

LAURA ABBAZZI

GLI INSETTI E LA DOCUMENTAZIONE FOSSILE

Riassunto. Vengono descritte le principali fasi che hanno caratterizzato la storia evolutiva degli insetti nel corso del tempo geologico. L'evoluzione di questo gruppo di artropodi copre un intervallo di tempo di circa 400 milioni di anni, dall'inizio del Devoniano. Nelle rocce di questo periodo geologico sono infatti documentati rari resti delle forme più primitive appartenenti al gruppo degli Apterygota. Durante il Paleozoico si assiste all'acquisizione delle principali caratteristiche e degli adattamenti che contraddistinguono il gruppo, come ad esempio il volo, nel Carbonifero, e lo sviluppo olometabolico, o della metamorfosi completa, nel Permiano. Dall'inizio del Mesozoico tutti gli ordini attuali sono documentati nelle associazioni terrestri.

Abstract. *Insects and the fossil record.*

The present contribution describes the main phases of the evolutionary history of Insecta. The most primitive insects – the Apterygota (lacking wings) – date to the Early and Middle Devonian period. During the Paleozoic Era the most profound and highly successful biological adaptations of this group of arthropods arose: e.g. the development of flight during the Carboniferous and the appearance of Holometabola – with complete metamorphosis – during the Permian.

The most profound event in the insect history was the mass extinction at the Permian-Triassic boundary (Paleozoic-Mesozoic transition), which decimated the so-called "Paleozoic Insect Fauna" and allowed the onset and emergence of the following "Modern Insect Fauna".

Key words: Insetti fossili, Evoluzione, Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico.

Introduzione

Tutti gli ordini attuali di insetti ed il 67% delle famiglie sono note allo stato fossile. Tuttavia, come del resto accade per altri gruppi sistematici, i generi di insetti rappresentati nel record fossile sono soltanto l'1% di quelli moderni. Questo è in parte dovuto al fatto che i resti fossili di questo gruppo di artropodi sono contenuti in depositi di ambiente continentale (es. lacustri), che presentano un'estensione discontinua, sia nel tempo che nello spazio.

Nonostante queste limitazioni, esiste un'estesa letteratura prodotta durante tutto il 20° secolo, a partire dalla prima vera sintesi sulla sistematica e sull'evoluzione degli insetti ad opera di Handlirsch, il quale pubblicò tra il 1906 e il 1908 "*Die fossilen Insekten und die Phylogenie*" (cfr. GRIMALDI, 2001).

La storia degli insetti può essere descritta e sintetizzata attraverso cinque fasi (Fig. 1): **1** *Siluriano-Devoniano*: colonizzazione dei primitivi ecosistemi terrestri. Gli insetti furono infatti tra i primi animali ad occupare gli ambienti terrestri nel Paleozoico inferiore; **2** *fine del Carbonifero e inizio del Permiano*: radiazione evolutiva e comparsa dei principali gruppi che costituiscono la cosiddetta "Fauna Paleozoica"; **3** *fine del Permiano*: circa 250 milioni di anni fa si verificò un'importante estinzione di massa che portò alla scomparsa

di gran parte dei gruppi presenti durante il Paleozoico; **4** *Triassico*: con l'inizio dell'era Mesozoica si assiste alla diffusione della fauna moderna; **5** *dal Triassico in poi*: durante il Mesozoico e Cenozoico si ebbe l'espansione degli insetti negli ecosistemi terrestri e delle acque dolci, l'evoluzione del parassitismo e la colonizzazione delle Spermatofite da parte dei fitofagi, processo che è il culminato nel Cretaceo con la diffusione delle angiosperme.

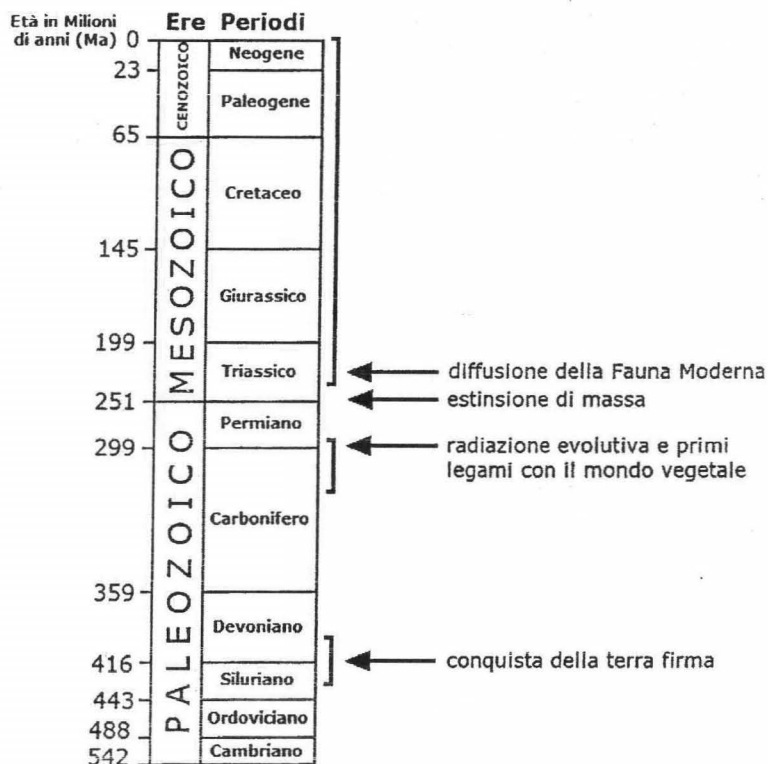


Fig. 1. Principali fasi dell'evoluzione degli insetti nel corso del tempo geologico.

Uno dei fattori che ha determinato il successo evolutivo degli insetti è certamente attribuibile alla nascita di complessi rapporti con altri gruppi di organismi, in particolare le piante vascolari. La co-evoluzione insetti-piante, infatti, è da sempre ritenuta la spinta principale che avrebbe portato alla radiazione e alla diversificazione di questi due gruppi di organismi (BECERRA, 2003).

Origine e principali fasi nella storia evolutiva degli insetti

Gli insetti possiedono un record fossile lungo circa 400 milioni di anni, a partire dal periodo geologico Devoniano (GRIMALDI, 2001; LABANDEIRA & EBLE, in press).

Lo studio degli insetti arcaici (es. Thysanura) privi di ali (Apterygota) diffusi attualmente, ha portato gli studiosi a ritenere che gli insetti, o meglio gli esapodi, si siano evoluti da creature simili agli Anellida. Secondo questa ipotesi, il supposto antenato possedeva un corpo segmentato con un paio di appendici per ogni segmento e con aspetto simile a quello degli Onychophora. Si pensa che la fusione dei primi cinque segmenti abbia dato origine alla testa, quella dei successivi tre al torace e quella dei rimanenti all'addome (Fig. 2). Le appendici originarie scomparvero o si modificarono per dare origine a nuove strutture come le antenne e l'apparato boccale. La teoria della fusione dei segmenti è supportata dal fatto che negli insetti il torace ha sei zampe mentre la testa ed il torace presentano rispettivamente 5 e 3 ganglia.

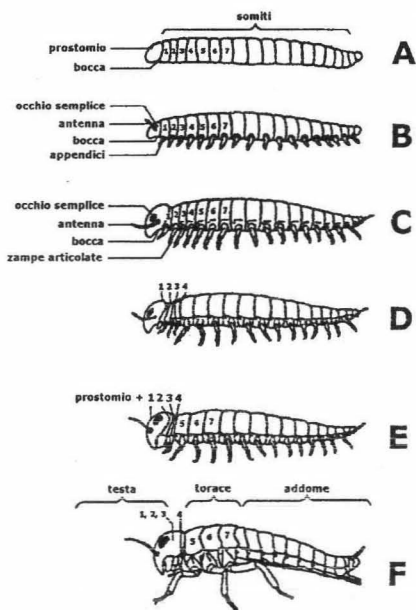


Fig. 2. Teoria della fusione dei segmenti. L'antenato anellide (A) sviluppa zampe ad ogni segmento, si origina così una forma simile agli Onychophora (B). Successivamente la fusione dei segmenti porta allo sviluppo di testa, torace e addome (C-E), contemporaneamente le zampe scompaiono o si modificano dando luogo ad altre strutture, come le antenne e le parti dell'apparato boccale (F).

Durante i primi milioni di anni di storia evolutiva degli insetti, nel Devoniano inferiore e medio, la documentazione fossile è estremamente frammentaria e caratterizzata dalla presenza di soli due ordini di apterigoti, rinvenuti in località dell'Eurasia e dell'America (LABANDEIRA et al., 1988). Queste località contengono resti di alghe, briofite, primitive piante vascolari ed artropodi come miriapodi, aracnidi, collemboli e insetti archeognati (ENGEL & GRIMALDI, 2004).

Rhyniella praecursor, attribuita alla classe Collembola, rappresenta la specie di esapode più antica, i cui resti fossili si trovano all'interno di depositi silicei di età compresa tra 396 e 407 Ma, in Scozia. Dalle stesse rocce proviene inoltre la specie *Rhyniognatha hirsti* che, a lungo ignorata perché ritenuta un taxon indeterminato, si è invece dimostrata particolarmente interessante per chiarire le prime fasi dell'evoluzione degli insetti. Le mandibole di questa specie sono infatti particolarmente evolute in quanto caratterizzate da un'articolazione doppia (dicondilica), struttura che è presente in tutti gli ordini di Pterygota (ENGEL & GRIMALDI, 2004). Questa scoperta permette di collocare l'origine degli insetti in senso stretto (Ectognatha), in una fase più antica di quanto prima ritenuto (Siluriano?).

La qualità e quantità di informazioni relative alla diversificazione degli insetti, aumentano improvvisamente al limite tra Carbonifero inferiore e Carbonifero medio. Da allora il record fossile di questo gruppo di artropodi ha continuato indisturbato fino ai tempi recenti, segnato solamente da una riduzione della diversità tra il tardo Carbonifero ed il Permiano inferiore e dall'estinzione di fine Permiano. Questa estinzione fu l'evento più importante nell'evoluzione degli insetti, che ha influenzato la loro storia successiva, separando la fauna Paleozoica da quella Moderna e provocando l'estinzione dei gruppi Paleozoici più tipici come i Paleodictyoptera ed i Protodonata. I Paleodictyoptera (Fig. 3) sono generalmente considerati i più antichi insetti alati (Pterygota), caratterizzati dalla presenza di ali anteriori (*paranota*) articolate al primo segmento toracico. I Protodonata erano insetti predatori dalle dimensioni gigantesche, con apertura alare compresa tra 12-75 cm, simili nell'aspetto alle attuali libellule (es. il genere *Meganeura*).

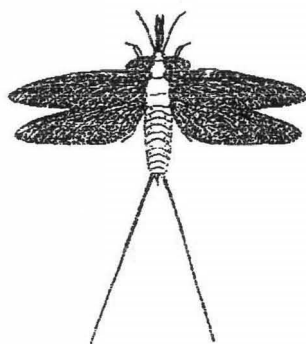


Fig. 3. *Stenodictya lobata* Brongniart, del Carbonifero superiore della località Commentry (Allier, Francia). Apertura alare 10 cm.

Uno dei più importanti giacimenti con insetti paleozoici è Mazon Creek, in Nord America (Illinois). Nei depositi di questa località sono state riconosciute quasi 200 specie di insetti appartenenti alle forme sopra citate, alcune delle quali caratterizzate da dimensioni gigantesche in confronto con quelle degli insetti moderni. L'associazione di insetti di Mazon Creek formava una catena trofica relativamente complessa comprendente detritivori, insettivori ed anche erbivori, quest'ultimi documentati dalle numerose tracce lasciate sui resti di Pteridosperme.

Alla fine del Carbonifero e l'inizio del Permiano compaiono gruppi meno legati agli ambienti umidi e con corpi più piccoli, alcuni dei quali rappresentano gli antenati della successiva "Fauna a Insetti Moderna", come ad esempio i più antichi insetti a metamorfosi completa (Holometabola, cf. TRUMAN & RIDDIFORD, 1999). L'evoluzione dello sviluppo ometabolico porta alla specializzazione dei vari stadi ontogenitici e si aggiunge a quello emimetabolico, o a metamorfosi incompleta, attraverso il quale la crescita ontogenetica avviene per mute successive.

L'evento più profondo che influenzò il corso della vita sia in ambiente terrestre che marino, fu l'estinzione alla fine del Permiano, che portò ad esempio alla scomparsa di circa il 90-96% delle specie di invertebrati di ambiente marino (cf. ERWIN, 1990).

Tra le cause di questa estinzione ci fu probabilmente un importante cambiamento climatico, un raffreddamento, che in ambiente terrestre provocò una generalizzata diminuzione della copertura vegetale ed il passaggio dalla Flora "Paleofita", dominata da licopodi arborei, stenofite e felci pteridosperme, ad una flora "Mesofita" con conifere, ginkofite, cicadofite e nuovi gruppi di felci e pteridosperme. E' molto probabile che la forte diminuzione della Fauna di insetti paleozoici sia stata determinata dalla transizione da flora Paleofita a flora Mesofita (cf. LABANDEIRA & EBLE, in press).

Dopo l'evento di fine Permiano è evidente nei depositi del Triassico medio e tardo un marcato aumento globale a livello del numero di famiglie, aumento che è essenzialmente dovuto alla comparsa di forme adattate agli ambienti di acque dolci: Diptera Nematocera, Heteroptera e altri gruppi i cui stadi ontogenetici, come ad esempio quelli larvali, giocano un ruolo fondamentale nelle catene alimentari degli ecosistemi acquatici.

Dal Giurassico si assiste ad un costante aumento dei cladi più derivati all'interno degli Emitteri, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera. Questo incremento della diversità è attribuito all'occupazione di nuovi spazi ecologici come ad esempio la colonizzazione di un ampio spettro di piante, da parte di endofiti e esofiti e lo sviluppo del parassitismo. In questa fase probabilmente avviene anche la diffusione dei primi Lepidoptera, che testimonia la comparsa del rapporto simbiotico tra piante e insetti impollinatori. Con l'inizio del Cretaceo si ha la radiazione dei Blattodea, la comparsa di Mastoidea, Isoptera e la diffusione di forme a comportamento sociale come formiche e termiti.

Dal Cenozoico in poi tutti i gruppi di insetti sono ormai ben stabiliti. In figura 4 sono riportate le distribuzioni stratigrafiche dei principali ordini.

Certamente i più spettacolari rinvenimenti di insetti fossili sono quelli conservati nell'ambra, cioè la resina fossile, di cui esempi classici si hanno nei depositi di età oligocenica, lungo le coste del Mar Baltico e del Mare del Nord (LANGENHEIM, 1969). Questo tipo di fossilizzazione conserva i volumi degli organismi e consente quindi una loro visione tridimensionale.

Bibliografia

- BECERRA J. X., 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *PNAS*, 100(22): 12804-12807.
- ENGEL M. S. & GRIMALDI D. A., 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427:627-630.
- ERWIN D. H., 1990. End-Permian. In: *Palaeobiology. A Synthesis*. Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds), Blackwell Scientific publications. University Press, Cambridge: 187-193.
- GRIMALDI D. A., 2001. Insect evolutionary History from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, 75(6):1152-1160.
- LABANDEIRA C. C., BEALL B. S. & HUEBER F. M., 1988. Early insect diversification: evidence from a Lower Devonian bristketail from Québec. *Science*, 242:913-916.
- LABANDEIRA C. C., EBLE G. J., in press. The fossil record of insect diversity and disparity. In: *Gondwana Alive: Biodiversity and the Evolving Biosphere*, J. Anderson, F. Thackeray, B. Van Wyk and M. de Wit (eds). Witwatersrand University Press. Consultabile in rete all'indirizzo www.santafe.edu/research/publications/workingpapers/00-08-044.pdf.
- LANGENHEIM J. H., 1969. Amber: A botanical Inquiry. *Science*, 163:1157-1169.
- TRUMAN J. W. & RIDDIFORD L. M., 1999. The origins of insect metamorphosis. *Nature*, 401:447-452.

Indirizzo dell'autore: Laura Abbazzi, Museo di Storia Naturale dell'Università di Firenze, Sezione di Geologia & Paleontologica e Dipartimento di Scienze della Terra, Via G. La Pira 4, I-50124 Firenze; Associazione Culturale Tethys, Firenze.
e-mail labbazzi@geo.unifi.it