

VETERINARIA ITALIANA

Collana di Monografie

**ASPETTI GENETICI
NELLA GESTIONE DELLA FAUNA
SELVATICA**

di
Rita Lorenzini



Veterinaria Italiana - Collana di Monografie
Aut. Trib. Teramo n. 299 del 16.5.1990

Questa monografia viene pubblicata in sostituzione del n. 14, ottobre-dicembre 1994

Fotocomposizione e selezioni: Edigrafital S.p.A. - Teramo
Progetto editoriale e stampa: Edigrafital S.p.A. - Teramo

SOMMARIO

PARTE PRIMA

Introduzione	Pag. 7
Variabilità genetica	» 15
Variabilità genetica e caratteristiche fenotipiche	» 19
Variabilità genetica e suscettibilità alle malattie infettive ...	» 22
Il problema delle piccole popolazioni	» 30
Dimensione effettiva della popolazione	» 33
Perdita della variabilità genetica	» 35
<i>Inbreeding</i> o inincrocio	» 39
Numero dei fondatori	» 43
Struttura geografica delle popolazioni	» 46
Due esempi di gestione: lo stambecco delle Alpi e il lupo ...	» 49
Lo stambecco delle Alpi (<i>Capra ibex ibex</i> L., 1758)	» 49
Il lupo (<i>Canis lupus</i> L., 1758)	» 56

PARTE SECONDA

Introduzioni, reintroduzioni e ripopolamenti: aspetti pratici .	» 71
Selezione delle popolazioni dei fondatori	» 74
Selezione dei fondatori	» 80
Conseguenze genetiche dell'attività venatoria	» 82
Population genetics and game management (Günther B. Hartl)	
<i>Genetica di popolazione e gestione venatoria</i>	» 89
Bibliografia	» 101
Glossario	» 116

PARTE PRIMA

Introduzione

Le popolazioni naturali di molte specie selvatiche subiscono l'impatto delle attività umane già da lungo tempo. La crescente ingerenza antropica sugli ecosistemi - alterazione dell'ambiente, riduzione e frammentazione degli habitat naturali, prelievo venatorio, reintroduzioni - ha portato alla necessità di organizzare dei piani di gestione per la salvaguardia delle popolazioni in pericolo e di programmare degli interventi di conservazione per le specie minacciate o in via di estinzione.

Un numero sempre maggiore di specie, come il cervo di Padre David (*Elaphurus davidianus*), il cavallo selvatico (*Equus przewalskii*) (Figura 1), l'addax (*Addax nasomaculatus*), esiste attualmente quasi solo in cattività, mentre sono tuttora in corso di realizzazione programmi per la conservazione in natura di alcune specie e sottospecie, quali il rinoceronte indiano (*Rhinoceros unicornis*), la tigre siberiana (*Panthera tigris altaica*), il bisonte europeo (*Bison bonasus*) (Figura 2), il gaur indiano (*Bos gaurus*), l'orice bianco (*Oryx leucoryx*), la scimmia leonina del Sud America (*Leontopithecus rosalia rosalia*), il condor della California (*Gymnogyps californianus*). Alcuni di questi programmi si sono già conclusi con esiti



Figura 1: Cavalli selvatici (*Equus przewalskii*). Zoo di Łódź, Polonia.

Foto: R. LORENZINI

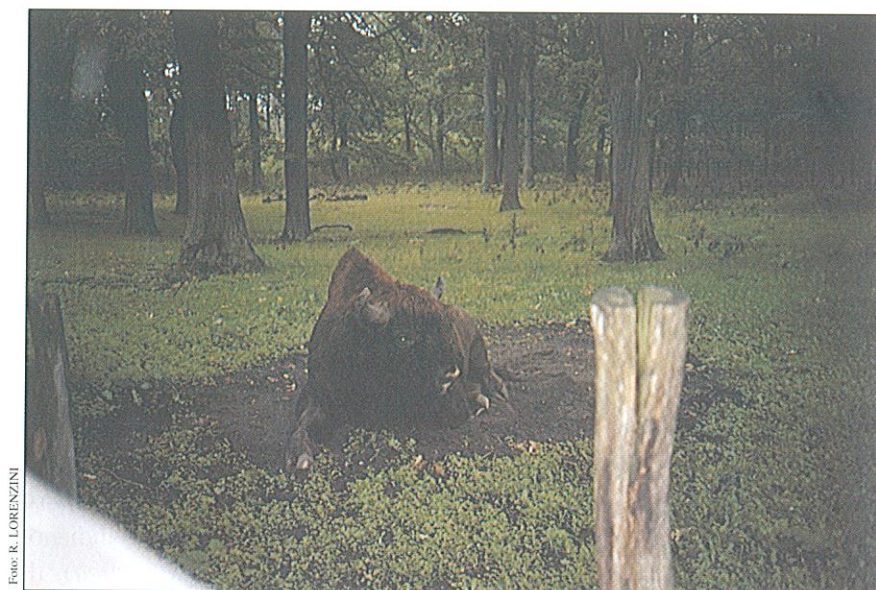


Figura 2: Bisonte europeo (*Bison bonasus*) in cattività al Breeding Centre del Corpo Forestale di Łódź, Polonia.

favorevoli, come l'intervento sull'ultima popolazione di furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*), salvato dall'estinzione *in extremis* grazie ad un opportuno piano di riproduzione in cattività e ultimamente reimpresso con successo in natura.

In Italia si stanno attualmente valutando diverse proposte per la conservazione di specie rare come l'orso bruno europeo (*Ursus arctos*) (Figura 3), la lince (*Lynx lynx*) (Figura 4), il lupo (*Canis lupus*) (Figura 5). Altri progetti riguardano lo studio e la salvaguardia di popolazioni autotone quali il cervo (*Cervus elaphus*) della Riserva Naturale del Boscone della Mesola (Figure 6 e 7), il capriolo (*Capreolus capreolus*) (Figura 8) del Gargano e quello dei Monti di Orsomarso.

In Italia i primi tentativi di gestione attiva della fauna selvatica, non ispirati da intenti venatori, ma con finalità conservazionistiche, erano affidati al buon senso degli operatori. Attualmente, grazie anche all'esperienza maturata all'estero, le strategie di gestione cominciano ad essere attuate secondo studi di fattibilità basati su opportuni criteri scientifici. Le conoscenze di carattere ecologico e biologico sono state le prime ad avere un forte impatto sulle questioni che riguardano la gestione e la conservazione del patrimonio faunistico. Al contrario, i principi di genetica



Foto: R. FICO

Figura 3: Orso bruno europeo (*Ursus arctos*).



Foto: R. FICO

Figura 4: Lince (*Lynx lynx*).



Foto: R. FICO

Figura 5: Lupo (*Canis lupus*).

hanno avuto fino a pochi anni fa un'applicazione piuttosto marginale. Oggi gli specialisti del settore tendono a creare gruppi di lavoro interdisciplinari per essere in grado di valutare ogni aspetto relativo alla gestione della fauna selvatica e per ridurre al minimo i rischi e le possibilità di insuccesso delle operazioni. Nell'ambito di questi gruppi il genetista di popolazione svolge un ruolo di fondamentale importanza.

Uno dei contributi che la genetica può offrire all'amministrazione delle risorse faunistiche è la comprensione del ruolo che i fattori genetici svolgono nella dinamica delle piccole popolazioni. In territori relativamente poco estesi come quello italiano la salvaguardia di una specie selvatica il più delle volte si riduce alla conservazione di nuclei spesso isolati e costituiti da un numero limitato di individui. La sopravvivenza di tali piccole popolazioni è legata sia a fattori ambientali (inclusendo tra questi anche la pressione antropica) sia a fattori intrinseci alla popolazione, quali la dinamica demografica e la struttura genetica. Individuare sistemi che consentano di valutare lo stato di "salute genetica" delle popolazioni naturali, che permettano cioè di individuarne il livello di variabilità, il tasso di *inbreeding* (o inincrocio) e gli effetti della deriva casuale, rappresenta quindi un valido supporto al buon esito degli interventi gestionali.



Foto: R. LORENZINI



Foto: R. LORENZINI

Figura 6: Cervi (*Cervus elaphus*) nel Boscone della Mesola, Ferrara. A) Punto di foraggiamento. B) Cervo maschio marcato. Dopo la cattura, gli effetti della sedazione rimangono visibili per qualche ora.

A



Foto: R. LORENZINI

B



Foto: R. LORENZINI



Figura 7: Catture di cervi al Boscone della Mesola, Ferrara. A) Operazioni di pesatura. B) Rilevazioni di misure biomediche. C) Risveglio dalla narcosi.



Figura 8: Capriolo (*Capreolus capreolus*).

Gli studi di genetica delle popolazioni sono particolarmente utili sia per la facilità di determinare le variazioni genetiche (in forma di frequenze geniche o genotipiche), sia per la sensibilità di queste variazioni ai fattori evolutivi e ai trascorsi demografici delle popolazioni. Inoltre, i dati sono facilmente trattabili dal punto di vista matematico e quindi di semplice applicabilità. Attualmente sono numerose le situazioni in cui le analisi teoriche della genetica di popolazione trovano una immediata ricaduta applicativa. Nel caso di popolazioni (soprattutto di grandi mammiferi) che hanno subito pesanti contrazioni demografiche e che costituiscono la fonte esclusiva di soggetti per attuare operazioni di reintroduzione, si pone il problema di scegliere gli individui più adatti e di gestire in modo oculato, dal punto di vista genetico, i nuclei di fondazione.

Un'analisi degli alloenzimi effettuata su campioni di sangue o su biopsie di animali catturati dovrebbe essere il primo passo da compiere per operare la scelta qualitativa dei riproduttori. È infatti necessario che essi costituiscano un gruppo geneticamente eterogeneo, al fine di fornire la nuova popolazione del maggior numero possibile di alleli presenti nel *pool* genico parentale.

Le analisi genetiche permettono inoltre di stabilire la posizione tassonomica dei *taxa* a livello specifico e sottospecifico, e di verificare o avanzare ipotesi sull'origine autoctona delle popolazioni. Viene così limitato il rischio di commettere grossolani errori gestionali, ad esempio conservare il patrimonio genetico di animali in via di estinzione incrociando specie filogeneticamente lontane, o introdurre esemplari di diversa origine provocando l'inquinamento del *pool* genico di popolazioni autoctone.

Variabilità genetica

Uno dei fattori cui è legato il destino evolutivo di una popolazione è il potenziale di variabilità genetica in grado di consentirne l'adattamento a condizioni ambientali in continuo mutamento. La variabilità genetica è costituita dalle diversità esistenti fra individui di una stessa popolazione, fra popolazioni di una stessa specie o di specie diverse. Poiché sono codificate nei geni, tali differenze, originate per mutazioni del genoma, vengono ereditate da una generazione all'altra e sono alla base di ogni processo evolutivo.

Un gran numero di studi, condotti a partire dagli anni '60 su un ampio spettro di specie, ha reso disponibile una vasta letteratura che documenta l'esistenza di alti livelli di variabilità genetica nelle popolazioni naturali di molte specie animali (Tabella 1). Tra gli invertebrati, gli insetti e i molluschi risultano estremamente variabili, mentre tra i vertebrati i mammiferi mostrano un grado di variabilità intermedio tra quello dei rettili e degli uccelli (117). Non mancano casi di specie o sottospecie con variabilità genetica fortemente ridotta o quasi assente (Tabella 2) come nel caso dell'elefante marino (*Mirounga angustirostris*, 16), del leone asiatico (*Panthera leo persica*, 124, 125), del ghepardo (*Acinonyx jubatus*, 122, 123), del daino (*Dama dama*, 55, 130, 137) e del camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*, 110) (Figura 9). Tuttavia, in tutti questi casi il monomorfismo riscontrato non rappresenta uno *status* genetico naturale delle specie, bensì è il risultato di drastici eventi demografici

Tabella 1: Variabilità genetica in alcuni vertebrati e invertebrati.

	H			P			Rif. bibl.
	N. di specie	media	SD	N. di specie	media	SD	
Vertebrati	551	0.054	0.059	596	0.226	0.146	(117)
Mammiferi	184	0.041	0.035	181	0.191	0.137	»
Grandi mammiferi	4	0.037	—	4	0.233	—	(159)
Roditori	26	0.054	—	26	0.202	—	»
Uccelli	46	0.051	0.029	56	0.302	0.143	(117)
Rettili	75	0.083	0.119	84	0.256	0.148	»
Anfibi	61	0.067	0.058	73	0.254	0.151	»
Pesci	183	0.051	0.035	200	0.209	0.137	»
Invertebrati	361	0.100	0.091	371	0.375	0.219	»
Molluschi	46	0.148	0.170	44	0.468	0.287	»
Crostei	122	0.082	0.082	119	0.313	0.224	»
Insetti*	122	0.089	0.060	130	0.351	0.187	»
<i>Drosophila</i>	34	0.123	0.053	39	0.480	0.143	»

P = polimorfismo, H = eterozigosi. SD = deviazione standard.

* esclusa *Drosophila*

Tabella 2: Variabilità genetica in alcune specie e sottospecie di mammiferi.

Specie	N	L	H	P (%)	Rif. bibl.
Ghepardo (<i>Acinonyx jubatus</i>)	55	52	0.0	0.0	(122)
Leone asiatico (<i>Panthera leo persica</i>)	28	50	0.0	0.0	(125)
Daino (<i>Dama dama</i>)	18	15	0.026	6.6	(55)
	180	51	0.006	2.0	(137)
	794	30	0.0	0.0	(130)
Camoscio appenninico (<i>Rupicapra pyrenaica ornata</i>)	18	25	0.0	0.0	(110)
Uomo (<i>Homo sapiens</i>)	>100	104	0.063	31.7	(53)
Topolino delle case (<i>Mus domesticus</i>)	87	46	0.088	0.205	(143)

H = eterozigosi media, P = proporzione di loci polimorfi, N = numero di individui analizzati, L = numero di loci analizzati.

direttamente osservati o dedotti dalle indagini biochimiche sulla struttura genetica delle popolazioni attuali.

I numerosi studi effettuati dimostrano quindi che la maggior parte delle popolazioni naturali è altamente differenziata in quanto a grado di variabilità genetica. Resta ancora da stabilire la natura adattativa di tali differenze, nonché le forze coinvolte nel loro mantenimento o nella loro variazione (2, 43, 159).



Foto: R. FICO

Figura 9: Camoscio appenninico (*Rupicapra pyrenaica ornata*).

Tecniche biochimiche e molecolari, quali l'elettroforesi di iso e alloenzimi (Figura 10), di DNA nucleare e mitocondriale, permettono di stimare i parametri che definiscono la struttura del *pool* genico di una popolazione, ne quantificano la variabilità e ne stabiliscono i rapporti (distanze genetiche) con popolazioni diversamente strutturate (Figura 11). Lo studio viene compiuto mediante l'analisi genotipica di un campione rappresentativo della popolazione in esame. Un gruppo casuale di *loci* (geni) viene scelto come campione a sua volta rappresentativo del genoma. In questo modo i valori osservati nel campione possono essere estrapolati alla popolazione globale. I parametri fondamentali per stimare la variabilità genetica nelle popolazioni naturali sono il *polimorfismo medio* (P), l'*eterozigosi media* (H) e il *numero medio di alleli per locus* (n). Il **polimorfismo** viene definito come la proporzione di *loci* che presentano varianti alleliche rispetto al totale dei *loci* esaminati. Un *locus* viene considerato polimorfo quando la frequenza dell'allele più comune è inferiore al 95 o al 99% (a seconda del criterio utilizzato). P è una misura di per sé arbitraria poiché il numero di geni variabili osservati dipende dal numero di individui esaminati: più ampio è il campione analizzato, maggiore è la probabilità di trovare varianti supplementari. È inoltre imprecisa in quanto *loci* poco polimorfi vengono trattati allo stesso modo di *loci* altamente polimorfi.

Il parametro a cui il polimorfismo medio deve sempre essere associato per avere una informazione completa sul grado di variabilità di una popolazione è l'**eterozigosi media**, vale a dire la frequenza media di individui eterozigoti per *locus*. Essere eterozigote ad un *locus* significa ricevere un allele diverso da ognuno dei genitori. L'eterozigosi stima la probabilità che due alleli presi a caso da una popolazione siano differenti ed è quindi un indicatore del potenziale genetico individuale o di una popolazione ai fini della flessibilità evolutiva. Gli studi elettroforetici indicano che in media gli individui sono eterozigoti al 5-10% dei *loci* e che mediamente una specie è polimorfica al 30-50% dei *loci* (117).

Il **numero medio di alleli per locus** è un indice di diversità allelica. Può essere considerato come il numero degli alleli che, qualora presenti con uguale frequenza, dovrebbero dare il valore dell'eterozigosi osservata in condizioni di accoppiamento casuale. Gli ultimi due parametri, eterozigosi e numero medio di alleli per *locus*, sono correlati, poiché due differenti alleli sono necessari per costituire un genotipo eterozigote. Le implicazioni gestionali sono invece piuttosto diverse. I capitoli successivi ne chiariranno l'applicazione a problemi specifici.

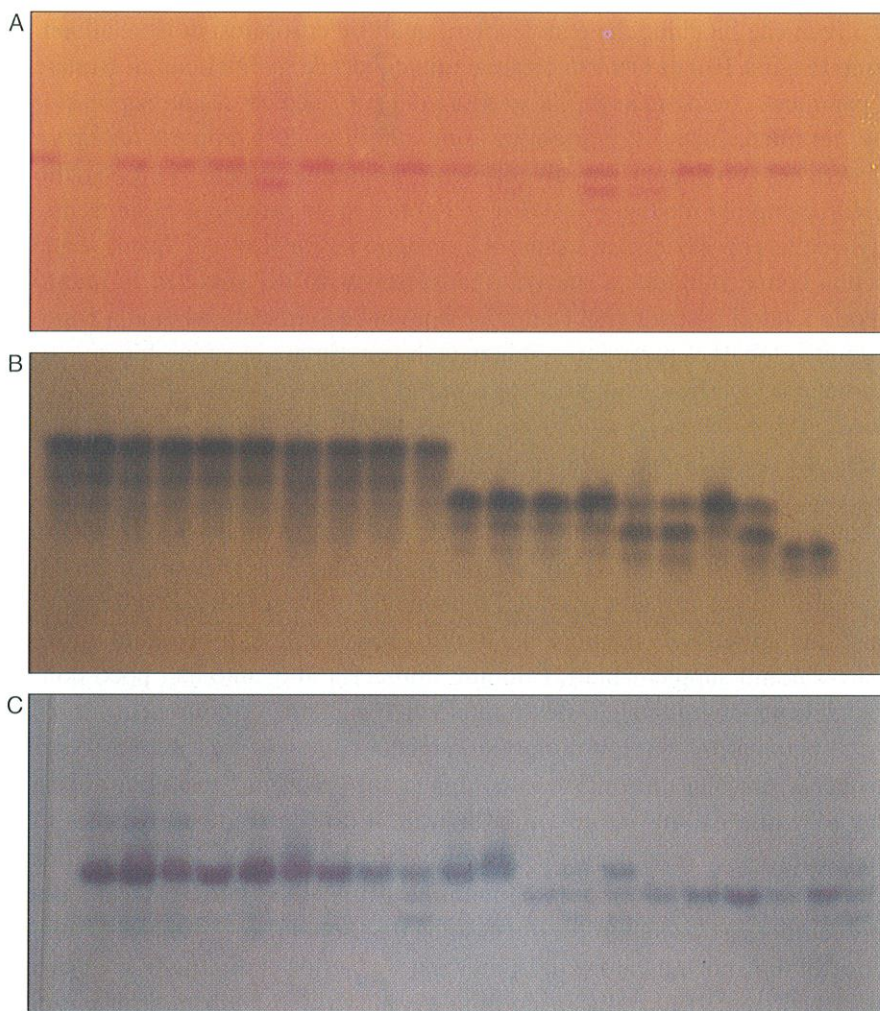


Figura 10: Profili elettroforetici di enzimi ottenuti da estratti di muscolo cardiaco. A) Enzima malico (MOD) di capriolo. Gli individui 2, 6, 11, 13, 14 da sinistra sono eterozigoti. I pattern enzimatici presenta-

bande, di cui una corrisponde all'allele "b", presente in condizione omozigote in tutti gli altri individui analizzati. Convenzionalmente viene indicato con la lettera "b" l'allele che migra più lentamente, considerando che la direzione di migrazione va dall'alto verso il basso. L'altra banda corrisponde all'allele "a", i cui omozigoti non sono presenti in questa foto. B) Aspartato aminotransferasi (AAT) di chukar (primi dieci campioni da sinistra) e di coturnice (ultimi dieci campioni da sinistra). Le chukar sono monomorfe, e presentano tutte lo stesso pattern elettroforetico (omozigote per l'allele "c"). Nelle coturnici i campioni 3, 5, 6 da destra sono eterozigoti poiché presentano entrambe le bande degli omozigoti per l'allele "a" (campioni 1, 2 da destra) e degli omozigoti per l'allele "b" (campioni 4, 7, 8, 9, 10 da destra). C) Adenosina deaminasi (ADA) di cane (primi undici campioni da sinistra) e di lupo (ultimi nove campioni da sinistra). I cani sono tutti omozigoti per l'allele "b", mentre nei lupi i campioni 1 e 8 da destra sono eterozigoti poiché presentano sia la banda che corrisponde all'allele "b" (per il quale il campione 7 è omozigote) sia la banda che corrisponde all'allele "a" (per il quale sono omozigoti i campioni 2, 3, 4, 5, 6 e 9).

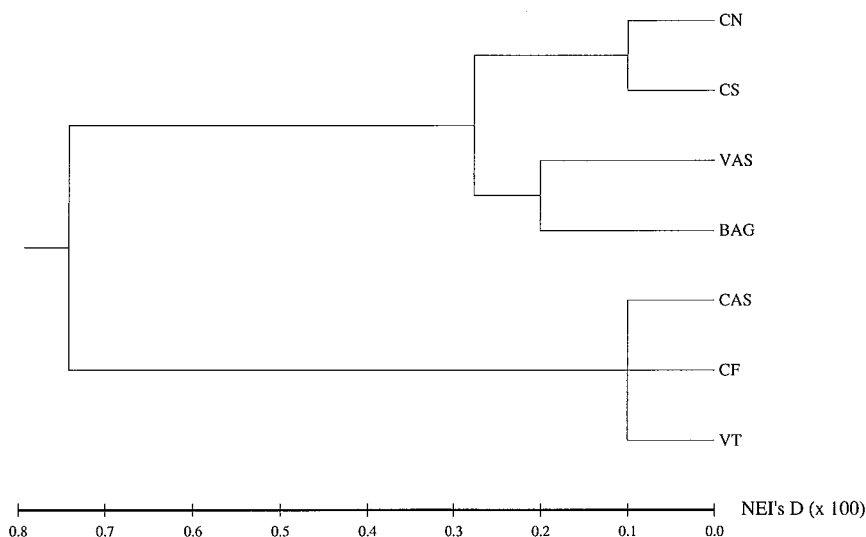


Figura 11: Relazioni genetiche tra popolazioni di capriolo delle province di Arezzo e Siena. Il dendrogramma è stato costruito su una matrice di distanze genetiche ottenute da dati elettroforetici. Sulla scala vengono indicati i valori di distanza genetica ricavati secondo la formula di Nei (1972). Le sigle rappresentano i siti di campionamento all'interno dei territori provinciali. CN = Crete Nord (SI), CS = Crete Sud (SI), VAS = Val d'Asso (SI), BAG = Bagnai (SI), CAS = Casentino (AR), CF = Castiglion Fibocchi (AR), VT = Val Tiberina (AR). Si noti come le sottopopolazioni campionate all'interno di ognuna delle province formino due raggruppamenti separati, rivelando una corrispondenza fra struttura genetica e distribuzione geografica (da Lorenzini e coll., 1996).

Variabilità genetica e caratteristiche fenotipiche

L'influenza della variabilità genetica sulla variabilità morfologica è riconosciuta ormai da molti anni (95).

Numerosi esempi in letteratura suggeriscono inoltre l'esistenza di una *fitness* differenziale tra genotipi omozigoti ed eterozigoti, intendendo col termine *fitness* il contributo effettivo di un individuo alla generazione successiva. A livello individuale il grado di eterozigosi può condizionare alcuni tratti fenotipici quali lo sviluppo, il tasso di accrescimento ponderale, la fisiologia riproduttiva, la resistenza alle malattie (44). Pemberton e coll. (131) hanno riscontrato l'esistenza di associazioni positive tra variabilità genetica a certi *loci* strutturali e sopravvivenza post-natale nei piccoli di *Cervus elaphus*. Correlazioni significative fra eterozigosi e stabilità dello sviluppo sono state documentate per varie specie di vertebrati. In popolazioni di trote (*Salmo gairdneri*) e di altri salmonidi è stata dimostrata una correlazione negativa fra eterozigosi e grado di asimme-

tria fluttuante nei caratteri meristici, ovvero tra variabilità genetica individuale ed entità delle differenze nelle misure di strutture morfologiche a simmetria bilaterale (Figura 12). Si ritiene che il grado di asimmetria fluttuante rifletta il livello di disturbo accusato dall'embrione durante lo sviluppo ontogenetico. Gli individui meno asimmetrici si suppone posseggano migliori capacità omeostatiche, a vantaggio di uno sviluppo maggiormente equilibrato (87, 88, 89, 90).

Uno dei casi studiati più a fondo a proposito della relazione tra variabilità genetica e caratteri fenotipici, in particolare come risultato di anomalie dello sviluppo, è quello relativo al ghepardo (*Acinonyx jubatus*). La dinamica demografica di questa specie (popolazioni frammentate, sottoposte da eventi naturali ad estinzioni locali e a successive ricolonizzazioni da parte di pochi individui) ha determinato un rapido esaurimento del potenziale genetico. Studi sui polimorfismi alloenzimatici (Tabella 3) e indagini più recenti sulla variabilità del DNA di alcune specie di Felidi hanno infatti dimostrato che le popolazioni di ghepardo sono altamente omogenee sotto il profilo genetico (121, 122, 123). Ricerche ulteriori hanno messo in luce svariate anomalie morfologiche a carico di un

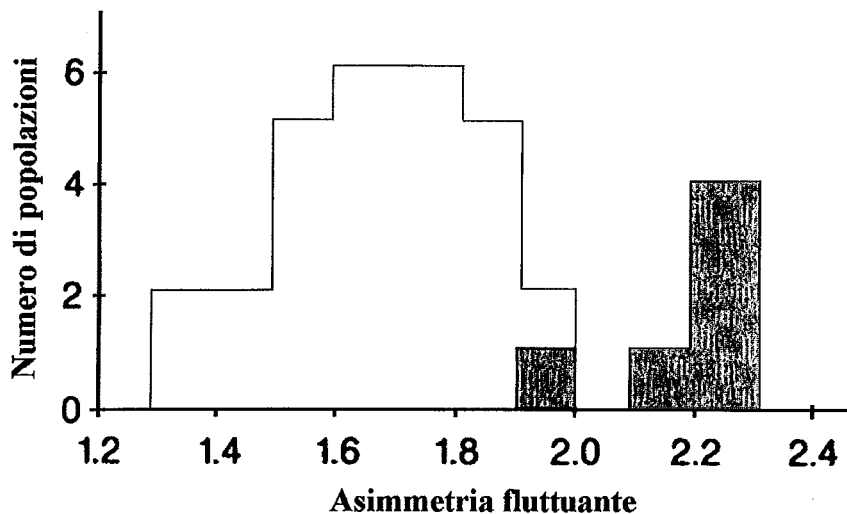


Figura 12: Distribuzione dei valori medi di asimmetria fluttuante (FA) in cinque caratteri a simmetria bilaterale di 33 popolazioni di trota arcobaleno (*Salmo gairdneri*) e di trota "cutthroat" (*Oncorhynchus clarki*). In ogni popolazione il valore di FA è stato calcolato come numero medio di caratteri asimmetrici per individuo. L'area ombreggiata rappresenta sei popolazioni nelle quali è stata riscontrata una ridotta variabilità genetica, come effetto di colli di bottiglia o di *inbreeding* sperimentale. Tali popolazioni mostrano livelli insolitamente alti di asimmetria fluttuante (ridisegnato da Leary e Allendorf, 1989).

Tabella 3: Stime di variabilità genetica in alcune specie di Felidae.

Specie	N	L	P (%)	H	Rif. bibl.
Felidae					
Ghepardo (<i>Acinonyx jubatus</i>)	55	52	0.0	0.0	(122)
Gatto domestico (<i>Felix silvestris catus</i>)	56	61	21.3	0.082	(120)
Leone (<i>Panthera leo</i>)	20	50	12.0	0.037	(118)
Gattopardo (<i>Leptailurus serval</i>)	16	49	12.2	0.033	»
Leopardo (<i>Panthera pardus</i>)	18	50	8.0	0.029	»
Caracal (<i>Caracal caracal</i>)	16	50	10.0	0.029	»
Tigre (<i>Panthera tigris</i>)	40	50	10.0	0.035	»
Ocelot (<i>Leopardus pardalis</i>)	6	48	20.8	0.072	»
Altri Mammiferi					
Topolino delle case (<i>Mus domesticus</i>)	87	46	20.5	0.088	(143)
Uomo (<i>Homo sapiens</i>)	>100	104	31.7	0.063	(53)

N = numero di individui analizzati, L = numero di loci analizzati, P = proporzione di loci polimorfi, H = eterozigosi media.

numero sorprendentemente alto di individui, ed un livello di asimmetria fluttuante del cranio significativamente maggiore rispetto ad altre specie di Felidi, evidenziando così una correlazione negativa tra eterozigosi ed omeostasi dello sviluppo (180).

Nella trota (*Salmo gairdneri*) sono state inoltre riscontrate correlazioni positive fra eterozigosi e resistenza alle malattie. Nelle indagini effettuate, gli omozigoti sono risultati più sensibili degli eterozigoti nei confronti di certe malattie batteriche (30). Anche il ghepardo risulta essere più suscettibile alle malattie. In particolare è stata evidenziata una minore resistenza ad alcune infezioni da coronavirus, tipiche dei felini domestici ma non di quelli selvatici (122).

Nel cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*), un cervide americano, è stato dimostrato che gli individui più eterozigoti presentano un tasso di accrescimento e dimensioni corporee maggiori (Tabella 4). Inoltre, nei maschi, alti valori di eterozigosi sono associati allo sviluppo di palchi con strutture più imponenti e maggiormente simmetriche.

A livello di popolazione, il grado di variabilità genetica può influire su caratteristiche di tipo collettivo quali la crescita demografica, il tasso di sopravvivenza e la capacità riproduttiva (fecondità, fertilità). Sebbene una precisa relazione causa-effetto tra eterozigosi e caratteri di *fitness* non sia stata tuttora stabilita (82, 151), le implicazioni gestionali per il controllo delle popolazioni selvatiche risultano comunque chiare. Nel caso di popolazioni reintrodotte, un basso livello di variabilità genetica può influenzarne la sopravvivenza a breve termine in seguito agli effetti

Tabella 4: Caratteri fenotipici significativamente correlati con l'eterozigosi nel cervo coda bianca (*Odocoileus virginianus*).

Carattere	Rif. bibl.
Numero medio di feti	(20)
Data del concepimento	»
Peso di maschi e femmine	»
Peso dei feti	(24)
Contenuto dei grassi nelle femmine	(25)
Dimensione dei palchi e simmetria fluttuante	(147, 149, 150)

negativi dell'*inbreeding*, resi tanto più drammatici quanto più alto è il carico genetico, vale a dire quanto maggiore è la frequenza degli alleli deleteri nella popolazione di origine. È comunque da sottolineare che il livello di variabilità genetica è specie-specifico e riflette l'effetto cumulativo dei processi evolutivi. Inoltre, i valori di variabilità riscontrati sono quelli che i supporti tecnici attualmente disponibili permettono di rilevare, senza tuttavia assicurare l'accesso all'intera gamma di variabilità genetica realmente presente in una popolazione. Così, relativamente ad alcune specie, bassi valori di eterozigosi non sono necessariamente sinonimo di un limitato potenziale evolutivo, né di un alto livello di *inbreeding* o tanto meno di una ridotta ereditabilità dei caratteri quantitativi con valore adattativo (21). Sono noti casi di specie con polimorfismo sensibilmente limitato che presentano tuttavia un notevole successo ecologico, come ad esempio il daino (*Dama dama*), al quale la mancanza di variabilità genetica non ha impedito di prosperare e diffondersi in un gran numero di ecosistemi diversi (55, 130, 137) (Figura 13). Per quanto riguarda la diversità allelica, essa influenza la sopravvivenza a lungo termine delle popolazioni. La perdita casuale di geni adattativi a favore della fissazione di altri non adattativi può determinare un abbassamento della *fitness* media della popolazione. Senza variabilità genetica sotto forma di diversità allelica, una popolazione può non essere più in grado di rispondere a nuove pressioni selettive.

Variabilità genetica e suscettibilità alle malattie infettive

Le malattie di tipo infettivo causate da microrganismi (virus, batteri, protozoi) hanno sempre influenzato la struttura demografica e genetica delle popolazioni selvatiche. L'azione regolatrice di tali patologie sulla dinamica delle popolazioni naturali era già stata individuata da Darwin (26),



Foto: R. FICO

Figura 13: Cervi (*Cervus elaphus*) e daini (*Dama dama*) nel Boscone della Mesola, Ferrara. La notevole adattabilità alimentare permette al daino di prosperare anche in ambienti che offrono scarse risorse trofiche come questo bosco planiziale. Il cervo, di gran lunga meno adattabile e con esigenze alimentari maggiori, risente sensibilmente della competizione col daino e riversa tuttora in condizioni fisiche assai precarie.

il quale riconobbe nelle epidemie un fattore limitante per la crescita geometrica delle popolazioni. Tuttavia, non esistono attualmente prove che indichino nelle malattie infettive insorte naturalmente la causa dell'estinzione di qualche specie non già compromessa da altri fattori. Lo scoppio di un'epidemia può però minacciare seriamente la sopravvivenza di intere popolazioni. Un esempio di quest'ultima eventualità è quello rappresentato dalla *rinderpest* o peste bovina, un'infezione causata da un paramixovirus. Alla fine del secolo scorso un'epidemia di *rinderpest* ha prodotto la morte del 95% degli esemplari di gnu (*Connochaetes gnou*) e di bufalo africano (*Syncerus caffer*) nell'Africa orientale, causando inoltre gravi problemi all'incolumità delle altre specie recettive durante la migrazione delle mandrie ammalate (133, 163).

Le infezioni da microrganismi patogeni rappresentano un rischio costante per le popolazioni selvatiche naturali. Le probabilità di tale rischio aumentano sensibilmente per la fauna selvatica di ecosistemi perturbati, nel caso di alterazioni dell'habitat o in seguito alla frammentazione degli areali. In natura, le popolazioni poco numerose e isolate sono particolarmente esposte. Il pericolo di contrarre infezioni diviene ancora

maggior quando gli animali vivono in cattività o quando vengono impegnati in operazioni di reintroduzione o in traslocazioni. Gli animali che si riproducono in cattività sono continuamente minacciati dal pericolo di contrarre malattie infettive. È ormai diventato classico il caso del furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*), un mustelide americano la cui ultima, sparuta popolazione venne riscoperta nel 1981 in Wyoming (81). Fino ad allora la specie era considerata estinta da tutto l'antico areale del Nord America in seguito all'eradicazione delle prede naturali, i cani della prateria (*Cynomys* spp.). Alcuni degli ultimi esemplari di furetto vennero temporaneamente catturati e fatti riprodurre in cattività, nel tentativo di assicurare la sopravvivenza della specie. Nel 1984, quando l'intenso programma di conservazione sembrava dare i primi, positivi risultati, lo scoppio di un'epidemia di cimurro, contratto da due furetti selvatici, decimò tutti gli esemplari in cattività (186). Solo la tempestiva decisione di catturare e vaccinare gli ultimi 17 furetti rimasti in natura risparmiò l'estinzione allo sfortunato mustelide (155).

I fattori che contribuiscono all'insorgenza delle malattie infettive nelle popolazioni naturali sono numerosi. Gli elementi più incisivi sono rappresentati dalla virulenza specifica dei patogeni, dalla loro capacità di trasmettersi da un ospite all'altro e inoltre dalla capacità del sistema immunitario dell'ospite di rispondere all'infezione. Uno degli ulteriori fattori che facilitano l'aggressione nei confronti dell'ospite è costituito dall'estrema versatilità genetica degli agenti infettivi, virus e batteri in particolare, che permette loro di evolvere rapidamente e acquistare nuove proprietà patogeniche. La capacità di elaborare rapidamente nuovi antigeni conferisce ai microrganismi l'abilità di eludere le difese del sistema immunitario delle popolazioni ospiti, le quali impiegano più tempo ad adattare le proprie controffensive di difesa alle nuove strategie di attacco (78).

Anche la componente ambientale svolge un ruolo attivo come fattore che predispone l'insorgere delle malattie. Recentemente è emerso da studi di immunotossicologia che i contaminanti ambientali (organofosfati, pesticidi, metalli pesanti) sono in grado di compromettere gravemente l'abilità del sistema immunitario nei confronti della resistenza agli agenti infettivi, modificandone le strategie di difesa o sopprimendone l'attività (113, 144). L'utilizzo di specie sentinella per evidenziare precocemente l'ingresso di particolari agenti patogeni in certi ecosistemi è divenuto più frequente negli ultimi 20 anni e ha prodotto nuovi ed interessanti risultati sugli aspetti ecologici di molti parassiti e sulle caratteristiche delle infezioni da essi trasmesse (75, 142).

La crescente quantità di dati, accumulati negli ultimi decenni grazie alla integrazione di studi multidisciplinari, fa fortemente sospettare che le malattie infettive abbiano una grossa ricaduta sulle popolazioni selvatiche, relativamente a numerosi aspetti. Le malattie infettive possono influenzare le caratteristiche ecologiche e demografiche di una popolazione (27, 109, 172), sono in grado di variarne le attitudini comportamentali (23, 141) o definirne l'assetto genetico (50).

La necessità del controllo sanitario delle popolazioni selvatiche naturali è stata notevolmente sottostimata fino a quando non si è volto l'interesse alla pianificazione dei programmi di reintroduzione o di conservazione delle specie minacciate. Con l'aumento del numero di animali in pericolo o in via di estinzione, infatti, si sono moltiplicati i progetti che comprendono sia indagini di tipo sanitario ed epidemiologico, sia studi sulla variabilità genetica. È proprio da queste "indagini sul campo", concepite secondo una nuova filosofia della conservazione, che è emerso come, a livello di popolazione, la quantità di variabilità genetica sia un fattore critico per la suscettibilità alle malattie.

Nel ghepardo (*Acinonyx jubatus*), un felide sensibilmente depauperato dal punto di vista genetico (121), l'incapacità di rigettare trapianti di cute tra individui non imparentati ha evidenziato un livello di notevole monomorfismo a carico del Complesso Maggiore di Istocompatibilità (122). Tra le colonie di ghepardi africani è scoppiata recentemente un'epidemia di peritonite contagiosa dei felini (FIP) che ha provocato la morte del 60% degli esemplari in un periodo di soli tre anni. Lo stesso virus nel gatto domestico determina una mortalità solo dell'1%. La causa della suscettibilità di questa specie verso certi agenti patogeni normalmente poco pericolosi è stata messa in relazione proprio alla ridottissima variabilità genetica e alla conseguente uniformità di risposta delle difese immunitarie (122).

Ancora un altro esempio viene fornito dal bighorn (*Ovis canadensis*). Le popolazioni delle Montagne Rocciose, negli Stati Uniti occidentali, hanno subito negli ultimi decenni una forte frammentazione a causa dell'incalzante sviluppo antropico e sono state ridotte in tante piccole popolazioni isolate. Uno studio sulla variabilità genetica delle singole subpopolazioni ha evidenziato un livello generale di variabilità molto limitato. La particolare suscettibilità alle infezioni polmonari, in particolare a quelle da *Pasteurella* spp., è risultata significativamente correlata con la mancanza di una sufficiente diversificazione della risposta immunitaria, considerata come un riflesso del monomorfismo genetico (29).

I risultati degli studi appena citati hanno fatto pensare che l'uniformità genetica sia un cofattore significativo per l'insorgenza di malattie epidemiche nelle popolazioni selvatiche naturali. Si presume infatti che ad una omogeneità di tipo genetico corrisponda una conforme uniformità di risposta del sistema immunitario agli agenti patogeni. Gli esiti di una malattia infettiva sull'intera popolazione dipendono fortemente dalle differenze individuali, vale a dire dalla capacità posseduta anche solo da alcuni individui di resistere agli attacchi dei patogeni e di superare l'infezione. Da qui deriva l'importanza della eterogeneità, poiché minore è la diversità genetica, inferiore è la probabilità di trovare geni per la resistenza. Una volta che l'agente patogeno si è introdotto in uno o pochi individui, esso si propaga velocemente nella popolazione se nessun ospite è in grado di reagire efficacemente all'aggressione.

Come già anticipato da Darwin (26), le malattie infettive possono rappresentare un fattore decisivo per l'evoluzione delle specie (50, 102, 187). L'influenza degli agenti infettivi si manifesta come coevoluzione del rapporto ospite-parassita. L'equilibrio che si stabilisce è il risultato dell'azione selettiva che svolgono i parassiti (Figura 14). Così come i predatori

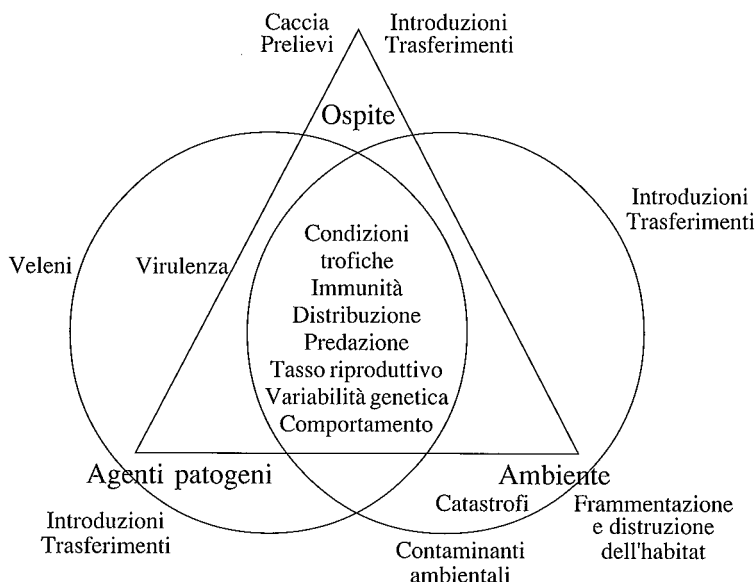


Figura 14: Rappresentazione schematica delle interazioni fra ospite, agente patogeno e componenti ambientali. Al di fuori dei cerchi sono rappresentati i fattori di origine antropica.

svolgono un ruolo fondamentale per il successo delle popolazioni naturali di prede, allo stesso modo i patogeni agiscono attraverso la selezione degli individui più resistenti, contribuendo così attivamente al processo evolutivo. Indirettamente, tale selezione determina una scelta differenziale dei genotipi. L'effetto sulla struttura genetica di popolazione si rivela come variazioni delle frequenze geniche.

La maggior parte dei *loci* interessati dal processo selettivo subiscono la selezione passivamente. In genere essi non sono responsabili in modo specifico della resistenza alla malattia, ma per lo più si trovano fisicamente associati a pochi geni responsabili direttamente della resistenza. Ciò può comportare delle gravi conseguenze per la sopravvivenza a lungo termine e per le potenzialità evolutive di una popolazione. È possibile infatti che questo processo di selezione indiretta determini la perdita di alleli favorevoli, mentre favorisca la fissazione di alleli svantaggiosi. Tuttavia, i genotipi dei sopravvissuti ad una epidemia, rimasti perché resistenti, verosimilmente assumono un valore adattativo.

Quando la malattia aggredisce buona parte dei componenti di una popolazione, può provocarne la drastica riduzione numerica. Il crollo demografico a sua volta può esasperare la suscettibilità ai problemi di carattere genetico che affliggono le piccole popolazioni. Così, gli effetti della deriva, dei colli di bottiglia, dell'*inbreeding*, nonché la maggiore esposizione ai fattori casuali (alterazione del rapporto fra i sessi, successo dei predatori, scomparsa delle prede naturali) sono in grado di compromettere seriamente la sopravvivenza di una popolazione (Figura 15). In questi casi, le specie in questione possono diventare anche passibili di estinzione.

La maggior parte delle informazioni storiche relative alle malattie e ai parassiti degli animali selvatici sono state estrapolate da studi su individui isolati, piuttosto che sulle popolazioni nel loro complesso. L'approccio epidemiologico alle indagini sulla fauna selvatica è di recente applicazione (9). Dopo una prima fase in cui gli studi epidemiologici venivano effettuati non con una programmazione rigorosamente e specificamente pianificata, ma come appendice di altri campi di interesse, intorno gli anni '70-'80 le indagini sanitarie sulle popolazioni selvatiche cominciarono ad essere condotte secondo un'ottica epidemiologica, attraverso un miglioramento delle tecniche di campionamento ed una rigorosa applicazione delle analisi statistiche (171).

Le ricerche di tipo parassitologico sono state le prime investigazioni sanitarie condotte sulla fauna selvatica ed hanno contribuito largamente alle conoscenze attuali. Tuttavia, solo di rado i risultati di tali indagini

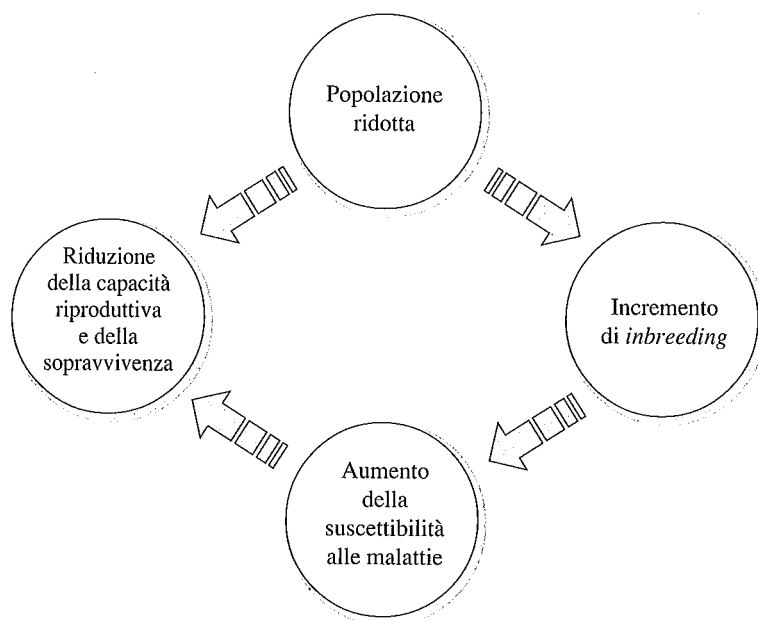


Figura 15: Gli effetti dell'*inbreeding* sulla sopravvivenza, la capacità riproduttiva, la suscettibilità alle malattie si esprimono attraverso la riduzione numerica della popolazione. A sua volta il calo demografico determina un ulteriore aumento della consanguineità. Teoricamente questo "vortice" *inbreeding*/malattie è in grado di provocare l'estinzione della popolazione.

hanno oltrepassato i confini del mero elenco di protozoi, elminti, artropodi e si sono confrontati con i risultati di altri campi di indagine, quali la patologia o la biologia delle popolazioni.

È soltanto in questi ultimi anni, grazie alle numerose esperienze acquisite di recente, che lo studio delle popolazioni selvatiche naturali viene affrontato secondo un'ottica multidisciplinare, affiancando le attività di diversi campi di ricerca e integrandone i risultati a favore di una visione complessiva dei problemi.

Ultimamente si stanno esplorando nuove strategie di gestione sanitaria basate sul "*risk assessment*", vale a dire sulla valutazione dei rischi associati alle malattie infettive, in particolare a quelle con diffusione epidemica, che corrono gli animali selvatici in natura e in cattività, in relazione alla propria struttura genetica e demografica (5, 28). Sono già a punto modelli matematici che permettono di esaminare gli effetti potenziali delle infezioni sulla vitalità a lungo termine delle popolazioni (Figura 16). Tali modelli sono in grado inoltre di suggerire proposte

innovative, al fine di limitare i livelli di rischio non accettabili, attraverso opportuni schemi di vaccinazioni o mediante altri interventi sanitari *ad hoc* (83, 102).

Studiare l'interazione fra l'aspetto ecologico, genetico ed epidemiologico è di fondamentale importanza se si vuole comprendere l'evoluzione delle popolazioni naturali. È ormai accertato che la predisposizione alle malattie coinvolge il fattore genetico e che la componente ambientale gioca un ruolo critico nello sviluppo e nella progressione delle malattie. L'impostazione di concrete strategie di gestione sanitaria, secondo un modello interattivo che coinvolga le conoscenze di genetica ed ecologia, rappresenta un vero e proprio campo di studio che sta muovendo i primi passi appunto in questi ultimi anni. Ma è già parso chiaro che solo unendo gli sforzi di più settori della ricerca sarà possibile capire quale sia il ruolo della variabilità genetica negli sviluppi epidemiologici delle malattie, permettendo così di predire e controllare le patologie infettive nelle popolazioni naturali.

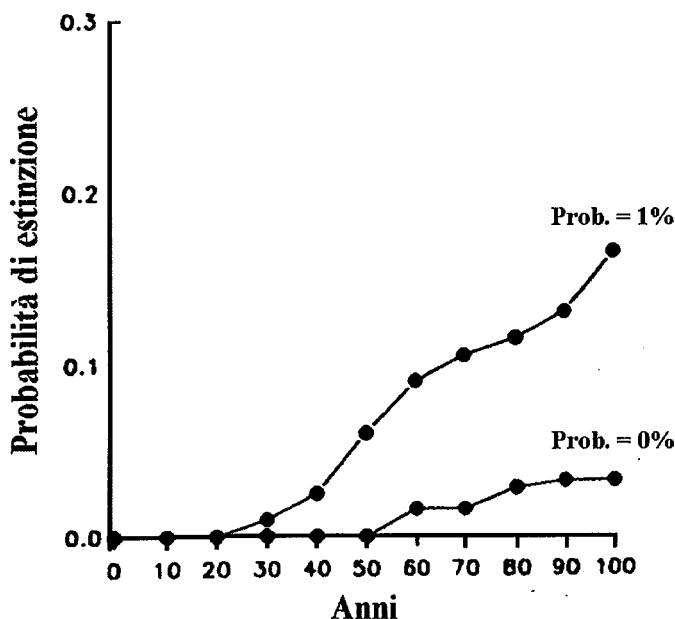


Figura 16: Probabilità di estinzione della popolazione di scimmia leonina (*Leontopithecus rosalia rosalia*), simulata al computer mediante il programma VORTEX (Lacy, 1992). La probabilità che lo scoppio di un'epidemia provochi una mortalità del 75% è stata posta arbitrariamente pari all'1%. Il confronto con una popolazione non affetta da malattie, e quindi non suscettibile di estinzione, mostra un aumento della probabilità di estinzione del 14%. È un valore che determina un rischio di lieve entità, se calcolato annualmente, ma tale da rendere la popolazione non vitale nel lungo periodo (ridisegnato da Ballou, 1993).

Il problema delle piccole popolazioni

Uno degli argomenti della genetica di popolazione che interessa maggiormente la gestione è quello relativo allo studio delle **popolazioni finite**, ovvero delle piccole popolazioni.

La riduzione numerica di una popolazione può essere il risultato di eventi naturali improvvisi (calamità ambientali) o gradualmente (estinzione delle prede, successioni di comunità ecologiche). Può inoltre essere determinata da eventi artificiali quali introduzioni o reintroduzioni. In aggiunta, la contrazione degli habitat naturali, che attualmente sta interessando molte parti del pianeta, spesso costringe le specie a vivere in piccole popolazioni isolate, determinandone a volte l'estinzione locale. Calcoli teorici dimostrano che quanto più una popolazione è di ridotte dimensioni, tanto più alta è la probabilità che vada incontro ad estinzione (184).

Le piccole popolazioni sono dunque vulnerabili. Ciò le rende di frequente oggetto di piani gestionali volti ad assicurarne la sopravvivenza e ad evitare tutta una serie di effetti negativi che la riduzione numerica comporta. Una delle cause di tale vulnerabilità è rappresentata dalla particolare sensibilità delle piccole popolazioni alle fluttuazioni ambientali. Rispetto alla capacità di sopravvivenza, la riduzione delle dimensioni produce in una popolazione effetti a breve termine, rappresentati dalla impossibilità di rispondere dal punto di vista demografico a variazioni ambientali improvvise, ed effetti a lungo termine, determinati dalla incapacità di reagire dal punto di vista genetico a nuove pressioni selettive. La perdita di variabilità genetica, in termini sia di eterozigosi media che di diversità allelica, è una delle conseguenze più temute della riduzione dimensionale, poiché l'eterogeneità dei *pool* genici rappresenta la fonte principale dei processi evolutivi di adattamento.

Mentre nelle popolazioni naturali di grandi dimensioni è il bilancio tra gli eventi casuali e i fattori selettivi che ne mantiene la vitalità nel breve e lungo periodo, nelle piccole popolazioni, con scarsa potenzialità evolutiva, la sopravvivenza viene a dipendere direttamente da fattori stocastici demografici, ambientali, genetici (deriva genetica) e non più dalle forze adattative. Anche l'insularizzazione, vale a dire la mancata possibilità di scambi genetici tra demi (flusso genico) è un fattore che contribuisce ulteriormente alla possibilità di estinzione locale (Figura 17). Oltre a determinare un aumento delle distanze genetiche tra popolazioni come effetto della deriva genetica, l'isolamento impedisce il mantenimento di una unità complessivamente panmittica, in grado di minimizzare i rischi



Foto: R. LORENZINI

Figura 17: I cervi della Mesola rappresentano l'ultimo nucleo autoctono dei cervi della Padania. La popolazione attualmente esistente conta non più di 60 esemplari (Mattioli, com. pers.). La ridotta dimensione espone la popolazione agli effetti di eventi stocastici demografici (legati alla variabilità dei tassi di natalità e mortalità) e genetici (associati alla deriva). In mancanza di provvedimenti gestionali immediati, atti a migliorare le condizioni fisiche generali degli animali e a favorire l'incremento demografico, questa preziosa popolazione correrà seriamente il rischio di scomparire per sempre dal panorama faunistico italiano (Mattioli, 1990, 1993a, 1993b).

dovuti ad episodici crolli demografici o a fenomeni localizzati di erosione della variabilità genetica.

L'estinzione locale di una popolazione può rappresentare la scomparsa della specie in un certo ambiente. Se l'areale è ristretto e frammentato, se la biologia della specie non permette veloci riprese demografiche, la sopravvivenza della specie stessa può correre seri pericoli. I grandi mammiferi, ungulati e carnivori, sono i più suscettibili a tali rischi poiché vivono a lungo, hanno lunghi tempi generazionali e una natalità mediamente bassa. Alcune specie, per esempio di ungulati, sono inoltre caratterizzate da sistemi riproduttivi poliginici che di fatto riducono la dimensione effettiva della popolazione (si veda il paragrafo successivo) e di conseguenza le potenzialità di incremento numerico.

Ultimamente sono stati sviluppati metodi di simulazione al computer che permettono di elaborare previsioni circa la dinamica demografica e genetica delle piccole popolazioni. Nel caso di specie minacciate o in pericolo di estinzione, tali modelli sono in grado di apportare un valido contributo alla programmazione delle specifiche strategie di conservazio-

ne (5). Questo tipo di approccio numerico ha prodotto dei modelli teorici di stampo probabilistico (noti nell'insieme come *Population Viability Analysis*, PVA) capaci di riconoscere e valutare quantitativamente i fattori di rischio che influenzano le probabilità di estinzione e di perdita di variabilità genetica di una popolazione.

Nelle simulazioni viene effettuata l'analisi simultanea e integrata di informazioni di carattere biologico, sanitario, demografico, ecologico e genetico (158, 160). Lo scopo è quello di suggerire le strategie di gestione di volta in volta più idonee a preservare nel lungo periodo la vitalità di popolazioni vulnerabili. Procedure di tal genere sono già state applicate in programmi per la conservazione di alcune forme altamente minacciate, quali il rinoceronte di Giava (*Rhinoceros sondaicus*, 157), il puma della Florida (*Felis concolor coryi*, 156), la scimmia leonina (*Leontopithecus rosalia rosalia*, 5), il condor della California (*Gymnogyps californianus*).

In Italia la PVA è stata applicata da Ciucci e Boitani (22) allo scopo di identificare i fattori di rischio nella popolazione italiana di lupo e di valutare possibili soluzioni gestionali in grado di assicurarne la sopravvivenza per un periodo di almeno 100 anni (Tabella 5).

Alcuni parametri che definiscono la struttura di una popolazione sono di estrema importanza per la gestione della popolazione stessa, in particolar modo se di dimensioni limitate. Nei capitoli che seguono verranno trattati in un'ottica genetica argomenti inerenti la dimensione effettiva di una popolazione, le conseguenze dell'*inbreeding*, l'effetto fondatore e la struttura geografica delle popolazioni. È infatti la conoscenza di tali aspetti che permette di applicare le strategie di una corretta gestione genetica delle popolazioni naturali.

Tabella 5: Previsioni relative alla sopravvivenza di una popolazione di lupi in cattività secondo i risultati ottenuti mediante l'applicazione della *Population Viability Analysis*. Si assume che il 60% delle femmine e il 100% dei maschi partecipino alla riproduzione e che vi sia un rapporto tra i sessi pari a 1:1 (da Ciucci e Boitani, 1991).

Mortalità nei giovani (%)	K	Dimensione media delle cucciolate	Probabilità di estinzione (50 anni)	Eterozigosi ritenuta (50 anni)	Probabilità di estinzione (100 anni)	Eterozigosi ritenuta (100 anni)
30	110	2.5	0	87%	0	76%
50	110	2.5	0	87%	0	80%
30	110	3.0	0	88%	0	78%
50	110	3.0	0	88%	0	81%

K = costante che include i parametri ecologici e ambientali relativi alle condizioni di cattività.

Dimensione effettiva della popolazione

In una popolazione, il numero di individui che si riproduce e contribuisce realmente con i propri geni al patrimonio ereditario delle generazioni successive rappresenta la **dimensione effettiva** (N_e). In assenza di selezione, mutazione e migrazione questo parametro demografico rappresenta il fattore che influenza maggiormente il livello di variabilità genetica di una popolazione. Nelle popolazioni a numerosità limitata i geni tendono a diffondersi in condizione omozigote in seguito alla perdita degli alleli meno frequenti o, ancor di più, di quelli rari. La riduzione della dimensione determina infatti variazioni *casuali* nelle frequenze geniche, con probabilità di fissazione di una delle alternative alleliche dei geni (deriva genetica) e di riduzione del grado di eterozigosi (Figura 18).

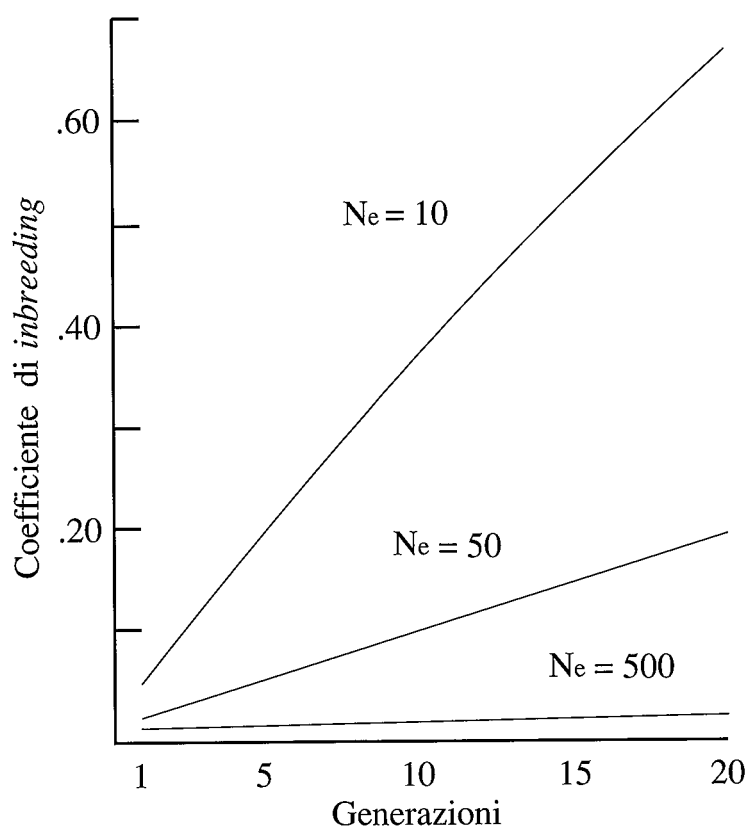


Figura 18: Variazioni nel tempo (misurato in generazioni) del coefficiente di *inbreeding* in popolazioni rispettivamente di dimensioni effettive pari a 10, 50 e 500.

L'intensità di entrambi gli effetti è legata alla dimensione effettiva della popolazione (Figura 19).

Nella maggior parte delle popolazioni naturali il valore di N_e non corrisponde alla stima della dimensione ottenuta tramite censimenti (N). In genere N è superiore a N_e poiché gli individui di un qualche successo riproduttivo sono sempre in numero inferiore rispetto alla totalità della popolazione.

I principali fattori naturali da cui dipende la dimensione effettiva di una popolazione sono costituiti da:

- 1) *fluttuazioni demografiche*, che possono avvenire in seguito a variazioni delle disponibilità trofiche, ad aggressioni massive di patogeni o a fattori di origine antropica;
- 2) *un rapporto tra i sessi diverso da 1:1*, in cui il contributo dei due sessi alle generazioni future è sbilanciato a favore dell'uno o dell'altro sesso. È il caso di molte specie di ungulati (cervo, daino, stambecco, muflone, ecc.) il cui sistema riproduttivo poliginico (per esempio *harem*, *lek*) determina un sensibile scostamento di N_e da N . Rappresenta la regola

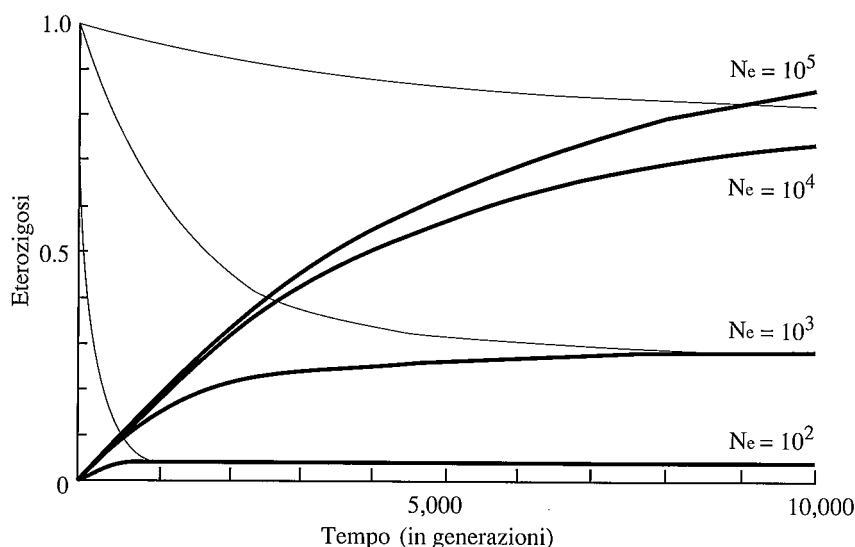


Figura 19: Eterozigosi, calcolata in funzione del tempo (misurato in generazioni), relativa a popolazioni con dimensioni effettive (N_e) diverse. Le piccole popolazioni mantengono nel tempo valori ridotti di eterozigosi, mentre le popolazioni ampie raggiungono livelli alti di variabilità genetica che, a parità di tempo, sono proporzionali alla dimensione effettiva (ridisegnato da Nei e coll., 1975).

nei canidi selvatici a struttura gerarchica, come ad esempio il lupo, dove solo la coppia dominante del branco si riproduce;

- 3) *un numero di prole per famiglia non distribuito casualmente*, dove cioè alcune coppie hanno una prole numerosa e altre non ne hanno affatto. Nei grandi mammiferi questa situazione è assai comune a causa della sovrapposizione delle generazioni. Dalle distribuzioni del numero di figli per coppia è stato calcolato che in molte specie N_e varia dallo 0.60 allo 0.85% della popolazione censita (108);
- 4) *un potenziale riproduttivo diverso nelle varie classi di età*.

È stato proposto che una popolazione in equilibrio di dimensione effettiva pari a circa 500 è in grado di mantenere un livello di variabilità genetica nei caratteri quantitativi tale da assicurare il mantenimento di un potenziale evolutivo sufficiente per la vitalità a lungo termine (39). $N_e = 500$ rappresenta quindi la soglia in cui le forze selettive controbilanciano le forze casuali della deriva, in cui la variabilità genetica viene persa alla stessa velocità con cui viene rinnovata per mutazione. Se 500 individui assicurano la sopravvivenza nel lungo periodo, esiste un valore minimo di N_e al di sotto del quale una popolazione non dovrebbe mai scendere senza che ne venga compromessa la sopravvivenza a breve termine. $N_e = 50$ è stata suggerita come la minima dimensione effettiva capace di mettere al riparo una popolazione dal rischio di un abbassamento della variabilità genetica e di un rapido incremento dell'omozigosi dovuto all'*inbreeding* (52).

Il calcolo di N_e si ottiene utilizzando le stime di variabilità genetica derivate dalle analisi elettroforetiche sui polimorfismi proteici, oppure avvalendosi dei parametri demografici. L'intervento di numerosi fattori concomitanti, quali la struttura geografica delle popolazioni, l'assenza o l'entità del flusso genico, per dirne solo alcuni, rende la stima di N_e difficile da ottenere con ragionevole sicurezza, sia calcolandola direttamente tramite i metodi demografici, sia attraverso le tecniche indirette dell'analisi genetica.

Perdita della variabilità genetica

Il collasso numerico di una popolazione e la conseguente riduzione della dimensione effettiva (effetto collo di bottiglia) può avere origine da eventi naturali (una improvvisa o graduale variazione dell'ambiente che lascia un numero ristretto di superstiti) o da cause artificiali (ad esempio

un eccessivo prelievo a scopo venatorio). Dal punto di vista genetico tali eventi determinano conseguenze di carattere quantitativo e qualitativo. Quantitativamente si avrà una riduzione dell'eterozigosi media della popolazione, mentre qualitativamente si assisterà alla scomparsa degli alleli presenti in bassa frequenza. La contrazione numerica determina un rapido aumento dell'omozigosi in seguito al fenomeno della deriva genetica. Poiché la perdita dei genotipi è casuale, gli alleli rari hanno una maggiore probabilità di essere persi (Figura 20). Al contrario, gli alleli ad alta frequenza tendono a fissarsi in condizione omozigote. Il risultato è un calo della variabilità complessiva della popolazione.

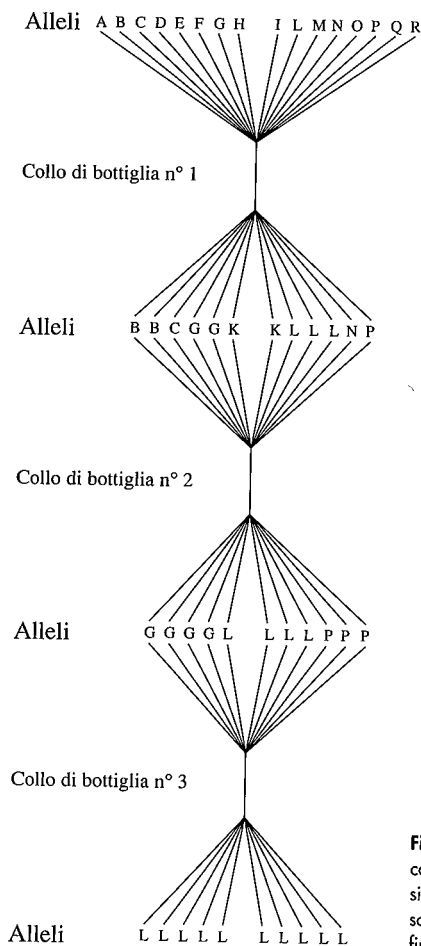


Figura 20: Rappresentazione schematica degli effetti che colli di bottiglia ripetuti nel tempo provocano sulla diversità allelica. Si noti come la variabilità degli alleli decresca con l'aumentare del numero dei colli di bottiglia subiti fino a determinare il completo monomorfismo allelico.

Dalla severità del collo di bottiglia dipende direttamente la drasticità delle conseguenze genetiche. In genere il decremento di eterozigosi è la conseguenza meno drammatica. Le previsioni teoriche della genetica di popolazione classica indicano che colli di bottiglia anche di grossa entità determinano abbassamenti dell'eterozigosi media a livelli generalmente compatibili con la sopravvivenza. Quattro o cinque coppie superstiti possono mantenere ancora il 95% della variabilità genetica originale (Tabella 6). L'importante è che il nucleo rimasto non permanga in uno stato di impoverimento numerico cronico, ma limiti la dimensione ridotta solo ad un breve periodo di tempo. Anche dopo un severo collo di bottiglia, una popolazione può raggiungere nuovamente i livelli di variabilità genetica persi se cresce rapidamente, limitando gli effetti della deriva a poche generazioni (Figura 21). Si ritiene che per assicurarsi la vitalità a lungo termine una popolazione debba mantenere il 90% della variabilità genetica nei caratteri quantitativi per almeno 200 anni (39).

Gli alleli a bassa frequenza contribuiscono poco alla variabilità genetica in senso strettamente quantitativo, ma possono essere molto importanti in specifiche circostanze. Se associati alla resistenza a certe malattie, durante un'epidemia possono per esempio significare la sopravvivenza o meno di una popolazione. La perdita a caso di alleli rari con possibile valore adattativo costituisce la conseguenza più grave che una popolazione subisce in seguito ad un collo di bottiglia (Tabella 7).

La teoria suggerisce che una popolazione deve contare almeno 100 individui se vuole mantenere il 60% della sua variabilità genetica per 100 generazioni. La presenza di alleli rari contribuisce quindi sensibilmente alla sopravvivenza a lungo termine delle popolazioni. Da quanto accennato si intuisce che esistono dei limiti di dimensione effettiva al di sotto

Tabella 6: Variabilità genetica ritenuta da popolazioni fondate da un numero diverso di coppie (da Frankel e Soulé, 1981).

N. di fondatori	Variabilità genetica ritenuta (%)	Risultati sperimentali
2	75	74
6	91.7	-
10	95	-
20	97.5	90
50	99	-
100	99.5	-

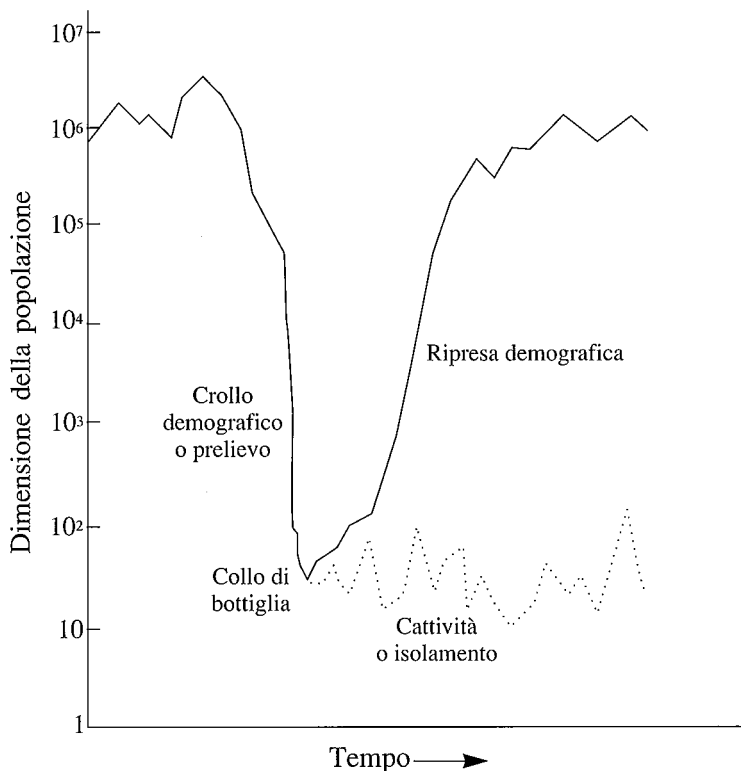


Figura 21: Le variazioni di dimensione influenzano la struttura genetica di una popolazione. La dimensione "normale" di una popolazione (comprese le fluttuazioni occasionali o cicliche) è quella che si osserva in natura prima di un qualsiasi drastico evento che ne provochi il cambiamento. Il crollo demografico può avvenire gradualmente, per esempio in seguito alla lenta distruzione dell'habitat, oppure, come è mostrato in questo grafico, può accadere rapidamente, causato per esempio da catastrofi ambientali o da massicci prelievi effettuati dall'uomo. Il collo di bottiglia rappresenta la dimensione minima raggiunta dalla popolazione come risultato di questi eventi. Il mantenimento della popolazione superstita in cattività o in isolamento non permette il ripristino della dimensione originale e può determinare uno stato di impoverimento genetico cronico (da Frankel e Soulé, 1981).

Tabella 7: Numero di alleli che vengono ritenuti (a partire da quattro alleli) in campioni di dimensioni pari ad N, calcolati per due set di frequenze alleliche (p) nella popolazione di partenza (da Frankel e Soulé, 1981).

Dimensione del campione (N)	Numero medio di alleli ritenuti			
	$p_1 = 0.70$	$p_2 = p_3 = p_4 = 0.10$	$p_1 = 0.94$	$p_2 = p_3 = p_4 = 0.02$
1	1.48		1.12	
2	2.02		1.23	
6	3.15		1.64	
10	3.63		2.00	
50	3.99		3.60	
∞	4.00		4.00	

dei quali una popolazione non può scendere senza rischiare l'estinzione. Come ricordato nel capitolo precedente, 50 viene indicato come valore minimo di dimensione effettiva della popolazione, capace di tamponare emergenze di carattere stocastico (167).

Inbreeding o inincrocio

In popolazioni a dimensione limitata la probabilità di accoppiamenti non casuali (*assortative mating*) è maggiore rispetto a popolazioni storicamente ampie e largamente distribuite. L'aumento degli incroci fra individui imparentati è in grado di determinare la fissazione casuale di alleli recessivi deleteri nonostante l'azione contrastante della selezione naturale, che in condizioni normali tende a mantenerli a bassa frequenza. Mentre negli eterozigoti l'espressione fenotipica degli alleli recessivi viene mascherata dai corrispettivi dominanti, negli omozigoti l'effetto si manifesta pienamente. Se il carattere del gene recessivo è particolarmente svantaggioso può risultare letale per il portatore.

Il grado di consanguineità viene quantificato dal **coefficiente di inbreeding di Wright** (F). F stima la probabilità che due alleli ad un *locus* siano identici per discendenza, che siano cioè derivati dalla duplicazione di uno stesso gene presente in un comune progenitore (190). È stato calcolato che F aumenta di $1/2 N_e$ per generazione, dove N_e è la dimensione effettiva della popolazione. In molti casi l'inincrocio determina tutta una serie di conseguenze a livello fenotipico note nel complesso come *depressione da inbreeding*. Nell'individuo tale condizione si manifesta come alterazione in senso negativo dei caratteri legati alla *fitness*, quali la mortalità (Figura 22), la fertilità, la fecondità, la stabilità dello sviluppo, il tasso di crescita ponderale. Allo stesso modo possono essere influenzate le caratteristiche comportamentali, la resistenza alle malattie, le reazioni alle condizioni di stress. Se i fenomeni depressivi interessano un numero elevato di individui, si assiste ad un calo generalizzato nella *fitness* complessiva della popolazione.

È noto che un basso grado di *inbreeding* può essere agevolmente tollerato dalle popolazioni naturali di molte specie. Franklin (39) ha suggerito che le conseguenze negative corrispondenti ad un aumento di *inbreeding* pari all'1% per generazione vengono compensate dalle altre forze evolutive, in particolare dalla selezione naturale. L'1% è dunque il livello massimo di inincrocio a cui una popolazione può essere sottoposta, e viene considerato una regola base per la genetica della conservazio-

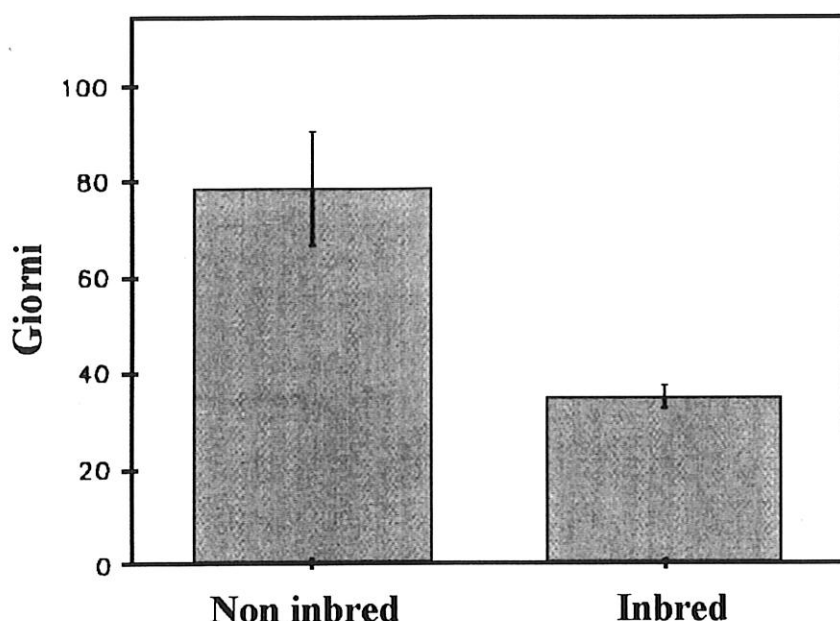


Figura 22: Tempo medio di sopravvivenza (misurato in giorni) in linee di topi *inbred* e non *inbred* inoculati con micobatteri tubercolari. Il ceppo *inbred*, privo di variabilità genetica, è significativamente più suscettibile alla tubercolosi di quanto non lo sia il ceppo non *inbred*, ottenuto incrociando linee pure (ridisegnato da Nickonenko e coll., 1985).

ne. Tale regola impone che la dimensione minima effettiva di una popolazione sia di 50 individui affinché vengano controbalanciati gli effetti di deriva e sia mantenuta la soglia di sopravvivenza a breve termine. Poiché l'*inbreeding* si accumula ad una velocità direttamente proporzionale all'intervallo generazionale, una popolazione di 50 elefanti impiegherà alcune centinaia di anni per raggiungere l'1% di *inbreeding*, essendo l'intervallo di circa 8-13 anni. A parità di dimensioni, una popolazione di piccoli roditori, il cui intervallo generazionale è di pochi mesi, lo raggiungerà in meno di dieci anni.

Il coefficiente di *inbreeding* F può anche essere interpretato come incremento relativo dell'omozigosi (velocità di fissazione dei geni) o, alternativamente, come perdita di diversità genetica. È stato osservato che la sensibilità del bighorn (*Ovis canadensis*) e del furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*) alle infezioni virali e alle infestazioni parassitarie dipendono dall'esaurimento di variabilità genetica seguita ad anni di *inbreeding* nelle popolazioni superstiti (8, 126).

La popolazione di puma della Florida (*Felis concolor coryi*), l'unica sottospecie esistente ancora nell'est degli Stati Uniti, conta attualmente una popolazione di circa 30 individui adulti strettamente consanguinei. La maggior parte degli esemplari presenta svariate anomalie morfologiche, imputate agli effetti negativi dell'*inbreeding*. Il frequente criptorchidismo riscontrato in questa sottospecie è stato collegato alla presenza di un allele recessivo deleterio, diventato comune casualmente all'interno del *pool* genico e fissatosi in seguito ad inincrocio (156).

Rimanendo nell'ambito dei carnivori, alcuni studiosi hanno avanzato l'ipotesi che certe specie di canidi, la cui struttura sociale è gerarchica o a branchi, risentano in misura minore degli effetti dell'*inbreeding* poiché esso rappresenta un adattamento evolutivo del loro sistema riproduttivo (161). In particolare, il lupo (*Canis lupus*) ricaverebbe addirittura dei vantaggi dall'essere *inbred*, poiché la trasmissione ereditaria di gruppi di geni coadattati lo renderebbe più efficiente negli ambienti in cui il coadattamento si è evoluto (162). In realtà esistono alcuni studi che dimostrano come anche il lupo soffra di depressione da *inbreeding* in modo esattamente uguale ad altre specie. Ciò si riflette sull'espressione fenotipica di diversi caratteri, quali il tasso riproduttivo, la longevità, il peso alla nascita (177). Studi condotti su di una popolazione scandinava di lupi in cattività hanno inoltre evidenziato che l'*inbreeding* può essere all'origine di una grave forma ereditaria di cecità (84).

Alcuni ricercatori hanno ipotizzato che nelle popolazioni naturali esistano meccanismi comportamentali atti a limitare gli accoppiamenti fra consanguinei. Potts e collaboratori (134) hanno seguito il comportamento di alcune popolazioni di topi (*Mus domesticus*), restituite ad un ambiente seminaturale dopo essere state tipizzate nella composizione e nelle frequenze genotipiche del Complesso Maggiore di Istocompatibilità (MHC). Successivamente al rilascio, l'analisi genetica della progenie ha evidenziato la presenza di un numero incredibilmente alto di aplotipi MHC eterozigoti. Le osservazioni sul campo sono state in grado di stabilire che l'eccesso di eterozigoti dipendeva direttamente dalla scelta sessuale effettuata dalle femmine. Esse stabilivano relazioni territoriali solo con i maschi che possedevano aplotipi diversi dai propri, ed evitavano accuratamente gli accoppiamenti con maschi MHC incompatibili. È stato proposto che la preferenza sessuale altamente non assortativa delle femmine, assicurando un alto grado di eterozigosi del complesso MHC, costituisca un sistema per eludere le conseguenze deleterie di un *inbreeding* generalizzato, esteso cioè all'intero genoma (134).

Gli effetti depressivi dell'inincrocio sono difficili da osservare nelle popolazioni totalmente naturali. Tuttavia, esistono alcuni casi, descritti recentemente in natura, in cui una serie di anomalie fisiologiche è stata imputata con buona sicurezza ad un alto regime di accoppiamenti assortativi. Nell'ecosistema del Serengeti, in Africa orientale, Wildt e coll. (185) hanno studiato le popolazioni di leoni (*Panthera leo leo*) del Parco Nazionale del Serengeti e del cratere di Ngorongoro. Quest'ultima popolazione, costituita attualmente da un centinaio di animali, discende da una quindicina di individui, unici sopravvissuti di una infezione veicolata da *Stomoxys calcitrans*, scoppiata nel 1962. I ricercatori hanno analizzato anche una popolazione relitta di leoni asiatici (*Panthera leo persica*) originari della foresta del Gir, in India occidentale, i cui progenitori facevano parte di uno sparuto gruppo di animali sopravvissuti ad un severo collo di bottiglia provocato dal sovrasfruttamento venatorio. Una spietata caccia protratta incessantemente fino al 1920 aveva infatti risparmiato meno di 20 animali. Uno studio comparativo sulla variabilità genetica e le caratteristiche riproduttive delle popolazioni di leoni asiatici e di Ngorongoro ha evidenziato che in entrambi i casi il tracollo demografico aveva determinato un nettissimo calo di variabilità genetica rispetto alla popolazione di controllo, presente nel Parco Nazionale del Serengeti (Tabella 8). I leoni

Tabella 8: Caratteristiche genetiche e riproduttive di alcune popolazioni di *Panthera leo leo* e *P. l. persica*.

	Leoni del Parco Nazionale del Serengeti, Tanzania (<i>P.l. leo</i>)	Leoni del Cratere di Ngorongoro, Tanzania (<i>P.l. leo</i>)	Leoni asiatici della Foresta del Gir, India (<i>P.l. persica</i>)	Rif. Bibl.
Polimorfismo isoenzimatico	(n = 79)	(n = 17)	(n = 28)	
Numero di loci eterozigoti per individuo	1.47	0.88	0.0	(125, 129)
Eterozigosi media	0.033	0.022	0.0	
Polimorfismo MHC*	(n = 18)	(n = 15)	(n = 15)	
Proporzione di loci polimorfi	17.0%	5.8%	0.0%	(193)
Eterozigosi media	0.218	0.080	0.0	
DNA fingerprint	(n = 76)	(n = 22)	(n = 16)	
Eterozigosi media	0.481	0.435	0.028	(42)
Anomalie degli spermii	(n = 8)	(n = 9)	(n = 8)	
(%)	24.8 ± 4.0	50.5 ± 6.8	66.2 ± 3.6	(185)
Mobilità degli spermii	(n = 10)	(n = 6)	(n = 8)	
(%)	89.0 ± 2.1	59.0 ± 8.0	61.0 ± 3.7	(185)

* Complesso Maggiore di Istocompatibilità

di Ngorongoro avevano ritenuto solo il 30% della variabilità genetica, mentre la popolazione di leoni asiatici aveva ridotto addirittura a zero i valori di eterozigosi. Viceversa, in ambedue le popolazioni sono stati osservati un sensibile aumento nella produzione di spermatozoi anormali e una diminuzione del tasso di testosterone nei maschi, con pesanti ricadute sulla fecondità dell'intera comunità. La causa di queste deviazioni fisiologiche è stata individuata negli effetti negativi dell'estrema consanguineità cui erano sottoposti gli ultimi leoni sopravvissuti appartenenti ad entrambe le popolazioni (185). Ed è stato suggerito che tali anomalie fisiologiche avessero una eziologia di tipo genetico, per altro già osservata in topi *inbred* e in bestiame domestico (185).

Nelle popolazioni ampie e differenziate gli alleli recessivi deleteri si diffondono tanto più velocemente quanto maggiore è il tasso di *inbreeding*, il quale a sua volta dipende dal sistema riproduttivo della popolazione stessa. Le piccole popolazioni con un lungo passato di *inbreeding* alle spalle, invece, sono alleggerite del loro carico di geni deleteri recessivi, poiché in condizione omozigote essi sono stati eliminati dalla selezione naturale. Pertanto, pur soggette ad ulteriore inincrocio, a volte mostrano effetti depressivi relativamente meno severi. È il caso del bisonte europeo (*Bison bonasus*) la cui popolazione attuale, che ammonta a circa 3200 animali, è derivata da un nucleo di 12 individui imparentati (164). Essa è largamente omozigote (71) e altamente *inbred* (127), ma non sembra soffrire di una eccessiva riduzione dei caratteri legati alla *fitness* (82). Il furetto dai piedi neri (*Mustela nigripes*) è possibile che contenga pochi alleli recessivi deleteri nel suo *pool* genico e che sia quindi relativamente poco suscettibile alla depressione da *inbreeding* che normalmente affligge le piccole popolazioni propagate in cattività e reintrodotte in natura (82).

Numero dei fondatori

Una delle operazioni gestionali più frequentemente applicate alla fauna selvatica è la reintroduzione di una specie in un ambiente in cui si ha memoria della sua presenza in tempi storici e dal quale, per motivi direttamente o indirettamente legati alle attività umane, la specie è successivamente scomparsa. Le decisioni sulla necessità di effettuare reimmissioni, nonché sulle modalità da seguire per ottenere risultati positivi, non possono prescindere dalla consapevolezza che tali operazioni comportano dei problemi di carattere genetico a carico della nuova popula-

zione. Il *pool* genico di un nucleo di nuova costituzione può differire da quello della popolazione di origine in relazione al numero e al genotipo dei fondatori. Il campionamento casuale di un numero ridotto di coppie iniziali può provocare una variazione nelle frequenze geniche e la perdita degli alleli rari che per caso non sono stati inclusi nel campione.

Le conseguenze più frequenti di tali eventi sono rappresentate dall'erosione della variabilità genetica, dovuta ai fenomeni di deriva, e dall'incremento dell'*inbreeding*. Da non sottovalutare è inoltre la possibilità che la popolazione neocostituita sia incapace di rispondere alle pressioni selettive imposte dalle nuove condizioni ambientali a causa della ridotta potenzialità genetica.

In quale direzione è necessario agire per aumentare le possibilità di successo dei programmi di reintroduzione? Per quanto concerne il numero dei fondatori, non esiste una regola applicabile a tutte le specie e a tutte le situazioni, poiché la tolleranza all'inincrocio differisce sensibilmente da specie a specie. Come già accennato nei capitoli precedenti, le analisi teoriche suggeriscono che un gruppo di 20-30 individui dovrebbe permettere il mantenimento di circa il 90% della variabilità genetica totale presente nella popolazione di origine per almeno 200 anni (169). Esiste una relazione diretta tra numero dei fondatori e perdita della variabilità genetica in una popolazione di nuova formazione (Figura 23). Quando il campione dei fondatori è molto limitato, il decremento in eterozigosi è notevole. Allo stesso modo la perdita di diversità allelica è tanto più sensibile quanto più piccolo è il gruppo di partenza (191). Tuttavia, una decina di individui permette di ritenere ancora circa il 95% della eterozigosi iniziale. Ciò suggerisce che una popolazione derivata da meno di dieci individui rischia gli effetti negativi dell'*inbreeding* in modo immediato, come conseguenza dell'incremento di omozigosi. La diversità allelica subisce conseguenze più drastiche rispetto all'eterozigosi. La perdita di varianti alleliche può essere notevole anche per un campione di fondatori abbastanza ampio da permettere il mantenimento di un buon livello di eterozigosi. I più soggetti all'eliminazione casuale sono ovviamente gli alleli presenti a basse frequenze.

Chesser e coll. (19) suggeriscono che l'alternativa al rilascio di un alto numero di individui, eventualità spesso incompatibile con le realtà operative, potrebbe consistere nel creare molte popolazioni geograficamente semisolate, ognuna costituita da pochi individui iniziali. Nel complesso, l'intera comunità potrebbe essere gestita come una *metapopolazione*,

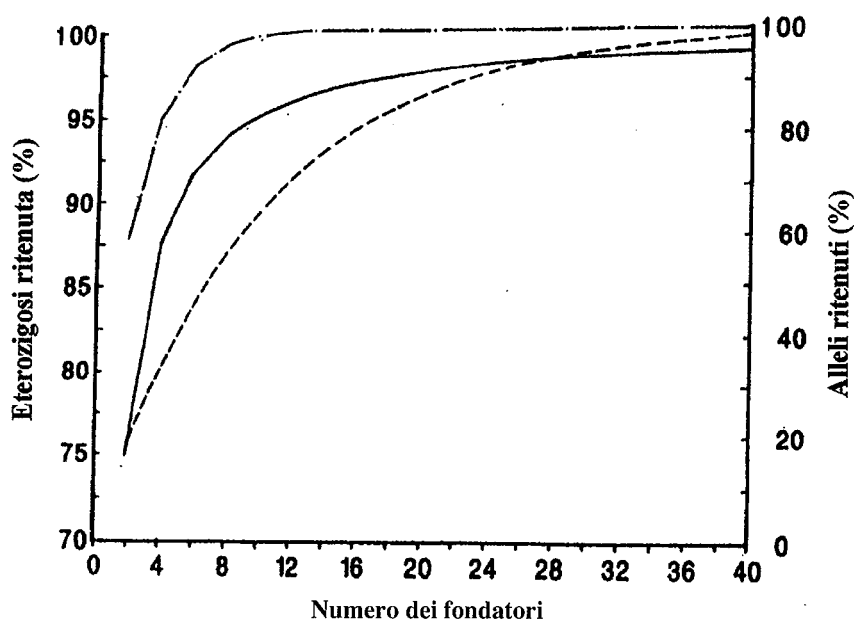


Figura 23: Relazioni tra il numero di individui fondatori di una popolazione, l'eterozigosi della popolazione parentale (curva continua) e il numero di alleli ritenuti dalla popolazione di nuova costituzione (curve tratteggiate). La curva tratteggiata in modo discontinuo rappresenta la percentuale di cinque alleli ugualmente presenti con frequenza pari a 0.20, mentre la curva tratteggiata in modo continuo è relativa a venti alleli ugualmente presenti con frequenza pari a 0.05. Quando il numero dei fondatori è ridotto, la perdita di variabilità genetica è cospicua. Tuttavia, una popolazione fondata da un minimo di dieci individui è in grado di mantenere più del 95% dell'eterozigosi propria della popolazione parentale. A parità di numero dei fondatori, la percentuale degli alleli ritenuti dipende dalla loro frequenza nella popolazione parentale.

vale a dire come un'ampia unità genetica distribuita su aree diverse, in ognuna delle quali però dovrebbero essere mantenuti rigorosamente sotto controllo gli effetti della deriva (128).

Alcune specie di grandi mammiferi europei, come lo stambecco alpino (*Capra ibex ibex*), hanno subito drammatici crolli demografici indotti generalmente dalle attività umane (eccessivo prelievo venatorio nel caso specifico dello stambecco). Giunte sull'orlo dell'estinzione, si sono poi ristabilite dal punto di vista numerico in seguito a ripetute operazioni di reintroduzione. L'uso di poche coppie di fondatori per colonia ha determinato però un notevole impoverimento della variabilità genetica nelle nuove popolazioni. Significativi cali di variabilità sono stati evidenziati nelle colonie derivate dalla popolazione del Parco Nazionale del Gran Paradiso. In alcune è stata osservata una sensibile variazione delle frequenze geniche rispetto alla popolazione madre, in altre si è osservata la

fissazione alternativa degli alleli. Inoltre, i valori di eterozigosi riscontrati sono risultati positivamente correlati con il numero degli individui fondatori (si vedano pag. 51 e seguenti).

La ricostituzione numerica in cattività del cervo di Padre David (*Elaphurus davidianus*) è considerato uno dei programmi di conservazione di maggiore successo. Nel 1890 era rimasto solo un centinaio di individui all'interno di un parco imperiale di Pechino. Prima che una inondazione e il bracconaggio selvaggio ne decretassero la scomparsa totale, alcune coppie riuscirono a raggiungere l'Europa, dove ebbe inizio un intenso programma di riproduzione in cattività che si prefisse la reintroduzione del cervide in parecchie zone dell'antico areale (36). I primi esemplari sono infatti tornati in Cina nel 1985. La popolazione attualmente esistente, derivata da soli 18 individui, è però risultata da un'analisi elettroforetica quasi completamente monomorfa (189). Pertanto, il timore per il futuro della sopravvivenza in natura di questo cervide asiatico attualmente è fortemente motivato da considerazioni non tanto di carattere demografico quanto genetico.

Struttura geografica delle popolazioni

Le conseguenze demografiche e genetiche della suddivisione di una specie in popolazioni spazialmente diverse sono attualmente oggetto di un crescente interesse gestionale, sebbene gli argomenti classici della genetica di popolazione, quali il mantenimento della variabilità genetica e la depressione da *inbreeding*, conservino tuttora la maggiore attenzione degli operatori.

Gran parte delle specie non occupa in modo continuo tutto il *range* di distribuzione, bensì è costituita da popolazioni locali geograficamente distribuite in aree diverse. Le popolazioni locali possono essere continuamente a contatto tra loro (compatibilmente con la discontinuità dell'habitat e con la capacità di dispersione della specie) o completamente separate. Nel primo caso si tratta di una singola unità panmittica, nella quale le subpopolazioni sono connesse da flusso genico, vale a dire da uno scambio reciproco di alleli che le rende geneticamente omogenee. Nel secondo caso si ha un insieme di popolazioni isolate senza alcuno scambio di geni. Tra i due estremi è possibile tutta una serie di situazioni intermedie in relazione all'entità del flusso genico.

La strutturazione geografica delle popolazioni viene descritta da tre modelli demografici (106). Nel primo modello (Figura 24, A) la specie

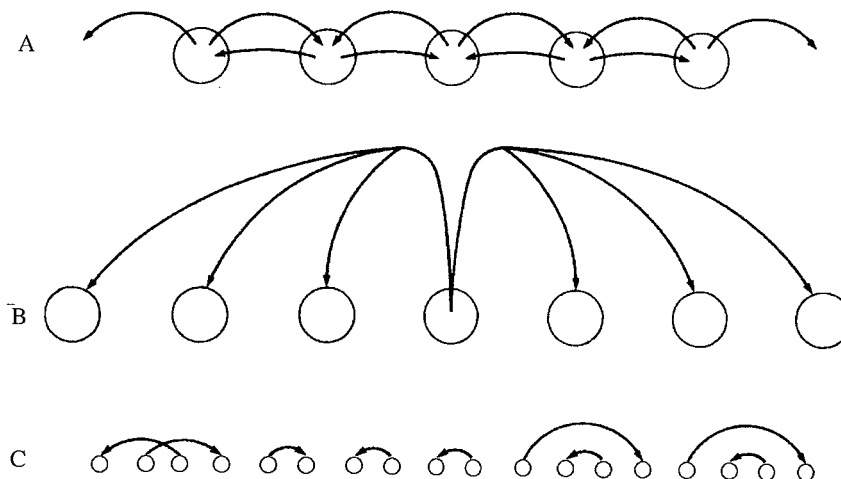


Figura 24: Modelli demografici. I cerchi rappresentano i demi. Per la spiegazione si rimanda al testo (da Maynard Smith, 1989).

occupa un areale di distribuzione discontinuo con flusso genico possibile solo tra aree contigue, come avviene in alcune specie di uccelli coloniali. Nel secondo (Figura 24, B), la distribuzione è discontinua, con flusso genico ugualmente possibile tra tutte le aree, indipendentemente dalla distanza geografica. È il caso degli uccelli con elevate capacità migratorie. Nell'ultimo modello (Figura 24, C) la specie è presente in modo continuo entro l'areale di distribuzione, con scarso o assente flusso genico tra le popolazioni distribuite al centro dell'areale e quelle ai confini.

Alla strutturazione geografica delle popolazioni spesso si accompagna una strutturazione di tipo genetico, con differenti livelli di variabilità, distribuita eterogeneamente fra le diverse aree. Se le variazioni di variabilità seguono proporzionalmente le variazioni di certi parametri geografici (altitudine, latitudine, longitudine) la distribuzione della variabilità è clinale e riflette l'interazione tra flusso genico e le risposte adattative al gradiente ambientale (76, 107).

L'analisi della struttura geografica delle popolazioni è un aspetto di fondamentale importanza qualora sia necessario intervenire attivamente nella gestione di entità faunistiche locali. Se gli interventi sono indirizzati a più popolazioni della stessa specie, ma differenzialmente strutturate in senso geografico e genetico, occorre tener conto delle singole unità, applicando strategie diverse a seconda delle necessità individuali. In caso contrario, si adotta una strategia comune. Nella maggior parte dei casi si

tende a non rendere isolate le subpopolazioni, in modo da limitare i problemi di ordine genetico dovuti all'insularizzazione o al fine di aumentare le probabilità di sopravvivenza locale.

Una possibile misura di gestione consiste nel provocare o incrementare artificialmente, mediante traslocazioni di individui, il flusso genico tra popolazioni altrimenti isolate. Stime teoriche indicano che lo scambio di pochi individui (1-2) per generazione è sufficiente a prevenire l'isolamento genetico tra demi. L'osservazione diretta, tramite marcatura degli animali o attraverso le tecniche di *radiotracking*, permette di evidenziare la presenza di flusso genico. Dai dati delle analisi biochimiche sui polimorfismi proteici è possibile inoltre risalire alle stime quantitative del flusso genico o a prevederne indirettamente l'entità in base a determinati valori di eterozigosi (H), di dimensione effettiva della popolazione (N_e) e in relazione alla presenza di alleli "privati", ovvero di alleli presenti esclusivamente in una subpopolazione (165, 192).

Se si intende indurre la migrazione di individui tra una popolazione e l'altra, bisogna che dal punto di vista genetico le popolazioni siano compatibili. È necessario cioè che non rappresentino strutture genetiche differenziate, strettamente adattate a determinati ambienti. La fusione dei *pool* genici non deve cioè influire negativamente sulla sopravvivenza a livello locale. Da non dimenticare però è che a volte il destino delle piccole popolazioni (vitalità o estinzione) può essere influenzato più dai processi di stocasticità demografica e ambientale che dai fattori genetici, essendo le manifestazioni di questi ultimi meno immediate (85).

Due esempi di gestione: lo stambecco delle Alpi e il lupo

In questo capitolo vengono presi in esame due casi significativi di gestione della fauna selvatica relativi a due specie di grande impatto ecologico e culturale: un ungulato, lo stambecco delle Alpi, ed un carnivoro, il lupo. Le decisioni gestionali operate sulle popolazioni di queste due importanti componenti faunistiche italiane offrono un valido esempio di un approccio ai problemi della conservazione che non prescinde dai principi della genetica di popolazione. Le conseguenze degli interventi effettuati sono analizzate alla luce delle considerazioni di carattere genetico e demografico esposte nei capitoli precedenti.

Lo stambecco delle Alpi (Capra ibex ibex L., 1758)

La ricostituzione numerica delle popolazioni di stambecco (*Capra ibex ibex*) nell'areale alpino è il risultato di uno degli interventi di gestione operati su vasta scala di maggiore successo in Europa.

Lo stambecco ebbe origine in Asia centro occidentale nel Pleistocene inferiore e giunse in Europa durante la glaciazione del Riss (300000 anni fa). Raggiunse il massimo della diffusione durante l'ultima glaciazione, il Würm (circa 40000 anni fa), che ne estese l'areale a tutte le aree montane del vecchio continente. Con il ritiro dei ghiacciai la specie trovò nell'ambiente alpino l'ultimo habitat compatibile con le proprie esigenze di animale d'alta quota.

La storia del suo declino ebbe inizio verso il 15° secolo quando, a causa di una costante e pesante pressione venatoria, la specie cominciò gradualmente a diminuire. Un devastante collo di bottiglia, subito all'inizio del 18° secolo, portò lo stambecco sull'orlo dell'estinzione. Rimase solo una piccola popolazione, costituita da non più di un centinaio di individui, arroccata sul massiccio del Gran Paradiso (47) (Figura 25). Dall'inizio del secolo scorso, grazie alle prime misure di tutela legate all'istituzione della riserva reale di caccia, la popolazione cominciò lentamente, ma costantemente, ad aumentare. Successivamente, intorno al 1920, il governo italiano dichiarò lo stambecco specie protetta. Venne inoltre costituito il Parco Nazionale del Gran Paradiso. Nonostante le autorità italiane fossero restie a permettere il trasferimento di esemplari oltre confine, si cominciò ad attuare ugualmente un intenso programma di reintroduzioni, che in pochi anni contribuì ad incrementare sensibilmente la dimensione della popolazione globale.

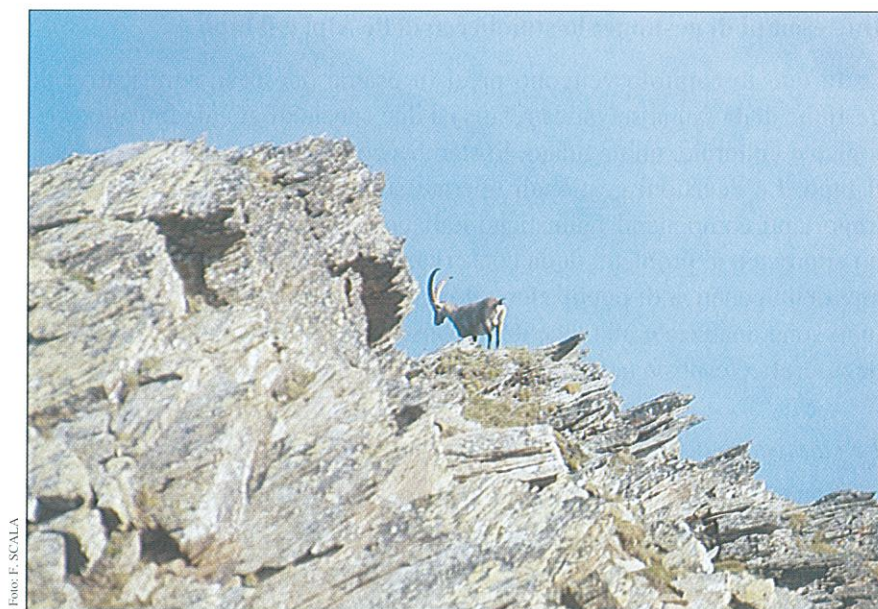


Foto: F. SCALA

Figura 25: Stambecco (*Capra ibex ibex*). Parco Nazionale del Gran Paradiso.

Dalla colonia madre del Gran Paradiso furono prelevati alcuni esemplari per stabilire dei nuclei in cattività, mentre altri vennero rilasciati in natura. Reintrodotta con successo dapprima in Svizzera poi in altri paesi dell'arco alpino, lo stambecco cominciò gradualmente a ricolonizzare l'antico areale (41). Un secondo collo di bottiglia si verificò in corrispondenza dell'ultimo conflitto mondiale, quando le necessità alimentari e la mancanza di un controllo capillare lo resero oggetto di uno spietato bracconaggio. Alla fine della guerra, con il ripristino di un'attiva protezione e della fondazione di nuovi nuclei, il processo di incremento numerico si riavviò rapidamente (Figura 26).

La conoscenza dei processi storici di questa specie offre l'opportunità di valutare precisamente gli effetti delle reintroduzioni sui livelli di variabilità genetica nei nuclei reintrodotti (deriva genetica) in funzione delle modalità dei singoli eventi di fondazione (effetto fondatore) e della dinamica demografica successiva alla reintroduzione (154, 174, 175). Recentemente sono stati pubblicati gli esiti di alcune indagini biochimiche sulla variabilità e le distanze genetiche relative alla popolazione del Gran Paradiso e a numerose colonie alpine istituite a partire dagli inizi del secolo. Nonostante tutte le colonie attualmente esistenti abbiano una

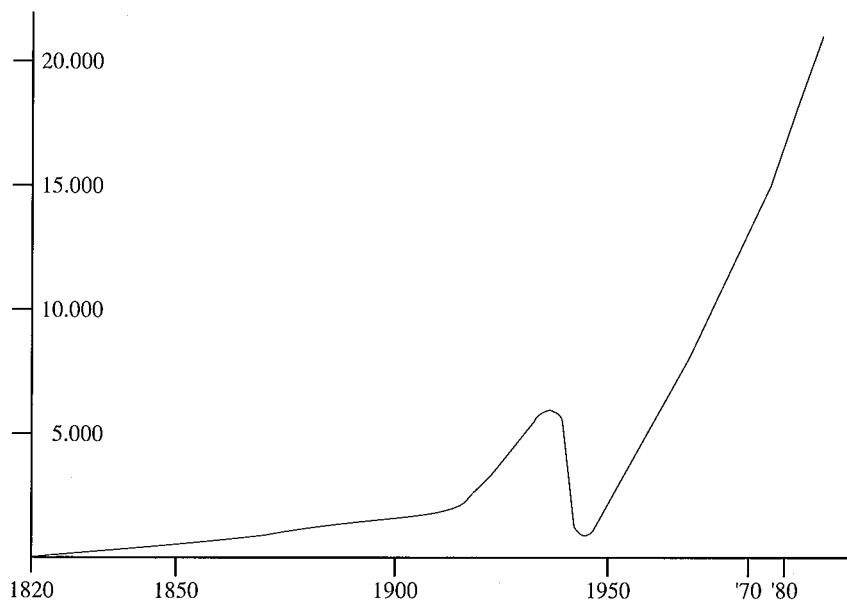


Figura 26: Dinamica della popolazione di stambecco (*Capra ibex ibex*) nell'intero arco alpino (ridisegnato da Tosi e coll., 1991).

comune storia genealogica, le strutture genetiche delle rispettive popolazioni sono risultate assai differenti fra loro. In alcuni casi è stata osservata la fissazione alternativa degli alleli ad alcuni *loci* enzimatici (154).

Dalla Tabella 9, dove vengono riportati i risultati di questi studi, si può osservare che la variabilità genetica delle colonie risulta essere spesso inferiore rispetto a quella del nucleo originario del Gran Paradiso. Verosimilmente, la causa è da attribuire alle conseguenze dei colli di bottiglia subiti al momento della fondazione. Nel lavoro di Randi e coll. (138) i parametri di variabilità genetica (eterozigosi e polimorfismo) relativi alla popolazione del Gran Paradiso mostrano valori sensibilmente inferiori rispetto a quelli delle colonie derivate e risultano apparentemente poco sovrapponibili ai dati ottenuti dagli altri Autori. Tali risultati potrebbero essere dovuti a problemi in parte di ordine metodologico e in parte di carattere tecnico legati alla difficoltà di raccogliere campioni in buono stato di conservazione. Gli unici esemplari disponibili per le analisi genetiche erano costituiti dalle carcasse di animali trovati accidentalmente in seguito ad atti di bracconaggio o morti per incidenti naturali, in genere a causa di valanghe.

Tabella 9: Variabilità genetica in alcune colonie di stambecco delle Alpi (*Capra ibex ibex*) e nella popolazione madre del Gran Paradiso.

	N	L	P (%)	H	Rif. bibl.
Gran Paradiso (Italia)	36	33	15.1	0.040	(111)
	20	38	5.3	0.009	(138)
	21	15	13.3	0.051	(175, 154)
Graubunden (Svizzera)	20	38	7.9	0.021	»
	79	33	6.1	0.021	(111)
	46	38	5.3	0.023	(54)
Maurienne (Francia)	37	15	13.3	0.067	(175, 154)
Champagny (Francia)	10	15	6.7	0.040	»
Bargy (Francia)	22	15	13.3	0.058	»
Mont Pleurer (Svizzera)	11	15	13.3	0.055	»
Saastal (Svizzera)	29	15	6.7	0.023	»
Encombe (Francia)	14	15	6.7	0.033	»
Jollital (Svizzera)	5	15	13.3	0.040	»

N = dimensione del campione, L = numero di loci analizzati, P = proporzione di loci polimorfi, H = eterozigosi media.

È stata proposta anche una spiegazione alternativa, in base alla quale l'alta variabilità di alcune colonie avrebbe origine dall'ibridazione con capre domestiche. Agli inizi del '900, nel corso dei primi tentativi di riproduzione in cattività e di reintroduzione di stambecchi nelle aree svizzere, pare che siano stati effettuati ripetuti incroci con animali domestici (47). Nessuna traccia di introgressione di geni di capra è stata comunque evidenziata nelle popolazioni di stambecco studiate da questi Autori (138).

In definitiva, la popolazione del Gran Paradiso mostra di possedere un livello di variabilità genetica medio, che rientra pienamente nel *range* di valori ottenuti per altre popolazioni vitali di ungulati. Le severe contrazioni demografiche non hanno quindi inciso in modo drammatico sull'assetto genetico della popolazione. La ripresa numerica è avvenuta in modo relativamente veloce poiché la bassa dimensione della popolazione ha interessato uno scarso numero di generazioni ed è stata sufficientemente consistente da permettere il recupero di un buon livello di variabilità genetica. Per quanto riguarda le colonie, i valori osservati di eterozigosi e l'entità delle differenze nelle frequenze alleliche dipendono sensibilmente dalle modalità di fondazione, dalle dimensioni effettive e dal grado di isolamento. I nuclei costituitisi in seguito alla dispersione naturale dalla popolazione madre differiscono da questa in misura inferiore rispetto a quelli reintrodotti. Tra questi ultimi è stata osservata una notevole varianza nei valori di eterozigosi ed una correlazione significativa tra eterozigosi media e numero dei fondatori (154).

La maggior parte delle colonie è stata istituita a partire da un numero piuttosto ristretto di esemplari, in genere una decina, spesso effettuando le immissioni in modo discontinuo e in tempi successivi. L'insieme di tali operazioni ha coinciso con una serie di colli di bottiglia demografici che hanno segnato il destino genetico dei nuclei reintrodotti. Per le colonie inizialmente fondate con pochi animali e le cui dimensioni sono rimaste ridotte per parecchie generazioni vengono riportati i valori più bassi di eterozigosi e polimorfismo (Figura 27). La notevole distanza genetica osservata tra alcune colonie è stata attribuita agli effetti di deriva e agli avvenimenti demografici successivi ai singoli eventi di fondazione, piuttosto che interamente dovuta all'azione delle forze selettive (153).

Nell'ottica di una gestione genetica attiva, i problemi derivanti dalla scarsa consistenza numerica di certe colonie potrebbero essere minimizzati permettendo lo stabilirsi di flusso genico tra un nucleo e l'altro. Come accennato nel capitolo relativo alla struttura geografica delle popolazioni (si veda pag. 48), la migrazione di 1 o 2 riproduttori per generazione è già sufficiente per contrastare l'azione della deriva e per evitare l'isolamento genetico.

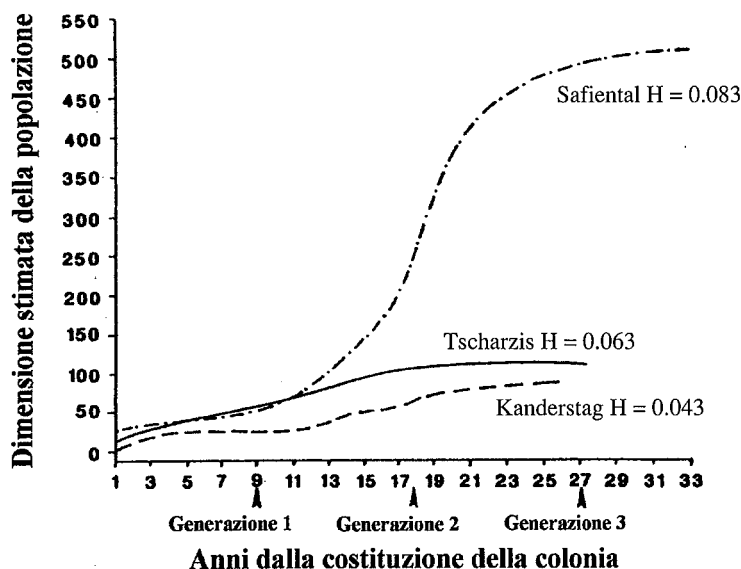


Figura 27: Variazioni nel tempo delle dimensioni di tre popolazioni reintrodotte di stambecco alpino (*Capra ibex ibex*). L'eterozigosi risulta essere significativamente correlata con la dimensione effettiva delle colonie. I valori più bassi di eterozigosi media si riscontrano nelle popolazioni di Kanderstag ($H = 0.043$) e Tscharzis ($H = 0.063$), fondate da un numero limitato di individui e mantenute a dimensioni ridotte per parecchie generazioni (ridisegnato da Scribner e Stüwe, 1994).

Sul versante oltre confine dell'arco alpino questa situazione si verifica naturalmente, poiché la contiguità di quasi tutte le aree colonizzate dallo stambecco permette un certo scambio genico. Sul versante italiano invece l'isolamento geografico della maggior parte delle colonie impedisce la migrazione naturale degli animali. Una tale situazione può rendere le singole colonie suscettibili di un rapido aumento di omozigosi in seguito a deriva. Queste considerazioni e i risultati delle indagini genetiche comparative tuttora in corso dimostrano chiaramente che le modalità delle operazioni di reintroduzione influiscono pesantemente sulle caratteristiche genetiche delle popolazioni reintrodotte. La struttura dei *pool* genici osservata nelle popolazioni di stambecco delle Alpi riflette direttamente le pratiche gestionali, piuttosto che rappresentare la naturale dinamica evolutiva della specie.

Di recente è stato condotto uno studio sulla variabilità genetica dello stambecco nubiano (*Capra ibex nubiana*), considerato filogeneticamente il più affine alla sottospecie alpina. La popolazione analizzata, presente nel deserto del Negev, non ha mai subito alcuna drastica contrazione numerica in passato, né è stata sottoposta ad intensa gestione recentemente. Dalla Tabella 10 si nota che i valori di variabilità genetica nello stambecco nubiano sono notevolmente più alti rispetto a quelli relativi allo stambecco alpino, sul cui assetto genetico i tracolli demografici e la costante manipolazione umana hanno avuto una sensibile ricaduta (176).

In base alla storia demografica dello stambecco delle Alpi e alla luce dei recenti risultati sulla sua struttura genetica di popolazione sono state avanzate varie proposte di gestione per l'evoluzione in senso positivo della specie (Figura 28). La strategia suggerita da Tosi e coll. (178) è volta all'incremento della consistenza numerica delle singole colonie fino al raggiungimento della capacità portante delle aree ospitanti. Affinché venga assicurata la sopravvivenza a lungo termine di una popolazione la dimensione effettiva (N_e) da raggiungere è pari a 500 (si veda pag. 35). Poiché nella maggior parte dei mammiferi N_e rappresenta circa 1/3-1/4 della popolazione censita (N), le colonie dovrebbero contare ognuna 1500-2000 animali. Nella maggior parte dei casi, però, il raggiungimento di tale dimensione è limitato dalla capacità portante. Gli stessi Autori suggeriscono alternativamente di aumentare o provocare il flusso genico tra le colonie, attraverso lo scambio, naturale o indotto, di un certo numero di animali per generazione.

Nel caso di colonie spazialmente contigue, è possibile ottenere l'incremento del flusso migratorio con la formazione di corridoi di passag-

Tabella 10: Frequenze alleliche, eterozigosi media (H), numero medio di alleli per locus (n) e polimorfismo medio (P) relativi a sette loci polimorfi nello stambecco alpino (*Capra ibex ibex*) e nello stambecco nubiano (*Capra ibex nubiana*) (da Stüwe e coll., 1992).

Locus	Allele	Stambecco alpino (N = 149)	Stambecco nubiano (N = 39)
NP	a	0.0	0.026
	b	1.0	0.949
	c	0.0	0.026
MOD	a	1.0	0.231
	b	0.0	0.769
EAP	a	0.0	0.026
	b	1.0	0.974
MDH	a	0.0	0.013
	b	1.0	0.987
LDH	a	0.510	1.0
	b	1.490	0.0
PEP	a	0.678	0.0
	b	0.322	0.769
	c	0.0	0.231
PGD	a	0.003	0.205
	b	0.997	0.795
H		0.048	0.087
P (%)		13.3	20.0
n		1.2	1.5

N = dimensione del campione.



Foto: F. SCALA

Figura 28: Stambecco (*Capra ibex ibex*) col manto estivo. Parco Nazionale del Gran Paradiso.

gio, che oltre tutto renderebbero possibile anche l'instaurarsi naturale di altri nuclei di fondazione. Nel caso di aree geograficamente isolate viene altresì proposto di effettuare periodiche traslocazioni artificiali di stambecchi da una colonia all'altra. Inoltre, visto il buon livello di variabilità genetica ritenuto dalla popolazione del Gran Paradiso, si suggerisce il prelievo di individui da questa popolazione per la fondazione di nuovi nuclei e non dalle colonie, poiché quasi tutte, a parte quelle più numerose presenti nelle aree svizzere, hanno sofferto in modo più o meno sensibile dell'azione della deriva e dell'effetto fondatore.

L'indicazione per una strategia di gestione alternativa viene fornita da Stüwe e coll. (1975) i quali indicano nella popolazione francese di Maurienne la fonte più indicata per le operazioni di reintroduzione. Questa popolazione viene riconosciuta come possibile nucleo autoctono, sopravvissuto all'estinzione dell'ultimo secolo indipendentemente dal gruppo del Gran Paradiso. La presenza di un allele esclusivo ad un *locus* enzimatico (6-fosfogluconico deidrogenasi), l'alto valore di eterozigosi (Tabella 9) e l'ampia dimensione rendono la popolazione francese particolarmente adatta ad essere utilizzata come fonte di fondatori.

Gli Autori ribadiscono inoltre la necessità di effettuare le reintroduzioni con il maggior numero di animali possibile, onde evitare alterazioni significative nelle frequenze alleliche delle nuove popolazioni rispetto al *pool* genico parentale.

Il lupo (Canis lupus L., 1758)

Il lupo è l'unico grosso predatore rimasto in Italia oltre all'orso (*Ursus arctos*) e alla lince (*Lynx lynx*). Nei confronti di questo scaltro e versatile carnivoro si nutrono da sempre sentimenti contrastanti: dal timore legato all'immaginario collettivo al fascino del mistero e della forza che il lupo sembra impersonare (Figura 29). Le componenti culturale ed emozionale sicuramente non sono estranee ai motivi che hanno spinto il mondo scientifico ad occuparsi attivamente di questa specie. Ma ancor più lo è stata la consapevolezza che, in assenza di sforzi concreti per la sua conservazione, si correva il rischio di vedere perduta per sempre una delle entità più significative del patrimonio faunistico e culturale italiano.

Fino a due secoli fa in Europa il lupo copriva un *range* pari a quasi tutto il continente, con ampie popolazioni connesse da un costante flusso migratorio (195). In seguito, la riduzione degli ungulati selvatici spinse il



Foto: R. FICO

Figura 29: Lupo appenninico (*Canis lupus*).

lupo a predare sempre più spesso gli animali domestici e ad entrare in diretta competizione alimentare con l'uomo. La spietata e sistematica persecuzione operata da quest'ultimo ha provocato nel corso di pochi secoli la scomparsa del predatore da gran parte del suo areale storico. L'alterazione e la frammentazione dell'habitat, lo sterminio operato direttamente attraverso l'uso di armi da fuoco, di bocconi avvelenati, di lacci (Figura 30) e trappole ha determinato la scomparsa della specie da tutta l'Europa centro settentrionale (Figura 31). Le popolazioni sopravvissute, isolate e dalle dimensioni generalmente limitate, sono attualmente presenti solo nella fascia meridionale del continente: in Italia, Spagna, Portogallo, Grecia, Slovenia, Bosnia, Polonia (Figura 32) e in pochi altri paesi dell'Est (Figura 33). Dopo il secondo conflitto mondiale, in seguito ad una recrudescenza di istinto persecutorio nei suoi confronti, il lupo restrinse l'areale italiano alla sola dorsale appenninica centro-meridionale. Dalle Alpi era già scomparso agli inizi del secolo, mentre in Sicilia l'ultimo esemplare era stato abbattuto negli anni '50 (14). Intorno agli anni '60 la popolazione forse raggiunse il minimo storico. Un censimento indiretto effettuato nel 1973 da Zimen e Boitani (194) contò circa 100



Foto R. FICO

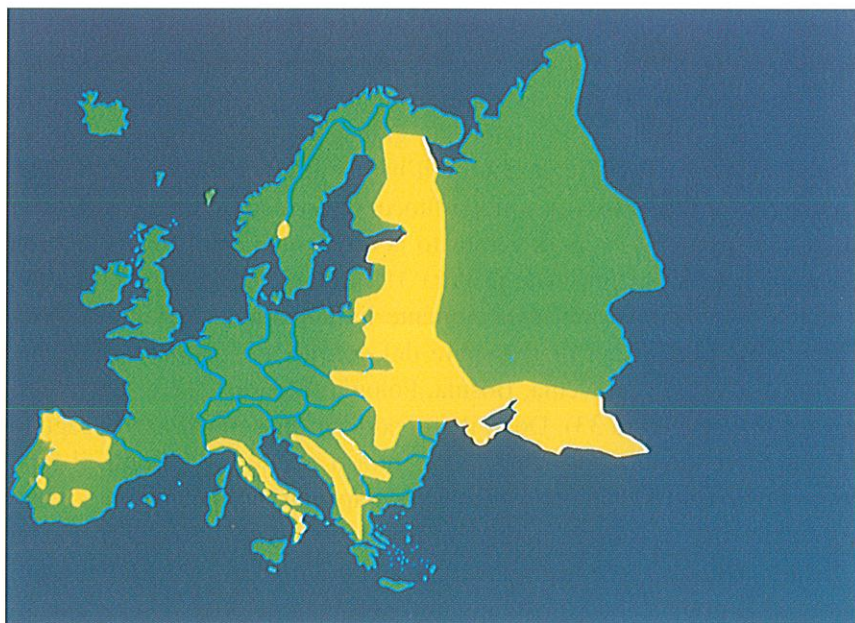
Figura 30: Lupo catturato con il laccio.**Figura 31:** Distribuzione del lupo in Europa (1995).



Foto: J. HEDUK

Figura 32: Lupo dell'areale polacco.



Foto: R. LORENZINI

Figura 33: Mostra di trofei di lupo offerta da ex cacciatori di taglie croati. In Croazia le taglie sui lupi sono state abolite solo nel 1976, mentre la legge per la protezione della specie è entrata in vigore nel 1995.

lupi su un'area di 8500 Km² (Figura 34). La specie fu considerata sull'orlo dell'estinzione. Da allora il *trend* demografico negativo ha subito, fortunatamente, un'inversione di rotta e il lupo ha ampliato gradualmente il suo areale, recuperando lentamente i territori una volta abbandonati.

L'espansione territoriale e la ripresa demografica sono presumibilmente legate a vari motivi quali l'opportunismo e l'estrema flessibilità

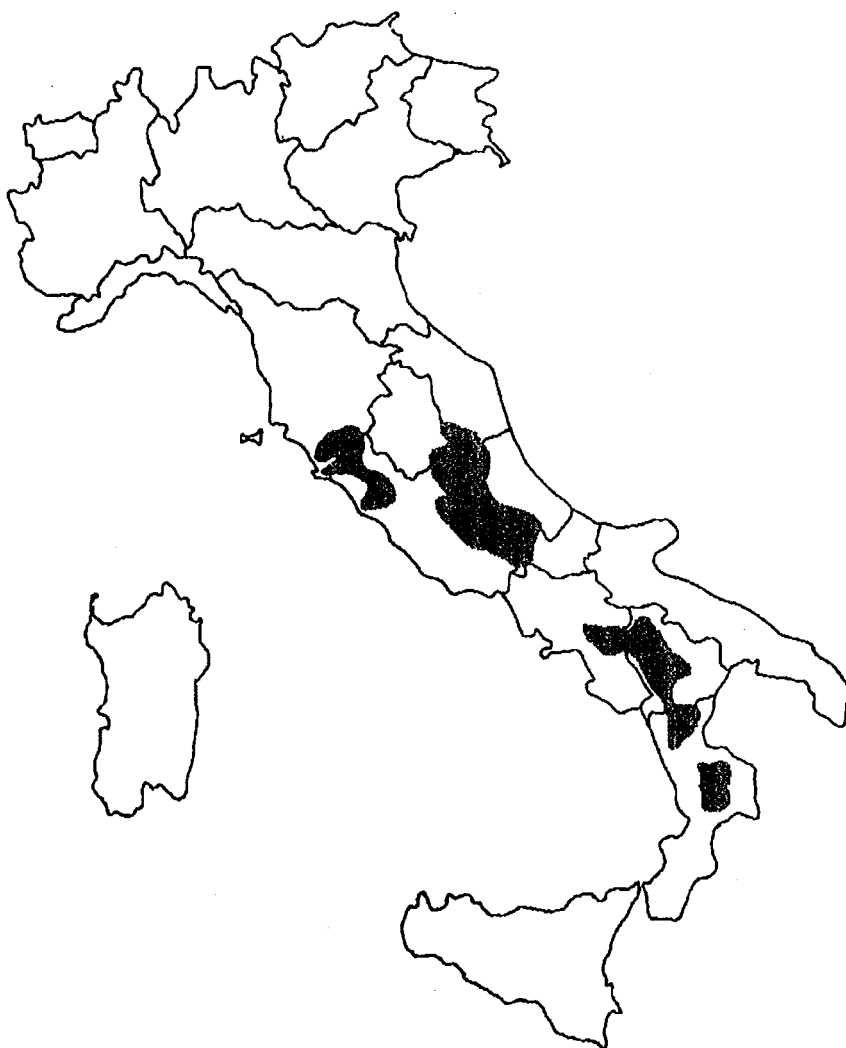


Figura 34: Area di distribuzione del lupo (1982). Sono evidenti i quattro maggiori "sottoareali" in cui era divisa la popolazione italiana (secondo Boitani e Fabbri, 1983a).

biologica di questa specie, la sua abilità nell'evitare le insidie dell'uomo, le misure di tutela messe in atto nell'ultimo ventennio (il lupo è stato riconosciuto specie totalmente protetta nel 1976) e le campagne di sensibilizzazione pubblica (Figura 35).

Oggi l'areale del lupo si estende con qualche probabile soluzione di continuità dalla Sila calabra a tutta la penisola fino agli Appennini liguri, dai quali il predatore si è spinto oltre confine, in Francia. È proprio di questi ultimi tempi la notizia di una sua ricomparsa nel Parco francese del Mercantour (94). Anche la consistenza numerica sembra notevolmente aumentata. Le ultime stime riportano un totale di 300-400 lupi su una superficie di circa 17000 km² (Figura 36) (17, 22). Dai dati elaborati in base al numero di carcasse pervenute all'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo (circa 100 esemplari in quattro anni) (Figure 37 e 38) è da presumere che la dimensione della popolazione, almeno in Italia centrale, sia ragionevolmente superiore (Fico, com. pers.).

In Italia i programmi per la conservazione del lupo hanno preso il via circa una ventina di anni fa. Da allora, è stata intrapresa una serie di studi



Foto: R. FICO

Figura 35: Lupi in cattività nel recinto di Civitella Alfedena. Parco Nazionale d'Abruzzo.



Figura 36: Area di distribuzione del lupo in Italia (1992) (secondo Boitani e Ciucci, 1993).

volti a comprendere più a fondo questa specie che per molti aspetti è ancora poco conosciuta sotto il profilo biologico, comportamentale e tanto meno genetico. Relativamente a quest'ultimo aspetto, ci si attendeva che una dinamica demografica così articolata come quella osservata per il lupo negli ultimi 300 anni avesse influenzato pesantemente l'asset-



Foto: R. FICO

Figura 37: Carcassa di lupo, morto in seguito ad investimento.



Foto: G. ROMEO

Figura 38: Necropsia di un lupo, effettuata nell'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo.

to genetico della popolazione attuale. Una delle minacce più serie paventate da alcuni studiosi era costituita dalla possibilità che la variabilità genetica avesse subito una sensibile riduzione, come conseguenza del passaggio attraverso i colli di bottiglia avvenuti nel corso della sua storia passata e recente (12, 14).

La condizione di insularizzazione perpetuata per circa un centinaio di anni faceva temere che il lupo fosse non solo depauperato dal punto di vista genetico, ma che presentasse inoltre un alto tasso di *inbreeding*, in relazione anche alla struttura sociale tipica della specie, costituita fondamentalmente da unità riproduttive semisolate (15). Un'altra possibile quanto temibile eventualità era rappresentata dalla perdita degli alleli a bassa frequenza. Come già sottolineato nei capitoli precedenti, la mancanza di diversità allelica è in grado di limitare sensibilmente le potenzialità evolutive e la sopravvivenza a lungo termine di una popolazione. Il quadro tragico emerso dalle previsioni teoriche ha spinto i ricercatori a sviluppare dei piani di recupero e di conservazione che comprendessero anche la gestione genetica della popolazione.

Oltre agli interventi sull'habitat (incremento delle aree protette, reintroduzione delle prede naturali, formazione di corridoi di passaggio per facilitare la migrazione naturale) si è prospettata a tal fine anche la costituzione di un nucleo di lupi in cattività (Figura 39). In base alle direttive scaturite dall'applicazione della *Population Viability Analysis* alla popolazione italiana di lupo (si veda pag. 32) è stato sviluppato un programma di riproduzione in cattività che prevede la gestione genetica di qualche decina di esemplari da prelevare in natura. Secondo questo programma, la conservazione in cattività è in grado di assicurare la sopravvivenza della specie per un periodo di almeno 100 anni (22). Gli animali da far riprodurre, accuratamente selezionati a monte, dovranno possedere i requisiti necessari per essere dei fondatori ideali. È necessario che la scelta ricada su individui non imparentati, dotati di un alto valore riproduttivo, geneticamente rappresentativi della variabilità presente nella popolazione d'origine.

Recentemente, nell'Istituto Zooprofilattico Sperimentale "G. Caporale" di Teramo sono state effettuate alcune analisi biochimiche che hanno messo in luce l'effettivo assetto genetico della popolazione attuale. Abbastanza inaspettatamente, le indagini di laboratorio hanno dimostrato che nonostante tutto il lupo italiano (o almeno la popolazione dell'Italia centrale, da cui proveniva la maggior parte dei campioni esaminati) ha mantenuto i livelli di variabilità genetica propri di una popolazione anco-



Figura 39: Cuccioli di lupo.

ra perfettamente vitale. I risultati hanno evidenziato che i parametri di variabilità sono comparabili con quelli riportati per altre popolazioni naturali di lupo del Canada e degli Stati Uniti (34, 40, 77, 140, 182) (Tabela 11). Inoltre, il grado di variabilità genetica del lupo è risultato sensibilmente superiore rispetto a quello del cane domestico (99).

La distribuzione dei genotipi omozigoti ed eterozigoti si è mostrata in perfetto accordo con le frequenze attese per una popolazione a regime d'accoppiamento casuale, e non ha quindi evidenziato livelli significativi di *inbreeding*. Questi risultati, tanto inaspettati quanto incoraggianti, dimostrano che dal punto di vista genetico la popolazione italiana di lupo possiede delle risorse superiori rispetto al quadro prospettato in base alle vicende demografiche e alle previsioni teoriche.

Ma il timore di una mancata costante ripresa demografica, atta a prevenire l'impovertimento genetico, non rappresenta l'unica preoccupazione per la sopravvivenza del predatore. È noto che molte specie di canidi possono incrociarsi e dare prole fertile (45, 93, 181). Alcuni ricercatori sono convinti che l'incrocio col cane domestico costituisca una delle maggiori minacce per il lupo inteso come entità genetica (10, 11, 12, 14, 15, 22).

Tabella 11: Variabilità genetica in alcune popolazioni di lupo.

Dimensione del campione	N	P (%)	$\bar{H}_o$	$\bar{H}_e$	Rif. bibl.
188 (Canada)	37	13.5	0.030	0.030	(77)
12 (Zoo)	53	11.3	0.028	0.038	(34)
33 (Minnesota)	25	20.0	0.061	0.087	(182)
7 (Isle Royal)	25	8.0	0.040	0.039	(182)
32 (Italia)	40	10.0	0.028	0.029	(140)
46 (Italia)	41	14.6	0.036	0.037	(99)

N = numero di *loci* genetici analizzati, P = proporzione di *loci* polimorfi, $\bar{H}_o$ = eterozigosi media osservata, $\bar{H}_e$ = eterozigosi media attesa.

Secondo questi Autori, nel corso degli ultimi decenni, quando la consistenza numerica del lupo aveva raggiunto il suo minimo storico, l'incrocio con cani vaganti o rinselvaticiti, presenti in alto numero almeno in certe regioni del Centro e del Sud d'Italia (13), avrebbe da una parte aiutato la specie ad evitare una situazione protratta di stallo demografico, dall'altra ne avrebbe però minacciato seriamente l'integrità genetica di specie. Poiché il riconoscimento degli ibridi può risultare assai difficoltoso dall'osservazione diretta dei fenotipi, le conclusioni sulla supposta allarmante entità del fenomeno sono attualmente non ancora dimostrate (Figura 40).

I risultati prodotti dall'analisi elettroforetica di campioni di lupo e di cane hanno evidenziato che l'entità delle differenze delle frequenze alleliche osservate nei due canidi sono tali da non suggerire la presenza di un sostanziale flusso genico tra le due forme (99). Nemmeno da un'indagine effettuata sui frammenti di restrizione del DNA mitocondriale sono state trovate tracce di introgressione col cane (140). Considerando che il DNA mitocondriale viene ereditato in senso matrilineare, quest'ultimo tipo di analisi può escludere che siano avvenuti incroci tra femmine di cane con maschi di lupo, ma non viceversa. Il contributo genetico dei maschi di cane potrebbe essere provato solo con l'analisi dei geni nucleari, attraverso i profili elettroforetici di sequenze altamente variabili. Queste tecniche permetteranno non solo di escludere o accertare episodi di introgressione, ma anche di quantificare l'entità del fenomeno. Tali dati non sono però ancora disponibili.

Le conclusioni da trarre relativamente al panorama appena esposto suggeriscono che il *pool* genico della popolazione italiana di lupo dell'Appennino centrale è in possesso di una potenzialità tale da permettere agevolmente la sopravvivenza a lungo termine. Tale eventualità



Foto: R. FICO

Figura 40: Incrocio tra una femmina di lupo e un cane. A differenza di questo caso, in cui il fenotipo nero permette una sicura distinzione dell'ibrido dalla specie parentale selvatica, spesso il riconoscimento degli esemplari puri da quelli ibridi può risultare difficoltoso.

sarebbe fortemente favorita se venisse assicurata la possibilità di abbandonare la condizione di isolamento dalle altre popolazioni europee. Sempre che non intervengano fattori di natura imprevedibile.

Le informazioni relative all'assetto genetico e alle attuali tendenze demografiche possono offrire un valido contributo allo sviluppo di piani tesi a rendere più efficaci le azioni di conservazione. Come base per la gestione della popolazione di lupo in Italia, si suggeriscono i punti di seguito riportati:

1. La conservazione di aree adatte alla presenza del lupo e la limitazione di un'ulteriore frammentazione dell'habitat (compatibilmente con la coesistenza con l'uomo) è certamente una delle migliori strategie di conservazione. L'esistenza di zone boscate contigue permetterebbe al lupo di colonizzare più facilmente nuovi territori. Corridoi naturali o artificiali tra aree di potenziale presenza agevolerebbero inoltre la dispersione dei giovani, permettendo un aumento nel numero dei branchi di nuova formazione.
2. Al fine di limitare le uccisioni illegali nelle regioni dell'Italia centrale, dove gli attacchi del predatore al bestiame sono più numerosi (31), si

rende necessaria una migliore efficienza da parte delle amministrazioni locali nel verificare i danni causati dal lupo e nel risarcire gli allevatori (32) (Figura 41). In particolare per le regioni Toscana e Abruzzo la coesistenza tra lupo e animali domestici sta diventando un serio problema a causa del recente incremento numerico del predatore e del conseguente aumento della pressione sul bestiame (33). Ciò non fa escludere in un futuro non troppo lontano una gestione attiva delle popolazioni locali di lupo.

3. Alla luce dei dati attualmente disponibili si conclude che l'incrocio col cane non sembra aver minacciato pesantemente l'integrità genetica del lupo italiano. I benefici potenziali raggiungibili attraverso l'allevamento in cattività di un gruppo di esemplari geneticamente puri e non imparentati, come suggerito da Ciucci e Boitani (22), verrebbero ridimensionati da tutti i problemi di carattere genetico generalmente associati alle piccole popolazioni (effetto fondatore, deriva genetica). A ciò si aggiungerebbe la difficoltà di prelevare costantemente animali in natura per simulare un flusso genico naturale ed evitare l'*inbreeding*. C'è un ulteriore punto che depone a sfavore dell'allevamento in cattività. Ultimamente sono state effettuate approfondite analisi sulla variabilità del DNA mitocondriale di diverse popolazioni europee di lupo. Gli aplotipi, sebbene caratteristici di ogni popolazione, sono risultati tutti molto simili, differenziandosi per solo uno o due siti di restrizione (183). Secondo Wayne e coll. la fissazione casuale dei genotipi è la conseguenza delle recenti attività umane, responsabili di aver provocato la frammentazione delle popolazioni che una volta erano uniformemente distribuite su tutto il continente. Preservare ogni singolo *pool* genico attraverso la riproduzione in cattività equivarrebbe così ad operare una sorta di selezione artificiale priva di connotazioni adattative e quindi non giustificata neanche su vasta scala.
4. La promozione di una immagine positiva del lupo, per altro già iniziata una ventina di anni fa, ricopre ancora un ruolo di decisiva importanza per un reale cambiamento di attitudine dell'opinione pubblica nei confronti di questa specie. Un'intensa attività di divulgazione attuata attraverso tutti i mezzi di comunicazione costituisce tuttora un valido supporto ai piani di conservazione del lupo in Italia.

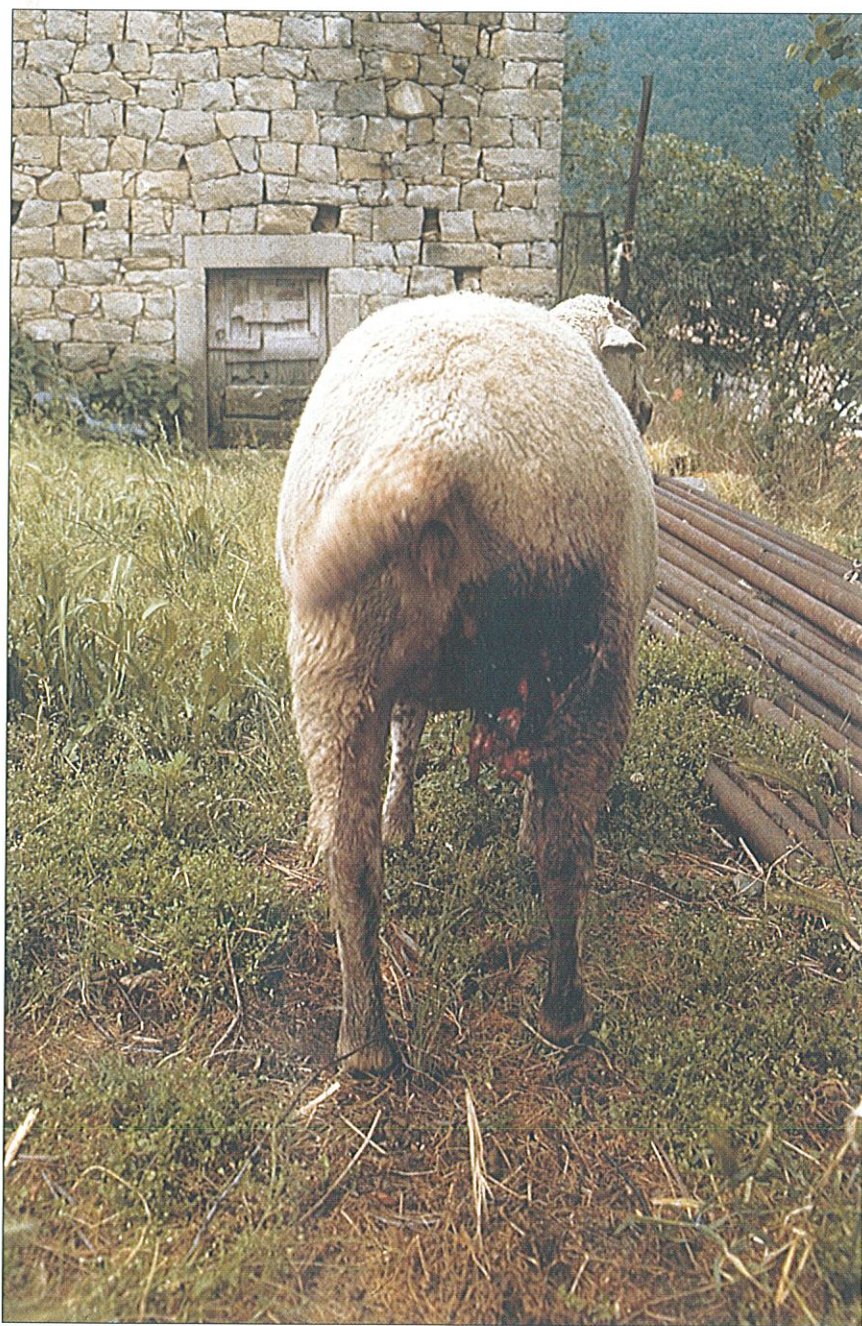


Foto: R. FICO

Figura 41: Attacco di lupo ad una pecora. È evidente la lacerazione di una zampa posteriore prodotta dai morsi del predatore.