity is of recent evolutionary origin, and has evolved as a by-product of divergent adaptation in heterogeneous environments. Recent research provides a dire warning that homogenizing environments may cause the rapid loss of such species through a reversal of the speciation process.

Esempio di speciazione rapida: la radiazione adattativa nei ciclidi



Esempio di speciazione rapida: la radiazione adattativa nei ciclidi

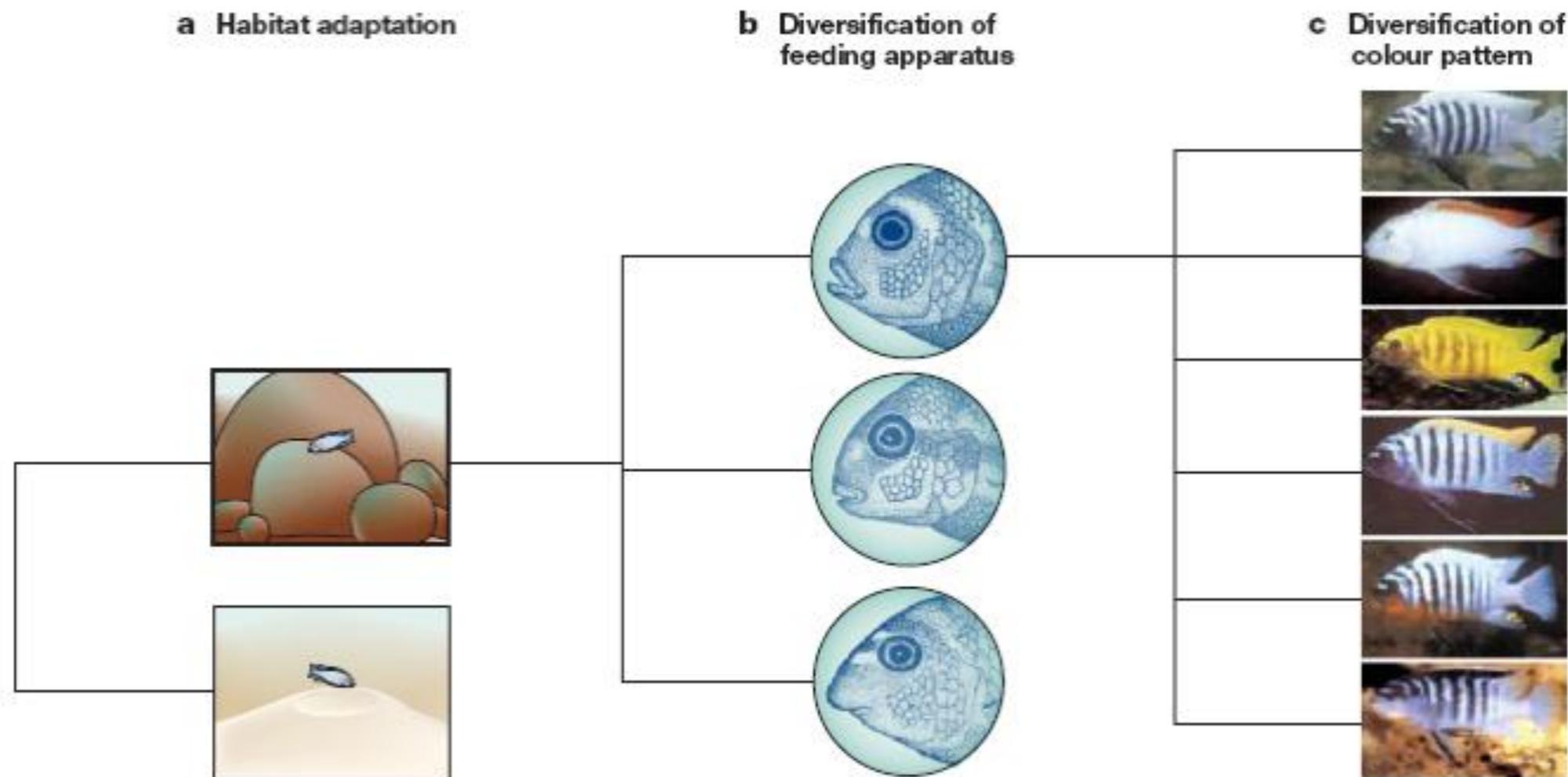


Figure 1 | **Three-stage radiation of cichlids in Lake Malawi.** **a** | The first stage of cichlid radiation involves adaptation to distinct rocky and sandy habitats in the lake. **b** | The second stage is a radiation of trophic morphologies within each habitat, which is represented by the jaws of *Metriaclima*, *Tropheops* and *Labeotropheus* (top to bottom, respectively). **c** | The third stage is a diversification of male colour patterns within each lineage, which is represented here by species of the genus *Metriaclima*. Modified from REE 11 © (2001) Blackwell Scientific.

ARTICLES

Speciation through sensory drive in cichlid fish

Ole Seehausen^{1,2}, Yohey Terai³, Isabel S. Magalhaes^{1,2}, Karen L. Carleton⁴, Hillary D. J. Mrosso⁵, Ryutaro Miyagi³, Inke van der Sluijs^{6†}, Maria V. Schneider^{2†}, Martine E. Maan^{6†}, Hidenori Tachida⁷, Hiroo Imai⁸ & Norihiro Okada³

The following sensory drive speciation scenario is fully consistent with our data. First, divergent natural selection between light regimes at different water depths acts on *LWS*. Second, sexual selection for conspicuous colouration is also divergent because perceptual biases differ between light regimes. Third, their interaction generates initial deviation from linkage equilibrium between *LWS* and nuptial colour alleles as observed on all but the steepest gradients. Fourth, subsequent disruptive selection due to reduced fitness of genotypes with a mismatch between *LWS* and colour alleles causes speciation, perhaps involving reinforcement-like selection for mating preferences, whereby male nuptial colour may serve as a marker trait for opsin genotype.

Esempio di speciazione rapida dovuta all'ultima glaciazione

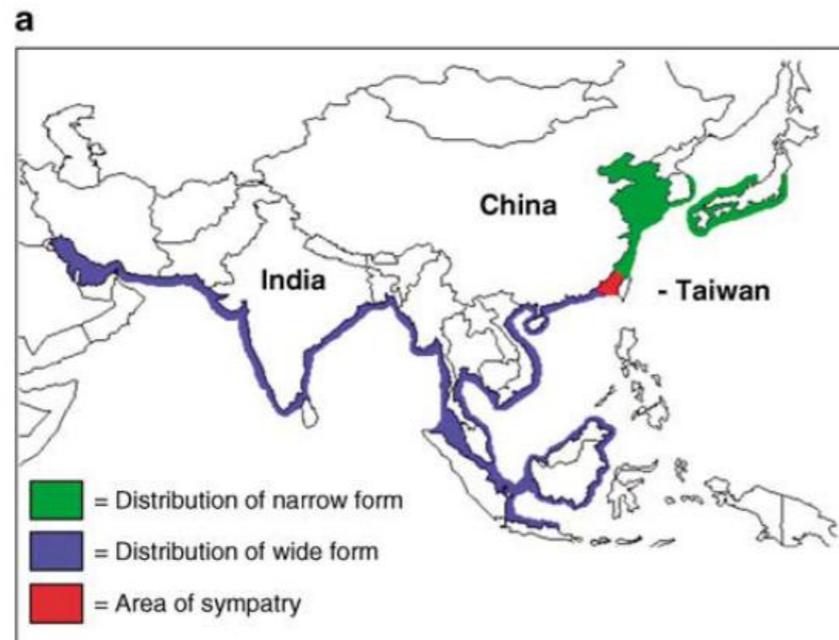
Heredity (2008) 101, 145–155
© 2008 Nature Publishing Group All rights reserved 0018-067X/08 \$30.00
www.nature.com/hdy

ORIGINAL ARTICLE

Detecting recent speciation events: the case of the finless porpoise (genus *Neophocaena*)

JY Wang^{1,2,3}, TR Frasier³, SC Yang⁴ and BN White³

¹FormosaCetus Research and Conservation Group, Thornhill, Ontario, Canada; ²National Museum of Marine Biology and Aquarium, Pingtung County, Taiwan; ³Department of Biology, Natural Resources DNA Profiling and Forensic Centre, Trent University, Peterborough, Ontario, Canada and ⁴FormosaCetus Research and Conservation Group, Hualien City, Taiwan



Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource

Anthony Herrel^{*†‡}, Katleen Huyghe[†], Bieke Vanhooydonck[†], Thierry Backeljau^{†§}, Karin Breugelmans[§], Irena Grbac[¶], Raoul Van Damme[†], and Duncan J. Irschick^{||}

^{*}Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, MA 02138; [†]Department of Biology, University of Antwerp, Universiteitsplein 1, B-2610 Antwerpen, Belgium; [§]Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Vautierstraat 29, B-1000 Brussels, Belgium; [¶]Department of Zoology, Croatian Natural History Museum, Demetrova 1, HR-1000, Zagreb, Croatia; and ^{||}Department of Biology and Organismic Evolutionary Program, University of Massachusetts at Amherst, 221 Morrill Science Center, Amherst, MA 01003

Edited by Gordon H. Orians, University of Washington, Seattle, WA, and approved January 31, 2008 (received for review December 19, 2007)

Although rapid adaptive changes in morphology on ecological time scales are now well documented in natural populations, the effects of such changes on whole-organism performance capacity and the consequences on ecological dynamics at the population level are often unclear. Here we show how lizards have rapidly evolved differences in head morphology, bite strength, and digestive tract structure after experimental introduction into a novel environment. Despite the short time scale (≈ 36 years) since this introduction, these changes in morphology and performance parallel those typically documented among species and even families of lizards in both the type and extent of their specialization. Moreover, these changes have occurred side-by-side with dramatic changes in population density and social structure, providing a compelling example of how the invasion of a novel habitat can evolutionarily drive multiple aspects of the phenotype.

Morphometric data describing head size and shape show that both males and females of the two populations differ significantly in head morphology [MANOVA; males: Wilks's $\lambda = 0.463$, $F_{9,115} = 14.81$, $P < 0.001$; females: Wilks's $\lambda = 0.425$, $F_{9,123} = 18.45$, $P < 0.001$ (Table 1 and Fig. 1)] with lizards on Pod Mrčaru having longer, wider, and taller heads than lizards on Pod Kopište (Table 1 and Fig. 1). Differences between populations are not merely the result of differences in overall size but represent distinct changes in head shape [MANCOVA with SVL as covariate; males: slopes, Wilks's $\lambda = 0.918$, $F_{6,131} = 1.96$, $P = 0.08$; intercepts, Wilks's $\lambda = 0.387$, $F_{6,132} = 34.88$, $P < 0.001$; females: slopes, Wilks's $\lambda = 0.983$, $F_{8,122} = 0.25$, $P = 0.98$; intercepts, Wilks's $\lambda = 0.754$, $F_{8,123} = 5.02$, $P < 0.001$; juveniles: slopes, Wilks's $\lambda = 0.969$, $F_{6,39} = 0.21$, $P = 0.97$; intercepts, Wilks's $\lambda = 0.498$, $F_{6,40} = 6.72$, $P < 0.001$ (Table 1 and Fig. 1)].

ORIGINAL ARTICLE

Genetic drift and rapid evolution of viviparity in insular fire salamanders (*Salamandra salamandra*)

G Velo-Antón^{1,2,3}, KR Zamudio¹ and A Cordero-Rivera²

Continental islands offer an excellent opportunity to investigate adaptive processes and to time microevolutionary changes that precede macroevolutionary events. We performed a population genetic study of the fire salamander (*Salamandra salamandra*), a species that displays unique intraspecific diversity of reproductive strategies, to address the microevolutionary processes leading to phenotypic and genetic differentiation of island, coastal and interior populations. We used eight microsatellite markers to estimate genetic diversity, population structure and demographic parameters in viviparous insular populations and ovoviviparous coastal and interior populations. Our results show considerable genetic differentiation (F_{ST} range: 0.06–0.27), and no clear signs of gene flow among populations, except between the large and admixed interior populations. We find no support for island colonization by rafting or intentional/accidental anthropogenic introductions, indicating that rising sea levels were responsible for isolation of the island populations approximately 9000 years ago. Our study provides evidence of rapid genetic differentiation between island and coastal populations, and rapid evolution of viviparity driven by climatic selective pressures on island populations, geographic isolation with genetic drift, or a combination of these factors. Studies of these viviparous island populations in early stages of divergence help us better understand the microevolutionary processes involved in rapid phenotypic shifts.

Heredity advance online publication, 16 November 2011; doi:10.1038/hdy.2011.91

Keywords: genetic drift; holocene; island; *Salamandra salamandra*; rapid evolution; viviparity

Esiste una relazione tra speciazione e tassi di evoluzione? Evidenze recenti

Evo Edu Outreach (2008) 1:274–280
DOI 10.1007/s12052-008-0049-4

ORIGINAL SCIENTIFIC ARTICLE

Speciation and Bursts of Evolution

Chris Venditti • Mark Pagel

Abstract A longstanding debate in evolutionary biology concerns whether species diverge gradually through time or by rapid punctuational bursts at the time of speciation. The theory of punctuated equilibrium states that evolutionary change is characterised by short periods of rapid evolution followed by longer periods of stasis in which no change occurs. Despite years of work seeking evidence for punctuational change in the fossil record, the theory remains contentious. Further there is little consensus as to the size of the contribution of punctuational changes to overall evolutionary divergence. Here we review recent developments which show that punctuational evolution is common and widespread in gene sequence data.

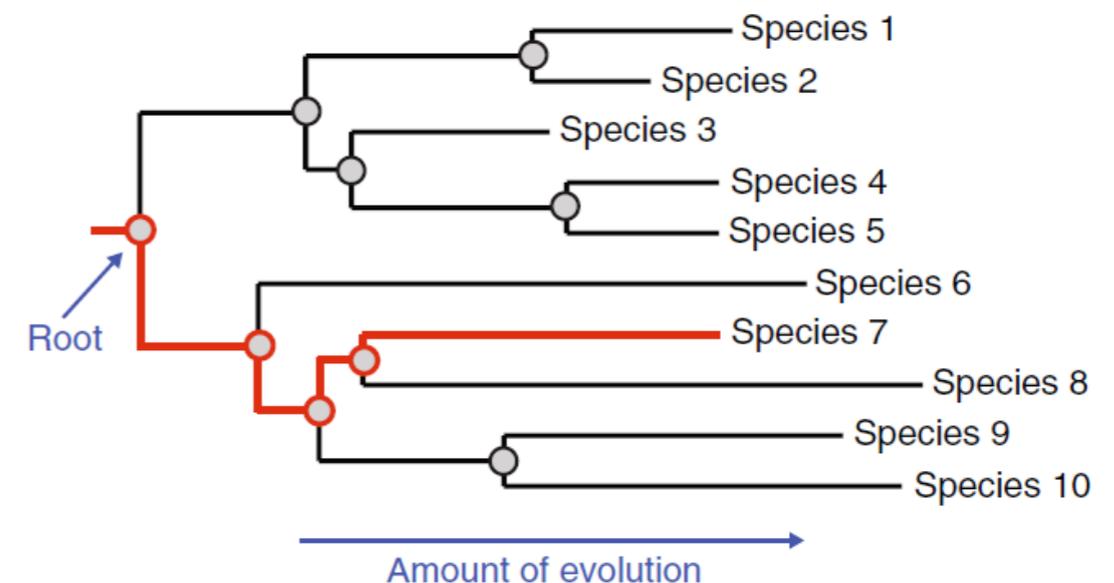
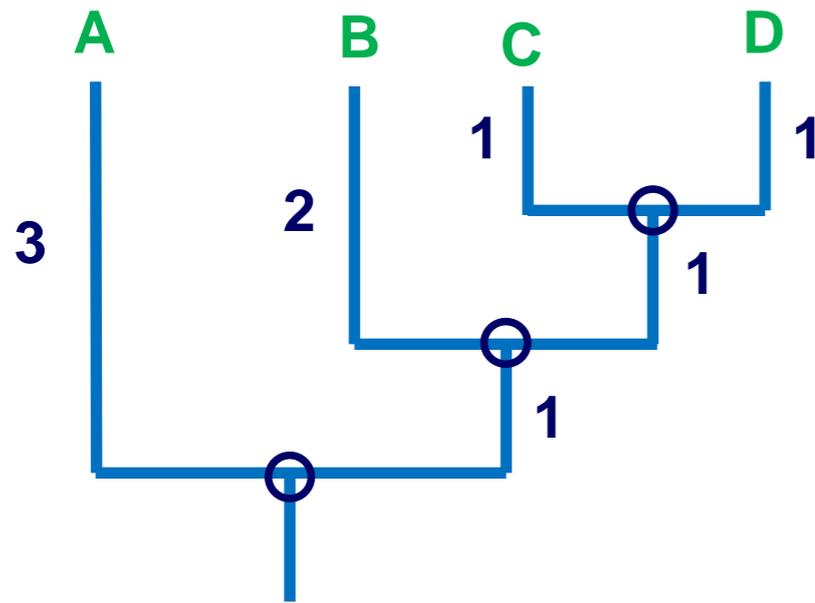
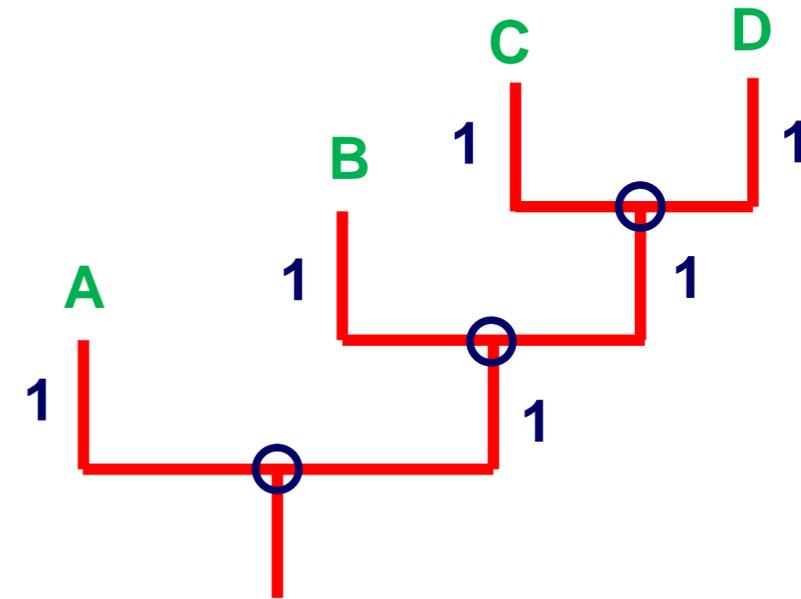
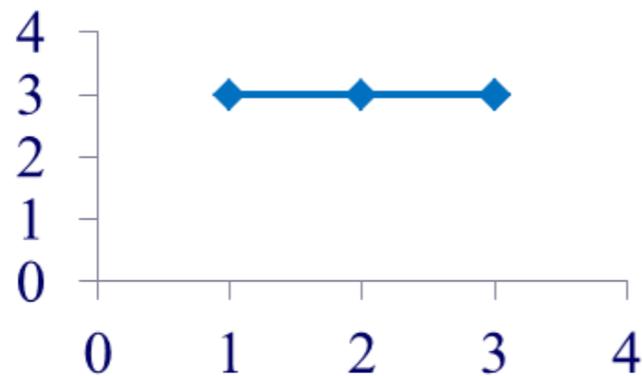


Fig. 2 A phylogenetic tree, the *filled circles* are called nodes and represent an event of speciation in which—moving from left to right—one species becomes two. The *horizontal branches* measure the amount of genetic evolution between speciation events. The *vertical lines* have no meaning and are just for spacing. What we refer to as a ‘path’ (see text) is highlighted in *red* through the tree. The amount of evolution along a path (sum of the horizontal branches) is called the path length. The *red circles* identify the speciation events along that path

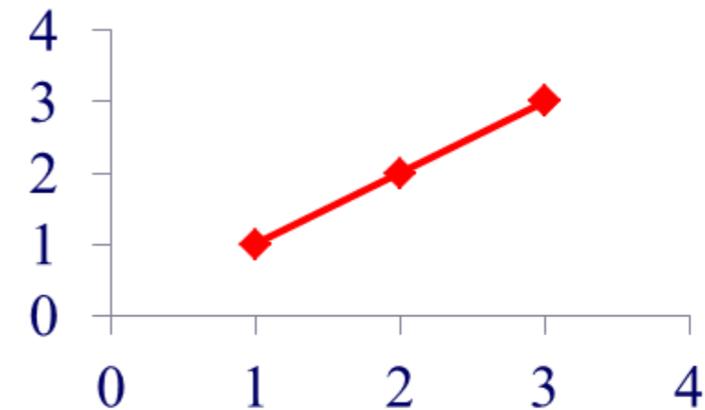
Esiste una relazione tra speciazione e tassi di evoluzione? Evidenze recenti



| Specie | Nodi | Path (evoluzione) |
|--------|------|-------------------|
| A | 1 | 3 |
| B | 2 | 3 |
| C | 3 | 3 |
| D | 3 | 3 |



| Specie | Nodi | Path (evoluzione) |
|--------|------|-------------------|
| A | 1 | 1 |
| B | 2 | 2 |
| C | 3 | 3 |
| D | 3 | 3 |



Esiste una relazione tra speciazione e tassi di evoluzione? Evidenze recenti

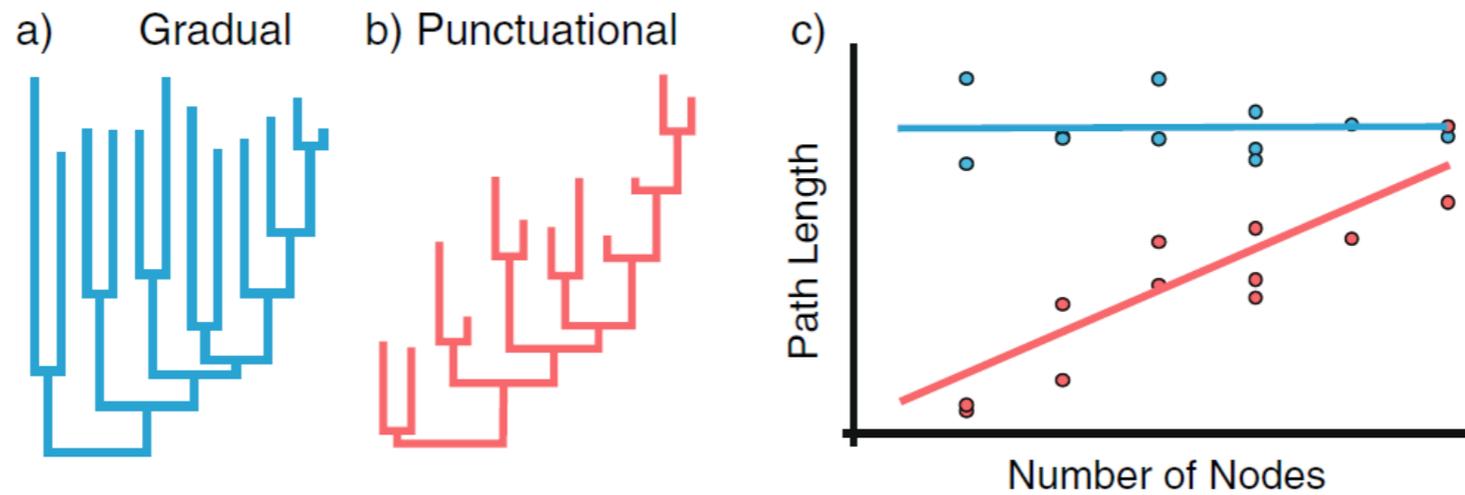


Fig. 3 Signatures of punctuational and gradual evolution on phylogenetic trees. **a** A phylogenetic tree which shows the signature of gradual evolution. That is, the total amount of evolutionary change, as measured by the path lengths, is not related to the number of speciation events that have occurred (see Fig. 2 caption for definition

of terms, see *blue line* and *points* in c). **b** A phylogenetic tree which shows the signature of punctuational evolution. Evolutionary change accumulates at speciation events. Path lengths correlate with number of nodes, see *red line* and *points* in c

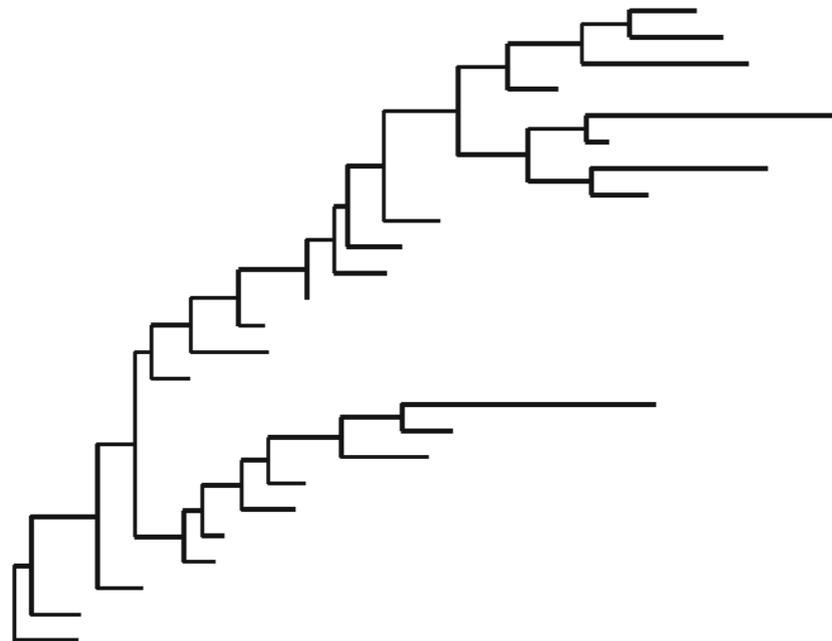


Fig. 4 A real phylogenetic tree of a group of endemic Hawaiian plants (that is, these plants are only found in Hawaii) which shows the distinctive pattern of punctuational molecular evolution. It is clear that in lineages with more nodes along them there is more evolution. Figure adapted from Webster et al. (2003)

In media, nel 35% degli alberi analizzati (basati su dati molecolari), più in piante che in animali

Il 22% dell'evoluzione è attribuibile a momenti di «burst» (accelerazione) post speciazione.