

Corso di Zoologia

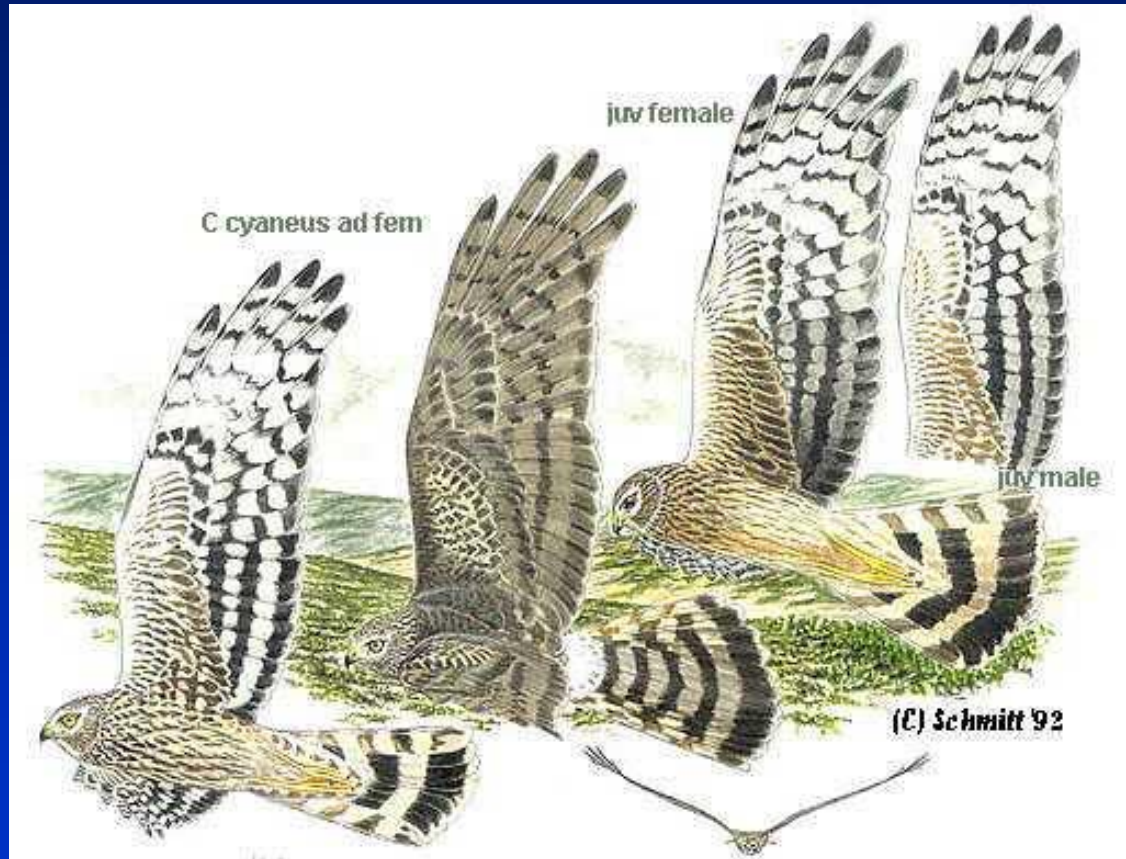
BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA

**(variabilità, selezione naturale, evoluzione,
popolazione, specie, speciazione, isolamento
riproduttivo)**

La scuola neo-evoluzionistica interpreta l'evoluzione secondo i seguenti paradigmi:

- (a) esiste la variabilità genetica; i fenotipi espressi sono sottoposti alla selezione;**
- (b) la selezione naturale e la deriva genetica determinano il mantenimento nelle popolazioni di genotipi variamente adattati, nel tempo, alle diverse condizioni ambientali (microevoluzione);**
- (c) il flusso genico e i meccanismi di isolamento riproduttivo mantengono l'unicità specifica;**
- (d) l'isolamento, per interruzione del flusso genico, è alla base dei processi di speciazione;**
- (e) i processi filogenetici rappresentano la storia evolutiva degli organismi viventi: macroevoluzione**

Esistono differenze interspecifiche e variabilità intraspecifica, risultati entrambi di processi evolutivi



Variabilità intraspecifica

Diversità interspecifica

La variabilità intraspecifica e la selezione naturale

La selezione naturale è sopravvivenza e riproduzione differenziata dei genotipi; le popolazioni naturali sono polimorfiche, cioè in ogni locus genico ci sono più alleli che si esprimono in fenotipi diversi

La variabilità genotipica è mantenuta elevata da incroci casuali, crossing-over, mutazioni, ed è ridotta da selezione naturale e deriva genica



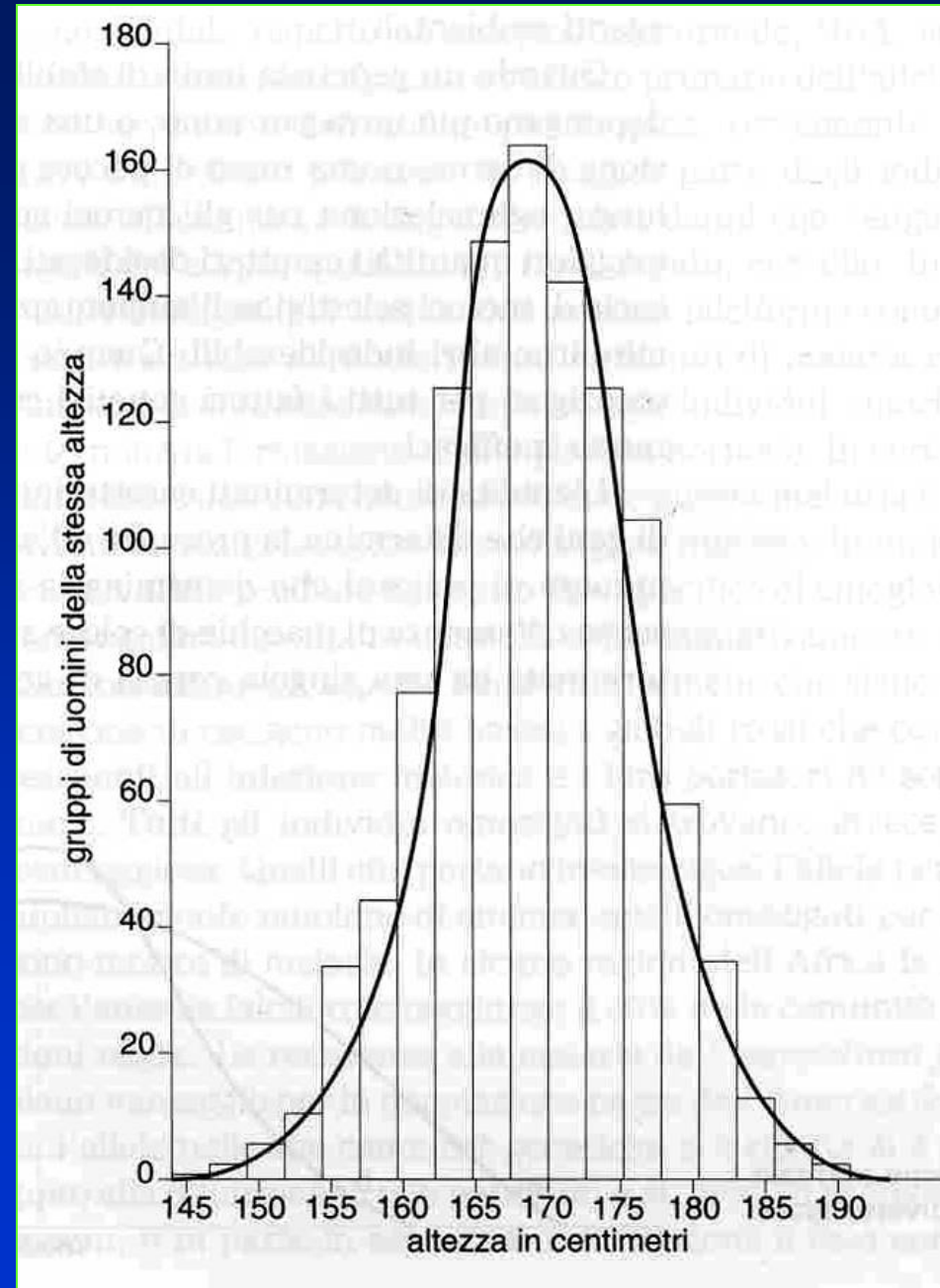


La variabilità genotipica è in gran parte espressa esteriormente attraverso la variabilità fenotipica che è direttamente sottoposta alla selezione naturale

Poiché la variabilità fenotipica è sottoposta alla selezione naturale, **indirettamente** cambia anche la variabilità genotipica



I caratteri hanno un diverso grado di variabilità e ogni carattere può essere rappresentato mediante la distribuzione delle frequenze alleliche





1 Popolazione caratterizzata da un'ampia varietà di tratti ereditati



2 Eliminazione degli individui caratterizzati da peculiari caratteristiche



3 Processi riproduttivi da parte dei sopravvissuti

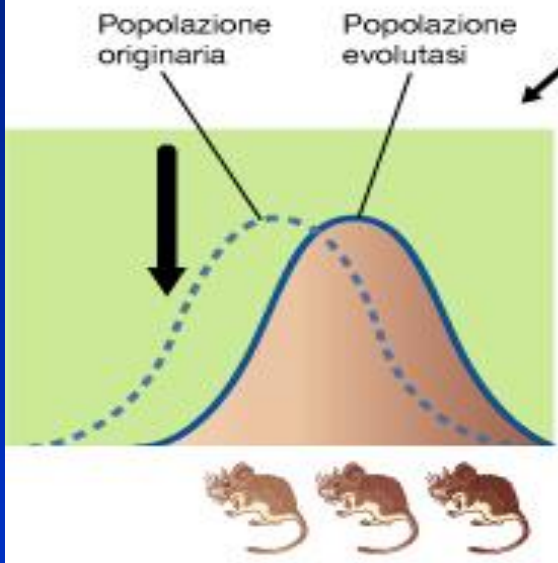
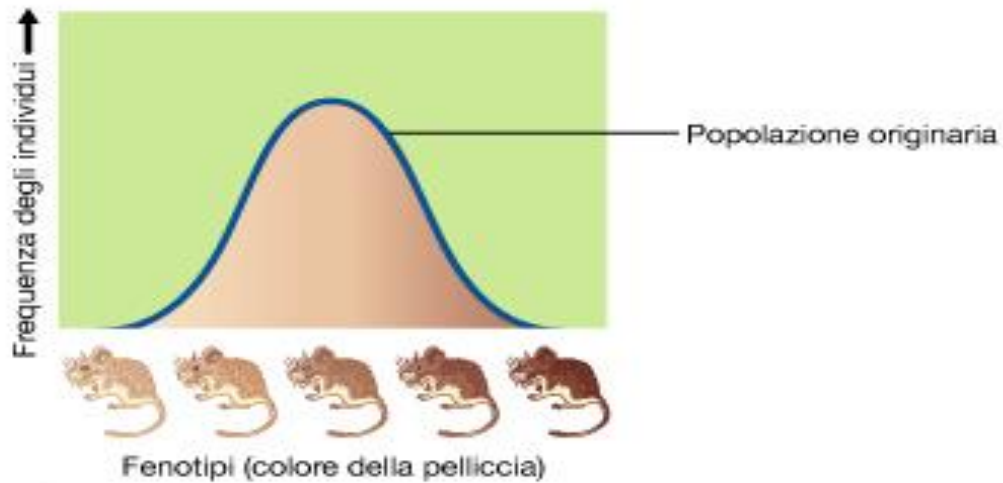


4 Maggiore frequenza dei tratti morfologici che favoriscono la sopravvivenza e il successo riproduttivo

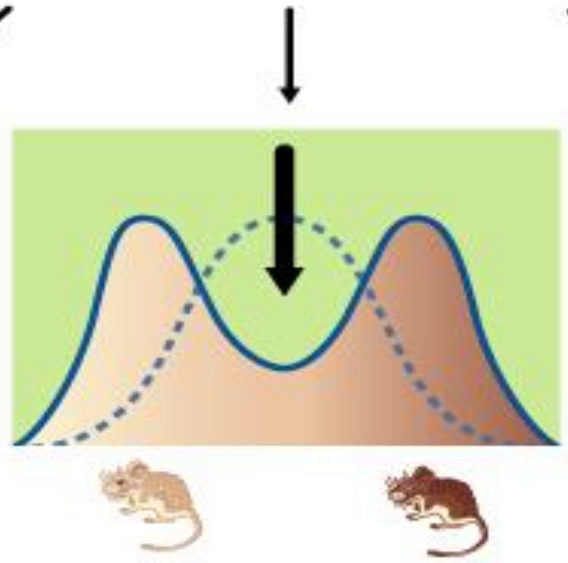
La **selezione naturale** riduce la variabilità prodotta, selezionando i **fenotipi più adatti** in quel momento ed in quel determinato ambiente

Esempio di **selezione differenziata** (attraverso la predazione selettiva) su fenotipi con diverso grado di adattamento e conseguente variazione quantitativa dei genotipi più adattati nella popolazione

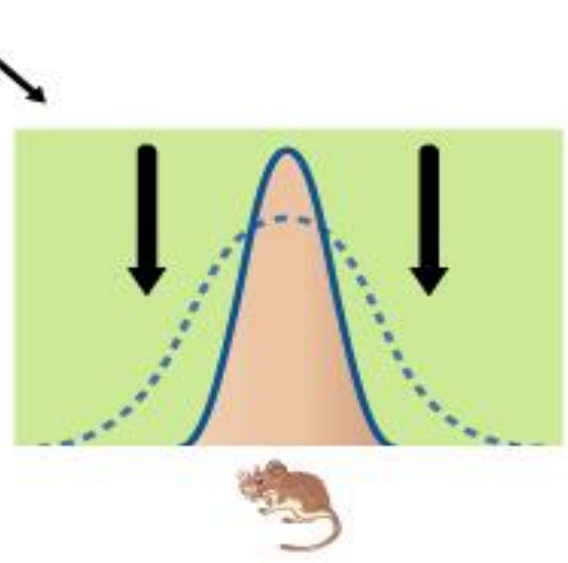
La diversa capacità riproduttiva degli individui, dovuta ai loro caratteri, a seguito di selezione naturale differente, può cambiare la distribuzione delle frequenze alleliche e: (a) far slittare la media in un'unica direzione (*evoluzione direzionale*); (b) stabilizzare la media (*evoluzione stabilizzante*); (c) favorire gli estremi della media (*evoluzione divergente*)



(a) La selezione direzionale sposta l'assetto generale della popolazione, favorendo certi fenotipi estremi. In questo caso la tendenza è verso un colore più scuro, come avviene quando il paesaggio è reso più ombreggiato dalla crescita di alberi.



(b) La selezione diversificante favorisce le varianti situate agli estremi della curva a scapito di quelle intermedie. In questo caso aumentano le frequenze relative degli individui molto chiari e molto scuri. Questo fenomeno si verifica se i topi hanno colonizzato un habitat a chiazze, dove, ad esempio, il suolo è chiaro ma cosparso di rocce scure.



(c) La selezione stabilizzante agisce negativamente sugli individui situati agli estremi della curva, eliminando, in questo caso, gli individui molto chiari e quelli molto scuri. La tendenza è verso una minore variabilità fenotipica e verso la conservazione dello *status quo*.

(a) La selezione stabilizzante riduce la variabilità ma non influisce sulla media.

Numero di individui con fenotipo considerato

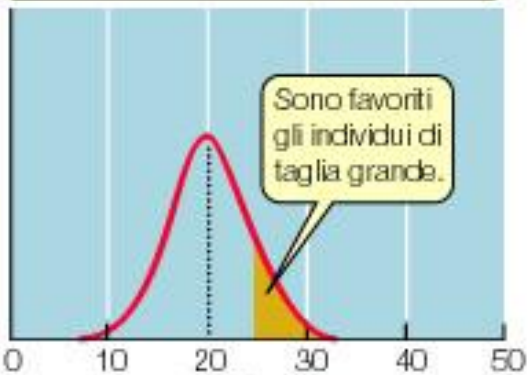


Selezione

Numero di individui con fenotipo considerato



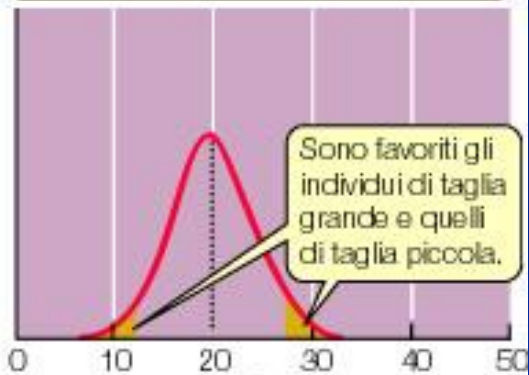
(b) La selezione direzionale cambia il valore medio del tratto considerato (in questo esempio verso una taglia maggiore).



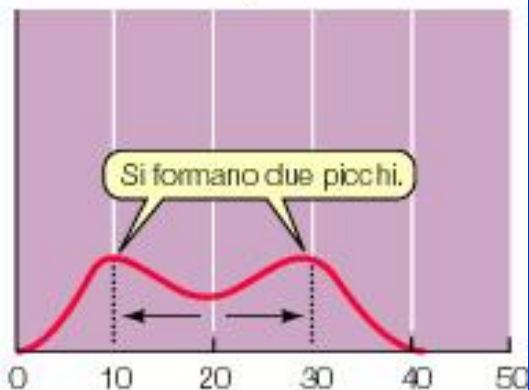
Selezione

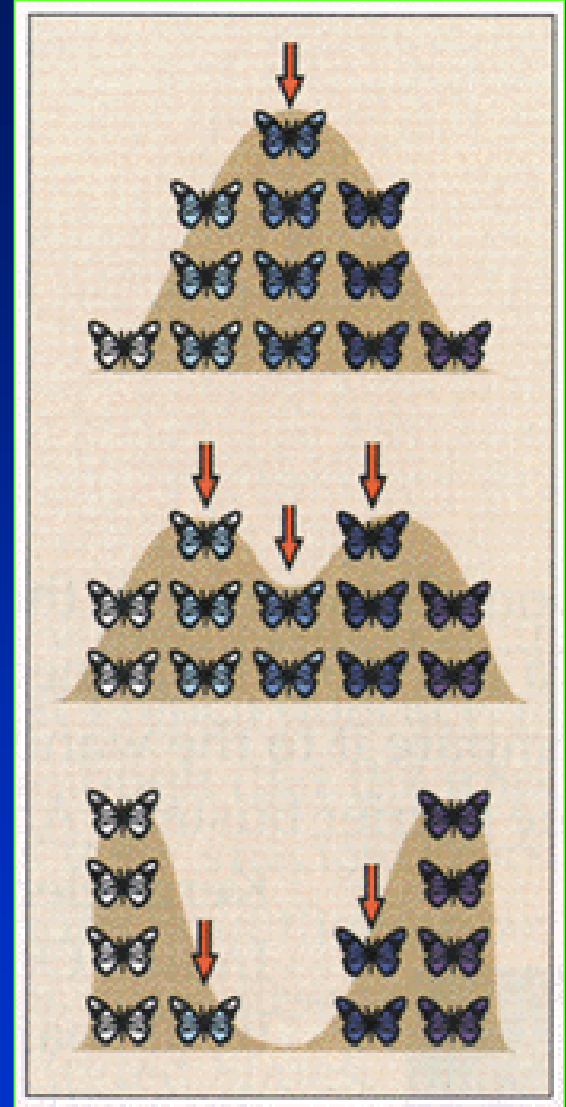
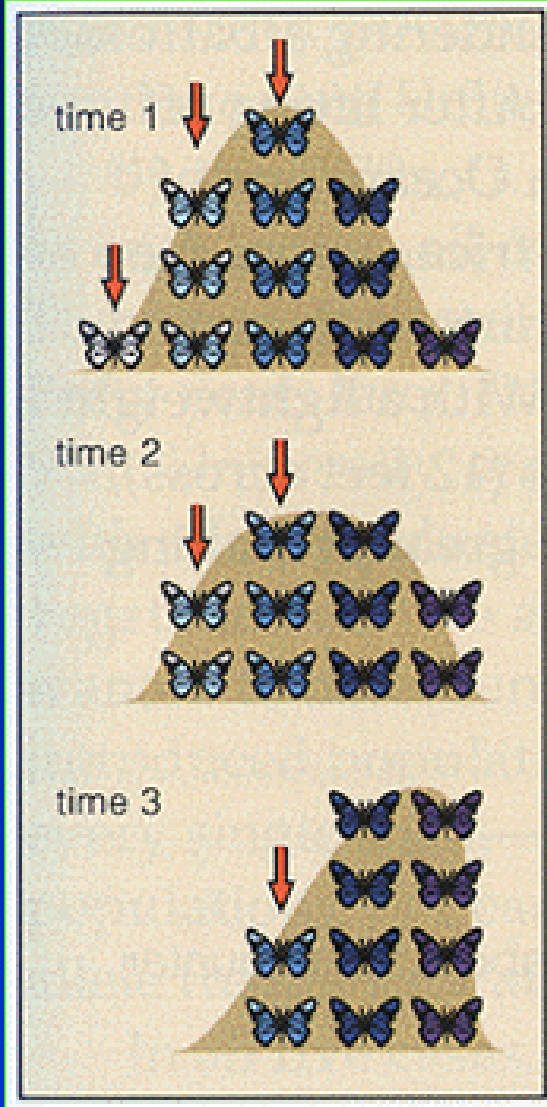
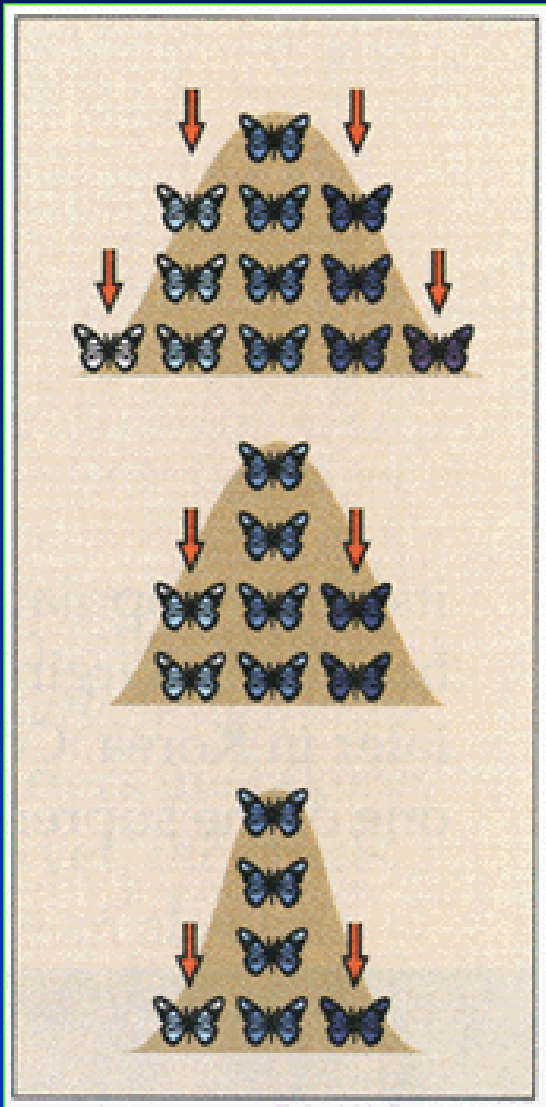


(c) La selezione diversificante favorisce gli individui di taglia piccola e quelli di taglia grande, producendo due picchi nella distribuzione del carattere considerato.

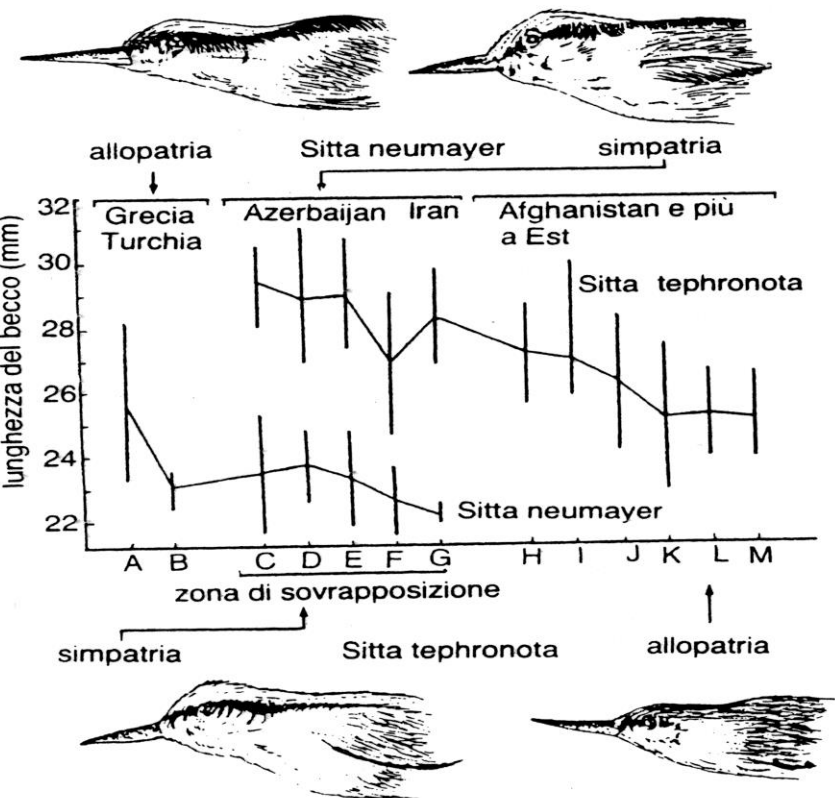
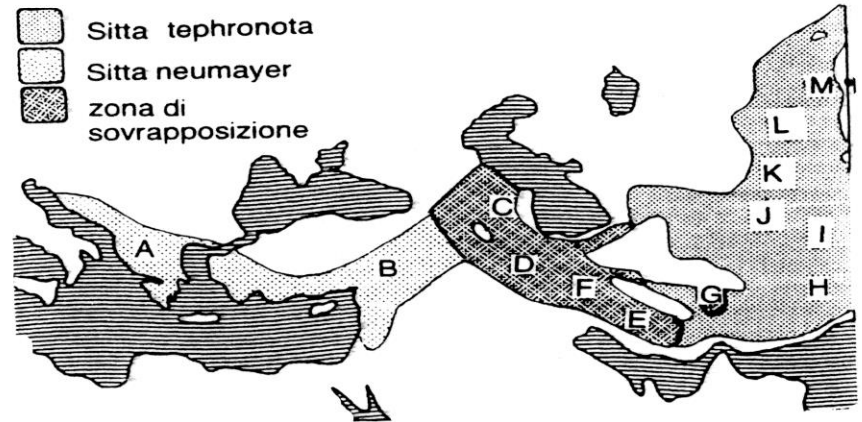


Selezione





Selezione direzionale



Lunghezza del becco
 in *Sitta* in presenza di
 competitore su risorse

Esperimenti di selezione artificiale

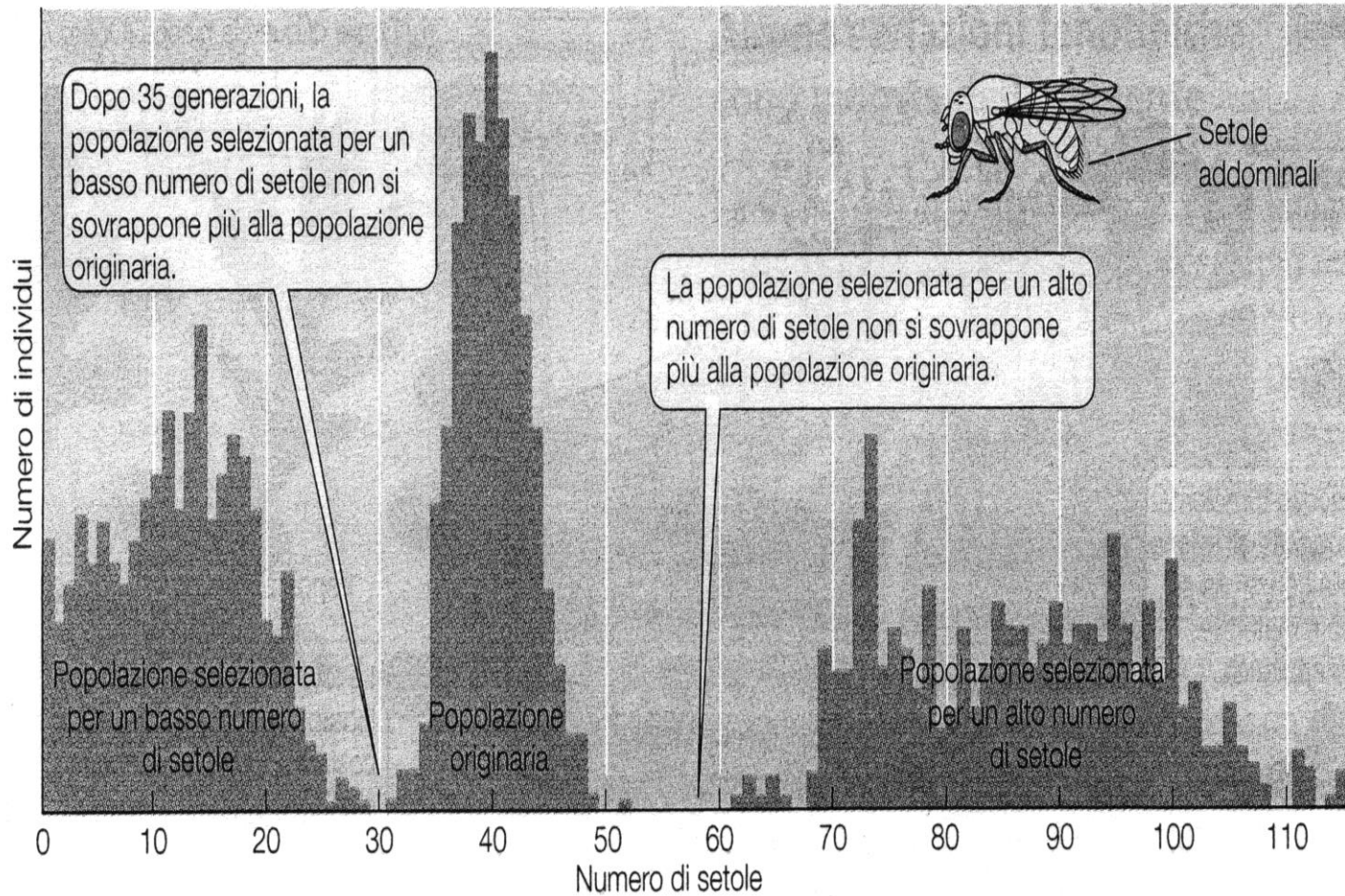


Figura 20.4

La selezione artificiale In esperimenti eseguiti in laboratorio su

Drosophila, in seguito a selezione artificiale si verifica rapidamente un cambiamento del numero di setole sul corpo.

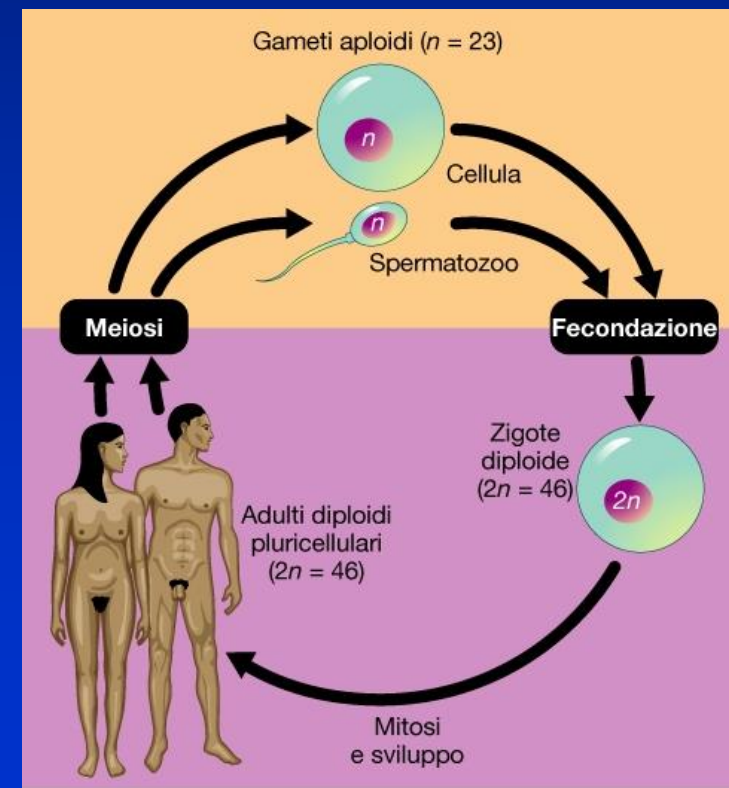
Il livello delle differenze genotipiche tra le popolazioni (e quindi di quelle fenotipiche espresse) dipende dall'equilibrio fra l'effetto omogeneizzante del **flusso genico e quello diversificante delle differenti **pressioni selettive**, nonché dalla **deriva genica****

Il flusso genico è lo scambio di caratteristiche genetiche (alleli) attraverso la riproduzione sessuale.

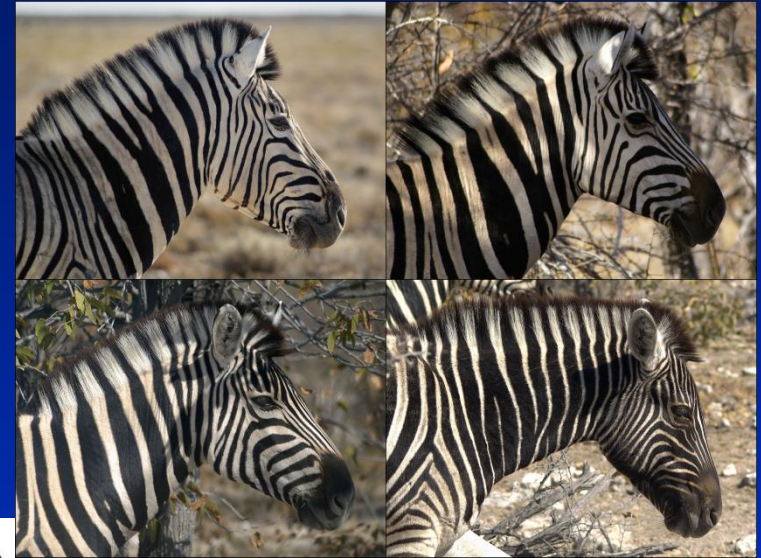
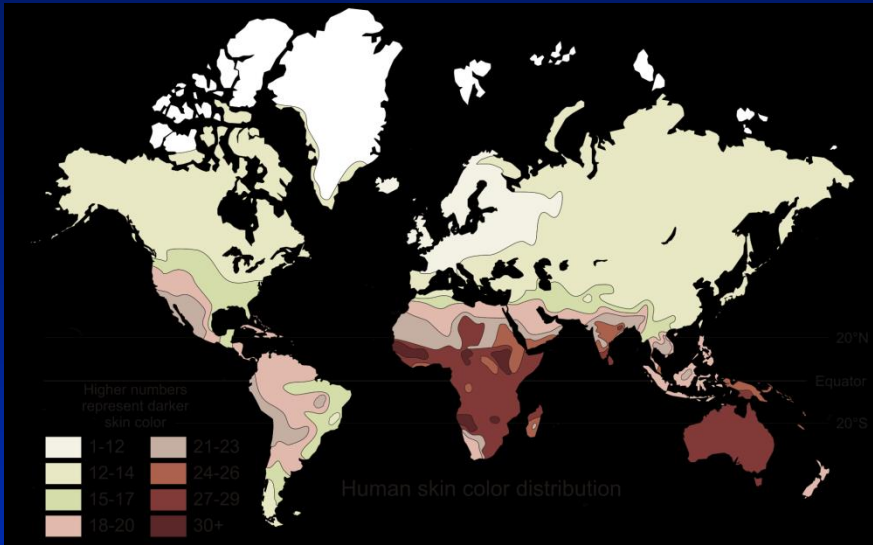
E' elevato all'interno della stessa popolazione biologica e variamente ridotto tra popolazioni distinte.

L'isolamento produce differenziamento.

Trasmissione dei caratteri

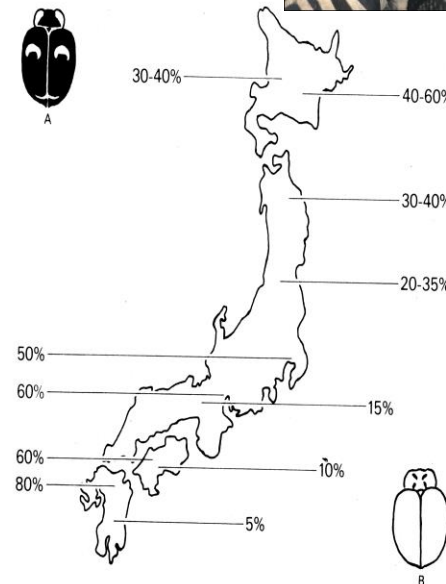


La variabilità genetica può essere **clinale**, cioè continua lungo un gradiente



variazione locale del colore della pelle nell'uomo

Variazione clinale della colorazione in una specie di coccinella



sottospecie della zebra di Buerchell

La variabilità genetica può essere geografica, perlopiù discontinua (talvolta sono descritte delle sottospecie)



**differenze popolazionali
in *Dicrurus***



L'evoluzione è l'accumulo, nel tempo, all'interno di una popolazione, di cambiamenti ereditabili e trasmissibili, col flusso genico, alle altre popolazioni conspecifiche

La popolazione biologica

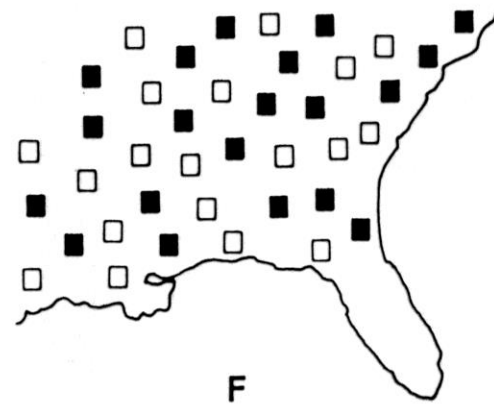
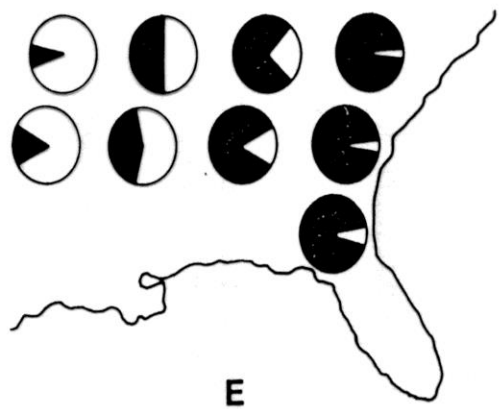
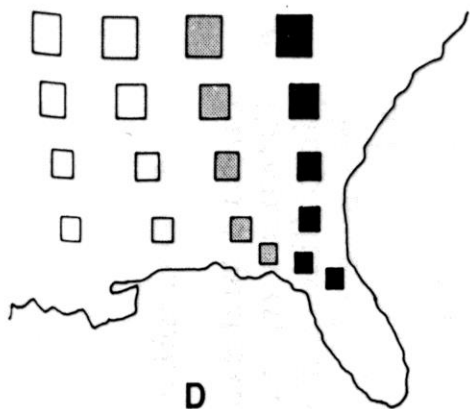
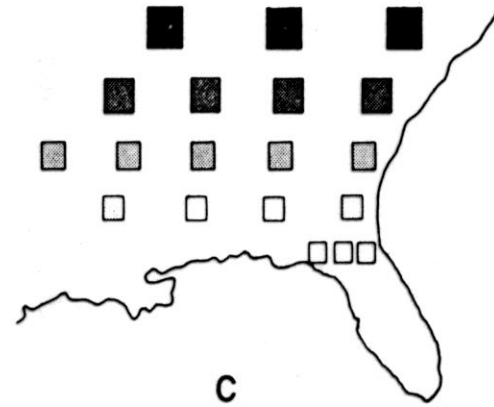
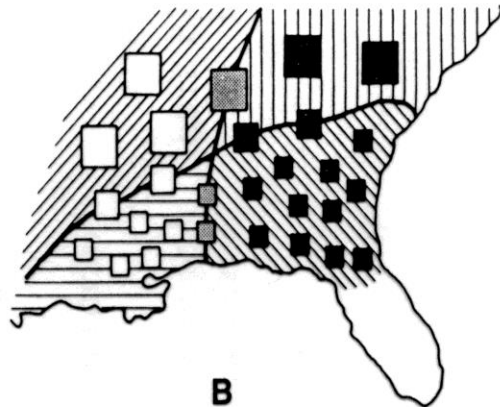
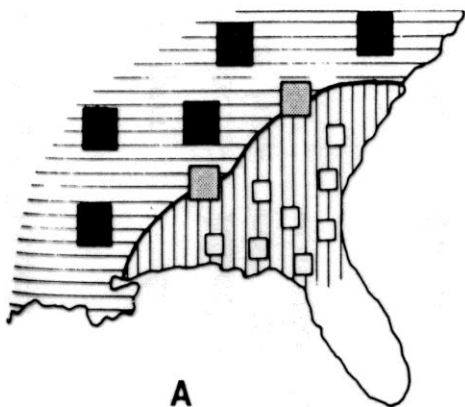


La popolazione è l'unità basale dei processi evolutivi.

Si può definire come un insieme di individui effettivamente interfecondi.

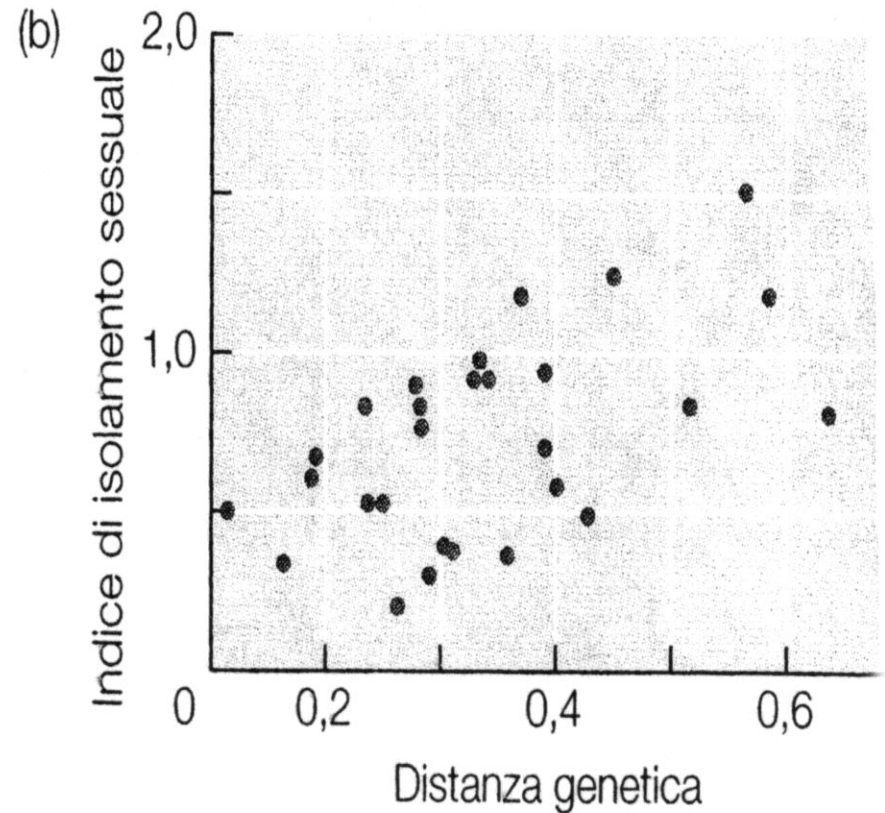
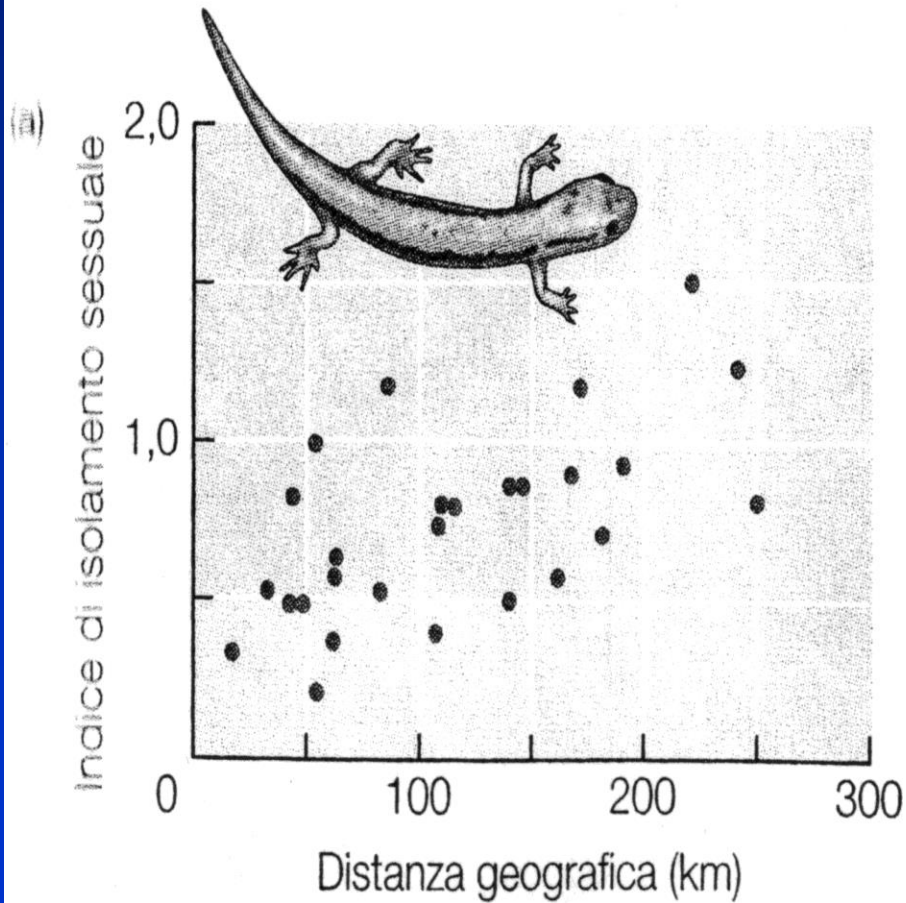
Può avere caratteristiche genetiche peculiari ed un diverso livello di variabilità genotipica e fenotipica, essere differenziata morfologicamente ed ecologicamente, più o meno isolata geograficamente, ma ha flusso genico con altre popolazioni conspecifiche.

La variazione geografica tra popolazioni

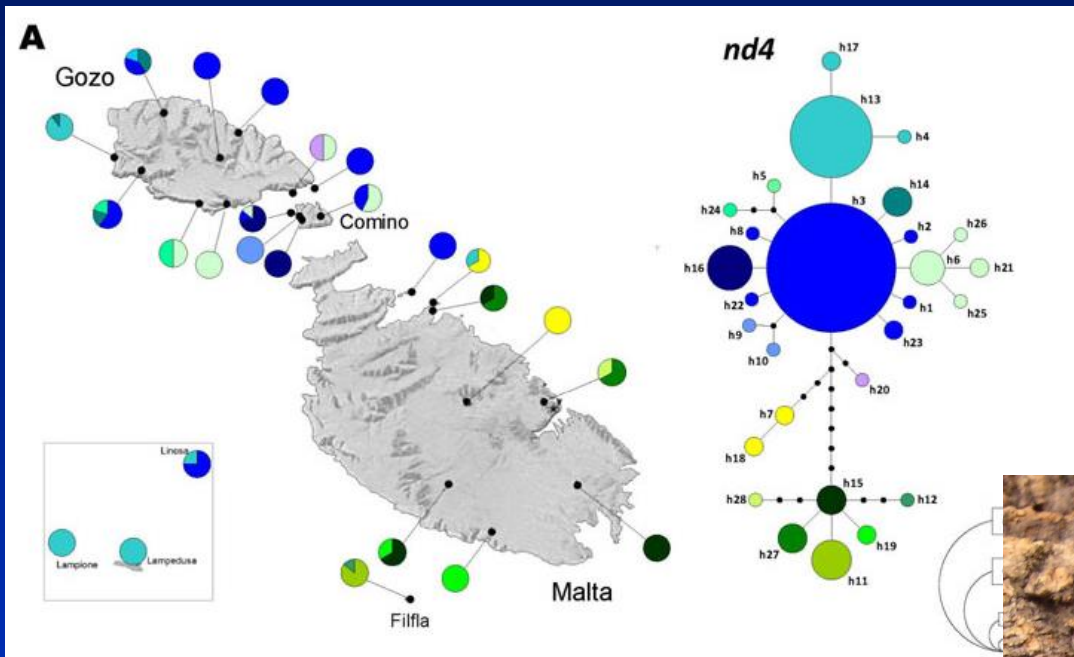


La variazione geografica tra popolazioni

Esiste una relazione tra distanza geografica tra le popolazioni e loro distanza genetica



La variazione geografica tra popolazioni



Lucertola maltese (*Podarcis filfolensis*)

Variazioni geografiche del mtDNA con differenze locali nella diversità genetica (network degli aplotipi)



La specie biologica



Sono state proposte numerose definizioni di specie. Ad esempio:

(a) "... toute collection d'individus semblables que la génération perpetue dans le même état" (Lamarck, 1800) FISSISTA

(b) .. "a reproductive community of individuals that share a common gene pool" (Dobzhansky, 1951) NEO-EVOLUZIONISTICA (GENETICA)

(c) " .. a groups of inbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups" (Mayr, 1963) NEO-EVOLUZIONISTICA (GENETICO-ECOLOGICA)

(d) "... a complex of spatially distributed reproductive communities ... a complex of vicarying communities of reproduction .." (Hennig, 1966) NEO-EVOLUZIONISTICA CLADISTICA CLASSICA

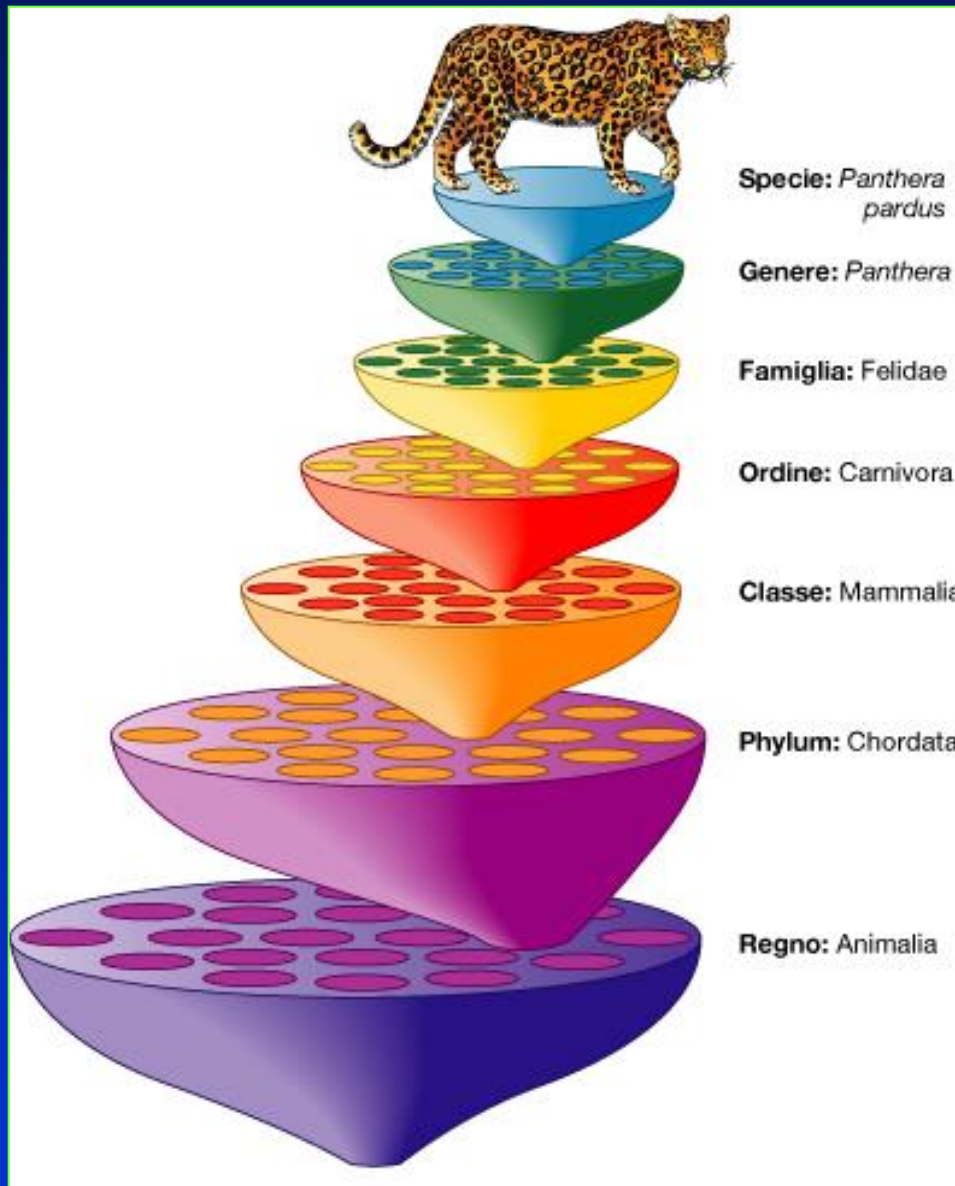
(e) "... the smallest detected samples of selfperpetuauing organisms that have unique stets of characters (Nelson & Platnick, 1981) NEO-EVOLUZIONISTICA CLADISTICA AVANZATA

(e) " .. a single lineage (an ancestor-descendant sequence of populations) evolving separately from others" (Simpson, 1981) NEO-EVOLUZIONISTICA (PALEONTOLOGICA)

Possiamo adottare una definizione complessiva, di carattere neo-evoluzionista, che tiene conto di vari aspetti:

“una specie è l’insieme di individui, appartenenti o una o più popolazioni, discendenti da un comune antenato, tra loro potenzialmente o effettivamente interfecondi, isolati riproduttivamente da altri individui di altre specie, con caratteristiche morfologiche, ecologiche e fisiologiche comuni, una nicchia ecologica esclusiva ed un proprio areale distributivo”



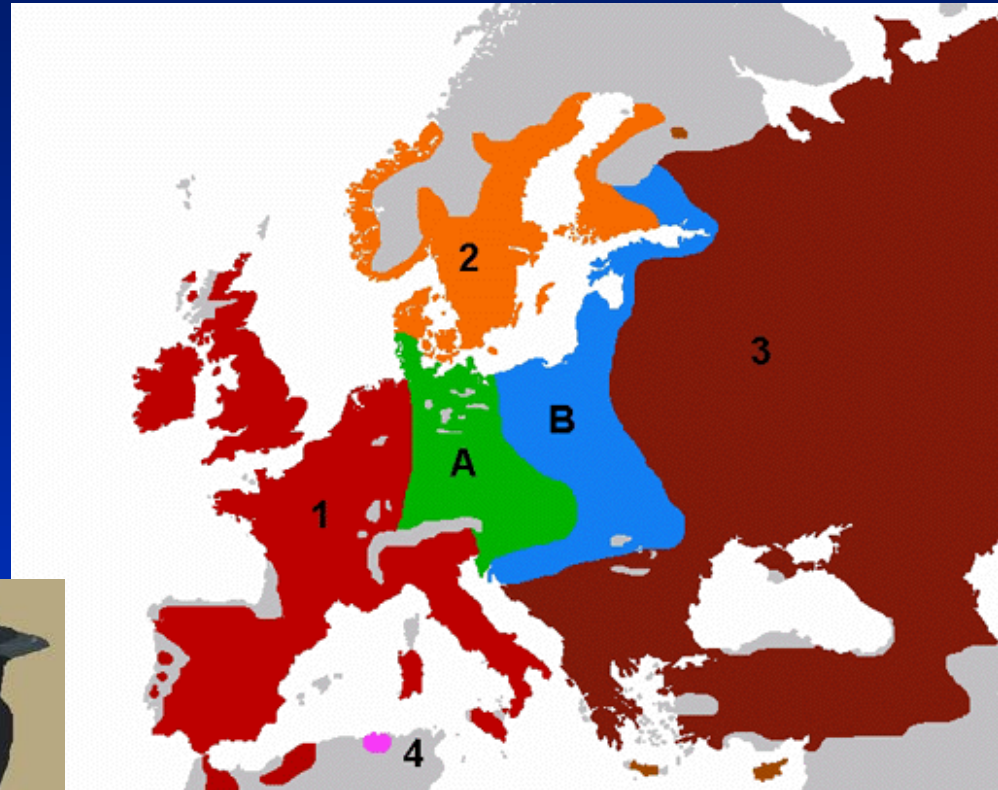


La specie è quindi l'entità filogenetica basale e in essa (nelle sue popolazioni) avvengono i processi evolutivi.

Esistono specie attuali e si conoscono specie fossili; esisteranno specie future (se non avremo prima distrutto il mondo).

Processi di formazione di nuove specie (speciazione) sono in atto e sono verificabili sperimentalmente.

A volte le specie sono divise in sottospecie geografiche perché le popolazioni sono morfologicamente ben distinte. Queste sottospecie sono elementi evolutivi molto importanti



Sottospecie di taccola (*Corvus monedula*) in Europa

Sottospecie geografiche

Le sottospecie di tigre (*Felis tigris*)

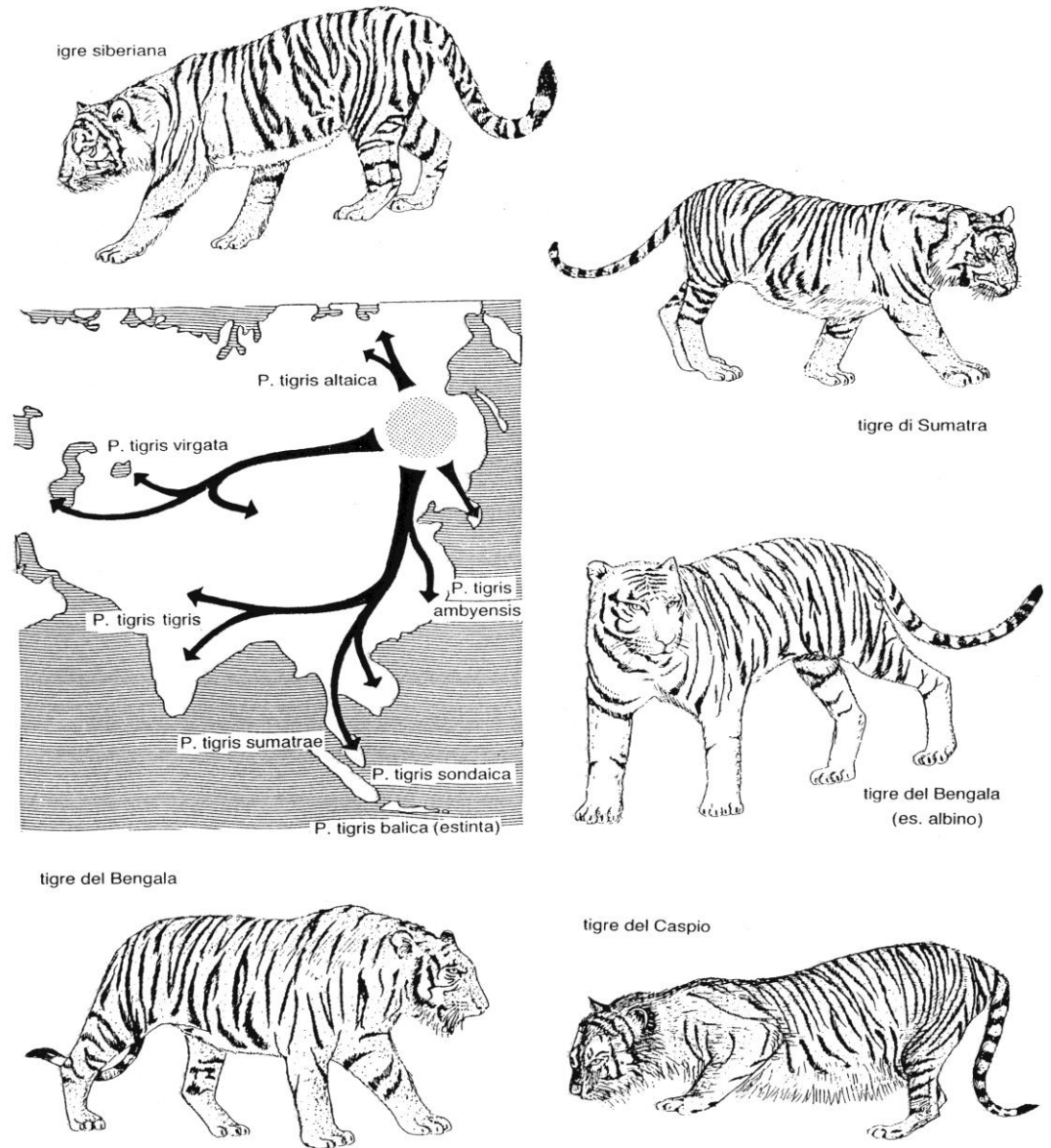
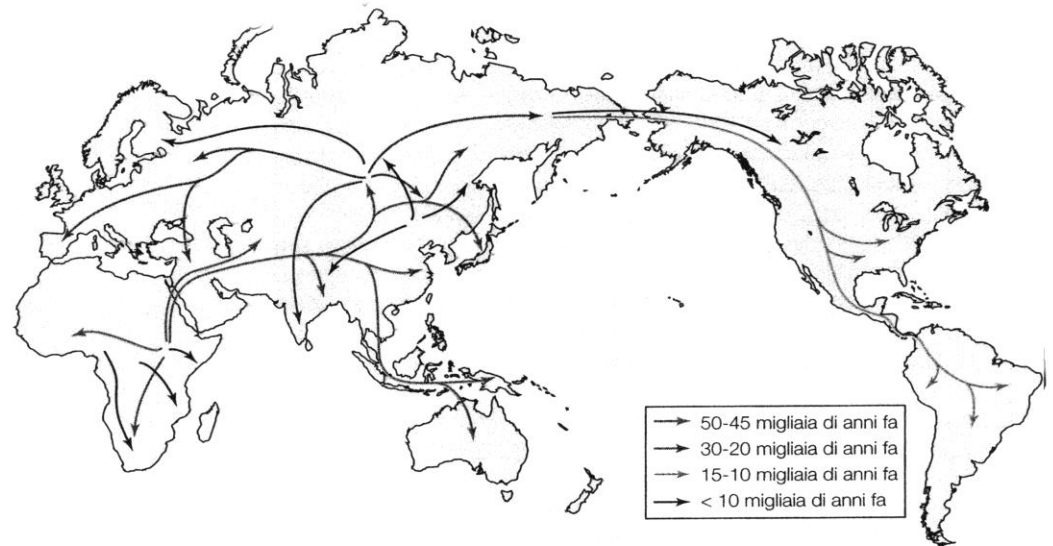
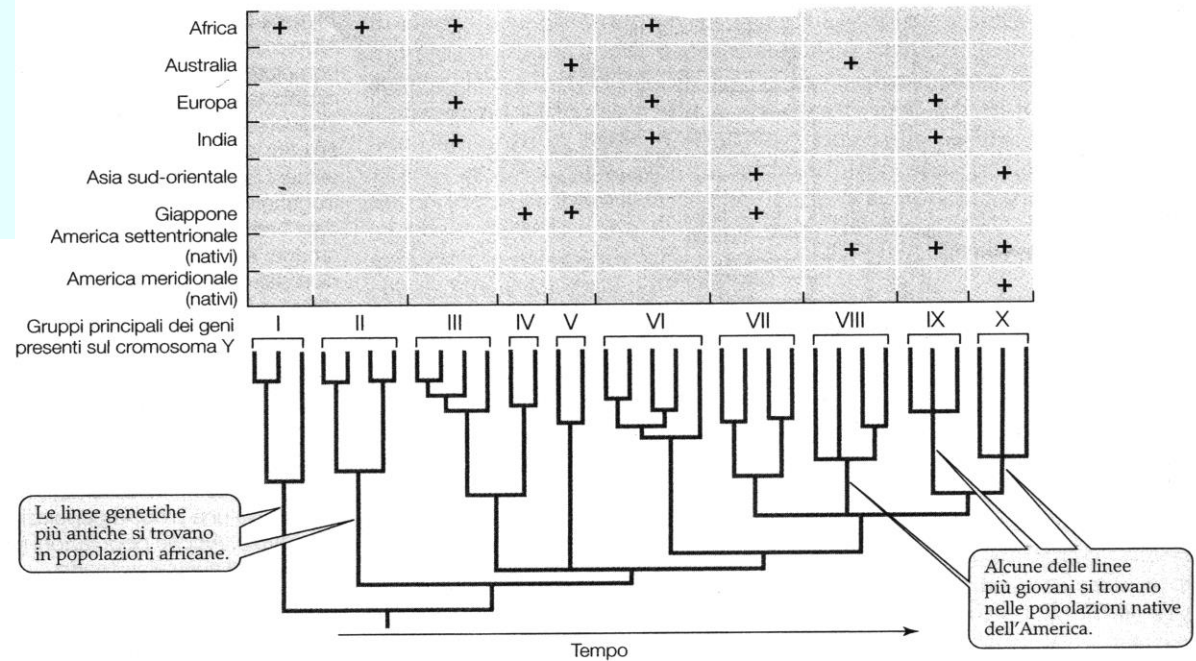
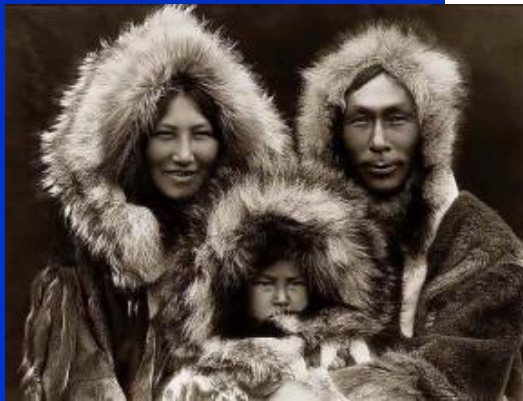


Figura 5.23. Origine, migrazione e distribuzione attuale delle sette sottospecie di tigre, *Panthera tigris*. Sono raffigurati esemplari di alcune sottospecie. Le razze si distinguono in base a differenze nella lunghezza del mantello, nella disposizione delle strie nere e nelle dimensioni. La tigre di Bali è ormai estinta e la tigre di Giava sopravvive con pochi individui (da The Mitchell Beazley Atlas of World Wildlife, 1973).

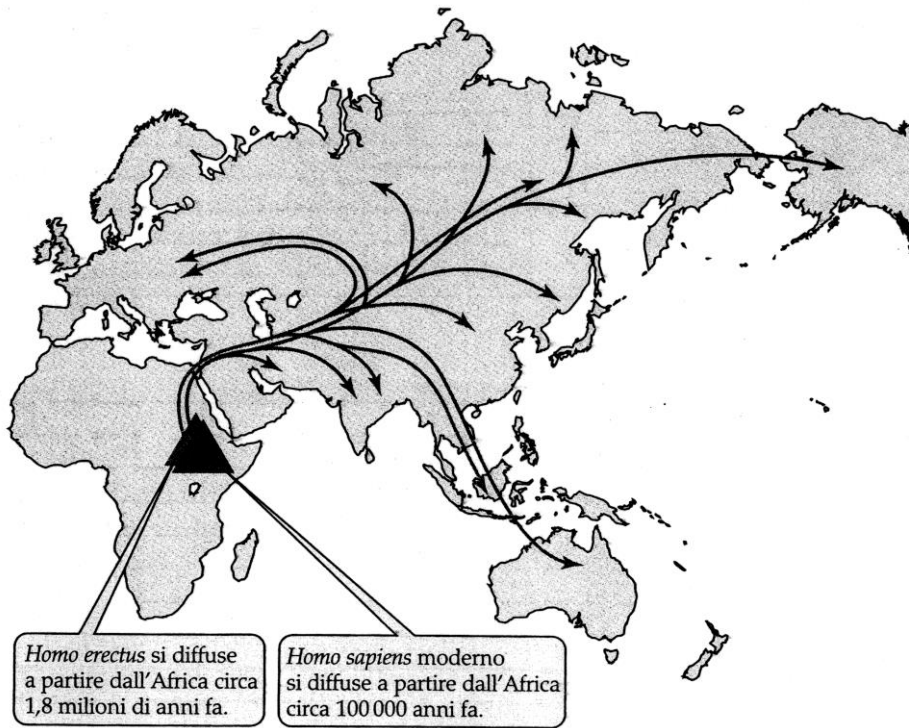
Sottospecie geografiche



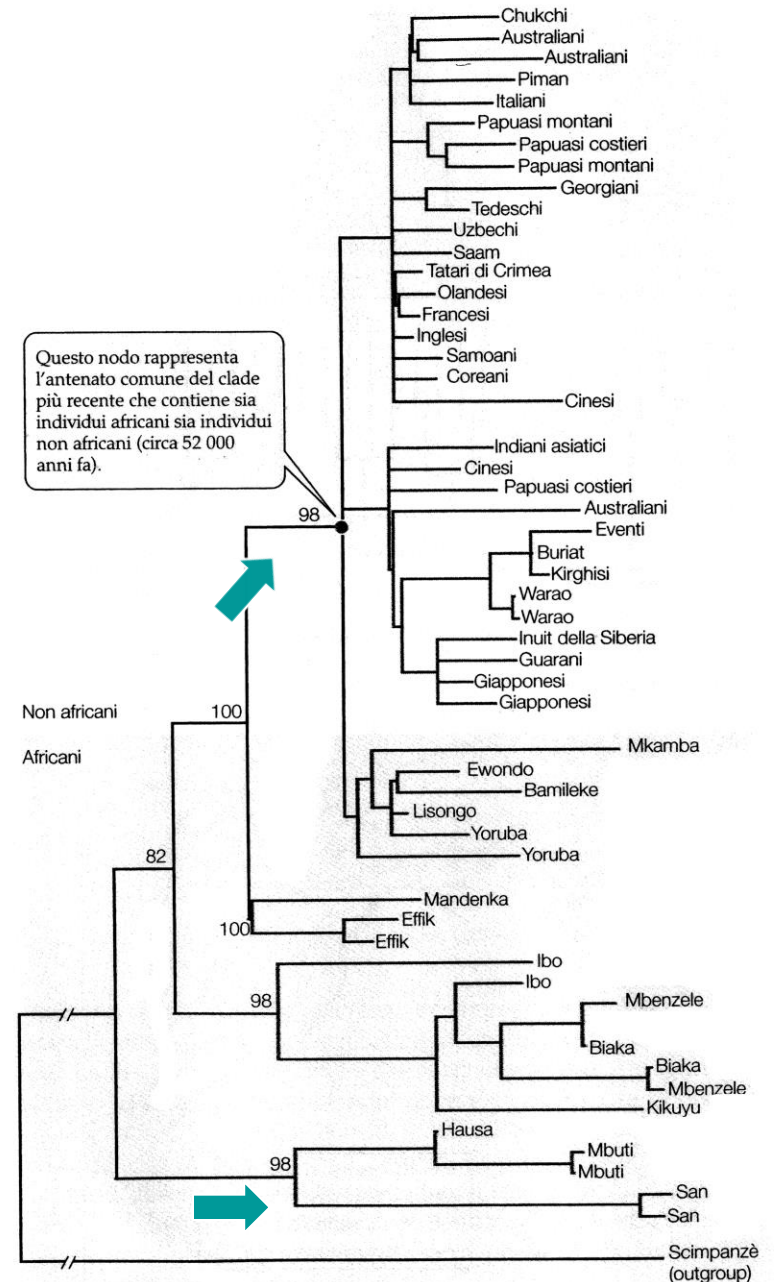
Le sottospecie di *Homo sapiens*



Sottospecie geografiche

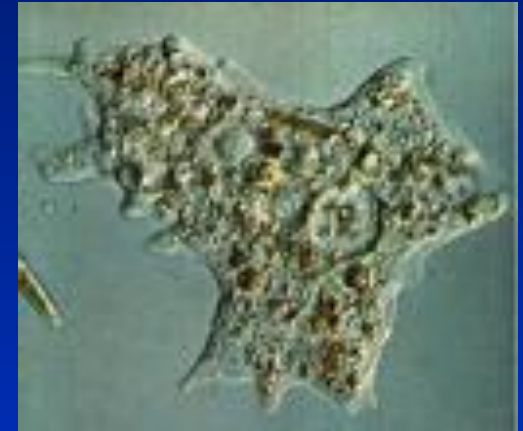


Distanze genetiche tra popolazioni di *Homo sapiens*

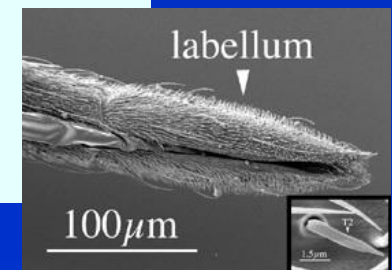


.... ma non è tutto così semplice

Il concetto di specie in realtà non è univoco per tutti gli organismi. In particolare, differenze possono essere evidenziate in batteri, piante e animali, e lo stesso concetto è poco valido se applicato ad "animali" unicellulari come i Protozoi

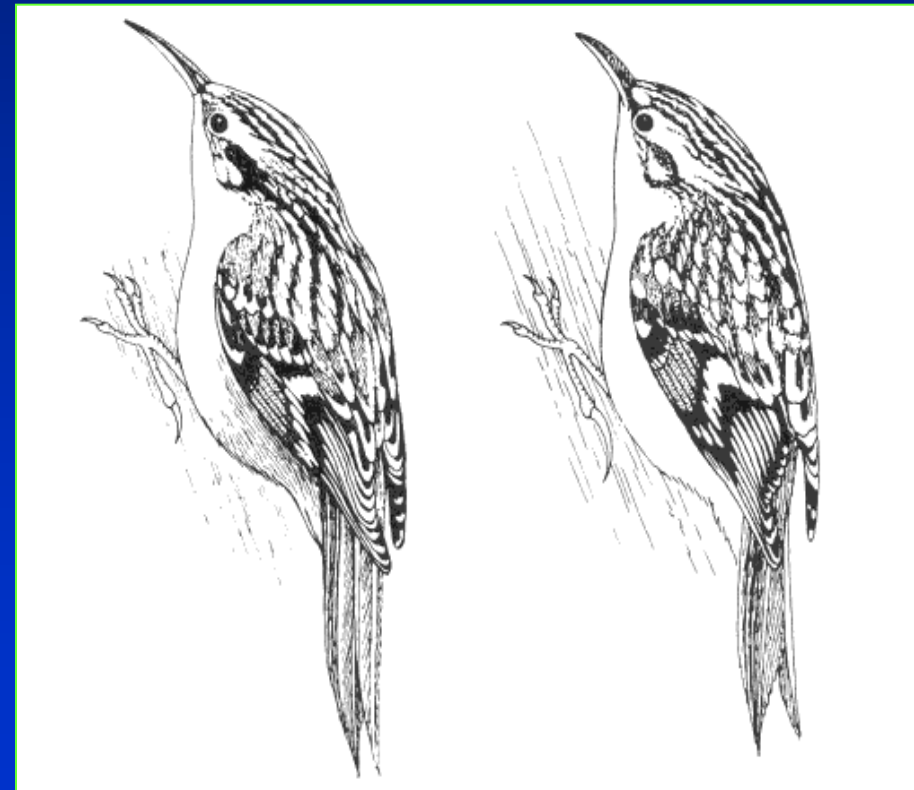
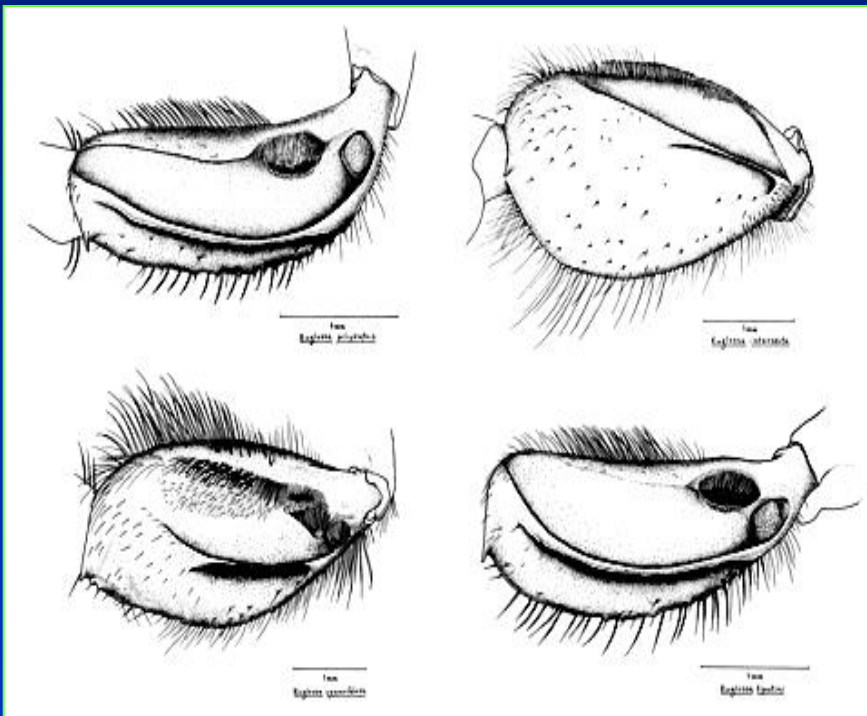


Esistono inoltre dei casi particolari, quali quello delle "specie sorelle" (specie criptiche) e delle semispecie che, pur complessi, ci aiutano a comprendere meglio il fenomeno della formazione delle specie (speciazione)



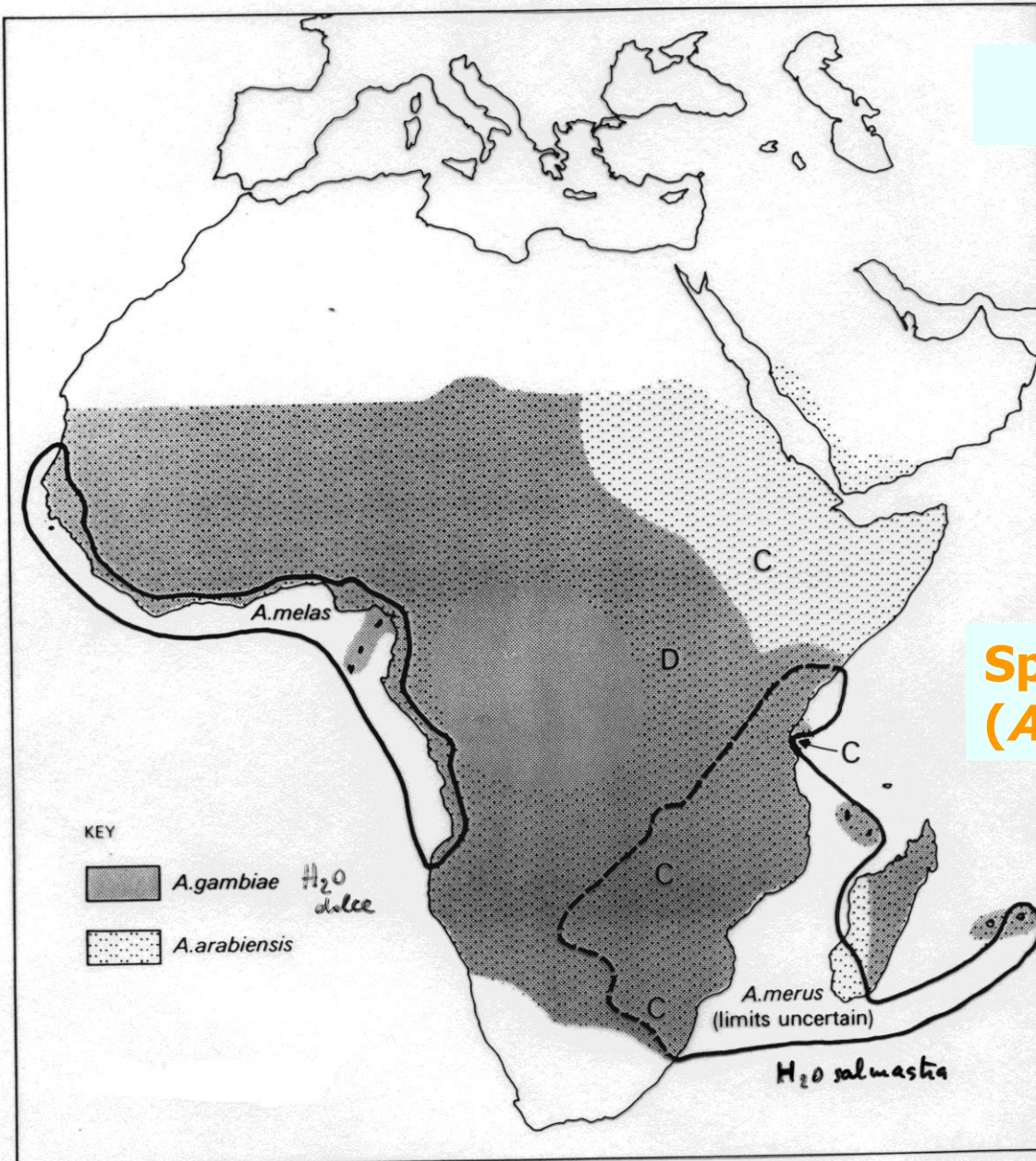
Le specie sorelle ("sibling species") o specie criptiche sono specie che non erano state distinte per chiari caratteri morfologici, ma sono state identificate per caratteristiche biologiche o genetiche

Specie criptiche di Rampichino (*Certhia*) (differenze di nicchia)



Specie criptiche di farfalle notturne (micro-differenze morfologiche)

Sibling species



Specie criptiche di zanzara
(*Anopheles* gr. *gambiae*)



Tabella 7.

Caratteristiche di tre specie sorelle del gruppo *Polistes fuscatus* (1946).

Sibling species

Caratteristica	<i>P. metricus</i>	<i>P. variatus</i>	<i>P. rubiginosus</i>
Colore	Corpo nerobruno scuro	Strisce gialle su fondo bruno	Rosso mattone vivace, unito
Nido	In parti bene illuminate di edifici costruiti dall'uomo, o in folta vegetazione	In luoghi scavati sottoterra, come ad esempio in vecchie tane di topi	In oscurità totale entro il cavo di alberi, o fra muri di edifici sottotetto
Fondazione della colonia	Una regina	Una regina	Molte regine
Dimensioni medie della colonia alla fine dell'estate	70-85 celle	120-140 celle	> 140
Ibernazione	Entro le fessure di edifici	Entro le fessure di edifici	In tronchi d'albero vuoti
Guardie all'ingresso del nido	Assenti	Assenti	Presenti, anche per ventilare il nido

Specie criptiche di vespe cartonaie (*Polistes*)





Sibling species

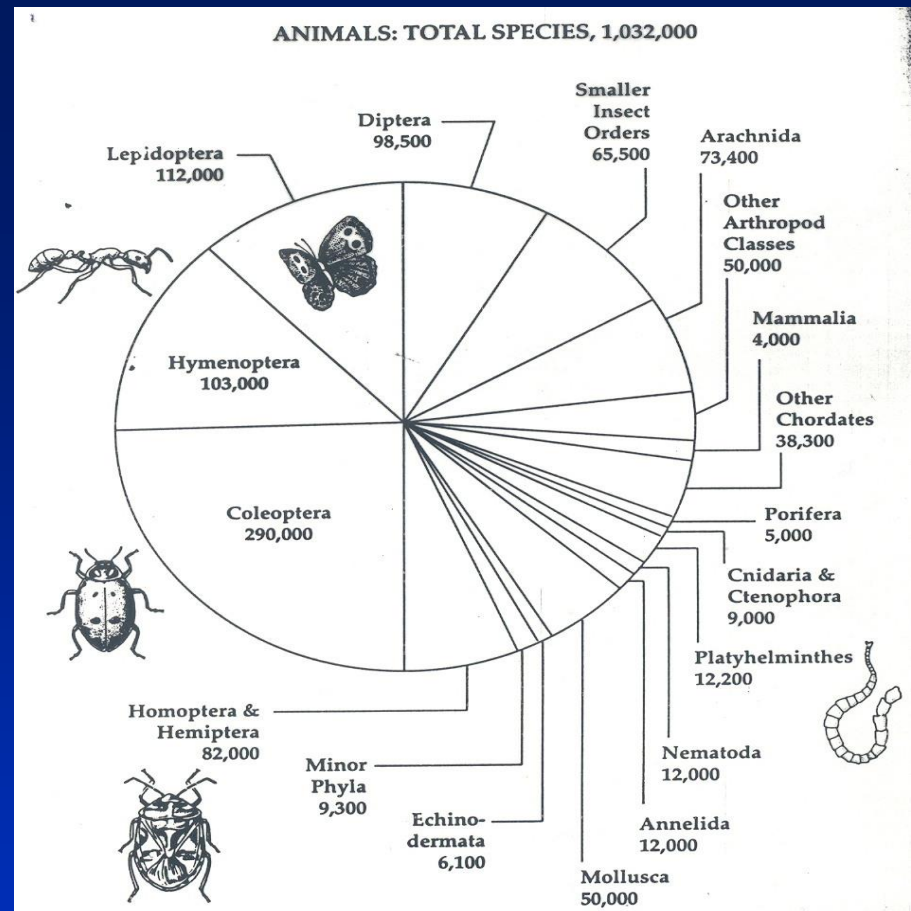
Specie criptiche di spugne (*Halisarca*)

specie sorelle di spugne *Halisarca* (secondo Lévi 1956).

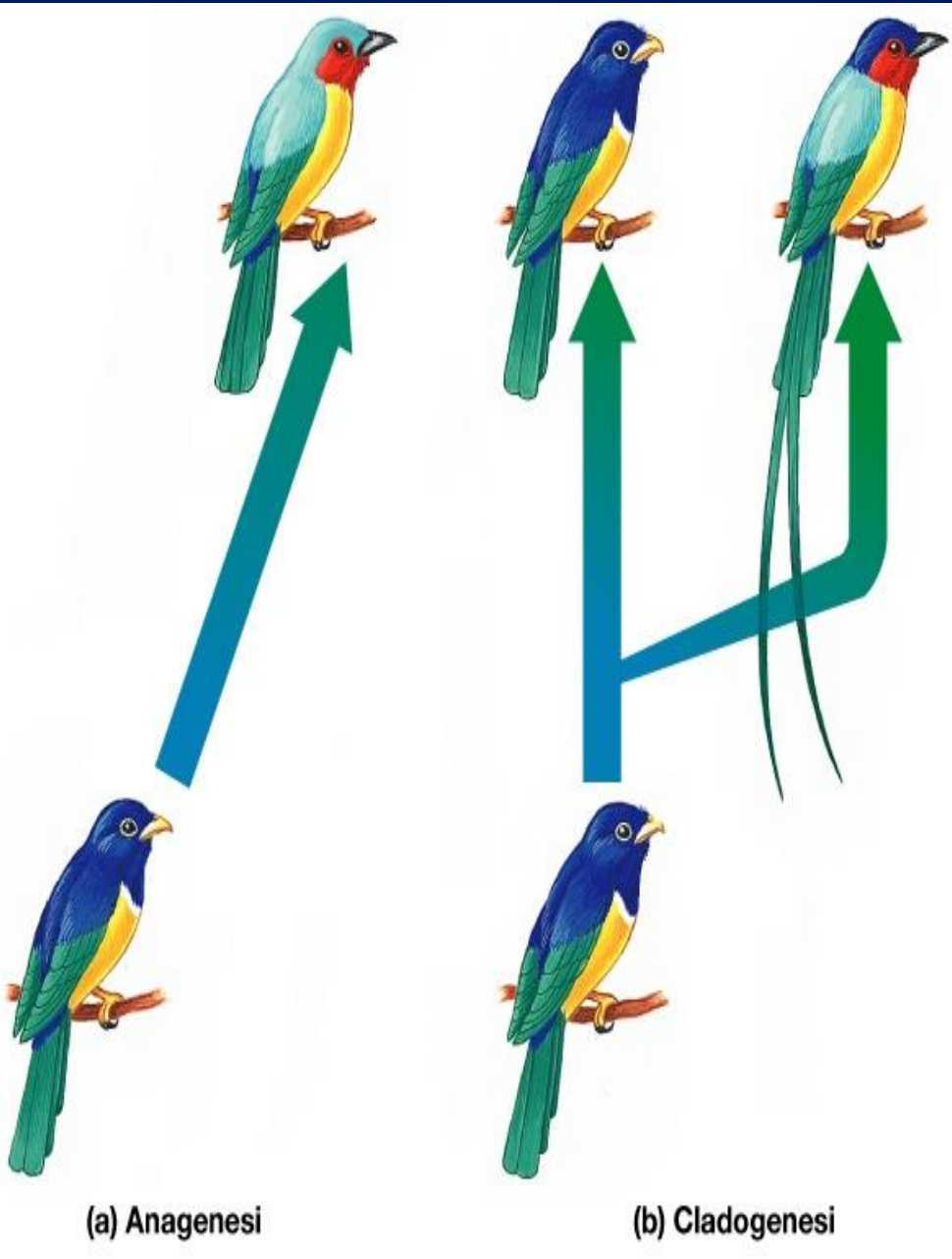
Caratteristica confrontata	<i>H. dujardini</i>	<i>H. metschnikovi</i>
Struttura delle cellule sferiche	A forma di rosetta	Globulare
Periodo di riproduzione	Da giugno a settembre, o più tardi	Da aprile a giugno
Zona ecologica	Acque medie o profonde; attaccata a sassi e rocce	Acque poco profonde in estuari; attaccata a fondi di alghe marine
Spermatogenesi	Simultanea	Successiva
Spermatozoo	Aberrante, discoide	Normale
Oociti	Piccoli, plurinucleolati	Grandi semplici
Grandi cellule al polo posteriore delle larve	Sempre con flagelli	Nude
Rhagon	Senza pieghe, asconoide	A pieghe, siconoide

I processi di speciazione

La speciazione è la formazione di nuove specie, entità evolutive discrete. Questo processo è la base dei processi filogenetici che portano all'attuale diversità biologica ed alla formazione dei taxa sopraspecifici



Un evento di speciazione produce sempre due specie nuove, perché l'antenato non è più lo stesso, avendo perduto una porzione delle sue popolazioni

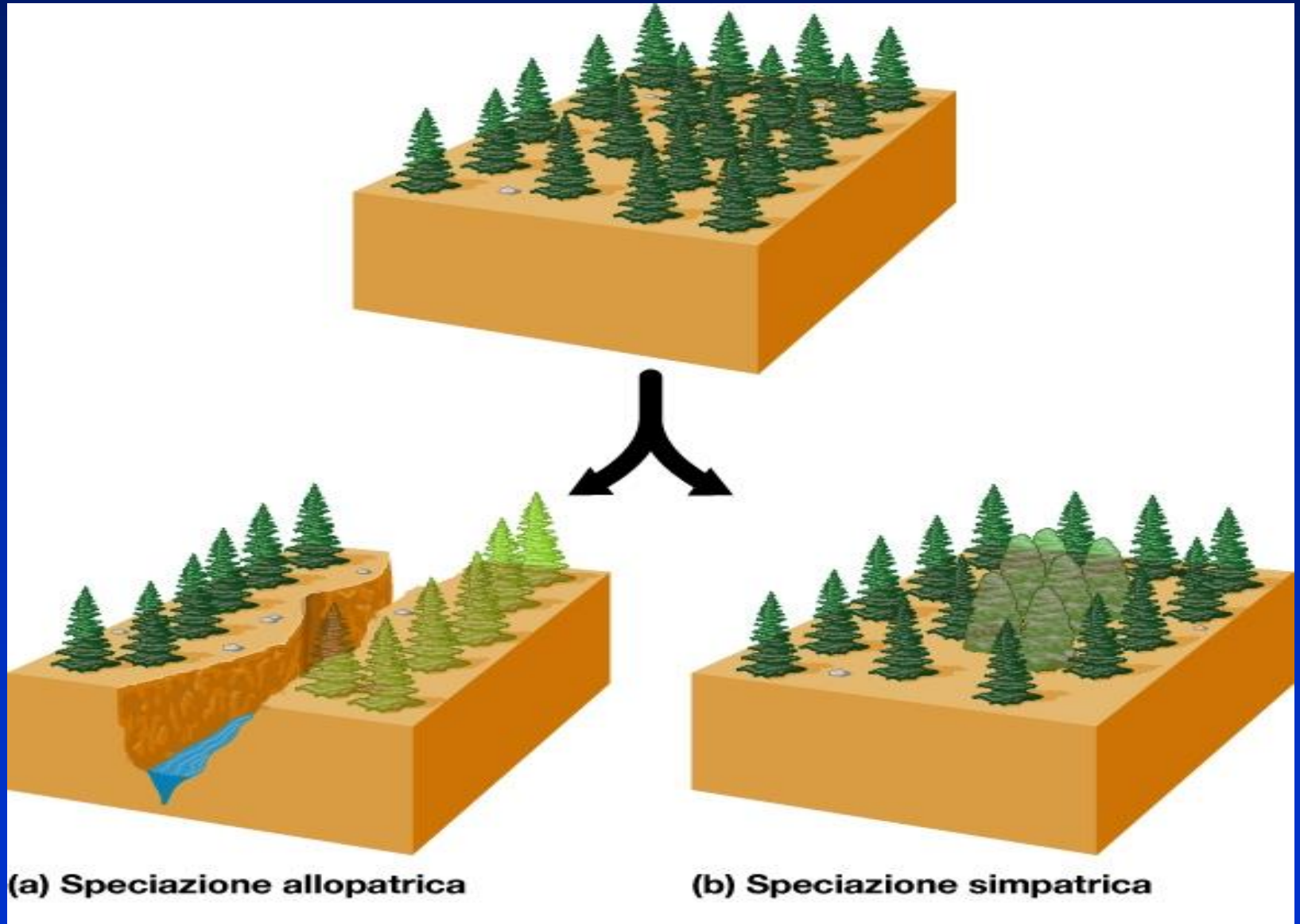


(a) Anagenesi

(b) Cladogenesi

I processi **anagenetici** di lenta trasformazione si contrappongono a quelli **cladogenetici** di moltiplicazione di specie che possono essere rapidissimi, ad es. nella **autopoliploidia** (il caso dei rospi smeraldini) o per **mutazioni cromosomiche**, ovvero gradualmente, come nei fenomeni di speciazione. Sono noti rari fenomeni di speciazione per **ibridazione** (rane verdi)

I principali modelli interpretativi sono quelli della **allopatria** e della **simpatria**



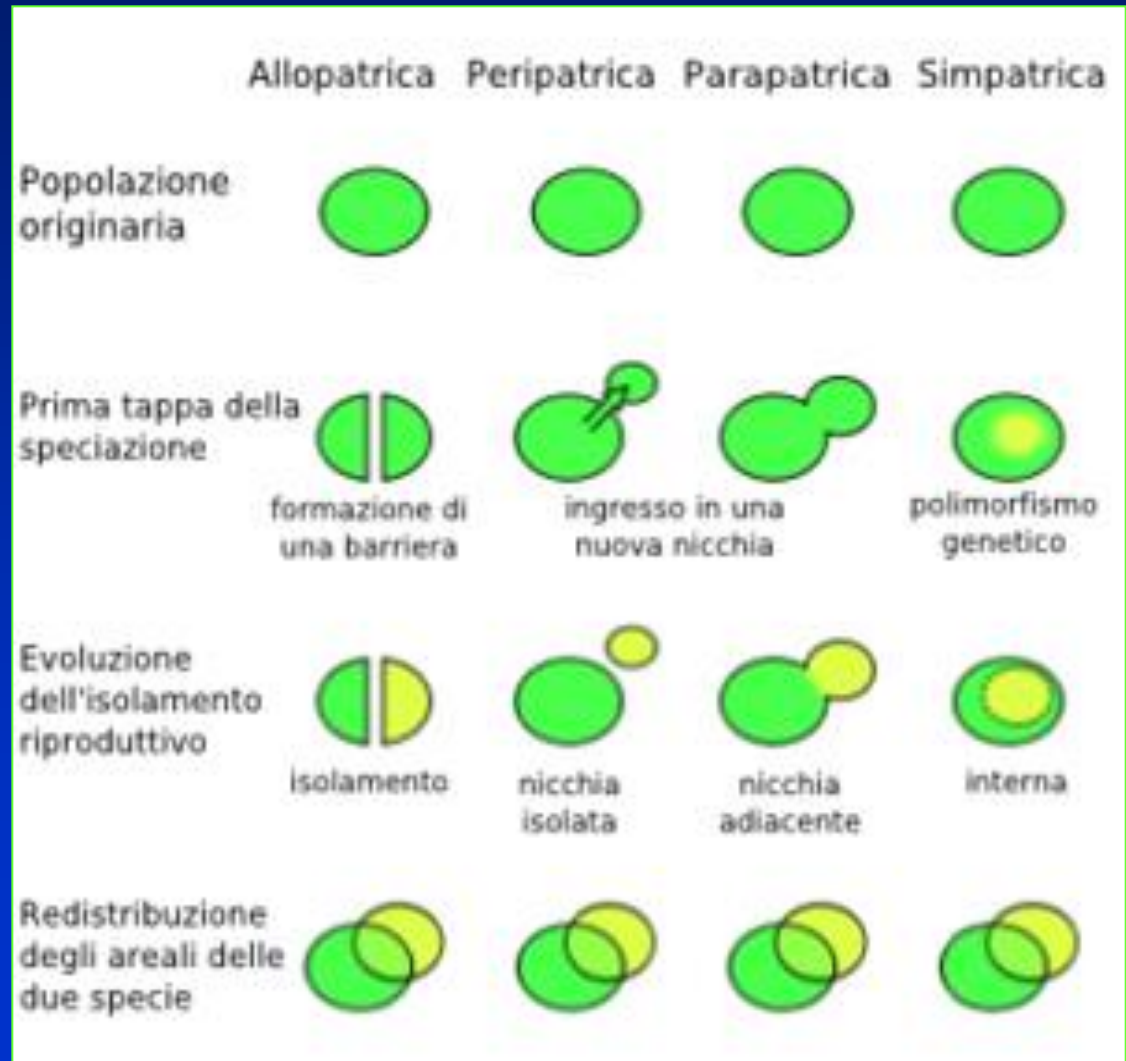
Sono stati proposti differenti modelli teorici di speciazione, alcuni molto simili

(a) speciazione allopatrica

(b) speciazione peripatrica

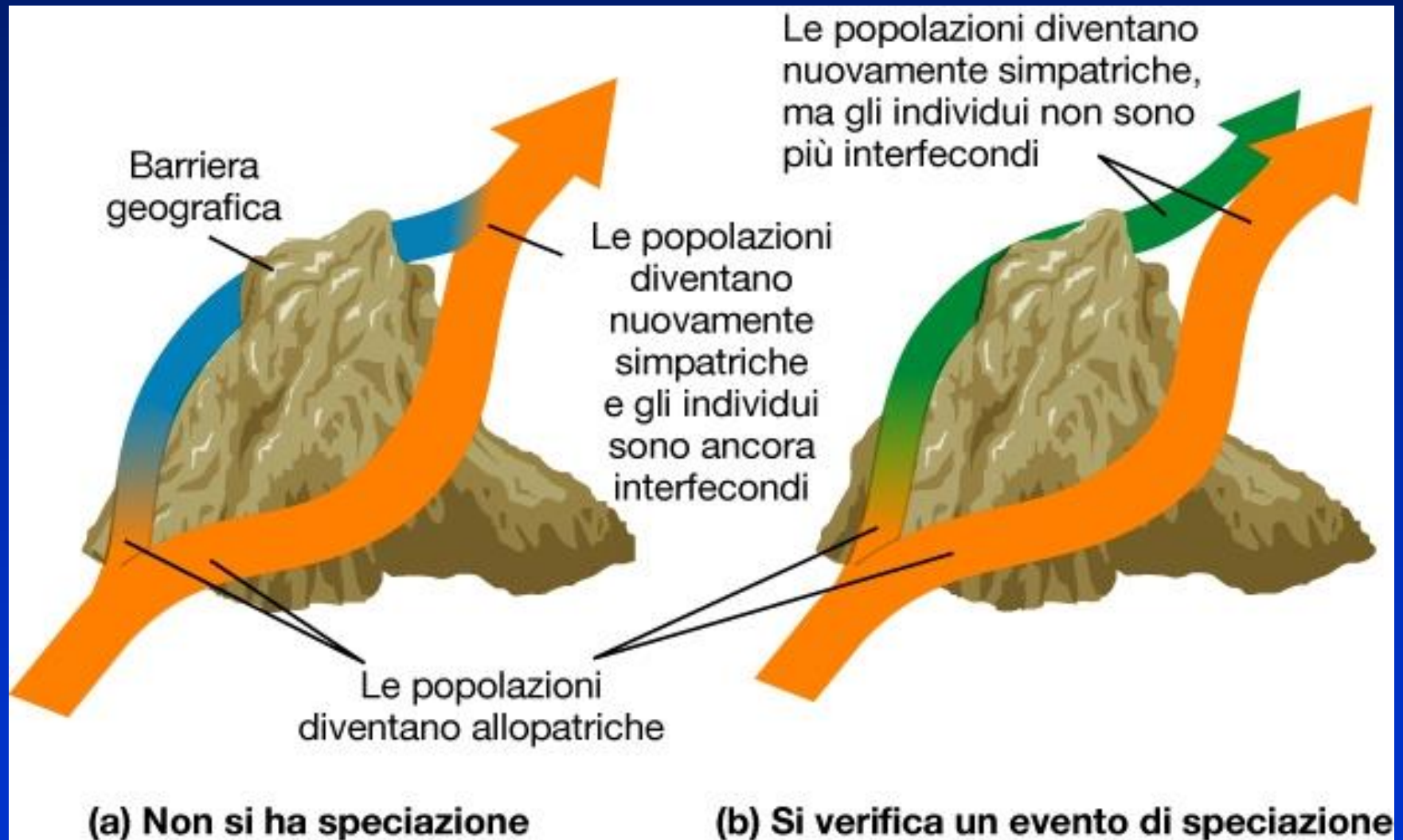
(c) speciazione simpatica

(d) speciazione parapatrica (stasipatrica)



Tutti i modelli di speciazione considerano come determinante l'interruzione del flusso genico e la formazione di differenze genetiche che producono meccanismi di isolamento riproduttivo con la formazione di nuove entità evolutive distinte e non più interfeconde. Variano i tempi di inizio di queste diverse fasi.

Non sempre a seguito di isolamento si conclude un processo di speciazione

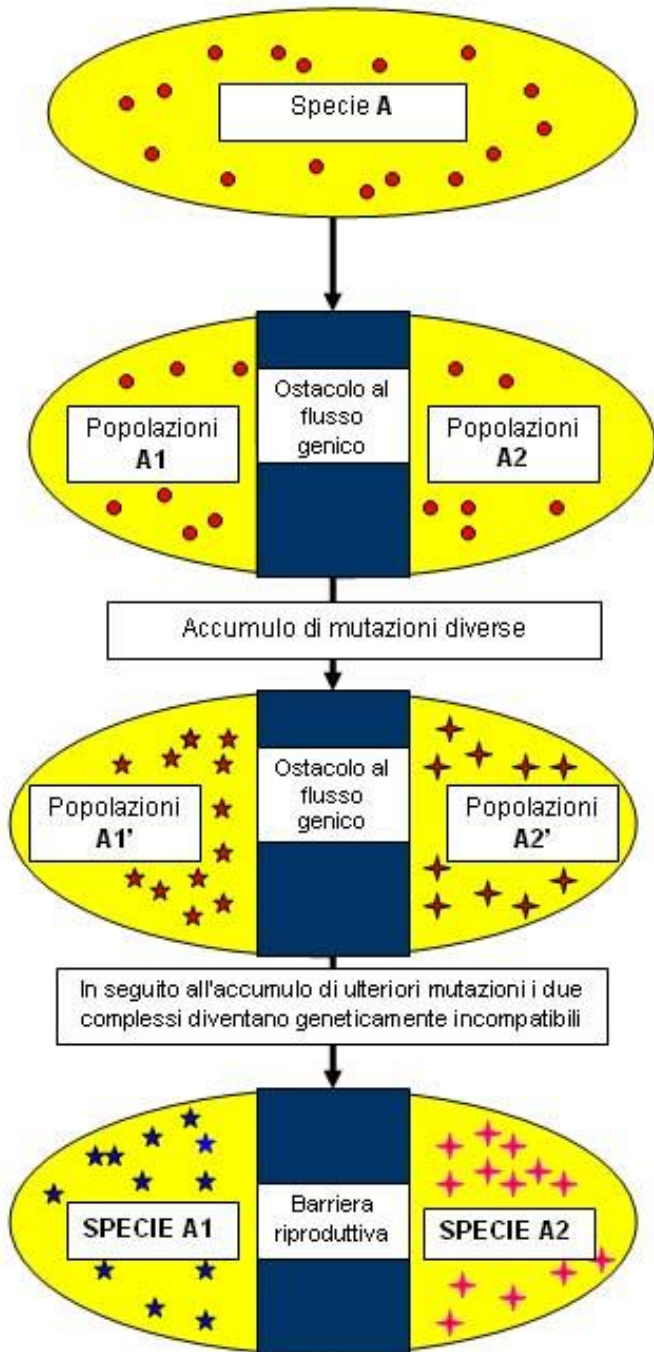


Speciazione allopatrica

L'areale di una specie può venir suddiviso da una barriera geografica (**vicarianza**), oppure una parte della popolazione può superare una barriera e colonizzare una nuova area (**dispersione**) (**BIOGEOGRAFIA**).

La presenza di barriere determina l'isolamento reciproco delle due popolazioni risultanti, **interrompendo il flusso genico** tra esse.

L'accumulo di differenze genetiche (**crossing-over**, mutazioni; deriva genetica se piccole popolazioni), non trasmissibili per interruzione di flusso genico, determina l'instaurarsi di caratteri differenziali (morfologici-biologici) che rappresenteranno dei **meccanismi di isolamento riproduttivo**, una volta cadute le barriere.



Speciazione allopatrica

Speciazione allopatrica per vicarianza o dispersione

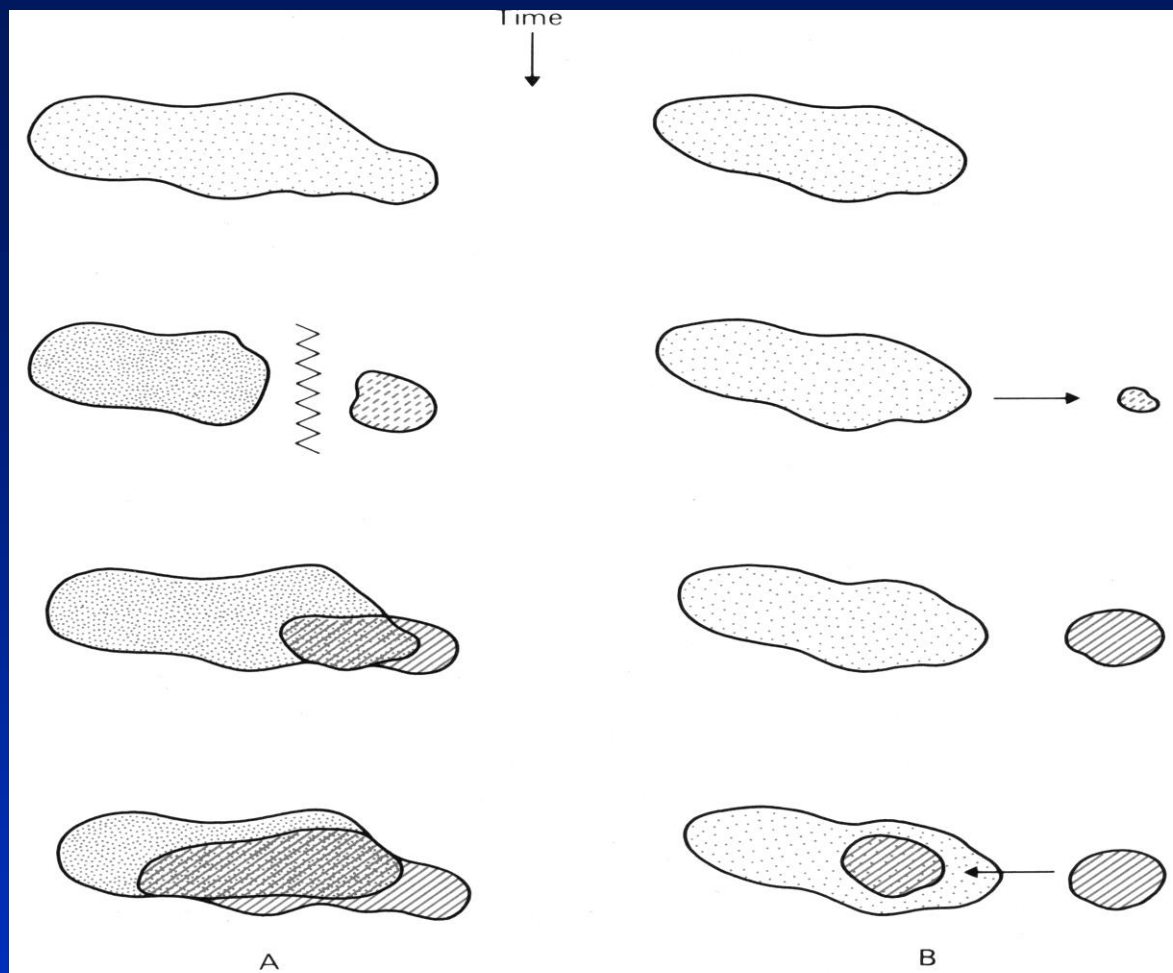
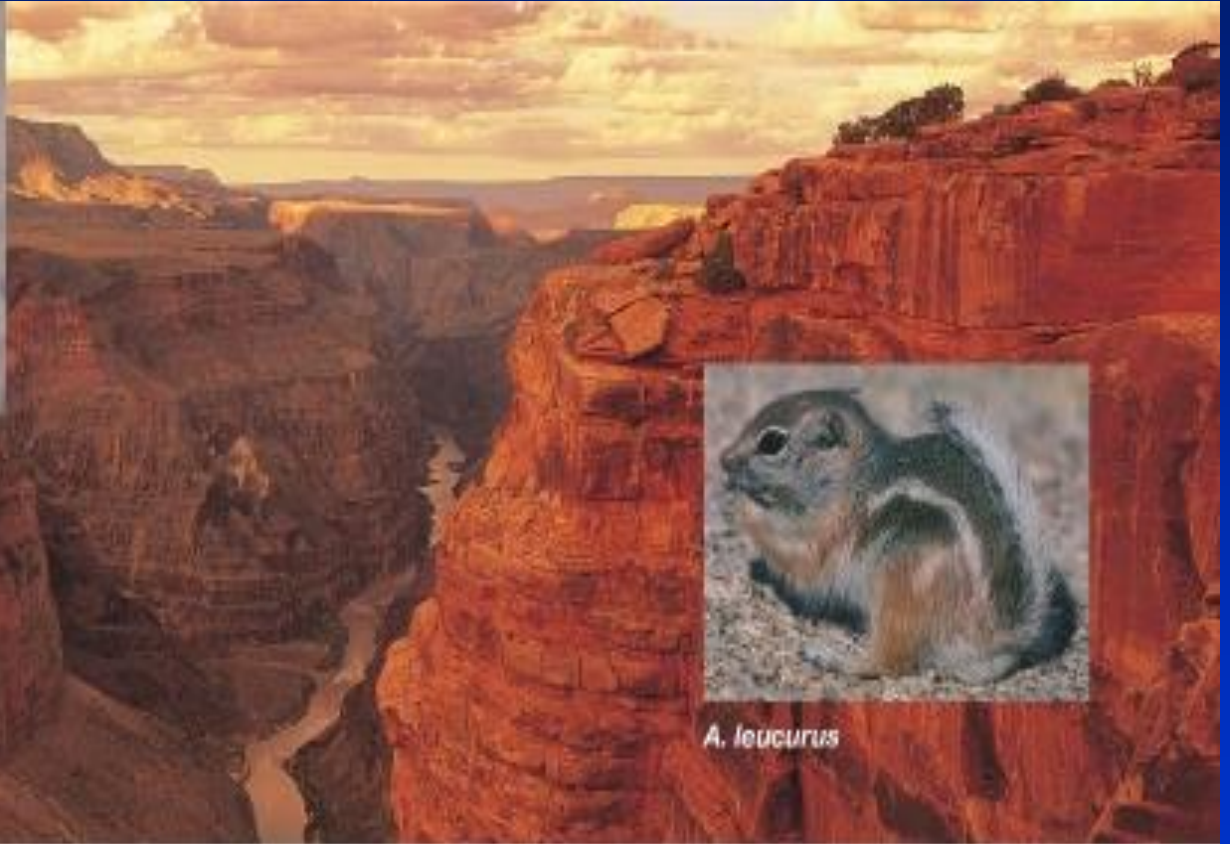


Figure 3.1 Schematic representation of two hypothetical cases of allopatric speciation as a result of (A) development and break-down of a barrier in a continental population, and (B) colonisation of an outlying area, followed by recolonisation of original area by modified isolate. Different shadings represent degrees of genetic difference between populations in the time sequence; thus in A both parts of the divided population develop genetic differences from one another and from the parental stock after they are isolated from one another. In the final stage, the different ranges occupied by the two species reflect differences in ecological tolerance; thus in A the species that had been isolated in the west remains better adapted to conditions in the north and west than the species that had been isolated in the east.

Speciazione allopatrica



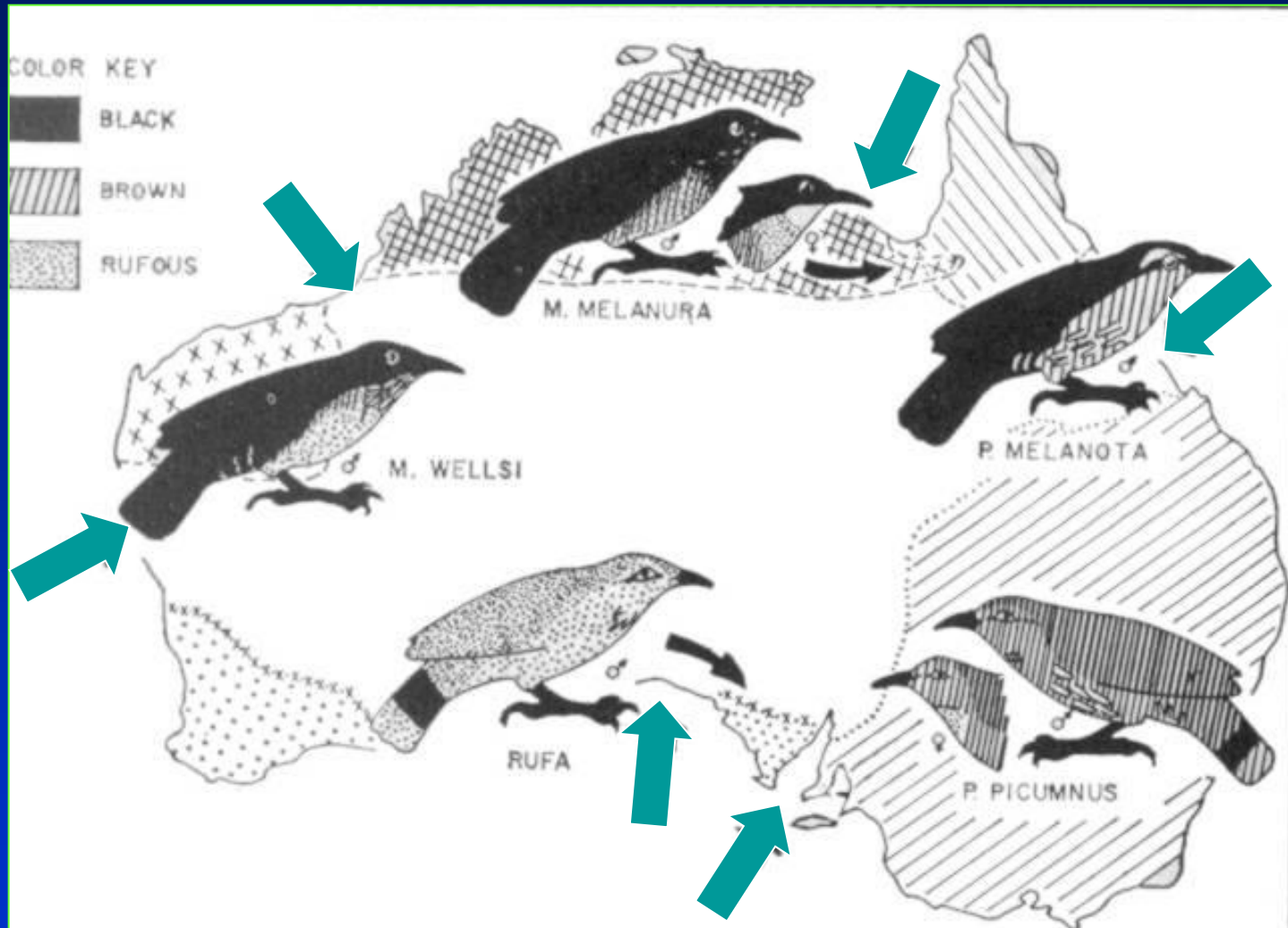
A. harrisi



A. leucurus

Barriere geografiche ed ecologiche

Speciazione allopatrica

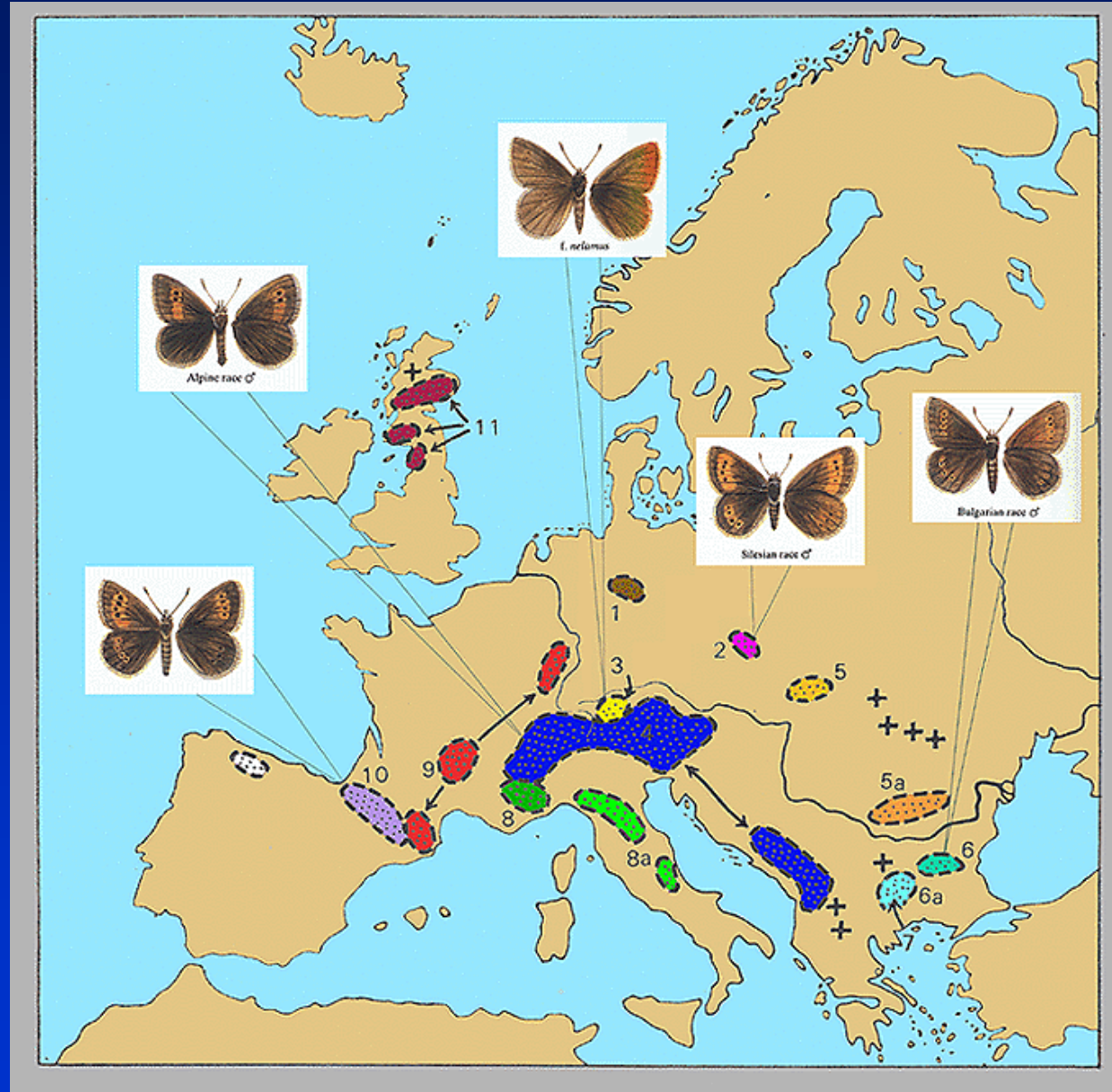


Le frecce indicano le barriere che hanno determinato gli eventi di speciazione

Speciazione allopatrica

Il differenziamento genetico è correlabile a specifici eventi storico-ecologici

Le aree di rifugio durante i glaciali e le conseguenti speciazioni



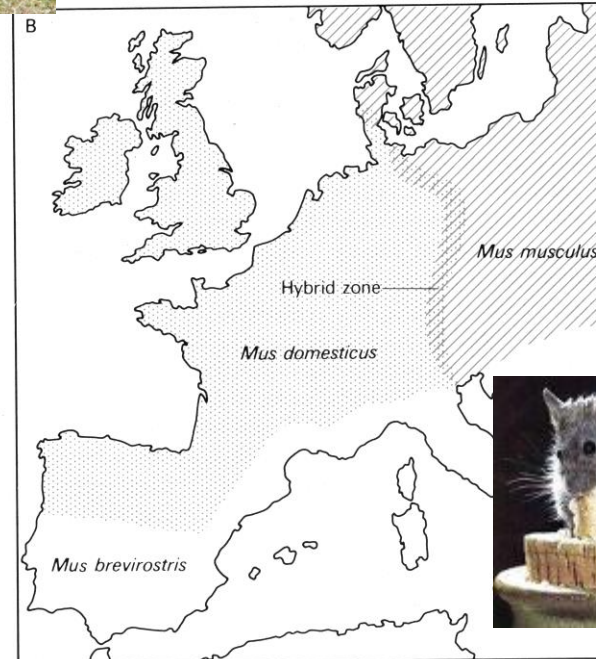
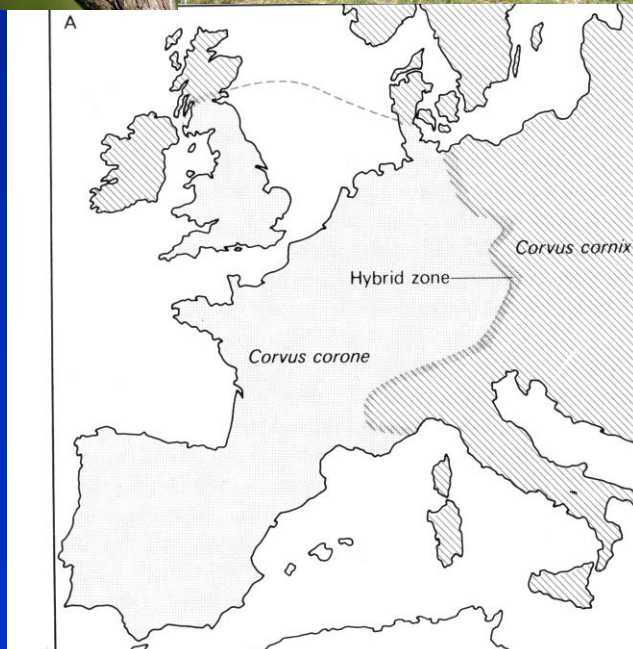
Speciazione peripatrica

E' un modello molto simile a quello dell'allopatria, ma prevede un incompleto isolamento delle popolazioni



A questo modello sono forse riferibili i casi di semi-speciazione, di circoli di specie (artenkreis), di superspecie

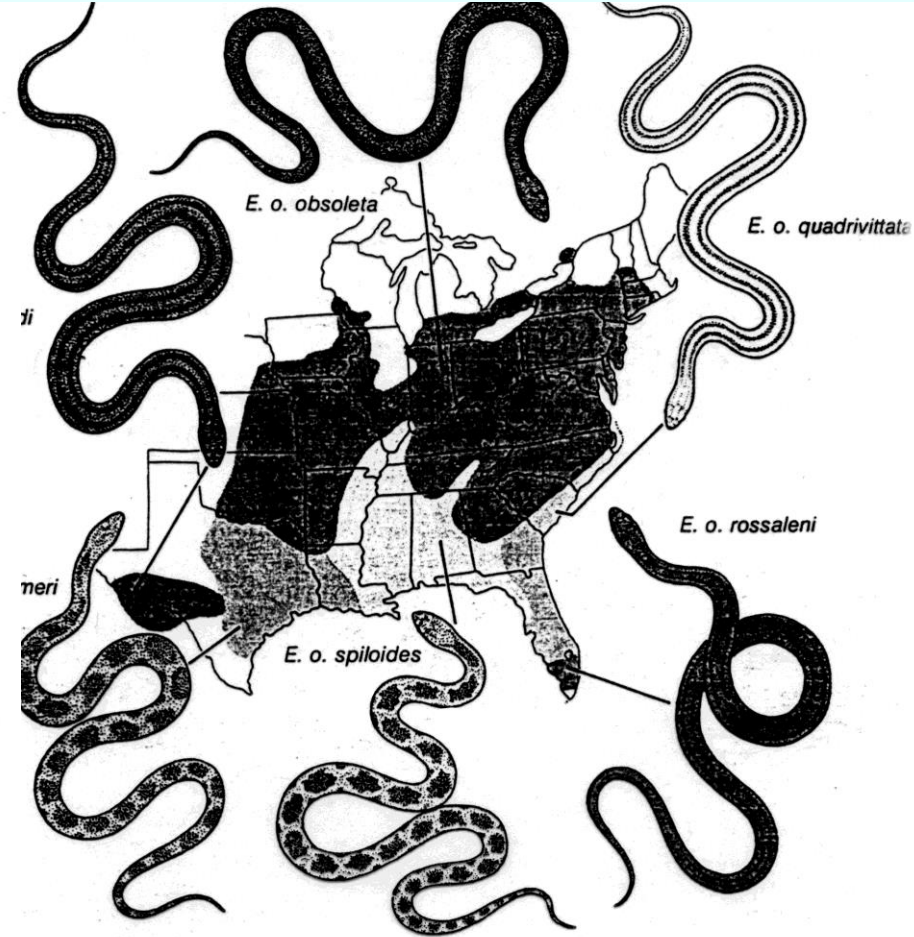
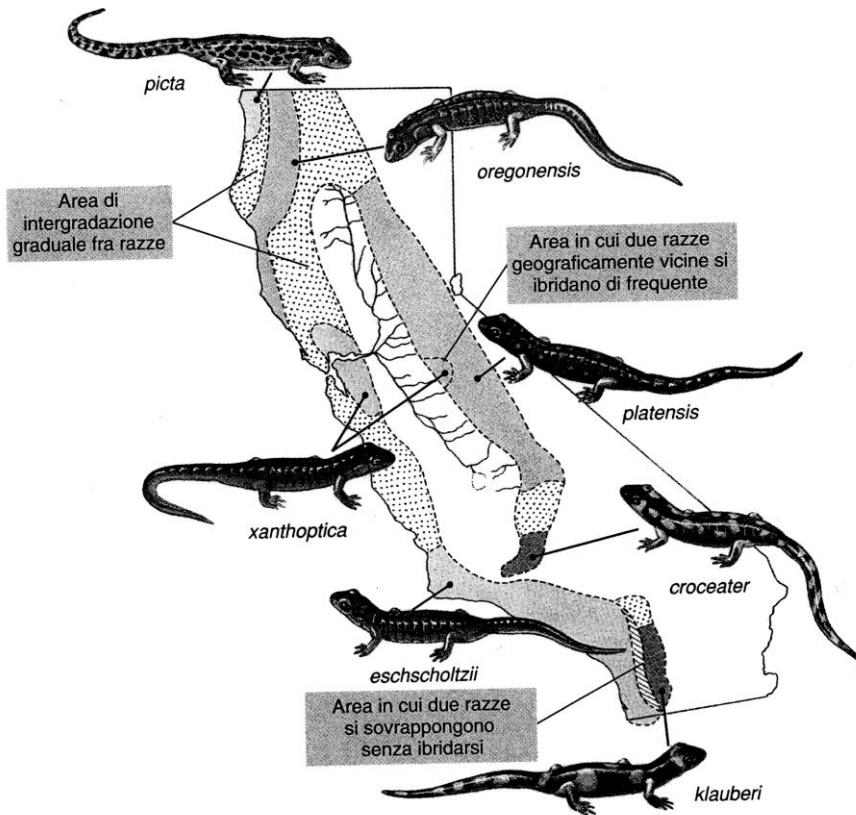
“Semi-specie” (peripatria o speciazione non completata)



Semispeciazione in *Corvus corone/cornix*
e in *Mus musculus/domesticus*

"Semi-specie" (peripatria o speciazione non completata)

Plethodon



Elaphe obsoleta

"Semi-specie": circoli di specie (Arten-kreis)

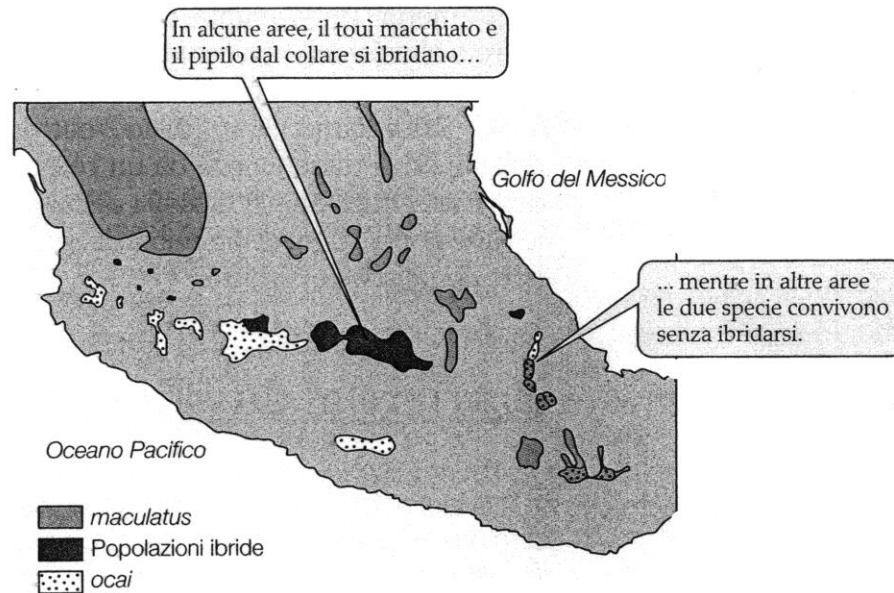
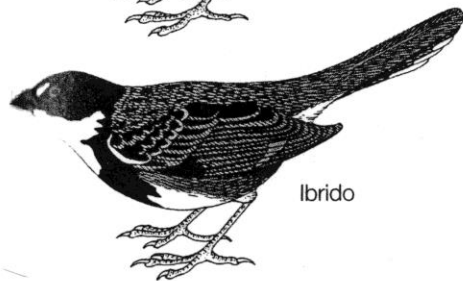
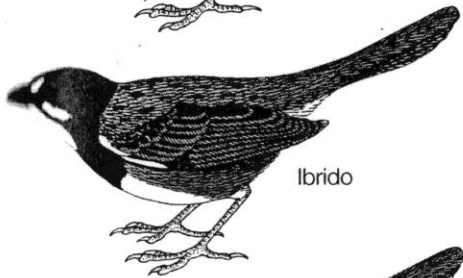


"Semi-specie": circoli di specie (Arten-kreis)



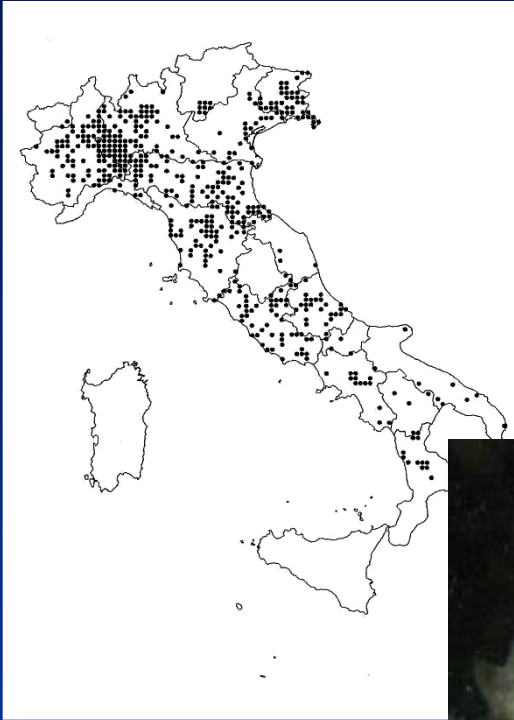
Il complesso circumpolare dei gabbiani reali (*Larus argentatus* complex)

Semi-speciazione con presenza di popolazioni ibride



Convivenza con o senza ibridazione nei *Pipilo* messicani

“Superspecie” (speciazione peripatrica?)



**Il complesso dei tritoni crestati europei
(*Triturus cristatus* complex)**

Speciazione simpatrica

All'interno dell'area geografica occupata da una specie, per motivi ecologici e non spaziali, una parte della popolazione acquisisce una specializzazione biologica che ne provoca la separazione dalla popolazione madre

Presupposti:

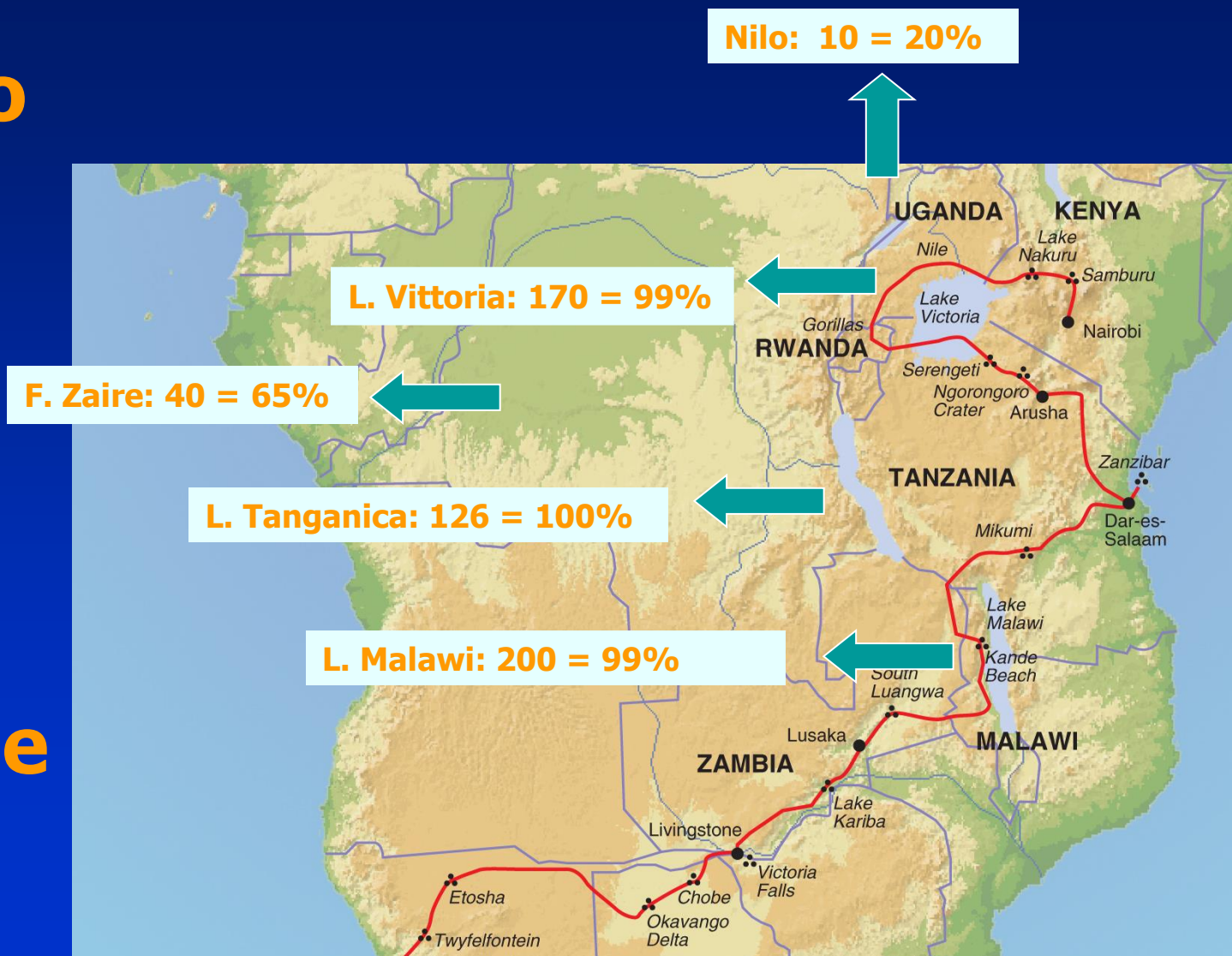
- (a) **Omogamia:** Individui più simili nella popolazione tendono ad accoppiarsi preferenzialmente.
- (b) **Legame tra preferenze per il partner e per l'habitat.**
- (c) **Preadattamento** e selezione in funzione della nicchia ecologica (nella dispersione c'è ricerca per la sottonicchia cui sono meglio adattati per genotipo). Es.: - fenotipi diversi mimetici (selezione divergente); - isolamento degli estremi stagionali in specie a lungo periodo riproduttivo; - fito/zooparassiti si specializzano su ospiti.

(a) Ostacoli teorici:

Dispersione intra-areale, plasticità ecologica, polimorfismo genico

Speciazione simpatrica

Lo "strano caso" dei ciclidi dei laghi est-africani con tante specie endemiche

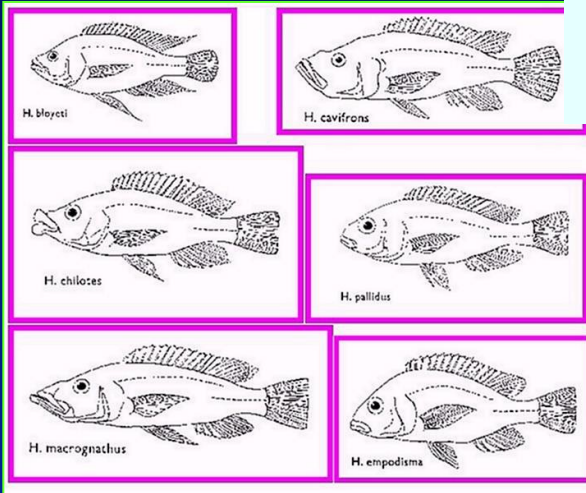




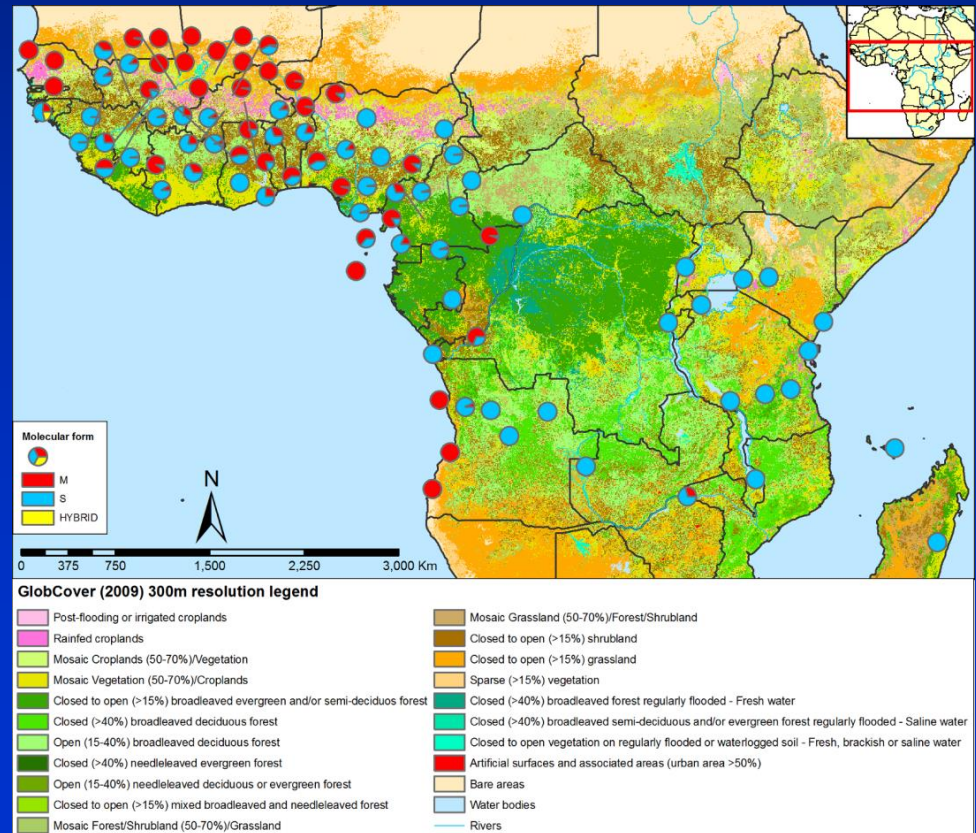
Ciclidi del L. Malawi



Speciazione simpatrica



Differenziamento di nicchia trofica o riproduttiva o di caratteri sessuali secondari



Speciazione simpatrica



Differenziamento di nicchia
nella scelta dell'habitat nei
Lacertidi del gen.
Acanthodactylus



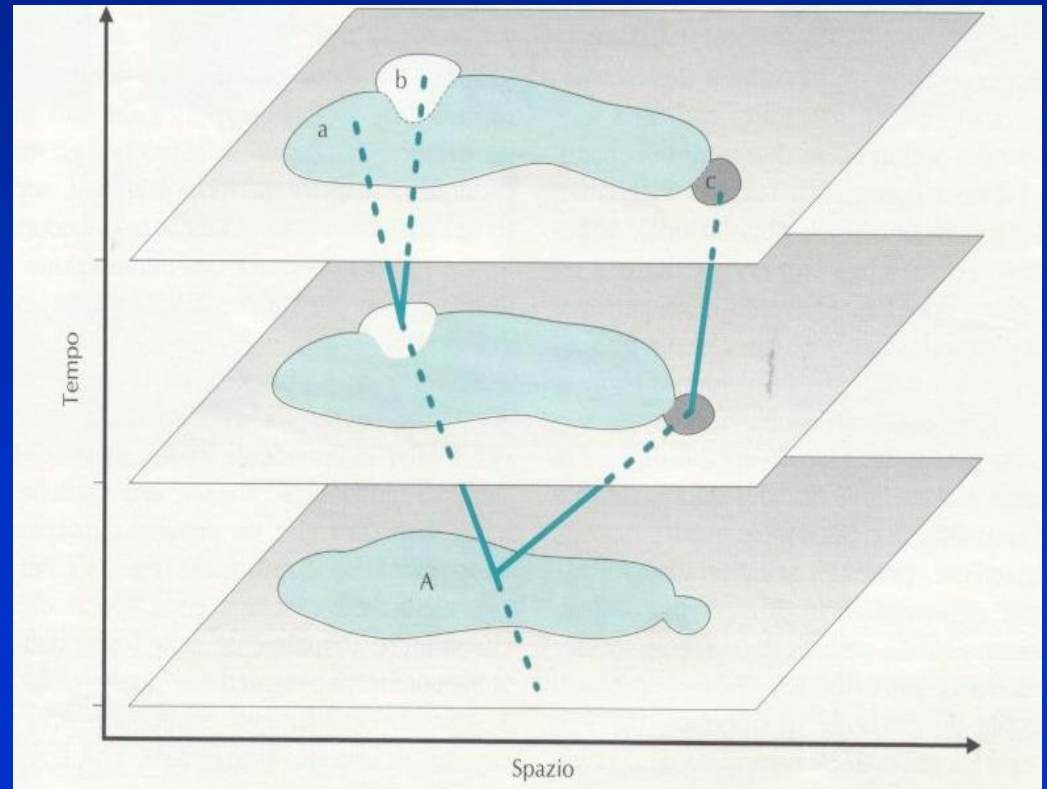
Figure 17.3 A. Probable phylogeny of north-west African spiny-footed lizards (*Acanthodactylus*; Lacertidae) showing increasing adaptation to arid, sandy habitats. B, C. The most

primitive species are confined to relatively mesic coastal and mountain regions in the north while the most derived extend deep into the Sahara desert.

Speciazione parapatrica

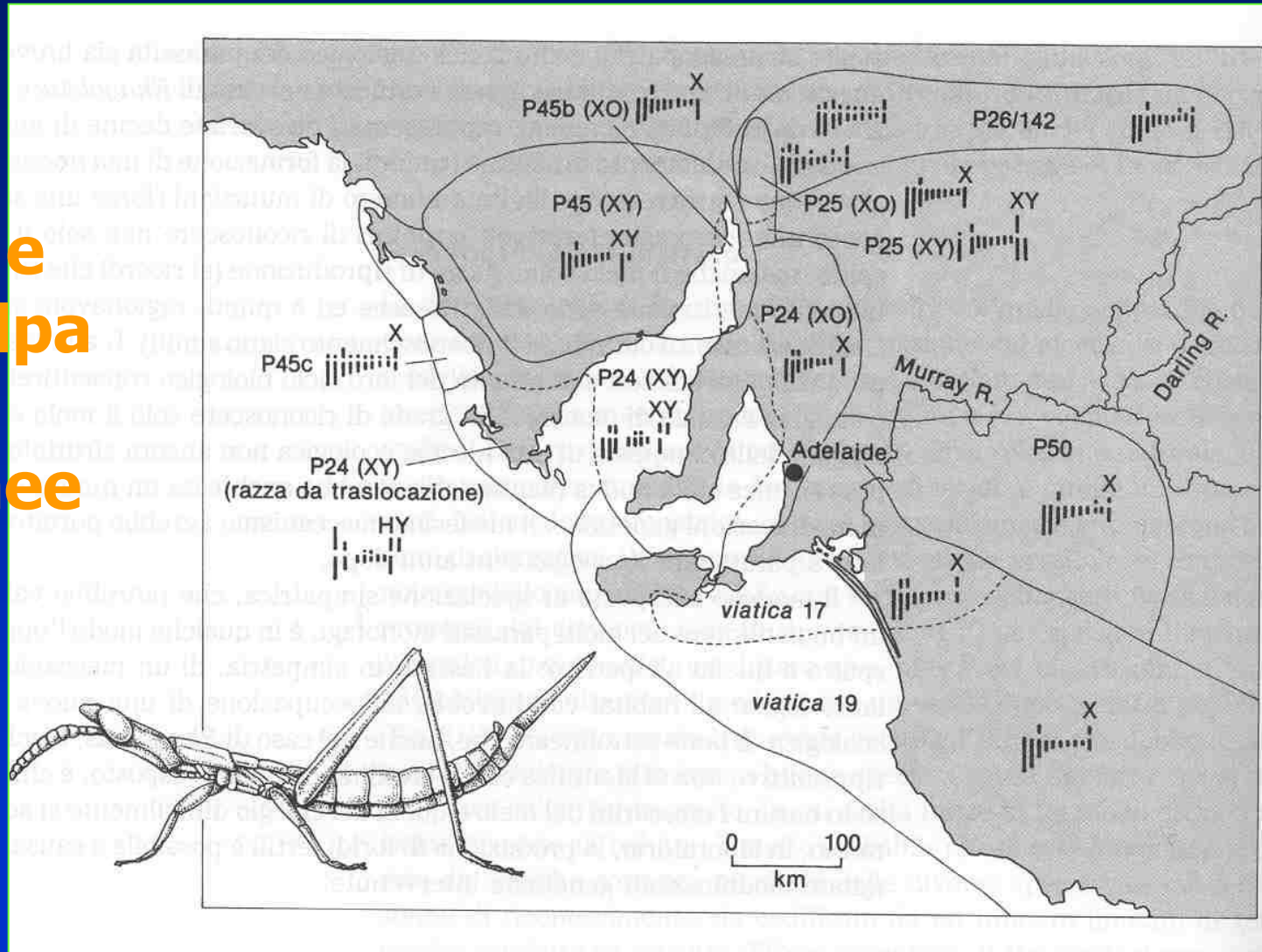
- (a) assenza di isolamento spaziale
- (b) basso livello di vagilità delle specie che presentano il fenomeno
- (c) Contemporaneità tra l'insorgere di meccanismi di isolamento riproduttivi e l'occupazione di un nuovo habitat.

Una piccola popolazione marginale, non è separata dal complesso delle popolazioni principali da una vera barriera, ma è soggetta a pressione selettiva rigorosa e non omogenea rispetto a quella cui è sottoposta la popolazione principale. Questo provoca uno svantaggio selettivo per gli individui frutto di incroci interpopolazionali, in particolare nell'area geografica occupata dalla popolazione periferica. Questo causa la controselezione degli "ibridi" e si viene a differenziare una specie separata.



Speciazione stasipatrica (cromosomica)

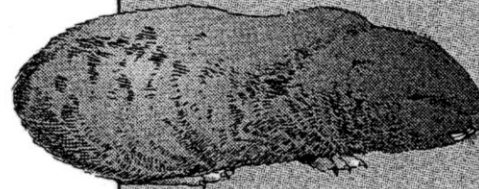
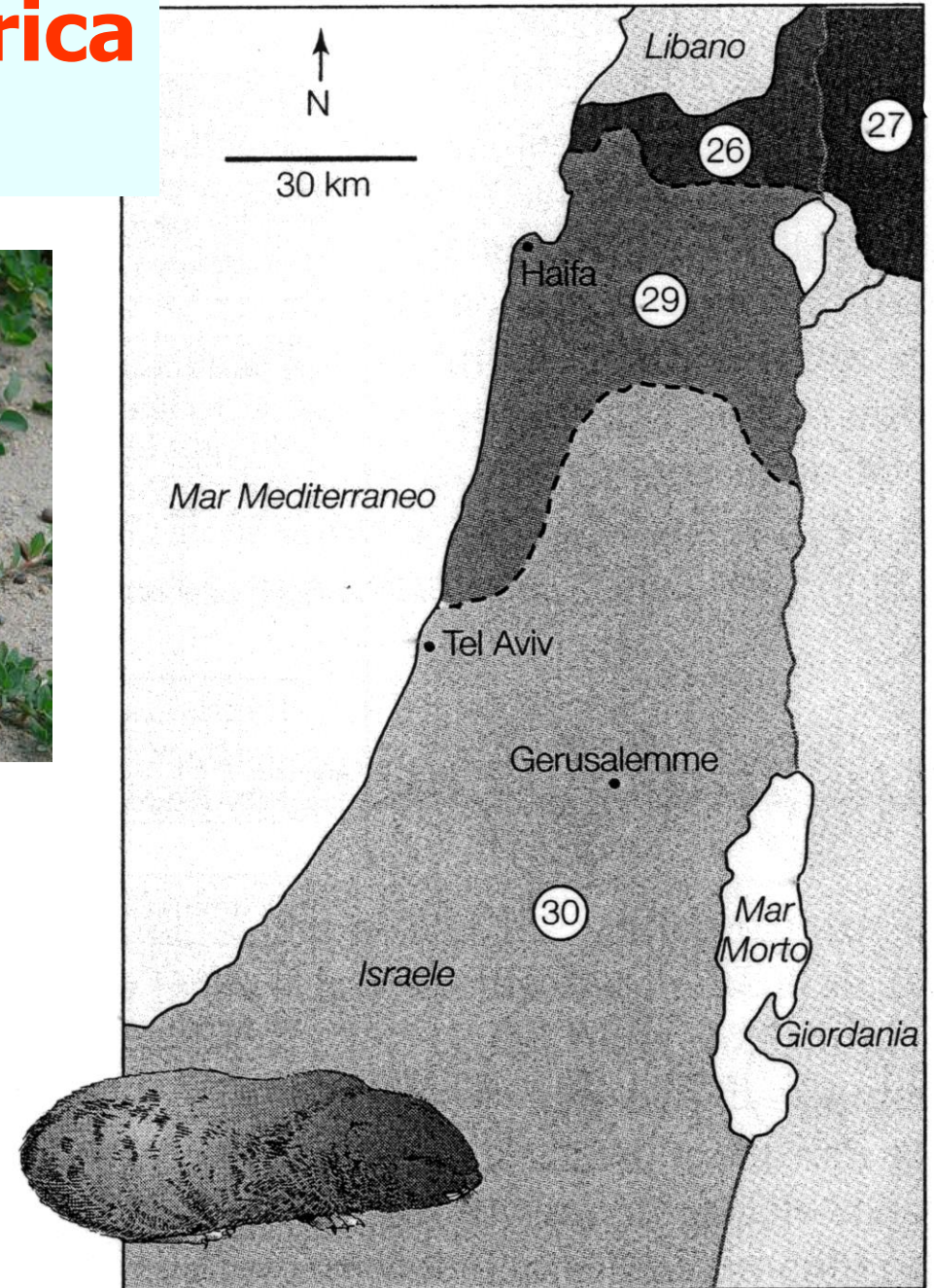
il caso dei
grilli
morabini
australiani e
dei grillotalpa
delle isole
mediterranee



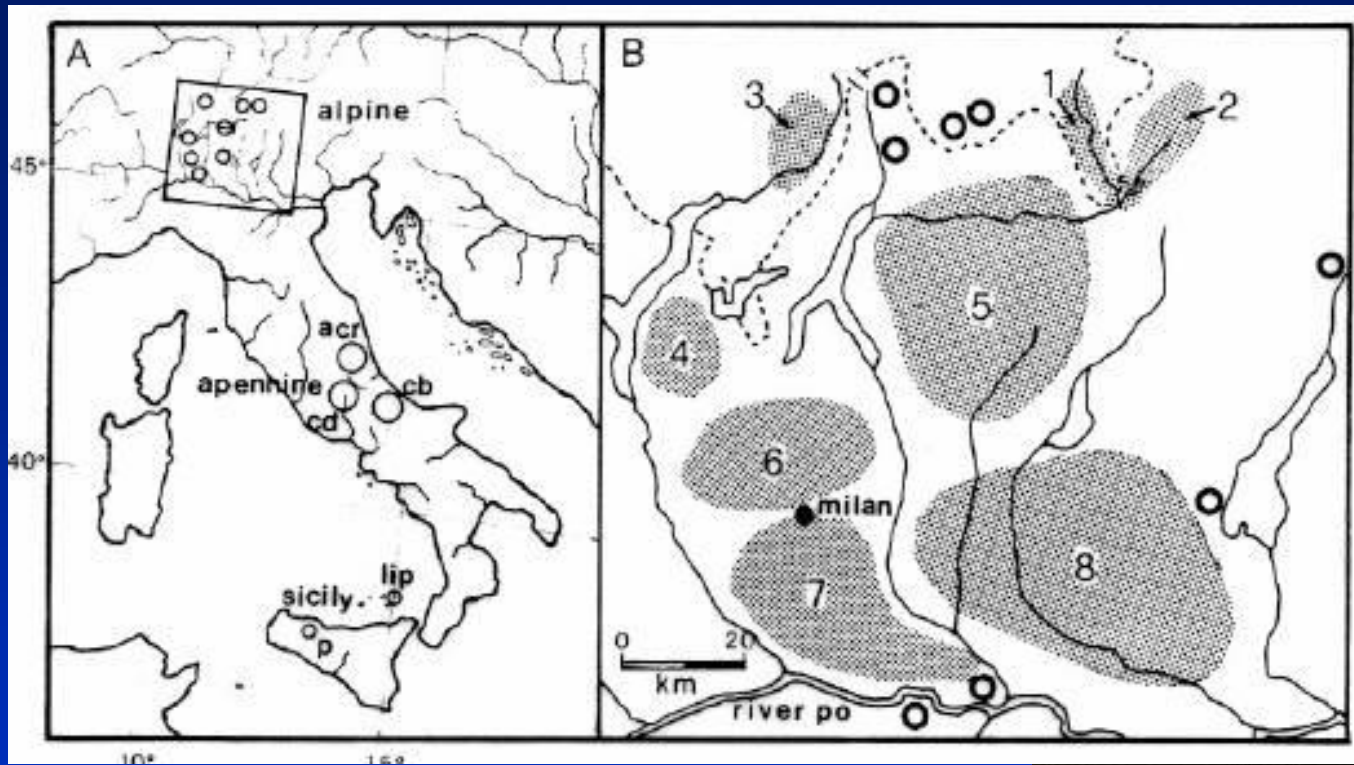
Speciazione stasipatrica (cromosomica)



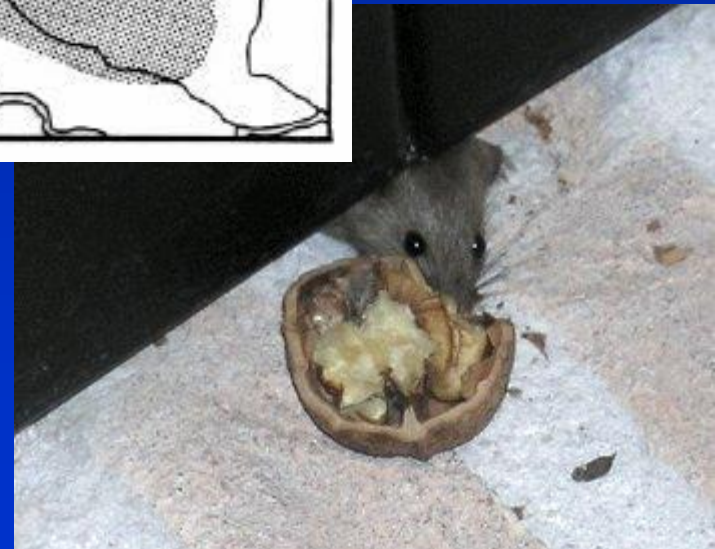
Il caso degli
Spalax
palestinesi a
diverso numero
cromosomico



Speciazione stasipatrica (cromosomica)



Il caso dei *Mus*
delle Alpi



Per discriminare i casi di parapatria da quelli di simpatria bisogna definire il momento in cui insorgono i meccanismi di isolamento riproduttivo. Nella speciazione simpatica essi precedono sempre il cambiamento di nicchia mentre nella parapatria isolamento riproduttivo e cambiamento di nicchia insorgono contemporaneamente.

Per quanto riguarda il substrato genetico, la speciazione simpatica, a differenza di quella parapatica, è indotta da minime variazioni sia a livello dei geni di struttura sia a livello dei geni regolatori.

I meccanismi di isolamento riproduttivo

Meccanismi di isolamento riproduttivo

Estrinseci:

(a) separazione geografica (areali allopatrici)

(b) altre separazioni spaziali (es. parassiti)

Intrinseci:

Pre-zigotici (pre-mating)

(a) i potenziali partner non si incontrano per differenze fenologiche o di scelta di habitat, ecc. (m. ecologici)

(b) i potenziali partner si incontrano, ma non si accoppiano per differenze comportamentali (m. etologici)

(c) i potenziali partner si incontrano, cercano di accoppiarsi, ma non c'è trasferimento di spermatozoi per impedimenti anatomici (m. meccanici) ./. .

Meccanismi di isolamento riproduttivo

Intrinseci (2):

Post-zigotici (post-mating)

(a) gli spermatozoi vengono trasferiti, ma le uova non sono fecondate (mortalità genetica)

(b) l'uovo viene fecondato, ma lo zigote muore (mortalità zigotica) oppure l'embriogenesi si interrompe (mortalità embrionale)

(c) lo zigote produce un ibrido F1 di ridotta vitalità (non vitalità dell'ibrido)

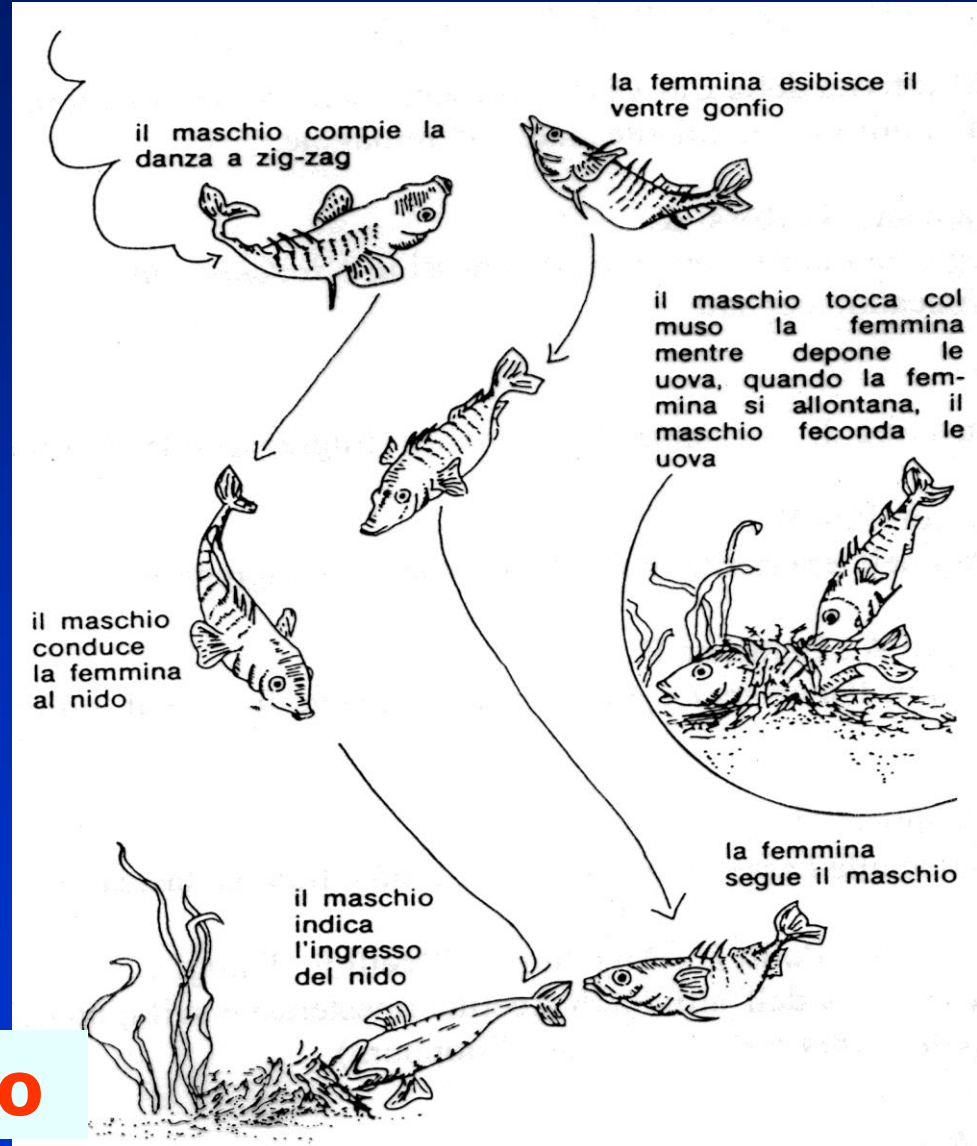
(d) F1 è vitale, ma del tutto o parzialmente sterile, ovvero F2 è sterile (sterilità dell'ibrido)

Meccanismi di isolamento riproduttivo di tipo etologico: sequenze di corteggiamento

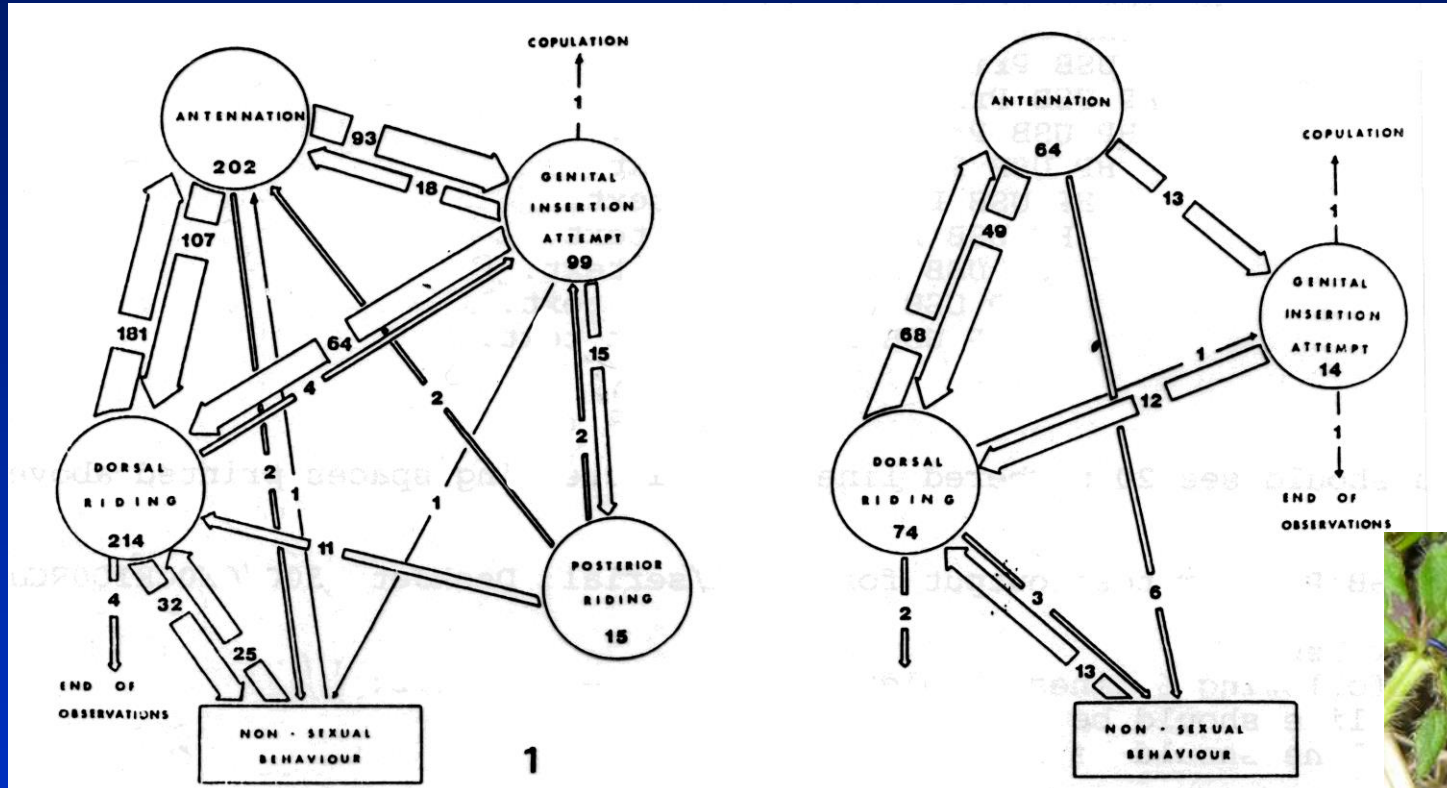


Corteggiamento della sula

Danza dello spinarello

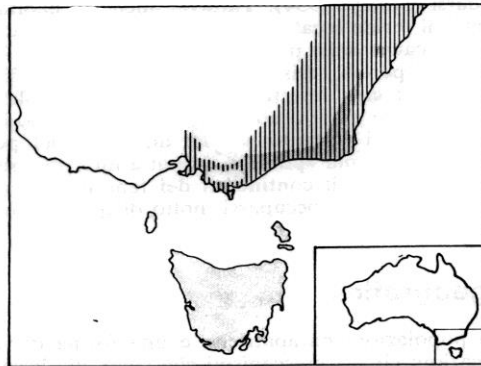


Meccanismi di isolamento riproduttivo di tipo etologico: sequenze di corteggiamento



Meloe di specie affini

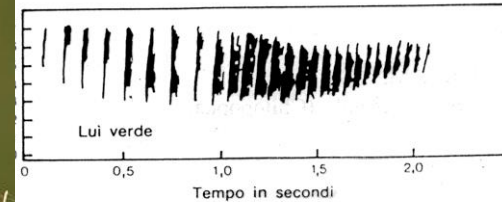
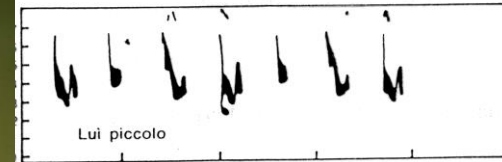
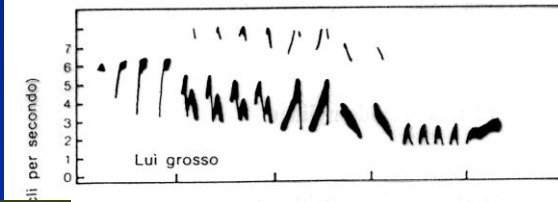
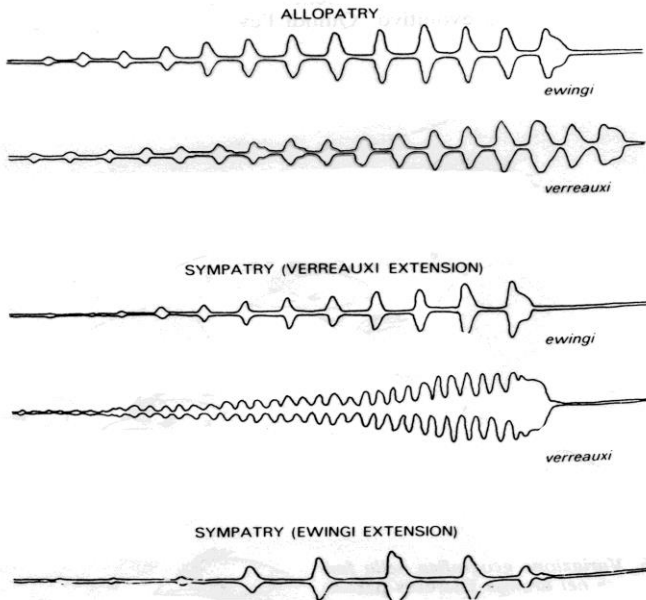
Meccanismi di isolamento riproduttivo di tipo etologico: canti differenziati



■ *Litoria ewingi* ▨ *Litoria verreauxi*

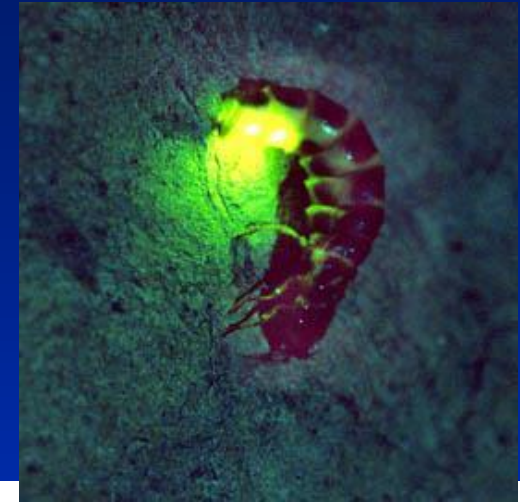
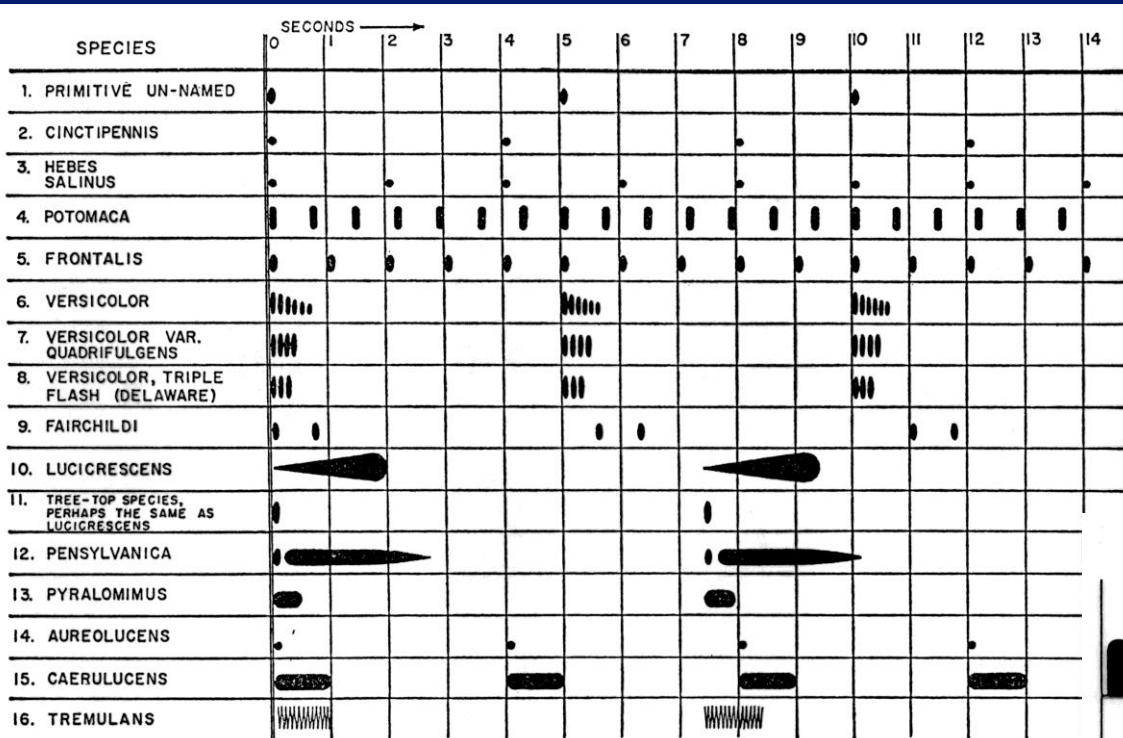


**Raganelle
australiane
(*Litoria*)**



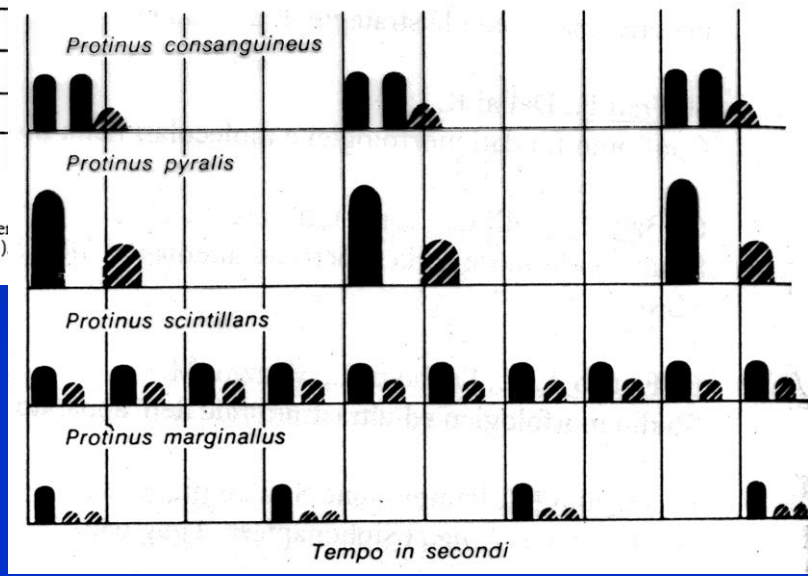
Luì (*Phylloscopus*)

Meccanismi di isolamento riproduttivo di tipo etologico: messaggi luminosi

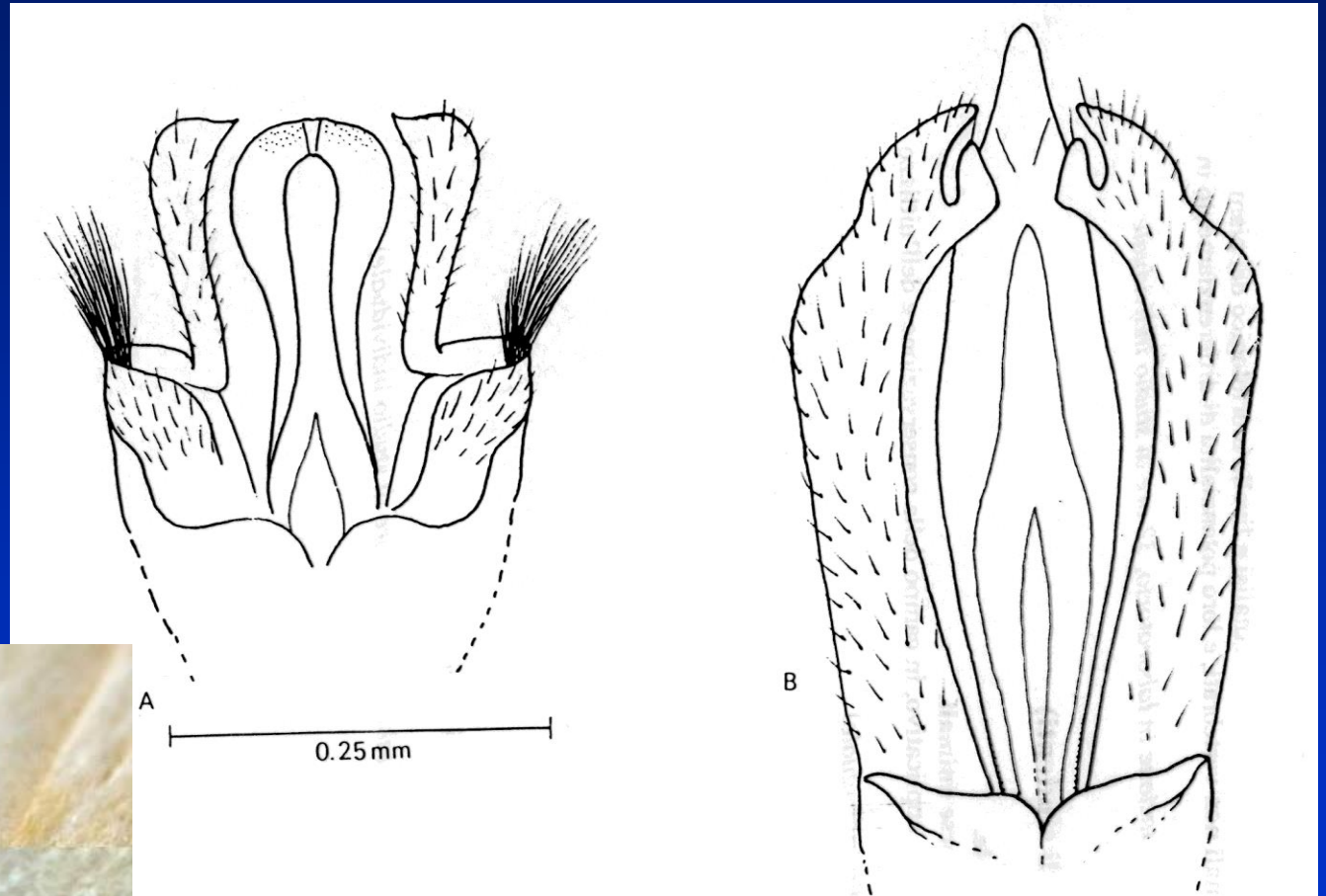


Schema di emissione degli impulsi luminosi e la durata degli impulsi

La scala temporale indica la frequenza e la durata degli impulsi (da Barber 1951)



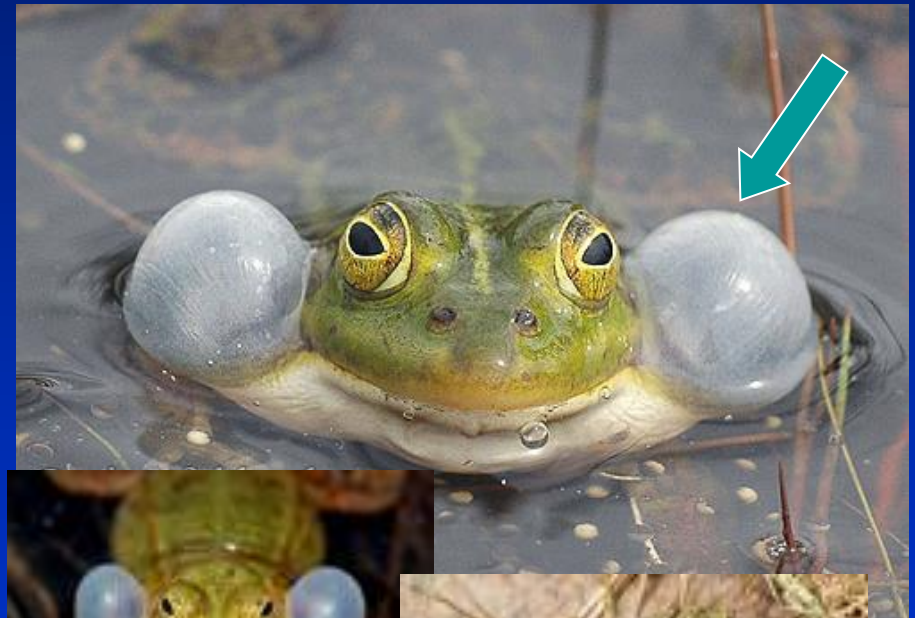
Meccanismi di isolamento riproduttivo di tipo meccanico: differenze nei genitali maschili



Anobiidae

Ibridazione: sterilità o rari casi di speciazione

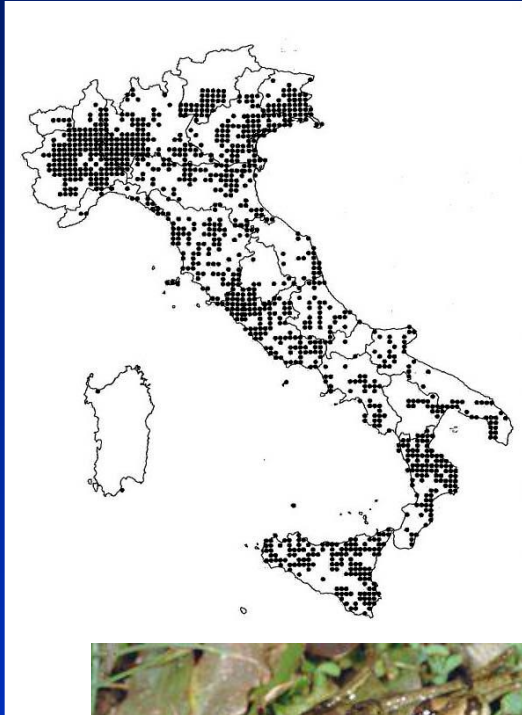
Equus asinus x E. caballus



Rana lessonae x R. ridibunda = R. esculenta

Pelophylax lessonae (Camerano, 1882) *P. kl. esculentus* (Linnaeus, 1758)

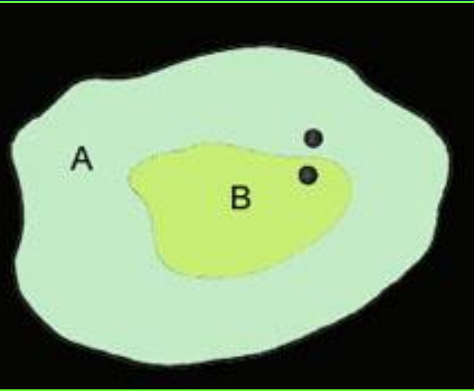
Pelophylax bergeri (Günther, 1986) *P. kl. hispanicus* (Bonaparte, 1839)



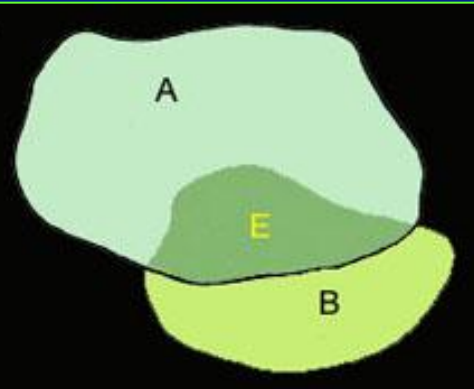
**I complessi di specie
ibrido-
ibridogenetiche in
Europa**



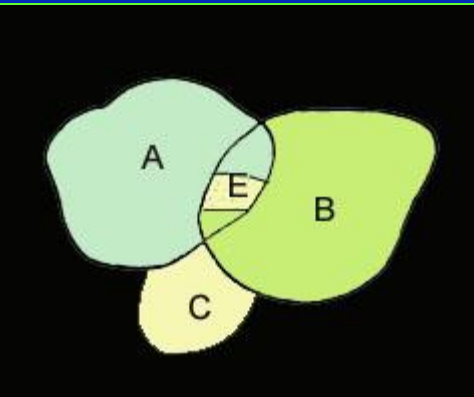
Casi di ibridazione



1. Incrocio occasionale tra specie simpatriche (A, B) con produzione di ibridi ecologicamente o etologicamente non vitali o sterili e che perciò non si reincrociano con le specie parentali.



2. Produzione occasionale o frequente di ibridi (E) più o meno fertili tra specie simpatriche (A, B), alcuni dei quali si reincrociano con una o entrambe le specie parentali.



3. Formazione di una zona secondaria di contatto e di parziale riproduzione per incrocio o tra popolazioni prima isolate, che non sono riuscite ad acquisire un completo isolamento riproduttivo durante il precedente periodo di isolamento geografico, oppure tra "isolati geografici" che ristabiliscono il contatto con le specie parentali