

4. FOSSILI ED EVOLUZIONE

4.1 — INTRODUZIONE

L'attuale visione evoluzionistica dell'universo fisico e della Terra è andata progressivamente maturando dal 500 in poi, attraverso un progressivo superamento dei dogmi della concezione fissista e la contemporanea formazione del pensiero scientifico moderno. Tuttavia, né la rivoluzione copernicana e le sue conseguenze, né la sintesi di Newton, almeno apparentemente, scalfirono il caposaldo della dottrina fissista, che enunciava la fede in un universo senza storia, frutto di un'unica creazione divina. La stessa evidenza dell'evoluzione della superficie terrestre, la consapevolezza che l'età della Terra era molto più antica rispetto a quanto suggerito dalla interpretazione letterale della Bibbia (§ 1.2.7), addirittura la scoperta dei fossili e del fenomeno delle estinzioni nonché la teoria evolutiva di Jean Baptiste Lamarck (1802) non portarono ad alcun risultato diretto in questo senso. L'obiettivo di svincolare completamente la scienza dal dogma dell'intervento divino venne raggiunto da una vera e propria rivoluzione nel campo delle scienze biologiche, ultima in ordine cronologico, che completò la visione moderna della scienza. La teoria evolutiva di Charles Darwin (1859) ebbe un effetto sconvolgente perché affermò, in modo razionale e con prove convincenti, che tutte le forme di vita oggi esistenti non sono il prodotto diretto della creazione divina, ma derivano per evoluzione da forme viventi più antiche, a loro volta derivate da forme progenitrici ancora più antiche.

La teoria evolutiva di Jean Baptiste de Lamarck e le precedenti o le successive ipotesi evolutive (ad esempio quelle di Erasmo Darwin, 1794, e di Robert Chambers, 1844) non rientrano direttamente in questa rivoluzione e non possono esserne ritenute anticipatrici, in quanto i loro autori non erano stati in grado di documentarle, e inoltre erano permeate di aspetti metafisici, come ad esempio la predestinazione verso una meta ben stabilita. È chiaro che la teoria evolutiva di C. Darwin, ed in particolare la documentazione su cui si fondava, fu resa possibile dal grande progresso degli studi sistematici e dal substrato culturale del suo tempo. La stessa opera di Charles Lyell (1830-33), che riconosceva il fenomeno delle estinzioni e delle comparse di nuovi taxa attraverso la documentazione fossile, era quanto mai vicina all'enunciazione di una teoria della progressione della vita. Tuttavia, Lyell non osò mai formulare tale ipotesi e solo nel 1868, dopo molte indecisioni e quasi 10 anni dopo la pubblicazione dell'«Origine delle specie» di C. Darwin, prese posizione in favore dell'ipotesi evolutiva.

L'opera di Darwin non solo è alla base della biologia moderna e ne costituisce il principio unificante, ma rappresentò l'atto finale della rivoluzione culturale che portò a riconoscere che scienza e religione operano in campi diversi e completamente indipendenti. Forse mai, nella storia della scienza, l'opera di un solo uomo ebbe un effetto tanto importante sia nel pensiero scientifico che nell'atteggiamento culturale e filosofico dell'umanità.

La teoria darwiniana permetteva di interpretare in modo coerente tutti gli aspetti della vita: dalla distribuzione degli organismi alla embriologia. Mancava ancora,

però, una prova oggettiva della realtà storica dell'evoluzione: la testimonianza «diretta» dei fossili. Nella prima metà dell'Ottocento la documentazione paleontologica era ancora molto scarsa e proprio per questo motivo essa occupa un ruolo secondario nell'«Origine della specie» di C. Darwin. Le successive scoperte paleontologiche, nell'arco di pochi decenni, fornirono una documentazione coerente, mai contraddittoria, che permetteva di mettere a punto un quadro della storia della vita concorde con la teoria evolutiva.

Ne consegue che l'evoluzionismo, ormai da molto tempo, non è più una teoria da contrapporre al fissismo, ma è da considerarsi un fatto accertato. Rimane invece ancora aperto il dibattito sulle teorie che tentano di spiegare il processo evolutivo. La disputa attuale, per quanto sia molto accesa, appare molto più «canalizzata» che nel passato, quando le conoscenze più limitate, sia in genetica sia in paleontologia, giustificavano un più ampio spettro di ipotesi che spaziava dal finalismo al neolamarckismo. Il grande «segreto» dell'evoluzione è custodito nel materiale genetico; il ruolo della paleontologia nell'elaborazione delle teorie evolutive è però ancora fondamentale. La paleontologia è infatti l'unica scienza biologica che possa documentare l'andamento, la storia del processo evolutivo ed analizzare, quindi, fenomeni quali ad esempio le estinzioni, le radiazioni adattative, le tendenze evolutive, ecc.

4.2 — ADATTAMENTO E DIVERSITÀ

Uno degli aspetti più generali e appariscenti della vita è la grande varietà delle sue forme. Ogni forma diversa è il risultato di un particolare adattamento ad un determinato ambiente. Per *adattamento* si intende la coesistenza di caratteristiche morfologiche, fisiologiche ed etologiche che rendono un organismo idoneo alla vita in un certo ambiente.

L'adattamento è un aspetto costante di tutti gli organismi. Alcune piante, ad esempio, hanno sviluppato particolari adattamenti per attirare gli insetti e farvi aderire i grani di polline. Certi insetti, come ad esempio alcune specie del genere *Phyllium*, sono in grado di mimetizzarsi imitando una foglia, mentre altri, appartenenti al genere *Diapheromera*, assumono la forma ed il colore dei ramoscelli secchi. La dentatura di un gatto o di altri felini presenta canini appuntiti e più sviluppati per uccidere la preda, mentre alcuni denti (l'ultimo premolare inferiore e l'ultimo molare inferiore) sono trasformati in vere e proprie lame per «tagliare» la carne. Il cavallo, invece, tipico erbivoro di prateria che si nutre di graminacee, presenta una dentatura con denti anteriori funzionali per strappare l'erba e molari per triturlarla, caratterizzati da una superficie masticatoria percorsa da creste poco rilevate e da corone molto alte (fig. 4.42). I progenitori del cavallo, d'altra parte, adattati alla vita forestale e quindi fogliivori, presentavano molari completamente diversi, con superficie masticatoria a radi tubercoli. L'adattamento non riguarda, ovviamente, solo singoli caratteri, ma coinvolge tutta la morfologia e la fisiologia dell'organismo; è sufficiente pensare ad un uccello o a un delfino e alla loro struttura mirabilmente adattata alla vita nell'aria e nell'acqua.

Il concetto di adattamento è inscindibile dalla nozione di *diversità degli organismi*. Tutti i mammiferi possiedono denti costituiti di smalto e dentina, con radici nelle ossa delle mascelle. La funzione e la forma di questi denti, in particolare dei molari, nei diversi taxa sono molto diverse ed esprimono diversi adattamenti ambientali, ottenuti partendo da un piano strutturale comune.

Adattamento e diversità costituiscono il punto nodale e unificatore della biologia e rappresentano il punto di partenza di qualsiasi teoria evolutiva: «Come si sono potuti sviluppare e perfezionare tutti i finissimi adattamenti di una parte dell'organismo rispetto ad un'altra ed alle condizioni di vita di un organismo rispetto ad un altro organismo?» (Darwin, 1859).

FINESTRA 4.1 – PROVE NEONTOLOGICHE DELL'EVOLUZIONE: ELOGIO DELL'IMPERFEZIONE

La diversità e l'adattamento degli organismi sono una conseguenza del fenomeno evolutivo, ma paradossalmente non ne costituiscono una prova, in quanto potrebbero essere spiegati anche con una teoria fissista. A prescindere dalle prove paleontologiche, che possono essere considerate inconfutabili, esiste una serie di prove neontologiche classiche, già evidenziate da Darwin, che privilegiano l'ipotesi evolutiva come l'unica razionale possibile.

Il modello fissista prevede che gli organismi siano perfetti fin dalla creazione e quindi non abbiano storia; nel modello evoluzionista tutti gli organismi derivano da quelli del passato attraverso una lunghissima storia evolutiva. Esistono nella organizzazione strutturale, nella distribuzione degli animali e delle piante delle «imperfezioni» e delle situazioni inspiegabili per una dottrina creazionista, ma ben interpretabili con la teoria evolutiva. Sono infatti proprio le imperfezioni e la distribuzione apparentemente anomala degli organismi che documentano l'esistenza di una loro storia.

Una prova classica a favore dell'evoluzione è data dagli organi rudimentali e non più funzionali che si osservano in alcuni animali. Nei cetacei e in alcuni serpenti (boidi), ad esempio, sono ancora presenti le ossa pelviche ed i femori, anche se ridotti a rudimenti, e nei cavalli sono presenti abbozzi delle dita laterali (fig. 4.1). Questi organi «imperfetti» non sono spiegabili con l'ipotesi della creazione. L'unica interpretazione razionale possibile suggerisce che sia la balena, sia i serpenti derivino da progenitori con quattro arti e che gli antenati dell'attuale cavallo monodattilo abbiano avuto una zampa con tre dita funzionali.

Un altro fenomeno inspiegabile con la dottrina creazionista è la presenza temporanea durante lo sviluppo dell'embrione (*ontogenesi*, Finestra 4.7) di strutture rudimentali che vengono poi perse o trasformate in altri organi. Lo sviluppo dell'embrione, dunque, potrebbe riflettere, almeno in parte, la storia evolutiva dell'organismo.

Se si studia la zampa anteriore di un cavallo, l'ala di un uccello ed il braccio di un uomo, si arriva alla conclusione che esse sono costituite dalle stesse ossa, anche se queste hanno nei tre taxa funzioni e quindi forme diverse. L'ipotesi più ovvia è che queste ossa siano omologhe (§ 3.8), cioè ereditate da un progenitore comune e si siano poi modificate successivamente, attraverso un processo di adattamento a condizioni ambientali diverse. Non sarebbe razionale immaginare che nell'atto creativo sia stata ripetutamente utilizzata la stessa struttura, soggetta a limitazioni e non sempre la più funzionale, modificata per le diverse esigenze ambientali.

Se si osserva poi la distribuzione geografica degli animali e delle piante, si nota che ogni continente e ogni oceano presentano una fauna ed una flora tipica e in certi casi esclusiva (Cap. 9). La distribuzione biogeografica è razionalmente spiegata solo con la storia evolutiva degli organismi, legata inscindibilmente all'evoluzione paleogeografica e non trova una risposta adeguata nella dottrina fissista.

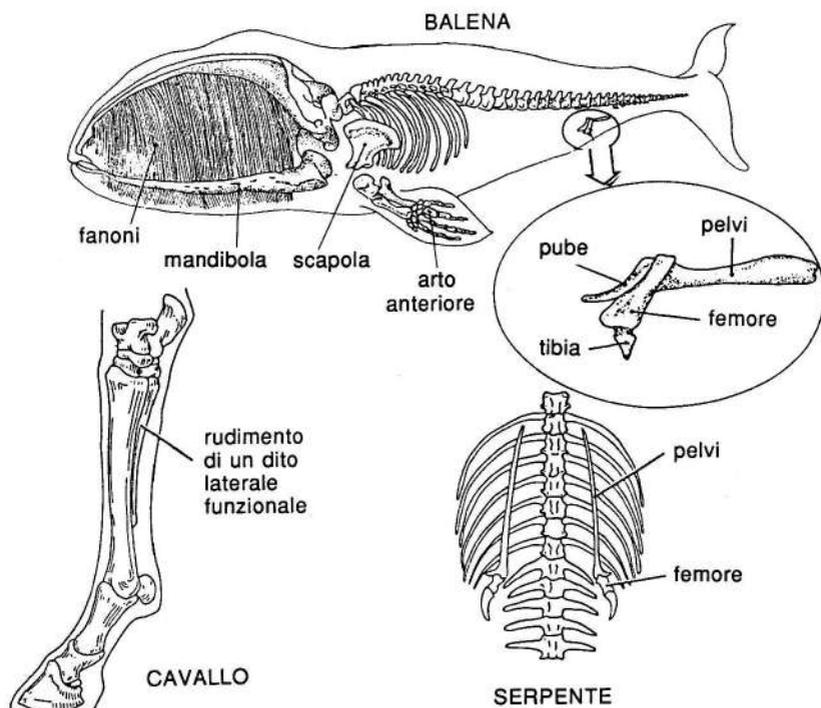


Fig. 4.1 – Le ossa pelviche e i femori rudimentali di alcuni serpenti e delle balene sono interpretabili razionalmente solo assumendo che balene e serpenti derivino da antenati con quattro arti. Analogamente, la presenza dei rudimenti delle dita laterali nell'arto del cavallo suggerisce di ricercare la sua origine in progenitori con arti dotati di tre dita.

La fauna autoctona a mammiferi dell'Australia (§ 9.9.6), ad esempio, è costituita prevalentemente da marsupiali (il termine deriva da marsupio, cioè la tasca esterna ventrale in cui si completa lo sviluppo dell'embrione), mentre gli altri continenti sono caratterizzati quasi esclusivamente dai mammiferi placentati (il termine deriva da placenta, cioè l'organo fittamente vascolarizzato che nell'utero collega il sistema circolatorio della madre con il feto). Tra le possibili interpretazioni razionali, evitando di ricorrere a bizzarrie nella creazione, si può ipotizzare che gli attuali marsupiali discendano da antichi progenitori, migrati in tale continente quando questo era ancora collegato con le altre regioni del Gondwana (§ 9.9.6). Tra le varie ipotesi che tentano di spiegare l'assenza dei placentati in Australia, la più immediata prevede che fu il successivo isolamento del continente a impedirne la migrazione (§ 9.9.6). Le analogie morfologiche che si riscontrano tra placentati e marsupiali (fig. 9.33) sono funzionali e derivano da un processo di adattamento a nicchie ecologiche simili.

Con il progresso della genetica sono state acquisite ulteriori prove dell'evoluzione fondate sulla documentazione molecolare (sequenze di DNA [Finestra 4.4] e sequenze proteiche). L'affinità delle sequenze di DNA di specie diverse, ad esempio, concorda in modo soddisfacente con l'affinità tra le stesse specie dedotta dalla documentazione paleontologica. Inoltre, senza entrare in ulteriori dettagli che richiederebbero una più approfondita conoscenza della genetica, si può sottolineare che le nuove conoscenze sulle modificazioni del DNA sono coerenti con le previsioni del modello evolutivistico.

Le esperienze di laboratorio su popolazioni di batteri a elevatissimo ritmo riproduttivo e di moscerini del genere *Drosophila*, che presentano una nuova generazione ogni due settimane, hanno permesso di cogliere il differenziarsi delle popolazioni nel tempo e anche, nel caso di *Drosophila*, la genesi di popolazioni che non erano più interfertili e quindi costituivano specie nuove. Questi esperimenti hanno permesso di concludere che «l'evoluzione» può essere «colta» anche in laboratorio e che i cambiamenti riscontrati sono perfettamente coerenti con il modello evoluzionista.

4.3 – DISCENDENZA CON MODIFICAZIONE

Nonostante siano state formulate tante nuove definizioni, l'espressione di Darwin *discendenza con modificazione* rimane ancora oggi il modo più semplice ed incisivo per definire l'evoluzione. La discendenza con modificazione, cioè il modello secondo cui le specie viventi derivano dall'evoluzione nel tempo di specie ancestrali, costituisce, come si è già osservato, il fondamento della moderna biologia. L'evoluzione si deve considerare oggi un processo reale (o se si vuole l'unico modello possibile) documentato da una imponente, anche se incompleta, testimonianza storica; in tale processo trova una spiegazione esauriente e logica una mole enorme di dati neontologici (biogeografici, anatomici, embriologici e biochimici) altrimenti inspiegabili (Finestra 4.1).

Rimane tuttavia ancora oggetto di dibattito il modo ed i meccanismi attraverso cui si è realizzato il processo evolutivo. Lo stesso Darwin, nella sua opera, distinse chiaramente il dato di fatto dell'evoluzione dalla teoria che propose per interpretarla. Come si è già accennato, alcune teorie classiche, come ad esempio quella di Lamarck e dei neolamarckisti, non sono più accettate perché incompatibili con le attuali conoscenze biologiche. La teoria di Darwin, nonostante sia stata concepita quando ancora non si conoscevano i meccanismi dell'ereditarietà (Finestra 4.3), è ancora al centro del dibattito sull'evoluzione.



4.4 – LA TEORIA EVOLUTIVA DI LAMARCK E I NEOLAMARCKISTI

La prima teoria coerente e completa sull'evoluzione si deve a Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829). Il modello evoluzionistico di Lamarck è stato ispirato soprattutto dalla sua attività di botanico e di paleontologo. Nel classificare le conchiglie fossili, il grande naturalista francese aveva colto la possibilità di ordinarle in modo tale che da quelle ritenute più antiche si potesse, di modificazione in modificazione, risalire a quelle più recenti. Egli dunque intuì il concetto di evoluzione tramite i fossili, anche se non presentò alcuna prova paleontologica del suo modello. La sua posizione fu quindi nettamente diversa da quella di Darwin che invece intuì e documentò il suo modello evolutivo essenzialmente sulla base degli adattamenti, della diversità e della distribuzione geografica degli organismi.

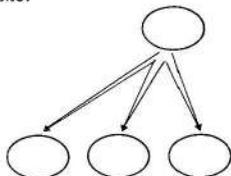
Nella «filosofia naturale» di Lamarck l'intera massa degli organismi non ha soluzione di continuità e all'interno di questo *continuum* esiste un movimento costante; i discendenti di un certo ceppo cambiano nel tempo e quindi si evolvono. Il movimento è ascendente, in quanto esiste la tendenza ad acquisire una maggiore complessità: «... la natura, mentre dà vita con l'aiuto del tempo tanto al regno animale che a

LAMARCKISMO

A. - Un organismo (cerchio) attraverso il meccanismo dell'uso e del non uso di certe sue strutture assume una forma più idonea alle sue esigenze ambientali.



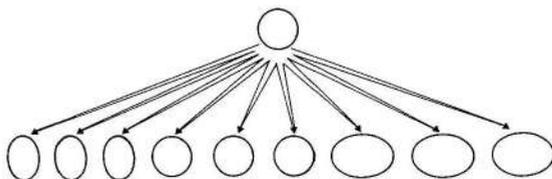
B. - La sua prole eredita il carattere acquisito.



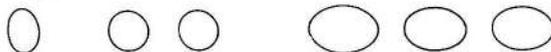
C. - L'ereditarietà dei caratteri acquisiti dai genitori è la condizione indispensabile per l'evoluzione.

DARWINISMO

A. - Da un genitore (cerchio) si origina una prole che presenta un ampio campo di variabilità "casuale" rispetto alle esigenze ambientali. Il numero delle varianti adattative e non adattative si equivalgono.



B. - Le modificazioni acquisite dall'organismo in vita, per effetto dell'uso e del non uso non influiscono in modo determinante sulla prole della quale sopravvive solo quella con caratteri più adattativi. Col tempo la selezione naturale sceglierà la forma ellittica, con asse orizzontale, che diverrà il carattere più frequente della popolazione.



C. - Variabilità e selezione naturale sono i due fattori essenziali dell'evoluzione.

Fig. 4.2 - I due diversi meccanismi evolutivi delle teorie di Lamarck e Darwin (da Luria, Gould & Singer, 1984, con modifiche).

quello vegetale, ha realmente formato in ognuno di questi regni una vera *scala*, in connessione con la crescente complessità di organizzazione di questi esseri viventi...».

Il flusso dell'evoluzione è continuamente alimentato dalla generazione spontanea, dalla materia organica, di organismi molto semplici che iniziano a salire la «grande scala della natura». Seguendo il pensiero lamarckiano gli organismi più semplici sono quindi quelli più recenti, che hanno appena iniziato a salire la scala, mentre quelli che hanno già da tempo iniziato la salita sono più complessi e più antichi; un singolo gruppo di organismi, evolvendosi, passa da un gruppo tassonomico all'altro ma i gruppi tassonomici, almeno quelli gerarchicamente più elevati, rimangono sempre gli stessi. Il flusso di massa di Lamarck è stato paragonato al corso di un fiume: l'acqua scorre ma il fiume non cambia. Come conseguenza Lamarck non ammetteva né l'esistenza di limiti tra le specie che si succedevano nel tempo, né l'esistenza dei fenomeni di scomparsa; ambedue i concetti erano, infatti, in evidente contraddizione con il suo modello di flusso della massa degli organismi senza soluzione di continuità. Come ha osservato Simpson (1960), tutta la materia organica, nella teoria di Lamarck, «verrebbe attualmente a trovarsi in quello che, con terminologia moderna, si chiamerebbe stato dinamico fisso».

A prescindere da questi aspetti filosofici che non hanno lasciato ulteriore traccia nella storia del pensiero evoluzionistico, l'attenzione degli addetti ai lavori si è concentrata su alcuni punti del pensiero lamarckista, qui riassunti in modo molto schematico, che sono passati alla storia come i fondamenti della teoria evolutiva di Lamarck:

- 1) Tutti gli organismi possiedono una tendenza intrinseca al perfezionamento;
- 2) Ogni specie (o ogni gruppo di organismi) fa parte di una linea evolutiva indipendente, che ha avuto origine per generazione spontanea (§ 5.2b);

3) Gli esseri viventi reagiscono al mutare delle condizioni ambientali acquisendo adattamenti appropriati. Tale reazione è condizionata dal posto che ogni gruppo di organismi occupa in quel tempo nella scala della natura, cioè dal loro piano strutturale;

4) L'impiego di un organo porta al suo sviluppo, mentre il non uso determina la sua atrofia fino alla scomparsa (*legge dell'uso e del non uso*);

5) Le modificazioni acquisite dai genitori vengono a far parte del patrimonio ereditario e vengono trasmesse alla prole (*legge dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti*).

I punti 4 e 5 sono stati assunti dai neolamarckisti come base culturale del loro pensiero evolucionistico (fig. 4.2), tralasciando tutto il resto del pensiero lamarckista (Finestra 4.5).

L'ereditarietà dei caratteri acquisiti era allora accettata indiscriminatamente da tutti gli autori, incluso Darwin. Si pensava infatti, e non esisteva una concezione alternativa (se si prescinde dallo studio completamente ignorato di Mendel; Finestra 4.3), che la sede del patrimonio ereditario fosse nel sangue. Il progressivo sviluppo della genetica dall'inizio del '900 e ancor prima, dal 1870 in poi, le ricerche sperimentali e le deduzioni di Francis Galton (1822-1911) e di August Weismann (1834-1914) privarono di credibilità il postulato che le modificazioni adattative, acquisite tramite l'uso ed il non uso degli organi, fossero trasmissibili alla prole.

La teoria della generazione spontanea, per quanto ancora comunemente accettata ai tempi di Lamarck, era però già allora superata. Il biologo inglese Harvey, fin dal Seicento, aveva avanzato l'ipotesi che larve e uova, troppo piccole per essere viste, fossero già presenti nella carne. L'esperimento di Francesco Redi, nello stesso secolo, confermò pienamente l'ipotesi di Harvey. La polemica però non ebbe fine con Redi e proseguì per molto tempo ancora, nonostante le esperienze di Lazzaro Spallanzani nel '700. In definitiva, nel Settecento esistevano già i presupposti per ritenere inconsistente il fenomeno della generazione spontanea.

Il pensiero di Lamarck è molto spesso schematizzato con l'esempio dell' «evoluzione» delle giraffe, soprattutto per evidenziarne le differenze con quello di Darwin. Effettivamente Lamarck riferisce espressamente che l'animale «... abita l'interno dell'Africa e vive in luoghi ove un terreno quasi ovunque arido e non erboso lo obbliga a brucare il fogliame degli alberi e a sforzarsi continuamente di arrivare più in alto. Da questa abitudine, mantenutasi per molto tempo in tutti gli individui della sua razza, è risultato che le sue zampe anteriori sono diventate più lunghe di quelle posteriori, e che il suo collo si è tanto allungato da permetterle di alzare la testa toccando i sei metri di altezza... senza drizzarsi sulle zampe posteriori».

FINESTRA 4.2 — LA CROCIERA DEL BEAGLE: LA SCOPERTA DELL'EVOLUZIONE

Il 27 dicembre 1831, all'età di 23 anni, Charles Darwin s'imbarcò a bordo del brigantino Beagle, che si apprestava ad effettuare la circumnavigazione del globo (fig. 4.3), in qualità di naturalista aggiunto e senza paga. Lo scopo del viaggio del Beagle, che si sarebbe prolungato per 5 anni, fino al 2 ottobre del 1836, era quello di eseguire rilevamenti cartografici nell'America meridionale e di apprestare una rete di misure geodetiche intorno al globo. Darwin, per quanto molto giovane, aveva alle spalle un'ampia esperienza naturalistica amatoriale, maturata a contatto con illustri

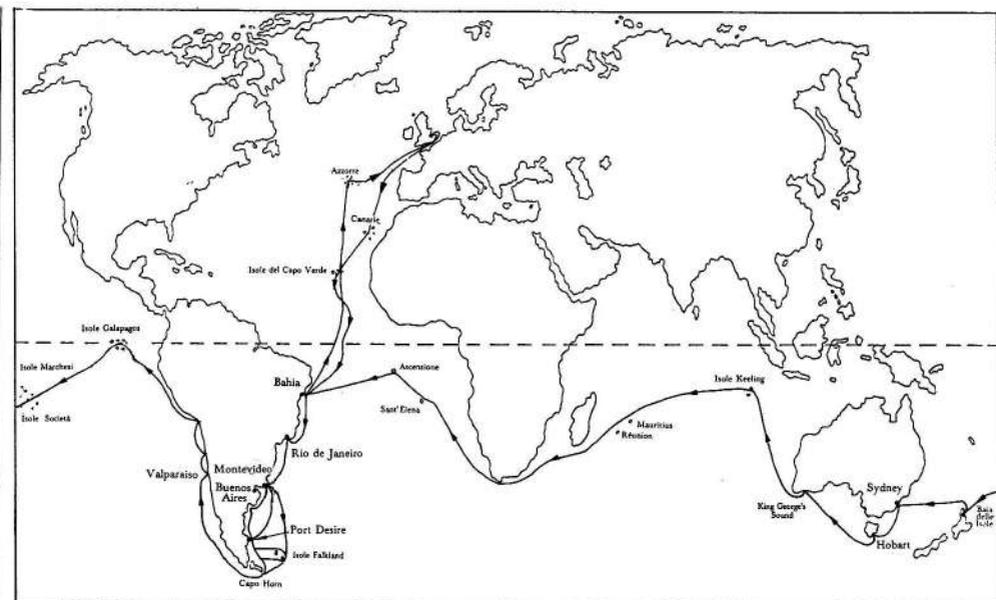


Fig. 4.3 – La rotta del brigantino «Beagle» intorno al globo. Il viaggio iniziò il 27 dicembre 1831 e si prolungò sino al 2 ottobre 1836.

docenti del tempo, che si estendeva dalla chimica alla geologia, dalla botanica alla entomologia. Il punto fondamentale era però che Darwin, pur con i pregi ed i difetti della cultura del suo tempo, era scevro da pregiudizi e convinto «... che la scienza consiste nel collegare i fatti tra loro cosicché se ne possano trarre leggi o conclusioni di carattere generale».

Darwin, quando salpò con il Beagle era sotto l'influenza dei modelli geologici catastrofisti di Adam Sedgwick (1785-1873) e di Robert Jameson (1774-1854) secondo cui la morfologia della Terra era stata determinata da grandi fenomeni geologici (vulcanismo e inondazioni) attualmente non più sperimentabili. Tra i libri che Darwin portò a bordo figurava anche il primo volume dei «Principles of Geology» di Charles Lyell. Questa opera ed i fenomeni geologici che ebbe modo di osservare direttamente (eruzioni vulcaniche, terremoti, ecc.) convinsero Darwin ad abbandonare i modelli catastrofisti e ad accettare la validità del principio dell'uniformismo di Lyell secondo cui la documentazione geologica indica che la Terra è, ed è stata, continuamente modellata dagli eventi fisici che si vedono all'opera attualmente giorno per giorno (Finestra 1.1). Il più importante contributo di Darwin alla geologia, «*The structure and distribution of the Coralline Reef*» pubblicato nel 1842, fu in effetti un'acuta dimostrazione del pensiero di Lyell. La sua adesione al principio dell'uniformismo costituì una premessa essenziale alla sua futura conclusione che i processi naturali, nel tempo, trasformano gli organismi come modellano la forma della Terra.

L'intuizione, le prove e, in definitiva, il fulcro della teoria evolutiva di Darwin si basano sui caratteri e sugli aspetti della attuale distribuzione geografica degli organismi. Da questo si comprende come sia stata fondamentale l'esperienza di Darwin a bordo del Beagle. «Durante il mio periodo d'imbarco a bordo della nave di Sua Maestà Britannica Beagle in qualità di naturalista, fui vivamente colpito da alcuni

fatti relativi alla distribuzione degli esseri viventi nell'America del Sud, e ai rapporti geologici che intercorrono tra organismi viventi ed estinti di quel continente. ... tali fatti sembravano portare un po' di luce sull'origine delle specie...».

Darwin fu sorpreso dalla constatazione delle grandi differenze faunistiche tra i continenti, differenze che non erano giustificabili con le diverse condizioni ambientali, ma solo con l'isolamento. Egli notò che l'isolamento determinato da grandi barriere geografiche, come ad esempio un oceano o una catena montuosa, era sempre associato a differenze nella vegetazione e nella fauna; tanto più una barriera geografica era antica tanto più le differenze faunistiche erano marcate (Cap. 9). Darwin mise in risalto la grande «affinità che lega gli esseri viventi di uno stesso continente o di uno stesso mare, per quanto le specie siano distinte a seconda della distribuzione topografica e dei diversi habitat». In particolare l'autore sottolineò le differenze, e nel contempo le affinità, che si riscontrano attualmente in uno stesso continente alle diverse latitudini. Osservò, ad esempio, che il genere *Rhea*, lo struzzo americano, è rappresentato da due specie diverse che popolano rispettivamente le pianure sullo stretto di Magellano (*Rhea americana*) e le aree più settentrionali dove scorre il Rio della Plata (*Rhea darwini*); aggiunse inoltre «che non vi si trova il vero struzzo o l'emù che vivono in Africa e in Australia alla stessa latitudine», attribuiti rispettiva-

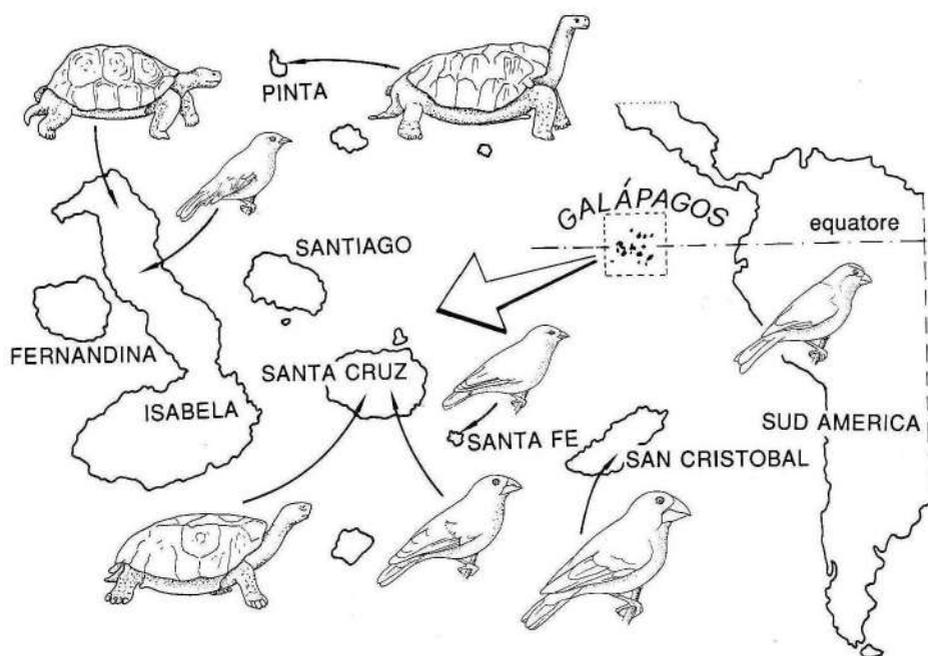


Fig. 4.4 – Le isole Galapagos e le loro differenti specie di fringuelli e di tartarughe. La diversa forma del becco dei fringuelli e la diversa morfologia delle tartarughe (forma della corazza, lunghezza del collo e degli arti) sono da correlare con le loro differenti specializzazioni alimentari. Ad esempio, la modesta lunghezza del collo e delle zampe di *Testudo microphyes*, esclusiva dell'isola Isabela, è funzionale con il pascolo in un ambiente a vegetazione bassa, mentre gli arti ed il collo più lunghi e la marcata elevazione anteriore della corazza di *Testudo abingdonii*, esclusiva dell'isola Pinta, sono adatti per brucare vegetazione più alta. I fringuelli, appartenenti alla famiglia Geospizinae, tra cui ricordiamo *Geospiza fuliginosa* di Santa Fe, *Geospiza magnirostra* di San Cristobal, *Geospiza fortis* di Santa Cruz e *Certhidea olivacea* di Isabela, derivano probabilmente da *Cathalyphynchus diadema* dell'Ecuador.

mente ai generi *Struthio* e *Dromaius* (§ 9.9.2d). Darwin cita altri esempi sulle affinità delle faune di uno stesso continente e osserva che questa affinità si riscontra anche nella documentazione fossile: «In ciò noi scorgiamo un qualche legame organico profondo che vince lo spazio e il tempo e che unisce le stesse aree marine e terrestri, indipendentemente dalle loro condizioni fisiche». L'autore conclude che solo l'ereditarietà può produrre organismi simili nel tempo e che le differenze non possono essere dovute che all'effetto della selezione naturale. I caratteri faunistici peculiari di una regione vengono quindi interpretati alla luce dell'antichità delle barriere naturali che limitano o impediscono le migrazioni, delle differenze dell'ambiente fisico e delle «... reciproche interazioni nella lotta per la vita, giacché le relazioni tra organismo e organismo.....sono le più importanti di tutte».

È però dall'osservazione delle faune insulari ed in particolare delle faune dell'Arcipelago equatoriale delle Galapagos, situato a circa 1.100 km dalle coste dell'Ecuador (fig. 4.4), che Darwin trasse le più evidenti prove della sua teoria della *discendenza con modificazione*.

Darwin osservò che ciascuna isola era popolata da una razza particolare di tartarughe giganti: la spiegazione più semplice era quella di immaginare che queste popolazioni avessero avuto origine da un antenato comune e si fossero differenziate a causa di un isolamento in ambienti diversi (§ 9.10.1). Le differenti specie dei fringuelli delle Galapagos, ciascuna con caratteri morfoadattativi peculiari alla loro dieta alimentare (semi, insetti, ecc.) e la notevole affinità che esse presentavano con una specie del Sud America, cioè il continente più vicino, rendevano ancor più probante l'ipotesi precedente: un progenitore comune migrato qualche tempo prima sulle isole dal Sud America avrebbe dato origine ad una discendenza che si andò modificando sempre più, in relazione all'isolamento e alle diverse risorse alimentari.

4.5 – LA TEORIA EVOLUTIVA DI C. DARWIN: «DISCENDENZA CON MODIFICAZIONE ATTRAVERSO LA SELEZIONE NATURALE»

La teoria elaborata da Darwin, nonostante sia passato più di un secolo dalla sua enunciazione e sia stata formulata quando ancora non si conoscevano i meccanismi della trasmissione dei caratteri ereditari (Finestre 4.3; 4.4), è ancora al centro del dibattito sull'evoluzione.

La teoria darwiniana si può sintetizzare in cinque punti fondamentali che sono, come vedremo, facilmente traducibili nell'attuale dibattito sulle teorie evolutive e sono anche di grande aiuto per capirne il significato:

- a) gli individui che appartengono ad una specie non sono uguali e presentano, quindi, una variabilità individuale;
- b) le variazioni individuali sono mantenute nella prole;
- c) gli organismi producono più prole di quella che può sopravvivere fino al momento della riproduzione;
- d) statisticamente sopravvivono più facilmente quegli individui della prole che hanno ereditato i caratteri più vantaggiosi per la sopravvivenza; dunque, solo individui meglio adattati sopravvivono più a lungo;
- e) gli individui meglio adattati arrivano più facilmente alla maturità sessuale e

possono così trasmettere i loro caratteri adattativi ai loro discendenti che, nel tempo, tenderanno a diventare sempre più numerosi nella popolazione.

In definitiva esiste una variabilità naturale e l'ambiente tende a selezionare gli individui portatori dei caratteri più adatti alla sopravvivenza (fig. 4.5). «È la lotta per la vita che fa sì che ogni variazione per quanto minima e derivante da qualsivoglia causa, se risulta in qualche modo vantaggiosa all'individuo di ogni specie nei rapporti infinitamente complessi che lo legano agli altri organismi ed alla natura stessa, tenda a preservare quell'individuo e a trasmettersi per via ereditaria alla sua progenie» (Darwin, 1859).

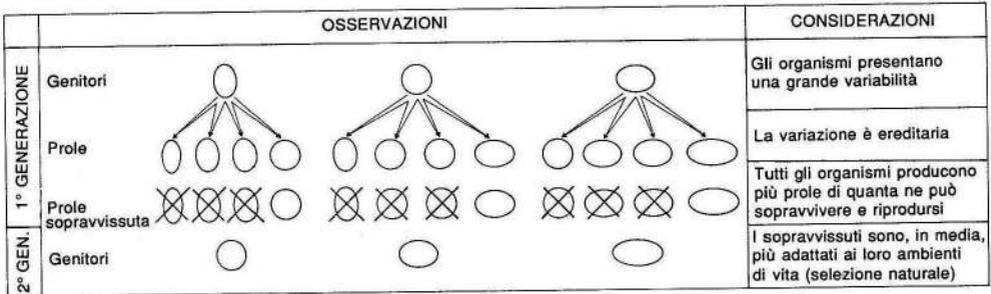


Fig. 4.5 - Questo schema riassume i punti essenziali del modello evolutivo elaborato da Darwin. Per semplificare lo schema si è assunto che la riproduzione sia asessuata. La figura ellittica, con asse orizzontale, rappresenta l'insieme dei caratteri che permettono un migliore adattamento all'ambiente e che pertanto vengono selezionati con maggiore frequenza (da Luria, Gould & Singer, 1984, con modifiche).

La selezione dei portatori dei caratteri più adattativi venne indicata da Darwin con il termine di *selezione naturale* «... e ciò per sottolineare un'affinità con il potere selettivo dell'uomo». Il punto focale della teoria darwiniana consiste quindi nel ritenere che la selezione naturale agisca a una scala molto maggiore rispetto alla selezione operata dagli allevatori o dai coltivatori i quali attraverso incroci opportuni riescono a isolare razze con caratteri utili all'uomo. La genesi di nuove specie non è legata, secondo Darwin, alla comparsa improvvisa di modificazioni importanti, ma alla selezione lenta, graduale e continua di piccoli cambiamenti adattativi.

Il modello della trasmissione dei caratteri acquisiti e dell'influsso dell'ambiente nell'orientare le variazioni verso adattamenti più funzionali, che costituiva il fulcro del lamarckismo, era largamente accettato anche ai tempi di Darwin. Per quanto Darwin non negasse tale meccanismo, egli riconosceva tuttavia (almeno nelle prime edizioni della sua «Origine delle specie») che le variazioni dei caratteri erano soggette «a leggi complesse e poco conosciute» e che l'ambiente poteva esercitare «solo uno scarso effetto diretto». Le variazioni quindi, nella espressione più genuina della teoria darwiniana, sono casuali, nel senso che non sono orientate dall'ambiente fisico verso le direzioni più vantaggiose come nel neolamarckismo. È l'ambiente stesso che seleziona i portatori dei caratteri varianti più funzionali. La selezione naturale, accumulando nella popolazione piccole variazioni favorevoli di generazione in generazione, svolge un ruolo dinamico e creativo, venendo a plasmare gradualmente ed in modo continuo nuove razze e nuove specie. La selezione naturale assume quindi il ruolo di forza creatrice che dirige l'evoluzione.

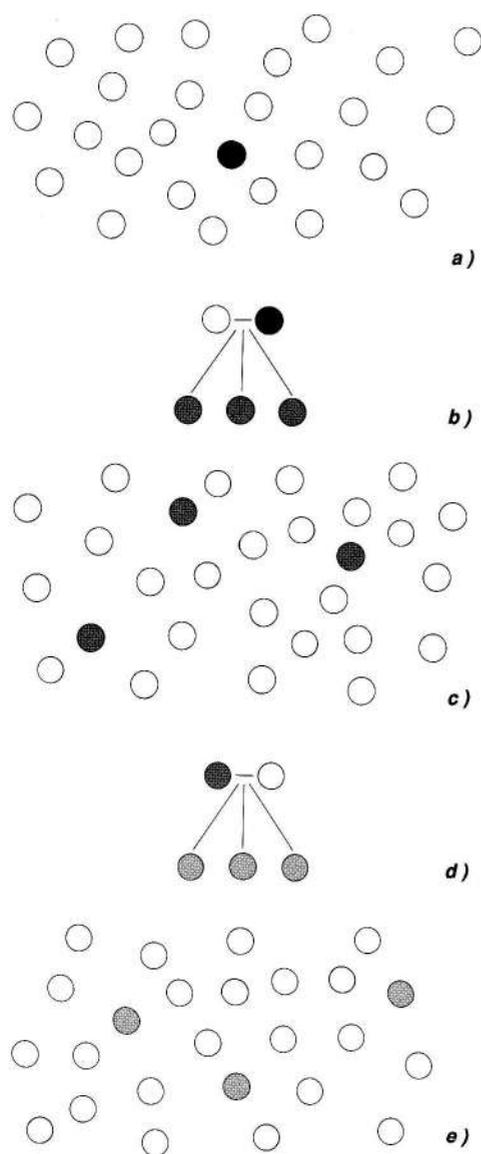


Fig. 4.6 – Illustrazione del modello dell'ereditarietà per mescolamento. *a)* Una variante nera adattativa compare in una popolazione bianca. *b)* La variante nera non può che accoppiarsi con quella bianca ed il carattere della prole sarà grigio, cioè una miscela della variante nera e di quella bianca (50% nero e 50% bianco). *c)* Poiché le varianti grige sono ancora molto rare appare statisticamente probabile che si accoppino con le varianti bianche. *d)* Questo reincrocio dà luogo ad una prole in cui il carattere nero originale è ridotto al 25%. *e)* Gli ulteriori reincroci portano ad una diluizione sempre più accentuata del carattere nero. Solo l'eredità particellare può spiegare la diffusione di un carattere in una popolazione senza una sua diluizione.

4.6. — LA SELEZIONE NATURALE E LA TRASMISSIONE DEI CARATTERI

L'opera di Darwin e l'accumularsi di importanti prove paleontologiche, come ad esempio la scoperta di *Archaeopteryx* (fig. 4.27a) nel 1866, determinarono una rapida e generale accettazione della realtà del fenomeno evolutivo. La teoria della selezione naturale non incontrò eguale successo e, per motivi diversi, non fu accettata dalla maggior parte degli autori per alcuni decenni.

Le obiezioni che i contemporanei rivolsero a Darwin furono in parte fondate ed oggettive. Una delle più importanti, diretta al cuore stesso della teoria, riguardava

l'inconciliabilità tra l'azione della selezione naturale e il meccanismo dell'ereditarietà «per mescolamento» (fig. 4.6), l'unico allora comunemente ammesso. Applicando tale modello, una nuova variazione adattativa, a prescindere dal vantaggio che conferisce al suo portatore, con il diffondersi nella popolazione di generazione in generazione dovrebbe diluirsi progressivamente, perdendo le caratteristiche per cui verrebbe selezionata. In pratica il meccanismo dell'ereditarietà per mescolamento, diluendo ogni carattere favorevole che poteva comparire in una popolazione, avrebbe drasticamente limitato l'opera della selezione naturale. Come poteva diffondersi in una popolazione un carattere adattativo senza diluirsi?

In una logica neolamarckista la risposta poteva essere relativamente semplice: i nuovi caratteri si manifestavano in un elevato numero di individui per effetto diretto dell'ambiente e quindi si diffondevano rapidamente (ereditarietà dei caratteri acquisiti) a tutta la popolazione, diventandone patrimonio stabile senza subire fenomeni apprezzabili di diluizione. Darwin, nell'ultima edizione dell'«Origine della specie», fu costretto, in assenza, a quei tempi, di un'interpretazione alternativa dei meccanismi ereditari, ad avvicinarsi a tale posizione, pur privilegiando sempre la funzione della selezione naturale.

A prescindere dalla risposta di Darwin, che presenta ormai solo un valore storico, la soluzione del quesito venne dalla scoperta che i fattori che trasmettono l'informazione ereditaria sono costituiti da unità ben distinte, che non perdono la loro individualità di generazione in generazione (Finestra 4.3). Risultava chiaro che il vantaggio selettivo dei caratteri adattativi non veniva diluito e che, come conseguenza, i caratteri adattativi potevano diffondersi stabilmente a tutta la popolazione.

FINESTRA 4.3 — DA MENDEL ALLA SCOPERTA DEI GENI

a) LA SCOPERTA DELL'EREDITARIETÀ PARTICELLARE

Il monaco boemo Gregor Johan Mendel (1822-84), dopo anni di esperimenti condotti sulle piante di piselli nel giardino del suo convento, giunse alla conclusione che i caratteri ereditari ed i fattori che li determinano rimangono ben distinti con il susseguirsi delle generazioni: non si perdono né si diluiscono.

Il modo di operare di Mendel si può riassumere nell'esempio di figura 4.7 che illustra i risultati dell'incrocio di una pianta di pisello a semi lisci con una pianta a semi rugosi. Egli trovò che la prima generazione presentava costantemente semi lisci ed il carattere «seme rugoso» sembrava perso. Procedendo in questo modo con altri caratteri (sette complessivamente) ottenne sempre lo stesso risultato: la prima generazione manteneva il carattere di uno dei genitori e l'altro sembrava perso. Incrociando fra di loro o autoimpollinando le piante della prima generazione, Mendel trovò che nella seconda generazione $3/4$ delle piante presentavano il carattere della prima generazione e quindi di uno dei progenitori, mentre $1/4$ presentava il carattere dell'altro progenitore che nella prima generazione sembrava perso. Tale carattere era dunque conservato, anche se latente, nella prima generazione, considerando che ricompariva inalterato.

Da questi risultati Mendel dedusse che ogni carattere è controllato da un fattore ereditario (oggi chiamato *gene*) di cui sono presenti nella pianta due copie e che ciascuna copia proviene da uno dei genitori tramite i gameti (cellule sessuali) rispet-

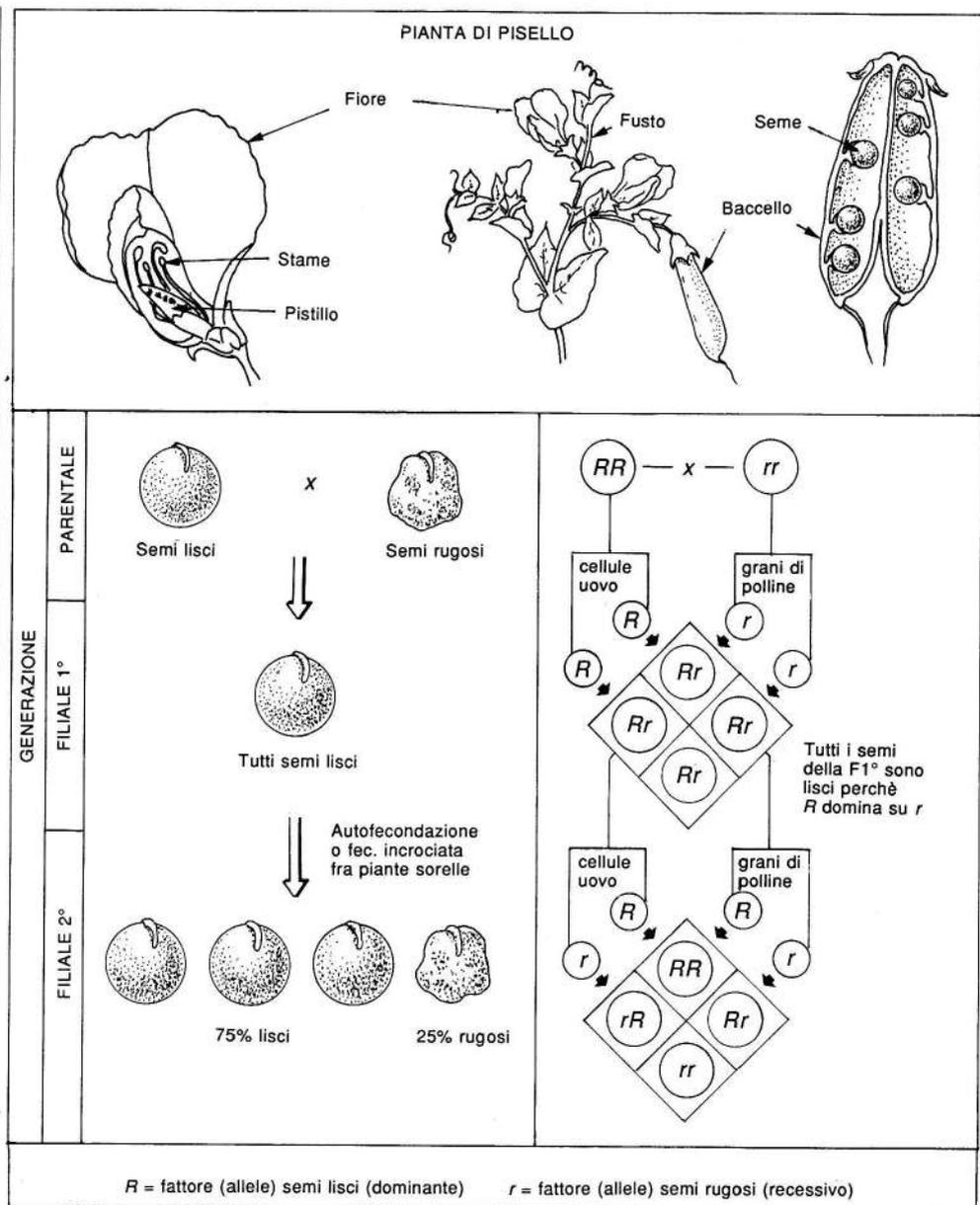


Fig. 4.7 – Anatomia di una pianta di pisello (in alto); incrocio tra piante a semi lisci e semi rugosi (in basso a sinistra) e interpretazione sulla base della 1° legge di Mendel (in basso a destra).

tivamente maschile e femminile. Se le due copie sono diverse, oggi si dice che il gene è presente in due forme, denominate *alleli*. L'allele che determina il carattere «semi lisci» e che si manifesta negli ibridi di prima generazione è dominante sull'allele che determina il carattere «semi rugosi», che rimane latente e viene detto recessivo. L'*allele dominante* viene dunque espresso anche quando è presente in singola copia, mentre l'*allele recessivo* si manifesta solo quando è presente in doppia copia. Un

organismo è definito *omozigote* per un certo gene quando le sue due copie sono uguali, *eterozigote* quando queste sono diverse.

Non sempre però negli incroci mendeliani si osserva una dominanza completa; in molti casi si osserva un'assenza di dominanza oppure tutte le transizioni possibili tra questa condizione e una dominanza completa. Questo non significa, ovviamente, che i due alleli si siano «mescolati», ma semplicemente che nel loro rapporto di interazione non esistono le condizioni biochimiche per una dominanza di un carattere sull'altro. I caratteri dei due alleli non vengono dunque persi e compaiono negli omozigoti delle generazioni successive. Ad esempio, dall'incrocio di due piante di bocca di leone, una con l'allele che determina il fiore rosso, l'altra con l'allele che determina il fiore bianco, si otterranno nella prima generazione piante a fiore rosa (dominanza incompleta). Nella seconda generazione avremo il rapporto 1 (rosso): 2 (rosa): 1 (bianco) che ha lo stesso significato concettuale del rapporto 3:1 che si verifica nel caso della dominanza (fig. 4.7).

Mendel appurò, inoltre, che i caratteri rimangono sempre inalterati anche nelle successive generazioni e che un organismo eterozigote per un certo carattere avrà uguali probabilità di produrre gameti con un allele dominante o con l'altro recessivo. Mendel considerò in seguito più caratteri alla volta ed arrivò alla conclusione definitiva che i caratteri e i fattori che li determinano non si mescolano e rimangono unità ben distinte.

Fra le molte piante utilizzate da Mendel per i suoi esperimenti la scelta dei piselli si rivelò la più adatta in quanto i caratteri apparivano ben marcati e la loro segregazione era caratterizzata da rapporti numerici costanti e interpretabili; si scoprì in seguito che i sette caratteri differenti presi in considerazione sono controllati da singoli geni situati in cromosomi diversi. Gli esperimenti degli autori precedenti erano falliti probabilmente perché avevano considerato caratteri (come ad esempio l'altezza) controllati da più geni o perché non avevano saputo interpretare il rapporto 3:1.

Mendel mandò i risultati delle sue analisi a Karl von Nägeli, uno dei botanici più accreditati del tempo, ma l'illustre scienziato non capì le potenzialità della scoperta. Ironia della sorte, si dice che lo stesso Darwin avesse nella sua biblioteca un riassunto dell'opera di Mendel. In ogni caso le conclusioni di Mendel rimasero completamente ignorate fino al 1900, quando furono riscoperte e pienamente confermate contemporaneamente e indipendentemente da tre autori diversi (Karl Correns, Hugo De Vries e Erich Tschermak von Seysenegg). Esse suscitarono un enorme interesse perché venivano a confermare il progresso sui meccanismi ereditari ottenuto, nel frattempo, dallo studio delle cellule.

b) GENI E CROMOSOMI

Nel 1831 il medico Robert Brown rilevò che le cellule erano tutte caratterizzate da una zona centrale più scura e più densa, che venne indicata con il termine di *nucleo*. Sin dalla prima metà dell'Ottocento si intuì che il nucleo doveva in qualche modo partecipare alla riproduzione della cellula, che appariva come un minuscolo corpo trasparente con una macchia al centro. Lo studio vero e proprio delle cellule iniziò in seguito all'acquisizione della capacità di preparare per via sintetica nuove sostanze coloranti. Walther Fleming (1843-1905) con questa tecnica scoprì, all'interno del nucleo, delle chiazze che assorbivano il colorante utilizzato e che chiamò *cromatina*. Nel decennio 1870-1880 Fleming, colorando un tessuto in fase crescita, fu in grado di

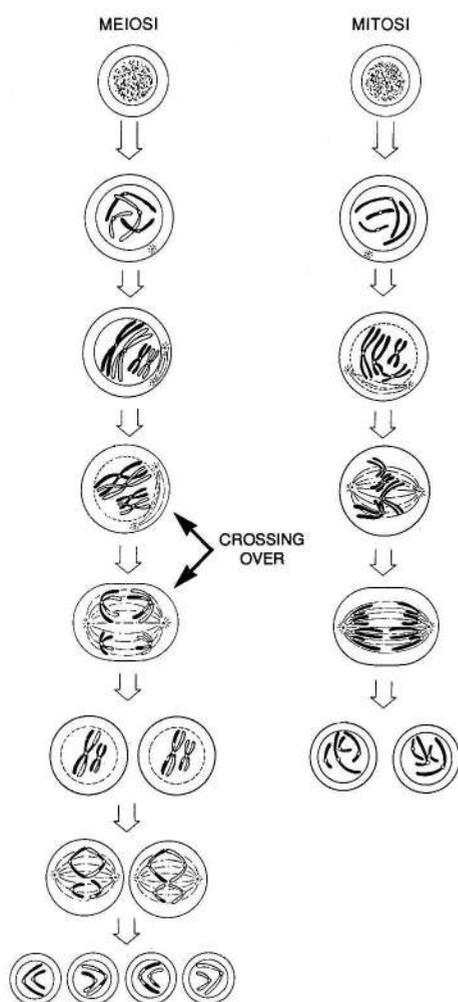


Fig. 4.8 – Confronto fra la meiosi (a sinistra) e la mitosi (a destra). Si osservi il fenomeno dello scambio (*crossing over*) nella meiosi.

«sorprendere» le cellule in diverse fasi di divisione. All'inizio di questa divisione la cromatina si andava concentrando in corpi allungati e filiformi che in seguito vennero chiamati *cromosomi* (corpi colorati). I singoli cromosomi iniziavano quindi a sdoppiarsi, pur rimanendo uniti nella regione detta *centromero*, e si portavano verso il piano equatoriale di una struttura a fuso, che compariva allora, formata da sottili filamenti che si congiungevano ai poli opposti. A questo punto i singoli centromeri si sdoppiavano contemporaneamente, permettendo la completa separazione dei due cromosomi figli, ciascuno dei quali, spostandosi lungo il fuso, migrava verso il polo opposto. Dopo di che la cellula si divideva completamente. Al posto della cellula madre esistevano due cellule figlie con l'identica quantità di cromosomi e di cromatina. Fleming denominò il processo di divisione delle cellule con il termine *mitosi* (filo) per sottolineare il ruolo essenziale che vi svolgevano i cromosomi (fig. 4.8).

Eduard Van Bemelen (1877) dimostrò che ogni specie e ogni cellula di uno stesso organismo avevano un numero costante di cromosomi, ciascuno rappresentato in doppia copia (*corredo diploide*). Egli scoprì inoltre che i gameti, le cellule sessuali maschili e femminili, presentavano solo la metà del numero dei cromosomi delle

cellule del soma (cioè del corpo) ed erano cioè *aploidi*. Il processo di divisione che porta alla formazione dei gameti da una cellula *diploide*, prende il nome di *meiosi* (fig. 4.8).

In conclusione, nelle cellule del soma i cromosomi sono presenti in doppia copia (cromosomi omologhi), ciascuna copia proviene da uno dei genitori e la separazione delle due copie avviene durante la meiosi. I cromosomi si comportavano come i fattori ereditari di Mendel. Ci si rese però conto che il numero dei cromosomi era molto inferiore a quello dei caratteri degli organismi e quindi si ipotizzò che i cromosomi fossero costituiti da centinaia o forse migliaia di unità, indicate con il termine di *geni*, ciascuno dei quali, si pensava allora, controllava un carattere.

4.7 – I DEPOSITARI DEL PROGRAMMA GENETICO EREDITARIO

Oggi sappiamo (Finestra 4.4) che il programma ereditario che regola lo sviluppo, i caratteri morfo-fisiologici e la funzionalità degli individui, è codificato chimicamente nei cosiddetti *geni* (fattori di Mendel), piccoli segmenti di macromolecole di acido desossiribonucleico (DNA) che controllano specifici caratteri dell'organismo. È raro che un gene controlli un solo carattere, come si potrebbe dedurre dalle leggi di Mendel. Infatti, un singolo gene codifica per una singola proteina enzimatica che, partecipando alla rete delle reazioni biochimiche influenza, direttamente o indirettamente, diversi caratteri del fenotipo (*pleiotropia*). Inoltre, un solo carattere fenotipico può essere determinato anche da un numero elevato di geni. È noto, ad esempio, che il colore dell'occhio in *Drosophila melanogaster* (il moscerino utilizzato, per le sue proprietà favorevoli in molti esperimenti di genetica) è controllato da almeno 26 geni.

I geni sono organizzati in sequenze, dette *cromosomi*, che sono contenuti nel nucleo delle cellule. Ciascuna specie è caratterizzata da un numero costante di cromosomi. I cromosomi sono presenti in doppia copia (*corredo diploide*) in tutte le cellule del soma (cioè del corpo dell'organismo) e in singola copia nei gameti maschili e femminili (*corredo aploide*). I cromosomi presenti in doppia copia sono detti *omologhi*, in quanto il loro DNA è costituito dalla stessa sequenza di geni. I due cromosomi omologhi, tuttavia, nella maggior parte dei casi, non sono identici in quanto sono costituiti da *alleli*, cioè copie di uno stesso gene che differiscono per una o più mutazioni.

La genesi dei gameti aploidi da cellule diploidi delle gonadi avviene attraverso un processo detto *meiosi* (fig. 4.8). Dall'unione del gamete maschile con quello femminile si forma un nuovo organismo con cellule somatiche diploidi che darà poi origine, quando avrà raggiunto la maturità sessuale, a gameti aploidi. La riproduzione sessuale assicura un continuo rimescolamento dei cromosomi di una popolazione.

4.8 – ORIGINE DELLE VARIAZIONI: MUTAZIONI GENICHE, CROMOSOMICHE E POLIPLOIDIA

I geni sono altamente stabili, in quanto devono assicurare la trasmissione dei caratteri adattativi. Nel contempo però i geni possono mutare, cioè subire delle variazioni chimiche dette *mutazioni* che possono determinare la comparsa di nuovi caratteri negli organismi e quindi nei loro discendenti. Le *mutazioni geniche* sono indicate

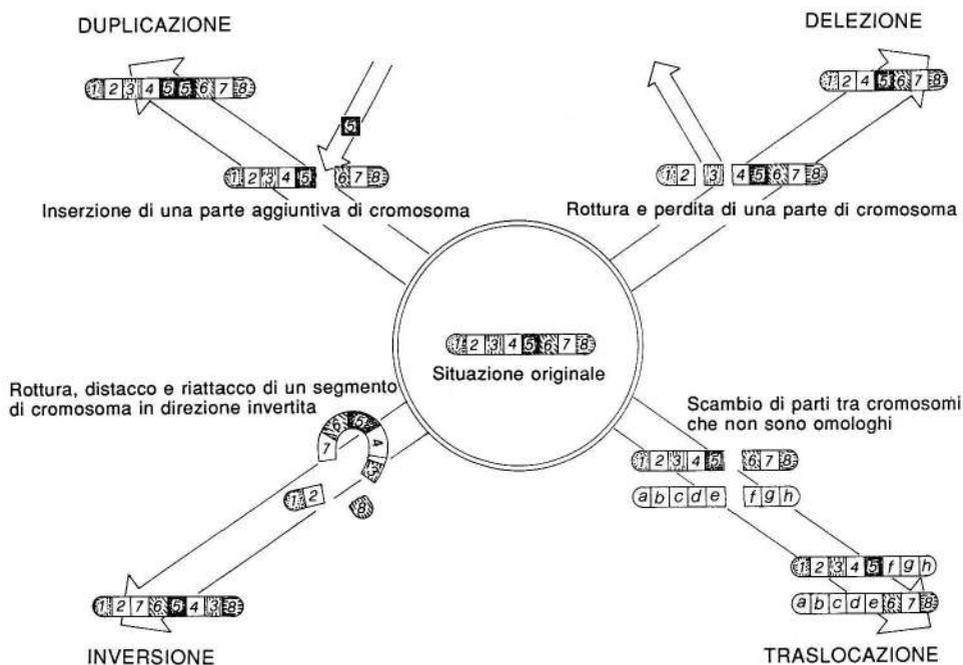


Fig. 4.9 – I diversi tipi di mutazione cromosomica.

come mutazioni puntiformi e possono verificarsi durante una imperfetta fase di replica del DNA oppure per azione diretta di un agente esterno come, ad esempio, raggi X, raggi ultravioletti o anche determinate sostanze chimiche. Le *mutazioni cromosomiche* interessano un segmento più o meno lungo di cromosoma e coinvolgono quindi tutta la sequenza genica che vi è contenuta; esse possono implicare il distacco di un segmento di cromosoma con successiva perdita (*delezione*) o riattacco in posizione invertita (*inversione*), il suo trasporto su di un altro cromosoma (*traslocazione*) o anche il suo raddoppiamento (*duplicazione*) (fig. 4.9).

Esistono inoltre mutazioni del numero dei cromosomi e fra queste le più importanti sono quelle che, soprattutto nel mondo vegetale, portano alla moltiplicazione del corredo aploide oltre la diploidia con formazione di mutanti poliploidi (fenomeno della *poliploidia*).

FINESTRA 4.4 – CENNI SUL DNA, IL PROGRAMMA DELLA VITA

Il DNA, l'acido desossiribonucleico contenuto nei cromosomi di ogni cellula di tutti gli organismi, è la sostanza, unica nel suo genere, che porta, codificata nella struttura delle sue macromolecole, l'informazione che specifica le caratteristiche dell'individuo. Il DNA viene duplicato prima della divisione delle cellule ed è tramite il DNA che il «programma» di un organismo viene trasmesso alla sua prole. Nella struttura del DNA è dunque registrata sia l'informazione necessaria per la sua riproduzione, sia l'informazione per la produzione dell'intero organismo.

Il DNA presenta una struttura a doppia elica (Watson & Crick, 1953) formata da due filamenti avvolti a spirale l'uno attorno all'altro, ciascuno costituito dalla successione di molti nucleotidi (fig. 4.10). I nucleotidi, ciascuno formato dall'unione di uno zucchero (desossiribosio) con un gruppo fosfato e una base azotata, sono disposti in modo che zuccheri e fosfati, alternandosi, costituiscono i due filamenti esterni, mentre le basi di un filamento sono legate alle basi dell'altro creando, all'interno della molecola, una serie di piani sovrapposti come i pioli di una scala. Le quattro diverse basi del DNA, adenina (A), timina (T), citosina (C), guanina (G), si appaiano in modo specifico: A esclusivamente con T, C esclusivamente con G. Le due basi complementari sono unite mediante deboli legami idrogeno che permettono facilmente la separazione fra le due catene polinucleotidiche. L'apertura della doppia elica consente la duplicazione del DNA prima della divisione cellulare, affinché le due cellule figlie abbiano tutta l'informazione in esso contenuta. La costruzione (sintesi) di una nuova catena nucleotidica su ciascun filamento lasciato libero dalla separazione avviene per aggiunta di nucleotidi, la cui perfetta sequenza è assicurata dalla connessione automatica delle basi complementari. Ne risultano due doppie eliche figlie, ciascuna formata da un filamento della molecola che è servita da stampo e un filamento di nuova sintesi, identiche alla doppia elica parentale (fig. 4.10). È proprio la sequenza delle basi lungo la catena polinucleotidica che contiene le istruzioni per la costruzione di ogni struttura e il controllo di ogni funzione vitale dell'organismo.

Un gene è un determinato segmento di DNA in cui il preciso ordine delle basi fornisce precise istruzioni per la sintesi di una proteina specifica. La maggior parte delle proteine sono proteine enzimatiche, cioè molecole che catalizzano e controllano tutte le reazioni metaboliche cellulari che sono alla base della vita. Si comprende così come la sintesi delle proteine determini, controlli e sia la spiegazione ultima dell'intera morfologia e fisiologia degli organismi.

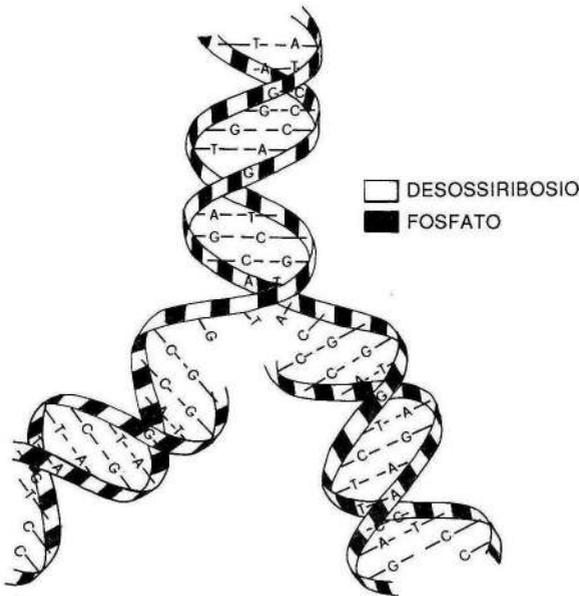


Fig. 4.10 – Replicazione del DNA, l'acido nucleico che forma il materiale genetico. Ciascuna doppia elica è formata da un filamento parentale e da un filamento «figlio» di nuova sintesi.

La determinazione della sequenza degli aminoacidi per ogni proteina avviene mediante l'intervento dell'RNA, *acido ribonucleico*, molecole polinucleotidiche a catena semplice in cui lo zucchero è il ribosio. In corrispondenza del gene, i due filamenti del DNA si separano e uno dei due serve da stampo per la sintesi dell'RNA seguendo la regola della complementarità delle basi, con la sostituzione però della timina (T) con l'uracile (U). L'RNA *messaggero* trasferisce l'informazione così trascritta dal DNA, ai *ribosomi* (strutture citoplasmatiche di RNA e proteine) i quali, muovendosi lungo l'RNA messaggero, permettono il processo di traduzione dell'RNA messaggero in proteina specifica, mediante l'intervento dell'RNA *di trasporto*. Ogni molecola di RNA di trasporto riconosce e aggancia un particolare aminoacido e, formando su un ribosoma un legame temporaneo con le basi complementari dell'RNA messaggero, lo incorpora (lo aggiunge) alla catena polipeptidica nascente, la quale avrà quindi gli aminoacidi nella stessa sequenza delle basi dell'RNA messaggero. Sono necessarie tre basi (tripletta o codone) per specificare ogni aminoacido.

Il *codice genetico* che traduce la sequenza nucleotidica dell'RNA messaggero nella sequenza di aminoacidi delle proteine è lo stesso per tutti gli organismi; questa universalità del codice genetico depone a favore dell'origine comune dei viventi.

Oltre alle sequenze di basi codificanti per le proteine (geni strutturali), si trovano nel DNA anche sequenze di controllo che agiscono come regolatori dell'attività (espressione) dei geni, attivando o inibendo la trascrizione nelle diverse cellule e nei vari stadi di sviluppo dell'organismo, in risposta alle necessità del momento.

Quasi tutti i geni degli eucarioti sono discontinui, cioè presentano, intercalate alle sequenze che codificano per gli aminoacidi (*esoni*), altre sequenze non codificanti (*introni*) le quali vengono trascritte, ma poi eliminate enzimaticamente nella molecola dell'RNA messaggero. In questo processo di scissione e saldatura, gli esoni possono venire riuniti in modo diverso dando origine a RNA messaggeri diversi, permettendo così al gene discontinuo di specificare proteine differenti. Si ipotizza che la struttura discontinua del gene sia importante per l'evoluzione, in quanto potrebbe agevolare la ricombinazione di esoni mutati (Dodson & Dodson, 1985).

I geni possono mutare, cioè modificarsi in seguito a sostituzione, inserimento o perdita di basi nella sequenza nucleotidica; i geni varianti che ne derivano, potendo provocare la comparsa di nuove proprietà nelle proteine sintetizzate, determinano quella condizione di variabilità degli individui che è la premessa indispensabile del processo evolutivo.

FINESTRA 4.5 — NEOLAMARCKISMO E TEORIA SINTETICA

La Teoria Neolamarckista (§ 4.4) si basa sull'assunto che i caratteri somatici acquisiti dagli organismi durante la loro esistenza per adattarsi all'ambiente siano trasmessi in eredità alla prole.

Nel modello evolutivo neolamarckista sarebbero le cellule somatiche che si modificano in relazione alle esigenze ambientali degli organismi e trasmettono le loro variazioni alle cellule germinali. In questo modello, il vero centro propulsivo dell'evoluzione sarebbe il soma, a cui spetterebbe il ruolo di fornire al DNA l'informazione per il cambiamento evolutivo. Il ruolo del DNA sarebbe solo quello di immagazzinare le istruzioni e di trasmetterle alla prole. Dunque, l'informazione procederebbe nei due sensi: dalle proteine al DNA e dal DNA alle proteine tramite l'RNA messaggero (Finestra 4.4).

Questa posizione è evidentemente antitetica rispetto a quella della teoria sintetica (§ 4.11.3), in cui il DNA non solo contiene il programma vitale degli organismi, ma è anche l'unico centro propulsore dell'evoluzione. L'informazione procede a senso unico: dal patrimonio ereditario al soma e cioè dal DNA alle proteine, tramite l'RNA messaggero. Questo caposaldo della teoria sintetica fu intuito da August Weismann (1834-1914) ancor prima della riscoperta delle leggi di Mendel e trovò conferma nella ricerca sperimentale. In definitiva, secondo la teoria sintetica, i caratteri acquisiti dal soma non sono ereditabili in quanto non possono venir trasmessi al patrimonio genico. La genetica molecolare ha fornito una convincente spiegazione di questo fenomeno. Il DNA funziona come uno stampo dell'RNA messaggero che passa nel citoplasma dove determina la sintesi delle proteine (Finestra 4.4), le quali costituiscono i principali «materiali strutturali» degli organismi e gli enzimi che regolano i processi vitali. Quindi l'informazione genetica passa dal DNA alle proteine tramite l'RNA e questo passaggio è a senso unico, o almeno non è ancora conosciuto alcun meccanismo che proceda a senso inverso.

Uno degli esperimenti più classici e convincenti per documentare questo assunto (e anche la casualità delle mutazioni rispetto alle esigenze ambientali) è stato eseguito tramite la coltura di migliaia di colonie di batteri da un capostipite incapace di sopravvivere in presenza di streptomina. Ledberg e Ledberg (1952, *in* Futuyama, 1983) divisero in due ciascuna colonia sottoponendo una delle due all'azione della streptomina. Alcune colonie sopravvissero alla presenza dell'antibiotico grazie a mutazioni che conferirono loro una opportuna resistenza. Si scoprì però in seguito che anche colonie mai esposte alla streptomina erano già resistenti a tale sostanza. In conclusione, le mutazioni che conferivano resistenza alla streptomina erano già presenti nei due gruppi di colonie prima della loro esposizione all'antibiotico. Dunque, le mutazioni appaiono casuali e indipendenti dalle esigenze ambientali.

Alcuni autori sostengono che in realtà esiste qualche caso documentato di trasmissione di informazione dal soma al patrimonio genico. Tuttavia, la non ripetibilità degli esperimenti non può che suggerire una grande cautela (Dodson & Dodson, 1985). Recentemente è stata avanzata l'ipotesi che mutazioni favorevoli potrebbero essere selezionate anche nelle cellule del soma e che tali mutazioni potrebbero essere trasferite per via virale nelle cellule germinali ed essere quindi trasmesse alla prole. Ipotesi di questo tipo, che richiamano un processo evolutivo neolamarckiano, per quanto del massimo interesse, rimangono per ora confinate nel campo del possibile. Solo future ricerche potranno ribadire la loro esclusione dal processo evolutivo o chiarire il loro possibile ruolo.

4.9 — RIPRODUZIONE SESSUATA E ASESSUATA

La fonte primaria di nuovi caratteri deriva dalle mutazioni che apportano variazioni al programma genetico degli individui di una popolazione. È evidente, però, che negli organismi sessuati in cui il succedersi delle generazioni è molto lento, ad esempio nei mammiferi, il ritmo delle mutazioni (una su centinaia di migliaia di replicazioni) non può portare di per se stesso ad una apprezzabile differenza genetica tra la generazione parentale e la prole; se la variabilità genetica di questi organismi dipendesse solo dalle mutazioni, l'evoluzione sarebbe pressoché inesistente o comunque molto lenta. È la riproduzione sessuale che svolge il ruolo fondamentale di diffondere le nuove varianti e di assicurare il mantenimento della variabilità genetica nell'ambito di una popola-

zione, cioè di un gruppo di individui interfertili che popolano il medesimo territorio. La produzione di gameti aploidi tramite la meiosi e la loro successiva unione, porta come effetto al rimescolamento, ad ogni generazione, dei cromosomi di una popolazione. Attraverso questo processo si realizzano tutte le combinazioni possibili dei cromosomi, che vengono ad esprimere tutte le possibilità morfoadattative del patrimonio genetico della popolazione. Come conseguenza di questo processo, ogni individuo della prole ottiene un programma genetico peculiare. Dei 46 cromosomi che possiede la specie umana, riuniti in 23 coppie di omologhi, 23 provengono dal gamete femminile e 23 da quello maschile. Dalla cellula che li produce, i gameti potranno ricevere o l'uno o l'altro di una coppia di cromosomi omologhi con eguali probabilità. Considerando che le coppie di cromosomi sono 23, evidentemente le possibili combinazioni corrispondono ad un numero elevatissimo.

Oltre ad un rimescolamento dei singoli cromosomi, durante la meiosi può avvenire un processo particolare detto *scambio* (*crossing over*), attraverso cui si verifica un mescolamento dei geni dei cromosomi omologhi (fig. 4.8). I cromosomi omologhi possono cioè scambiarsi sequenze geniche omologhe. Questo processo, indicato come *ricombinazione genica*, aumenta ulteriormente la variabilità all'interno delle popolazioni. In definitiva, ad ogni generazione, la riproduzione sessuale, «rimescolando» il patrimonio genetico della popolazione parentale, determina la diversità della prole, incorporandovi anche le eventuali mutazioni. La selezione naturale controlla questo processo «stabilendo» se accettare le possibili varianti nel programma genetico della popolazione. La sorgente primaria dei fenomeni evolutivi consiste, in ultima analisi, nell'azione della selezione naturale sulla variabilità genetica. Il vero palcoscenico dell'evoluzione non è quindi l'individuo, ma la popolazione.

Anche gli individui asessuati hanno avuto un grande successo evolutivo; come si può spiegare questo fenomeno senza ricorrere alla riproduzione sessuale? Negli organismi a riproduzione asessuata, in cui la prole deriva da un unico capostipite attraverso un processo di divisione mitotica o per semplice divisione dell'unico cromosoma (il processo di fissione dei procarioti), le fonti di variabilità e di novità derivano dalle mutazioni e da uno scambio di materiale genetico, senza riproduzione, tra diversi individui unicellulari (come avviene nei batteri e, ad esempio, nel protozoo *Paramecium*). Nei batteri, le generazioni si succedono in modo rapidissimo e un solo batterio in 24 ore può dare origine a miliardi di discendenti. Anche valutando che si manifesti una mutazione su centinaia di migliaia di individui, evidentemente il loro numero risulta cospicuo e ne consegue che i batteri possono acquisire un programma ereditario adattativo, tramite il solo accumulo delle mutazioni utili, di generazione in generazione.

4.10 — GENOTIPO, FENOTIPO E SELEZIONE NATURALE

La scoperta dei geni, dei cromosomi e dei meccanismi dell'ereditarietà permise di mettere a fuoco un problema essenziale per la comprensione dei meccanismi evolutivi: la distinzione del genotipo dal fenotipo. Con il termine *genotipo* si intende il patrimonio genetico di un individuo, mentre per *fenotipo* si intendono i caratteri morfofisiologici dell'individuo che derivano dall'interazione del programma genetico con l'ambiente. Il genotipo, quindi, codifica particolari risposte fenotipiche che variano con l'ambiente di vita dell'organismo. Ad esempio, la statura dell'uomo è dovuta al genotipo, ma è influenzata anche dalle condizioni di nutrizione durante l'ac-

crescimento. I giapponesi sono in media di altezza minore rispetto agli anglosassoni, ma i figli dei giapponesi immigrati in America sono in media più alti rispetto ai loro connazionali che vivono nella madrepatria. Si può dunque concludere che la differenza di statura tra giapponesi e anglosassoni sia imputabile, almeno in parte, anche alla diversa alimentazione. Rientra nell'esperienza quotidiana l'osservazione che la taglia e la forma delle piante della stessa specie cambiano in relazione al tipo di suolo, alle condizioni di luminosità, di esposizione, ecc.

La selezione naturale agisce sul genotipo tramite il fenotipo. In un'ottica evolutiva, tra fenotipo, genotipo e selezione naturale esistono rapporti ben precisi. La selezione naturale, favorendo l'insuccesso o il successo di un fenotipo, rappresentato da un individuo che si riproduce e poi muore, modifica il programma genetico delle generazioni successive, determinando quindi una «discendenza con modificazione». La relazione tra genotipo, fenotipo e selezione naturale è resa tuttavia più complessa dal fatto che tra i geni ed i caratteri non esiste una corrispondenza biunivoca. Infatti, come si è già osservato, un gene può controllare più caratteri e d'altra parte un certo carattere può essere controllato da più geni (§ 4.7).

FINESTRA 4.6 — LA DERIVA GENETICA

Con il termine di *deriva genetica* (*genetic drift*) si indicano le fluttuazioni casuali nella proporzione degli alleli in una popolazione da una generazione all'altra. Questo fenomeno dipende da due processi: la distribuzione dei geni nei gameti e l'unione casuale dei gameti a formare lo zigote. L'aumento casuale di un allele A in una parte di una grande popolazione è in genere controbilanciato dall'aumento dell'altro allele a nella rimanente parte della popolazione; oppure un aumento casuale di A può essere controbilanciato da un aumento altrettanto casuale di a in un tempo successivo. In definitiva, in una grande popolazione la deriva genetica non dovrebbe determinare variazioni stabili nel patrimonio genetico. In una piccola popolazione, invece, una fluttuazione casuale potrebbe determinare la scomparsa di un allele raro o, al contrario, un suo aumento percentuale. La deriva genetica è una forza evolutiva casuale, indipendente dalla selezione naturale, che può determinare la diffusione o la riduzione di un allele indipendentemente dal suo valore adattativo, neutro o disadattativo. Evidentemente, la selezione naturale interagisce con la deriva genetica e tende ad eliminare i caratteri disadattativi.

Indirettamente, tuttavia, la deriva genetica può influenzare anche le grandi popolazioni. È noto che le popolazioni sono soggette, nel tempo, a grandi fluttuazioni numeriche, determinate da variazioni delle risorse, epidemie, ecc. In questi casi la sopravvivenza delle specie è legata a piccole popolazioni, i cui fenomeni di deriva avranno un effetto basilare sul patrimonio genetico delle grandi popolazioni a cui daranno origine. Questo fenomeno detto *del collo di bottiglia*, introdotto in letteratura da G. Leyland Stebbins, è concettualmente simile all'*effetto del fondatore* di Ernst Mayr. Un piccolo gruppo di individui che, separandosi dal resto della popolazione, invade un nuovo territorio (un'isola, un'oasi, ecc.), può non essere rappresentativo di tutta la variabilità genetica della sua specie e pertanto darà origine a nuove popolazioni, anche molto grandi, «condizionate» dal suo peculiare patrimonio genetico.

4.11 – MICROEVOLUZIONE

L'acquisizione del concetto di *popolazione* come comunità genetica ha costituito una tappa fondamentale negli studi dell'evoluzione. Hardy e Weinberg nel 1908 determinarono, indipendentemente l'uno dall'altro, che nelle popolazioni a riproduzione sessuata (e accoppiamento casuale) in assenza di cause perturbanti (mutazioni, variazioni ambientali e migrazioni), la frequenza dei geni e dei fenotipi non cambia con il succedersi delle generazioni. I processi evolutivi iniziano quando questo equilibrio viene turbato.

Con il termine di *microevoluzione* si intendono i cambiamenti evolutivi delle popolazioni fino all'origine di nuove specie. Con il termine di *macroevoluzione* ci si riferisce, come vedremo, a tutti i cambiamenti e ai processi evolutivi al di sopra della specie.

Nonostante esista una notevole documentazione sulle variazioni delle frequenze geniche nelle popolazioni, il dibattito sui processi che portano all'origine di specie nuove è ancora aperto e articolato in diverse tesi esplicative. Questa situazione dipende dal fatto che la speciazione avviene in una scala temporale per lo più inaccessibile sia al neontologo sia al paleontologo. Il neontologo non ha a disposizione il tempo sufficiente, mentre il paleontologo raramente riesce a disporre di una documentazione dettagliata su scale temporali brevi geologicamente (dell'ordine di 10.000-50.000 anni), a causa delle carenze intrinseche della documentazione paleontologica (§ 4.11.3d).

Paleontologi e neontologi per motivi diversi non arrivano, nella maggior parte dei casi, a cogliere «il momento» dell'origine delle nuove specie.

4.11.1 – Popolazione e selezione naturale

L'equilibrio genico è una situazione del tutto teorica. Appare intuibile, ed anche sperimentalmente provato, che ad ogni generazione si verifichino nelle popolazioni variazioni nelle frequenze geniche, causate dalla selezione naturale e dalla deriva genetica. Un esempio classico è dato dall'affermarsi del carattere «colore scuro» nelle popolazioni della farfalla notturna *Biston betularia* nelle regioni industriali dell'Inghilterra. Prima dell'industrializzazione, quando gli alberi, le rocce ed i licheni che li ricoprivano erano di colore chiaro, nelle popolazioni di *Biston betularia* prevaleva nettamente il fenotipo bianco maculato di nero. Durante il giorno queste farfalle riposano sul tronco degli alberi ed il loro fenotipo chiaro su sfondo chiaro poteva sfuggire più facilmente alla predazione degli uccelli rispetto al fenotipo scuro. Con l'inizio della rivoluzione industriale ed il conseguente inquinamento, gli alberi e le rocce assunsero un colore nero fumo. Parallelamente a questa variazione del colore dell'ambiente, si verificò un progressivo aumento del fenotipo di colore scuro che, nell'arco di 50 anni, divenne nettamente prevalente. Tale fenomeno venne interpretato con una più intensa predazione del fenotipo chiaro da parte degli uccelli. Esperienze condotte tramite cineprese dimostrarono (J.M. Savage, 1963) che i fenotipi chiari erano predati con maggior frequenza su sfondi nerofumo e sfuggivano più facilmente alla predazione su sfondi chiari. L'opposto succedeva per i fenotipi scuri. Questo fenomeno, noto come melanismo industriale, riscontrato in Inghilterra in decine di specie di farfalle, è stato oggetto di diverse interpretazioni, tutte però basate sul modello della selezione naturale. A prescindere da ogni ipotesi, rimane il fatto che

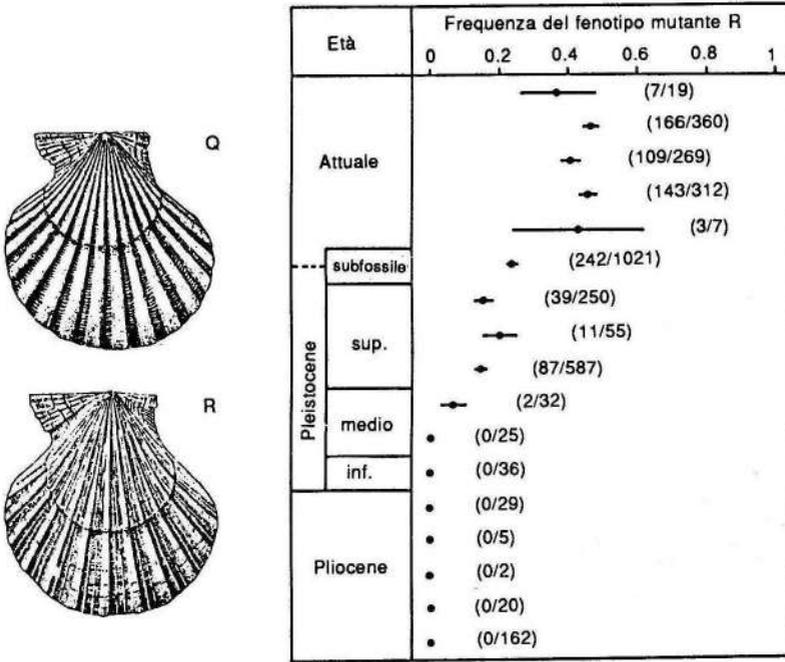


Fig. 4.11 – Cambiamento nella frequenza dei fenotipi Q ed R di *Cryptopecten vesiculosus*, un bivalve diffuso in Giappone dal Pliocene ad oggi. Ogni barretta indica l'errore standard della frequenza; tra parentesi è riportato il numero di esemplari appartenenti al fenotipo R rispetto al numero totale degli esemplari esaminati (da Hayami & Ozawa, 1975).

in questi ultimi decenni, in seguito alla riduzione dei livelli di inquinamento, le farfalle chiare stanno di nuovo aumentando di numero.

Anche nell'ambito della documentazione fossile si riscontrano esempi di variazione delle frequenze geniche relative ad uno o più caratteri, ma è ovviamente più difficile valutare se tali variazioni siano state controllate dalla selezione naturale.

a) IL CASO DI *Cryptopecten vesiculosus* (fig. 4.11)

C. vesiculosus è un pettinide (classe Bivalvia), conosciuto dal Pliocene, ancora molto comune nei fondali sabbiosi intorno all'isola di Horishu (Giappone). Dallo studio di oltre 3.100 esemplari, ottenuti da 17 campioni provenienti sia da sezioni plio-pleistoceniche sia da fondali attuali, Hayami e Ozawa (1975) hanno messo in evidenza l'esistenza di due fenotipi chiaramente distinguibili: il fenotipo R ed il fenotipo Q. Le valve sinistre del fenotipo R differiscono da quelle del fenotipo Q per le coste più arrotondate, meno elevate, gli spazi intercostali più ampi e ornati di scaglie embricate. Sebbene non vi siano individui con caratteri intermedi, i due fenotipi sono stati con sicurezza attribuiti alla stessa specie ed è stato inoltre possibile escludere che essi esprimano un fenomeno di dimorfismo sessuale. I campioni provenienti dai fondali attuali non mostrano variazioni significative nella frequenza dei due fenotipi. Il fenotipo R comparve nel Pleistocene medio e da allora andò gradualmente aumentando la sua frequenza rispetto al fenotipo Q. Da ciò si è dedotto che il fenotipo R rappresenta un mutante rispetto a Q. L'incremento nel tempo della fre-

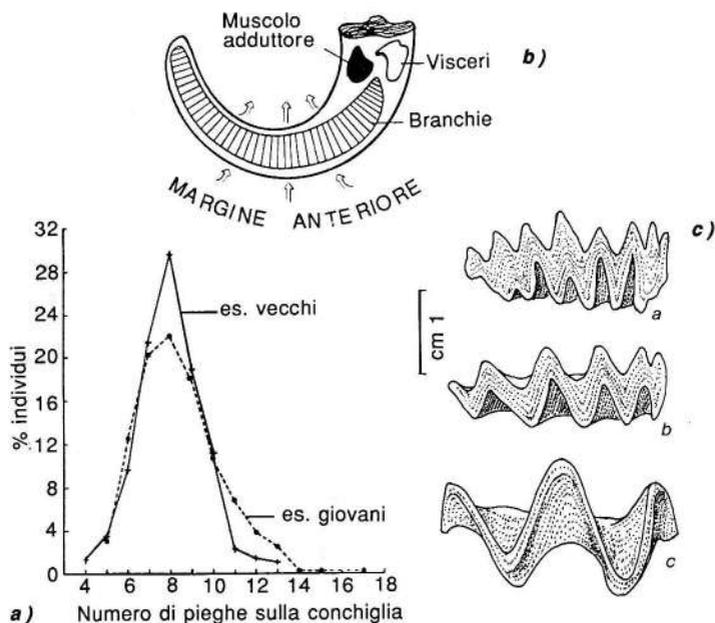


Fig. 4.12 – Effetto della selezione naturale su una popolazione di *Agerostrea mesenterica*, bivalente del Cretaceo del New Jersey. *a*) La distribuzione della frequenza delle pliche in 574 esemplari di tre anni (es. giovani) e in 315 esemplari che sopravvissero da 6 a 11 anni (es. vecchi) hanno permesso di osservare che gli esemplari con un numero di pliche intorno a 8 presentavano una più elevata percentuale di sopravvivenza rispetto a quelli con un numero maggiore di pliche. Questa tendenza è coerente con la storia evolutiva dei progenitori e con l'analisi morfofunzionale del taxon. *b*) Sono illustrate schematicamente le relazioni esistenti tra la curvatura della conchiglia e le branchie; le frecce indicano la direzione delle correnti inalanti (margine anteriore) ed esalanti (margine posteriore). *c*) Sono rappresentati i margini anteriori di tre esemplari (*a-c*) con un numero di pliche rispettivamente di 13, 8 e 5; da notare che la curvatura della conchiglia non permette una visione completa di tutte le pliche (da Sambol & Finks, 1977).

quenza di **R** potrebbe essere un indizio del significato adattativo dei nuovi caratteri; oppure una conseguenza dell'azione di un gene pleiotropico (§ 4.7), selezionato per un suo effetto vantaggioso, ma responsabile anche della morfologia, non necessariamente adattativa, del fenotipo **R**. Si potrebbe anche ipotizzare che il gene o i geni responsabili del fenotipo **R** siano stati selezionati indirettamente in quanto associati sullo stesso cromosoma ad uno o più geni portatori di caratteri adattativi (fenomeno del *linkage*). Secondo Hedrik (1982), il fenomeno per cui certi geni «neutrali», o addirittura sfavorevoli, si conservano in quanto agganciati a geni che codificano caratteri adattativi svolge un ruolo molto importante nel processo evolutivo.

b) IL CASO DI *Agerostrea mesenterica* (fig. 4.12)

A. mesenterica è un ostreide (classe Bivalvia) molto frequente nei sedimenti del Maastrichtiano del New Jersey (U.S.A.). Melvin Sambol e Robert Finks (1977), dopo aver determinato, sulla base delle linee di accrescimento annuali visibili nell'area legamentare, l'età della morte di 5.000 esemplari provenienti dallo stesso livello, hanno misurato quattro caratteri morfometrici: grado di curvatura e lunghezza dell'arco della conchiglia, numero e altezza delle pliche; sulla base di un modello di

morfologia funzionale (§ 6.12) questi caratteri avrebbero dovuto avere un valore adattativo direttamente proporzionale all'aumento della loro misura.

Lo scopo dei due autori non era quello di valutare l'effetto della selezione da una generazione all'altra, ma di verificare l'azione della pressione selettiva su una singola generazione.

Le misure effettuate dai due autori hanno consentito di verificare che, durante gli stadi di accrescimento, esisteva la tendenza alla selezione degli individui con la massima curvatura della conchiglia. Veniva dunque confermato il modello di morfologia funzionale di partenza, secondo cui la curvatura della conchiglia (e delle branchie) in questo gruppo di ostreidi è un importante carattere adattativo. L'acqua infatti entra dal lato convesso, cioè attraverso un'area quanto più possibile estesa in lunghezza, ed esce dal lato concavo, concentrando e quindi aumentando la velocità delle correnti che trasportano i rifiuti.

Il modello prevedeva che la massima altezza delle pliche e la massima lunghezza dell'arco della conchiglia sarebbero state favorite dalla selezione naturale; infatti entrambi i caratteri avrebbero assicurato la più ampia esposizione possibile delle branchie e cioè della superficie di respirazione e di assunzione del particellato alimentare. Le misure effettuate non hanno però consentito di confermare la loro funzione adattativa. Gli autori hanno osservato che la lunghezza dell'arco aumenta con gli stadi di accrescimento e quindi è difficile valutare se questo carattere sia selezionato; in ogni caso nelle popolazioni dopo i cinque anni gli archi più lunghi vengono progressivamente eliminati. Questa tendenza è in accordo con la storia evolutiva del taxon, caratterizzata da una progressiva diminuzione della lunghezza degli archi. Il problema dell'altezza delle pliche presenta delle analogie con quello della lunghezza dell'arco (anche se più complesso da interpretare); gli autori hanno verificato che, oltre una certa misura, l'altezza delle pliche diventa un carattere non vantaggioso, contraddicendo dunque la predizione del modello funzionale.

Il carattere morfometrico più semplice da studiare e da interpretare riguardava il numero delle pliche. Il modello iniziale di Sambol e Finks prevedeva, in teoria, il vantaggio dell'aumento del numero delle pliche (aumento della superficie branchiale esposta); tuttavia i due autori avevano osservato che, dopo una certa età, cessa l'accrescimento in larghezza della conchiglia e si instaura la tendenza ad un accrescimento del bordo subverticale che porta ad un progressivo riempimento delle pliche. Un elevato numero di pliche comporterebbe una loro minore larghezza e quindi un più facile riempimento che ne ridurrebbe in modo drastico l'altezza. Il modello funzionale dei due autori dunque prevedeva che la selezione naturale avrebbe dovuto sfavorire l'aumento delle pliche oltre un determinato numero ottimale.

Sambol e Finks hanno calcolato e confrontato la distribuzione della frequenza delle pliche in 574 esemplari di tre anni (individui giovani) e 315 esemplari che sopravvissero da 6 a 11 anni (individui vecchi); in questo modo hanno potuto dimostrare che gli esemplari con 8 pliche presentavano una più elevata percentuale di sopravvivenza. Questo risultato confermava pienamente il modello funzionale dei due autori. La tendenza alla eliminazione degli individui con un più elevato numero di pliche durante gli stadi giovanili riflette la stessa tendenza che si riscontrava nella linea filetica di *Agerostrea mesenterica*.

In conclusione, il risultato delle analisi ha permesso di verificare il carattere adattativo solo di due, fra i quattro caratteri presi in considerazione nel modello di morfologia funzionale, la massima curvatura e il numero ottimale delle pliche.

4.11.2 — Il problema dell'origine delle specie

Abbiamo già osservato che le specie non sono entità soggettive, ma oggettive, che presentano adattamenti e caratteri morfofisiologici esclusivi, registrati nel loro programma genetico ereditario (§ 3.6). L'origine di specie nuove può essere imputabile a due diversi processi indicati rispettivamente con i termini di *speciazione filetica* e di *speciazione s.s. (sensu stricto)*.

Il termine di speciazione è utilizzato in biologia solo quando una popolazione o più popolazioni si separano da quella originaria e danno luogo ad una o più specie; a rigore, quindi, il termine di speciazione si riferisce sempre ad un fenomeno di ramificazione evolutiva. La trasformazione di una specie in un'altra lungo la stessa linea viene indicata invece come *evoluzione filetica*. Considerando che l'espressione di speciazione letteralmente significa «origine di una o più specie» e che l'espressione «evoluzione filetica» presenta un significato molto generale, non utilizzabile in modo esclusivo per indicare l'origine di una nuova specie, per evitare possibili confusioni abbiamo utilizzato l'espressione di «speciazione filetica», invece di «evoluzione filetica», mantenendo al termine di speciazione s.s. il suo significato di speciazione per ramificazione.

a) SPECIAZIONE FILETICA (fig. 4.13)

Si ammette che il patrimonio genico di una popolazione, sottoposta alla pressione selettiva delle variazioni ambientali, vada modificandosi dando luogo a popolazioni «... vissute a differenti livelli di tempo...» che «... debbono essere classificate come specie, generi, ecc. diversi» (Dobzansky, 1962). I fossili offrono una buona documentazione di questo processo, tuttavia le opinioni sulla sua importanza e sulla sua frequenza nel contesto del fenomeno evolutivo non sono unanimi.

Il processo di speciazione filetica porta alla trasformazione di una specie in un'altra ma, evidentemente, non aumenta il numero delle specie. La moltiplicazione delle specie è, per definizione, dovuta solo a processi di speciazione s.s.

b) SPECIAZIONE *sensu stricto* (fig. 4.13)

La specie è già stata definita come un insieme di popolazioni o di gruppi di individui interfertili isolati riproduttivamente (§ 3.6). È dunque l'isolamento riproduttivo, e quindi l'unicità del suo programma genetico, che conferisce alla specie il suo carattere

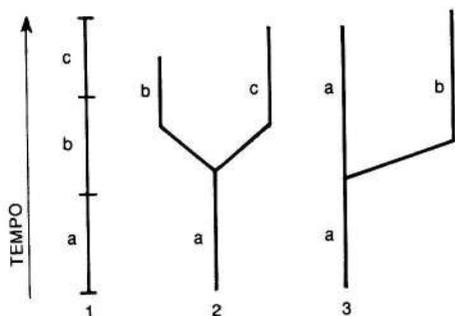


Fig. 4.13 — Speciazione filetica e speciazione s.s. Nel caso 1 (speciazione filetica) la specie **a** si differenzia nel tempo nella specie **b** che a sua volta si trasforma nella specie **c**. Nei casi 2 e 3 (speciazione s.s.) dalla specie **a** hanno origine due specie **b** e **c** (caso 2) oppure la sola specie **b** (caso 3).

esclusivo. Il problema, in ultima analisi, è quello di capire in quale modo si può arrivare all'isolamento riproduttivo di popolazioni o di gruppi di individui che originariamente erano interfertili. Sono ammessi comunemente tre diversi modelli di speciazione: la speciazione allopatrica (o geografica), la speciazione simpatica e la speciazione parapatica; essi prevedono tre diversi modi di acquisire un isolamento riproduttivo.

b1) *Speciazione allopatrica*

Secondo la maggior parte degli autori la *speciazione allopatrica*, con tutte le sue varianti, è quella più comune. Il modello prevede la separazione di una popolazione originale in due o più popolazioni, tramite barriere geografiche (fig. 9.1). Le popolazioni separate dalla barriera, che si può esemplificare materialmente in un fiume, un braccio di mare, una catena montuosa, ecc., all'inizio sono ancora rappresentative del patrimonio genetico della popolazione originaria. Le differenze ecologiche tra gli ambienti separati dalla barriera, e quindi la diversa azione della selezione naturale, tendono ad accumulare differenze genetiche nel programma ereditario delle popolazioni separate. Queste differenze possono portare, più o meno rapidamente a seconda della pressione selettiva, all'instaurazione di meccanismi di isolamento riproduttivo che, anche in caso di scomparsa delle barriere geografiche, impediranno i tentativi di incrocio tra le popolazioni che sono state isolate. Secondo gli autori (Mayr, 1963) piccole popolazioni possono rimanere isolate o all'interno o alla periferia dell'areale di una specie, dando luogo ai cosiddetti *isolati periferici* che svolgerebbero un ruolo fondamentale nel fenomeno evolutivo. Gli isolati periferici, infatti, presentano molti dei requisiti ritenuti necessari per portare ad una rapida speciazione. Essi sono costituiti da piccole popolazioni isolate geograficamente, in cui eventuali mutazioni favorevoli possono diffondersi molto rapidamente. Si presuppone inoltre che, essendo localizzati al margine dell'areale e quindi in condizioni ambientali diverse da quelle della popolazione parentale, la forte pressione selettiva ne faciliti la rapida differenziazione. Nell'evoluzione degli isolati periferici, d'altra parte, possono svolgere un ruolo molto importante anche due fattori casuali: il peculiare programma genetico degli individui che hanno fondato la popolazione (*l'effetto del fondatore*) e i fenomeni di deriva genetica. Il destino degli isolati periferici non porta sempre al traguardo della speciazione, anzi più spesso porta all'estinzione che è la sorte più comune delle piccole popolazioni.

b2) *Speciazione simpatica*

Questo modello di speciazione postula la formazione di una nuova specie all'interno dell'areale della popolazione parentale, senza prevedere un meccanismo di isolamento spaziale. In linea di principio molti autori non escludono che mutazioni nelle sequenze di DNA possano portare a nuove specie simpatriche. Sempre in teoria, se i portatori di mutazioni adattative, che implicino una differenziazione ecologica o etologica, si incrociassero preferenzialmente tra di loro e se il loro reciproco flusso genico fosse più elevato di quello con la parte rimanente della popolazione, si potrebbe arrivare alla instaurazione di un loro isolamento riproduttivo. Secondo Bush (1975), lo spostamento di una popolazione di *Ragoletis pomonella*, la mosca dei fiori di biancospino, alle piante di melo (nel 1864) e successivamente alle piante di ciliegio (nel 1960) è stato determinato, in entrambi i casi, da una singola mutazione. Successive mutazioni hanno poi «perfezionato» l'adattamento delle popolazioni che colonizzano le due piante. Le tre popolazioni coesistono nella medesima area ma, evi-

dentemente, l'habitat di ogni popolazione determina la scelta dei partners e causa un loro isolamento riproduttivo. Poiché esistono centinaia di migliaia di insetti specializzati per un ospite particolare (specificità per l'ospite), si ritiene che questo tipo di speciazione possa essere comune.

Il fenomeno della poliploidia (§ 4.8) rappresenta comunque l'unico esempio ben documentato di speciazione simpatica, cioè senza isolamento spaziale. I nuovi individui poliploidi risultano, infatti, immediatamente isolati riproduttivamente dal resto della popolazione.

b3) *Speciazione parapatrica*

Nei due modelli discussi risulta evidente che l'arresto del flusso genico fra le popolazioni costituisce la condizione indispensabile per l'origine di una specie nuova. È comunemente ammesso, però, che la speciazione possa avvenire anche in assenza di un completo arresto del flusso genico. In questo caso la differenziazione di una popolazione dalla popolazione parentale consisterebbe nella prevalenza dell'azione della selezione naturale su quella del flusso genico. Due popolazioni che vivono in aree geografiche contigue, e quindi rimangono in contatto lungo un'area di confine, possono differenziarsi se l'azione della selezione naturale è diversa nei due areali e, pertanto, le differenze genetiche si possono accumulare rapidamente nonostante la tendenza omogeneizzante del flusso genico.

4.11.3 — Origine di specie nuove secondo la teoria sintetica e la teoria degli equilibri intermittenti

a) LA TEORIA SINTETICA

Dagli anni '30 in poi l'integrazione degli studi sulla genetica delle popolazioni con la sistematica (Cap. 3) e la paleontologia ha portato alla cosiddetta *moderna teoria sintetica dell'evoluzione*. La selezione naturale svolge un ruolo fondamentale in questa teoria, che in definitiva rappresenta un «aggiornamento» del pensiero darwiniano. La messa a punto della «sintesi» costituì una inderogabile necessità per gli studiosi dell'evoluzione e, indubbiamente, una grande impresa intellettuale. Si trattava infatti di conciliare in un'unica teoria i dati della genetica ottenuti in laboratorio con i dati dell'osservazione naturalistica. Era fondamentale stabilire una comunicazione tra paleontologi, abituati a lavorare in una dimensione tempo di milioni di anni ed a trattare eventi evolutivi macroscopici, e neontologi che ad esempio lavoravano sull'evoluzione di popolazioni di moscerini con cicli vitali dell'ordine di un mese.

Mutazioni geniche e cromosomiche, rimescolamento dei cromosomi, ricombinazione, selezione naturale, deriva genetica e isolamento spaziale furono riconosciuti dai genetisti e dai sistematici come le forze fondamentali della microevoluzione che, agendo sulle popolazioni, danno origine a nuove specie. La sintesi raggiunse la sua completezza, almeno formale, quando George Gaylord Simpson (1944) dimostrò che la documentazione paleontologica era ben conciliabile con la genetica delle popolazioni e quindi con una concezione darwiniana dell'evoluzione. La teoria sintetica esprime una visione pluralistica dei fenomeni evolutivi e non può essere riassunta in un unico assioma, anche se è possibile riconoscerci alcuni tratti fondamentali.

La scuola sintetica è essenzialmente orientata verso il gradualismo ma ammette,

basandosi direttamente sulla documentazione paleontologica, che i fenomeni di speciazione (ed evolutivi in generale) presentino sia fasi di stasi che di evoluzione rapidissima. Essa ammette, inoltre, sia fenomeni di speciazione filetica che di speciazione s.s. Alcuni autori, come ad esempio Huxley (1957), considerano la speciazione s.s. come un corollario dell'evoluzione filetica, la sola vera fonte di progressione evolutiva. Simpson (1949, 1954) rivaluta il significato evolutivo della speciazione s.s. ma ritiene che la speciazione filetica debba essere almeno altrettanto importante, sia perché frequente sia perché anche la speciazione s.s. si può ridurre alla speciazione filetica di due linee separate; l'autore riconosce però che, nei casi limite, i due processi appaiono ben distinti.

b) EQUILIBRI INTERMITTENTI

All'inizio degli anni '70 Eldredge e Gould hanno proposto un nuovo modello evolutivo, la *teoria degli equilibri intermittenti (punctuated equilibria)* che ha veramente polarizzato, sia in senso negativo sia in senso positivo, l'attenzione dei neontologi e dei paleontologi, rinnovando in modo veramente prodigioso l'interesse per la documentazione paleontologica ed i problemi evolutivi in generale. La teoria degli equilibri intermittenti è fondata su due punti essenziali che prevedono rispettivamente una rapida, geologicamente istantanea, speciazione allopatrica ed una successiva fase di stasi delle specie che si prolunga per tutta la loro esistenza.

L'origine di specie nuove, nella teoria degli equilibri intermittenti, avviene di regola tramite il modello della speciazione allopatrica di Mayr (1963). Questo modello prevede infatti rapidi fenomeni di speciazione (dell'ordine di migliaia o di decine di migliaia di anni) e permette di giustificare i bruschi passaggi da una specie all'altra che si osservano nella documentazione paleontologica. Vale a dire che il mancato ritrovamento degli *anelli di transizione* tra le specie non dipenderebbe dalle lacune della documentazione paleontologica, ma viene semplicemente considerato una conseguenza del meccanismo con cui avviene la speciazione. Se infatti si ammette che la differenziazione delle specie avvenga rapidamente nell'ambito di piccole popolazioni ai limiti dell'areale della specie ancestrale (isolati periferici), risulta ovvio che ben difficilmente gli anelli di passaggio potranno entrare a far parte della documentazione paleontologica. In ogni caso, i passaggi evolutivi non sarebbero mai documentabili nell'areale della specie ancestrale, nel quale in seguito potrebbe migrare la specie derivata. Nel tempo, si osserverebbe la comparsa della specie derivata nell'areale della specie ancestrale, senza anelli di transizione. Questo modello tenta dunque di interpretare il motivo per cui, nella maggior parte dei casi, nella documentazione paleontologica non si osservano transizioni morfologiche tra i taxa.

Il modello degli equilibri intermittenti non nega l'esistenza dell'evoluzione filetica, ma ne riduce drasticamente l'importanza. Come vedremo, questo punto di vista comporta profonde differenze, rispetto alla teoria sintetica, nel modo di concepire la macroevoluzione.

c) CONFRONTO TRA I DUE MODELLI

Nel suo complesso il modello evolutivo di Simpson (1944, 1953) è essenzialmente filetico e gradualista (*gradualismo filetico*), ma è molto più pluralista del modello di gradualismo filetico come riportato da Eldredge e Gould (1972). Il gradualismo di Simpson non è né lento né continuo e presenta tutti i casi possibili di velocità evolu-

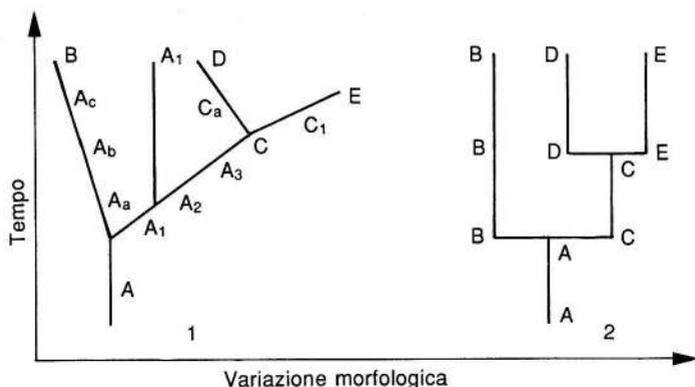


Fig. 4.14 – Origine delle specie nei modelli del gradualismo filetico (1) e degli equilibri intermittenti (2). Il gradualismo filetico di Simpson contempla anche il fenomeno della stasi evolutiva (la popolazione A_1 non varia nel tempo fino alla sua estinzione).

tiva: dalla stasi all'evoluzione quantica (cioè rapidissima) di una piccola popolazione.

Il modello degli equilibri intermittenti si differenzia essenzialmente dal gradualismo filetico in quanto postula che l'importanza della speciazione filetica sia nettamente subordinata rispetto alla speciazione allopatica, che costituirebbe di regola un evento geologicamente istantaneo.

La speciazione allopatica è essenziale, anche nel gradualismo filetico, in quanto è l'unico processo in grado di moltiplicare il numero delle specie e di realizzare una radiazione adattativa ma, salvo «casi estremi» (Simpson, 1953), è inscindibile dall'evoluzione filetica. Negli equilibri intermittenti l'origine delle specie nuove è geologicamente istantanea e coincide con il punto di ramificazione, mentre nel gradualismo filetico il punto di ramificazione indica l'inizio della differenziazione di due popolazioni che solo in un tempo successivo (più o meno lungo) si diversificheranno a livello specifico (fig. 4.14).

Un altro punto importante riguarda il fenomeno della stasi evolutiva; mentre nel gradualismo filetico le specie, a seconda delle condizioni ambientali, possono rimanere stabili o possono differenziarsi (fileticamente) in altre specie, negli equilibri intermittenti le specie, per tutta la loro esistenza, sono caratterizzate da una *fase di stasi* dovuta ad un meccanismo omeostatico del programma genetico.

Il gradualismo filetico e il modello di Eldredge e Gould costituiscono due interpretazioni diverse, ma complementari, della storia della vita, fondate sugli stessi fenomeni e principi della microevoluzione elaborati dai fondatori della «sintesi». Sarebbe plausibile che un genetista, che studia l'evoluzione delle popolazioni in un arco di tempo limitato, estrapolasse la continuità e la gradualità del loro cambiamento e le applicasse ai fenomeni di speciazione o anche di macroevoluzione. In realtà, anche gli stessi genetisti che posero le basi della sintesi ammettevano l'esistenza di rapidi fenomeni di speciazione seguiti da fasi di stasi (J.B. S. Haldane, 1860-1964) e affermarono (R.A. Fisher, 1890-1962) che le variazioni continue che si osservano nello studio della genetica delle popolazioni avrebbero potuto apparire esplosive in una scala temporale geologica. Inoltre, anche la possibilità di fenomeni di stasi, almeno a livello fenotipico, è ritenuta compatibile con la genetica delle popolazioni e imputabile all'azione stabilizzante della selezione naturale.

I fenomeni ed i principi della microevoluzione sono, in definitiva, alla base sia del gradualismo fletico sia degli equilibri intermittenti. Dunque, l'analisi dei fenomeni microevolutivi non consente di privilegiare un modello rispetto all'altro. La speciazione e la macroevoluzione si presentano come un campo di ricerca peculiare e indipendente anche se strettamente legato alla microevoluzione. Un modello sulla speciazione o sulla macroevoluzione, per essere ritenuto a priori potenzialmente valido, non potrà essere in contrasto con i dati sperimentali della microevoluzione, ma i suoi schemi non potranno essere dedotti dalla microevoluzione. In definitiva, solo dall'analisi della documentazione paleontologica si potrà tentare di valutare se il processo evolutivo è caratterizzato da uno dei due modelli o da entrambi o da altri ancora.

d) DOCUMENTAZIONE PALEONTOLOGICA

Il mancato ritrovamento di fossili che documentino la gradualità delle variazioni tra le specie può essere interpretato, nell'ambito di un modello rigidamente gradualista, con il carattere discontinuo della documentazione paleontologica. In effetti il processo di sedimentazione non è quasi mai continuo, non solo negli ambienti continentali, ma anche negli stessi ambienti marini. Le lacune di sedimentazione a piccola o grande scala, dovute a mancata deposizione o a fenomeni di erosione, costituiscono una regola più che un fatto eccezionale (§ 8.5.2h). La sedimentazione è un processo geologico discontinuo nel tempo e nello spazio e quindi un registratore difettoso della storia della Terra. Inoltre, le stesse modalità del processo di fossilizzazione e, prima ancora, la storia degli organismi dalla morte al seppellimento (biostratinomia) suggeriscono che solo una minima parte degli organismi potenzialmente fossilizzabili sono conservati nelle rocce come resti decifrabili (Cap. 2). È facilmente prevedibile, perciò, che la documentazione paleontologica sia incompleta. Il fatto che praticamente ogni giorno vengano ritrovati nuovi fossili dimostra da un lato che la documentazione precedente era incompleta e dall'altro che essa è migliorabile. È dunque plausibile che, almeno in certi casi, la possibile origine graduale delle specie possa essere mascherata da lacune nella documentazione paleontologica. Esistono tuttavia successioni sedimentarie ricche di fossili che si possono interpretare come continue e che possono permettere di seguire l'andamento del processo evolutivo. Il fenomeno più semplice da verificare (ma solo a livello della morfologia dello scheletro, ovviamente) è quello della stasi evolutiva delle specie che però di per se stessa non porta prove conclusive in favore di un particolare modello.

e) IL FENOMENO DELLA STASI

Il fatto che i taxa abbiano una distribuzione stratigrafica valutabile in centinaia di migliaia o milioni di anni sembrerebbe dimostrare che tutti, o almeno la maggior parte, presentano un fenomeno di stasi e che, come conseguenza, l'evoluzione sarebbe concentrata in intervalli di tempo molto brevi. È possibile che talora il carattere convenzionale della classificazione mascheri certe modificazioni evolutive, oppure che altre modificazioni non siano registrate sulle parti fossilizzabili, oppure che non siano considerate direttamente nella classificazione, come le ultrastrutture dei gusci di *Orbulina universa* e *O. suturalis* (§ 4.11.3 f6). Prescindendo da queste «possibilità», le fasi di stasi, anche se probabilmente non costituiscono una regola costante, sono un fenomeno che si riscontra comunemente in paleontologia e sono indubbiamente più frequenti di quanto si ritenesse prima che Gould ed Eldredge enunciassero il loro

modello. La malacofauna del Neogene mediterraneo, ad esempio, presenta una eccellente documentazione di questo fenomeno. I periodi di stasi morfologica delle specie non sono stati ancora documentati con il rigore scientifico con cui Stanley e Yang (1988) ne hanno provato l'esistenza in 19 specie di bivalvi pliocenici di diverse regioni della Terra, controllando 24 variabili. Tuttavia, la documentazione del Neogene mediterraneo è stata oggetto di centinaia di monografie di celebri *splitters* (moltiplicatori di specie), che non avrebbero mancato di rilevare (ed in certi casi le hanno rilevate) l'evoluzione morfologica delle specie nel tempo. Proprio l'esistenza di queste fasi di stabilità delle specie, riconosciuta esplicitamente già dal paleontologo Hugh Falconer, indussero Darwin stesso, che fino allora aveva espresso un modello evolutivo essenzialmente continuo, ad ammettere che: «... il periodo durante il quale una certa specie è stata sottoposta a modificazione per quanto lungo misurato in anni è stato probabilmente breve in confronto al periodo durante il quale non ha subito alcun cambiamento». Il fenomeno della stasi evolutiva è contemplato, del resto, anche nella Teoria Sintetica come effetto dell'azione stabilizzante della selezione naturale.

La comparsa improvvisa di nuovi taxa in un bacino può essere poi dovuta, oltre che ad un processo evolutivo compatibile con gli equilibri intermittenti, anche a fenomeni di migrazione di taxa simili ma di origine diversa. La malacofauna a molluschi del Neogene mediterraneo costituisce una documentazione ottimale del fenomeno della stasi, tuttavia lo stato delle conoscenze attuali non permette ancora un sicuro riferimento ad un determinato modello.

f) QUALE MODELLO?

Esistono alcuni casi esemplari in cui è possibile dimostrare che le specie si sono trasformate gradualmente nel tempo dando origine a specie nuove senza attraversare fasi di stasi; altri in cui fasi di trasformazione, più o meno rapida, succedono a fasi di stasi; altri ancora in cui è difficile stabilire se il fenomeno di speciazione rientri nel modello degli equilibri intermittenti o richiami il gradualismo filetico di Simpson.

Nell'ambito della fauna ad artiodattili e condilarti del Wyoming Nord Occidentale, secondo Gingerich (1980), in un intervallo di tempo di circa 12,5 milioni di anni, dal Paleocene superiore all'Eocene inferiore, sono apparse 24 specie tramite un processo di evoluzione filetica graduale, mentre solo per 14 specie comparse improvvisamente si può forse applicare il modello degli equilibri intermittenti. Sempre nell'ambito dei mammiferi sembrano esistere casi ben documentati di gradualismo filetico (figg. 4.15 e 4.16). D'altra parte, secondo Hallam (1978), l'evoluzione dei bivalvi giurassici è interpretabile con il modello degli equilibri intermittenti e casi di evoluzione filetica graduale si riscontrano solo nel progressivo aumento di taglia di alcune linee filetiche. Partendo dall'assioma che l'evoluzione è un processo di adattamento a nuovi ambienti, Johnson (1982) ha osservato che tra gli invertebrati marini, gli organismi pelagici hanno vissuto in ambienti molto estesi, che cambiano gradualmente, mentre gli organismi bentonici hanno vissuto in ambienti caratterizzati da brusche variazioni ambientali. Con questa premessa, l'autore ha ipotizzato che l'origine di specie nuove si possa interpretare prevalentemente con il modello degli equilibri intermittenti nel caso degli organismi bentonici e con il gradualismo filetico nel caso degli organismi pelagici. Se questa ipotesi sarà confermata, si può affermare fin d'ora che esistono, tuttavia, numerose eccezioni.

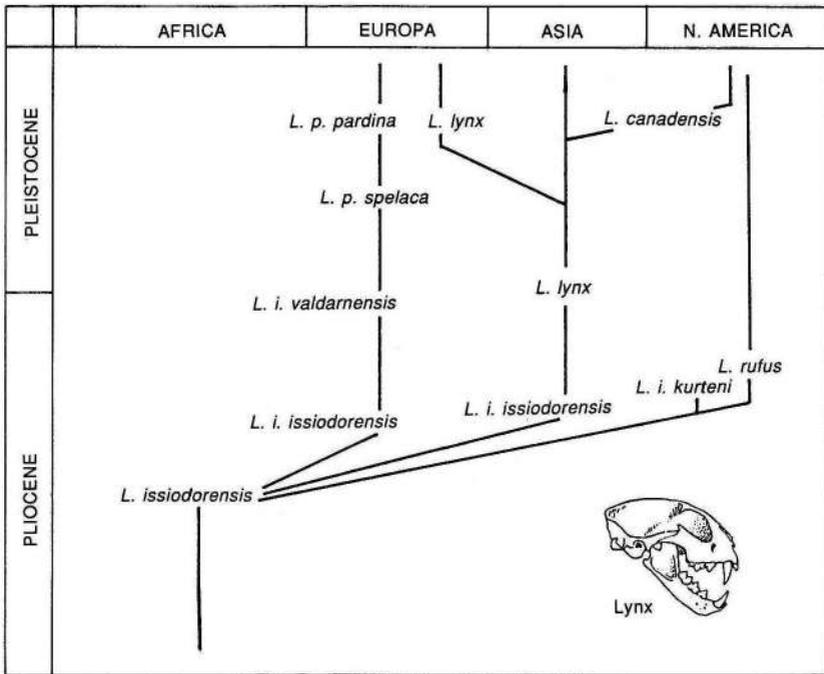
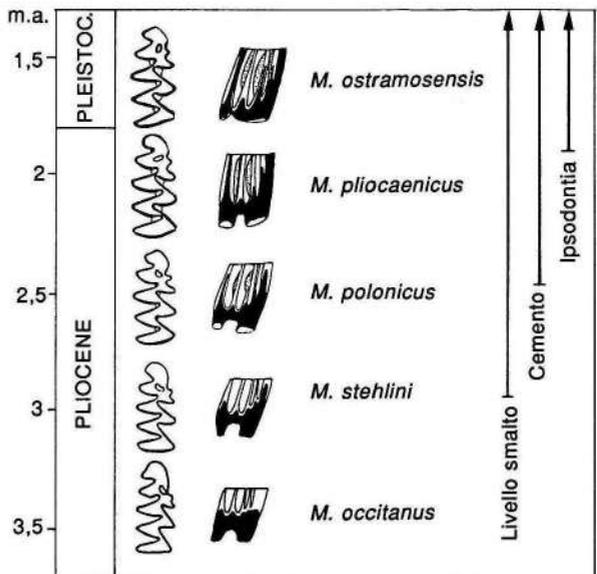


Fig. 4.15 - La filogenesi del genere *Lynx*, come ricostruita da Werdelin (1981), sembra costituire un buon esempio di gradualismo filetico (da Levinton, 1988).

Il dibattito sul gradualismo filetico e sugli equilibri intermittenti è stato senza dubbio proficuo, in quanto ha riproposto all'attenzione dei neontologi il significato della documentazione paleontologica ed il suo valore essenziale nella elaborazione dei modelli evolutivi. Proprio da questo dibattito sembra emergere la sterilità della con-

Fig. 4.16 - L'arvicolide *Mimomys* del Plio-Pleistocene dell'Europa si è evoluto in modo graduale, come è evidenziato dai cambiamenti osservati nel primo molare inferiore. Modificazioni dentali lungo la linea che ha portato da *M. occitanus* a *M. ostramosensis*: aumento della ipsodontia, graduale comparsa del cemento (punteggiato nella figura) negli angoli rientranti, cambiamenti nell'aspetto della superficie masticatoria e aumento dei livelli dello smalto (in nero), che nelle ultime due specie raggiunge la superficie masticatoria (da Chalain & Laurin, 1986).



trapposizione gradualismo - equilibri intermittenti. L'evoluzione, come illustrata dai fossili, non appare come un fenomeno rigidamente schematizzabile in uno dei due modelli: essa appare in realtà come un fenomeno essenzialmente opportunistico e, per questa sua natura, molto irregolare da un punto di vista operativo. I casi qui illustrati non hanno lo scopo di dimostrare la validità di un modello rispetto all'altro, ma solo di verificare la molteplicità dei *patterns* e talora le relative difficoltà di interpretazione.

f1) Il caso di *Phacops rana* (*Trilobite*) (fig. 4.17)

Questo esempio, ormai classico, è stato illustrato nelle due pubblicazioni che hanno introdotto in letteratura il modello degli equilibri intermittenti (Eldredge, 1971; Eldredge & Gould, 1972) e tratta la storia evolutiva di alcune sottospecie di *Phacops rana* del Devoniano medio e superiore del Nord America. Le diverse popolazioni di *Phacops rana* sono caratterizzate dal numero di file di lenticelle che formano l'occhio composto tipico degli artropodi. Nel Givetiano inferiore vengono distinte due sottospecie con lo stesso numero di lenticelle: *P. rana milleri* e *P. rana crassitubercolata*, diffuse esclusivamente nei mari epicontinentali. Da *P. rana crassitubercolata* ebbe poi origine *P. rana rana*, caratterizzata da 17 file di lenticelle, che si diffuse nei mari marginali. La coesistenza delle due sottospecie (o popolazioni) esclude un processo di

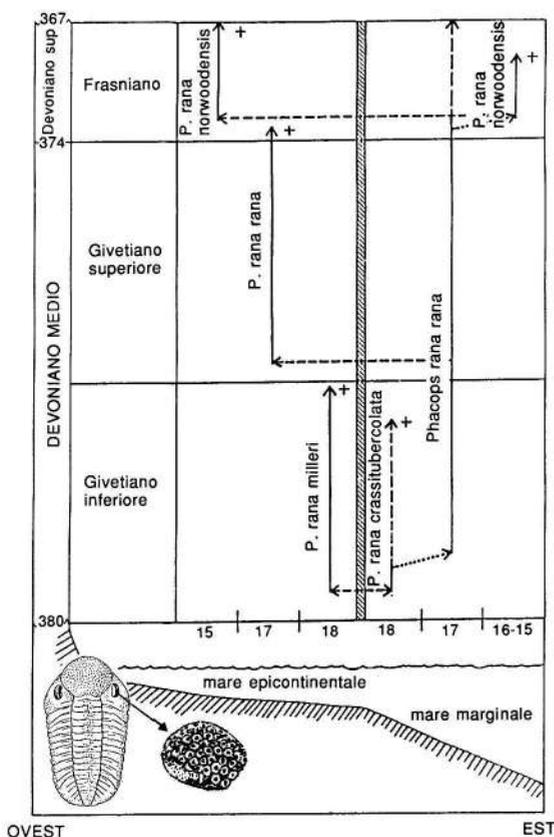


Fig. 4.17 - La successione delle sottospecie del trilobite *Phacops rana* nel Devoniano dell'America settentrionale. I numeri alla base del diagramma indicano il numero di file di lenticelle dell'occhio composto. Le linee punteggiate indicano la riduzione del numero di file delle lenticelle in una popolazione periferica. Le linee a tratteggio orizzontale indicano i fenomeni di migrazione. Le linee verticali continue indicano la continuità della presenza di un taxon nell'area indicata. Le linee verticali a tratteggio sottolineano la persistenza di una sottospecie ancestrale in un'area del mare marginale (da Eldredge, 1971, con modifiche).

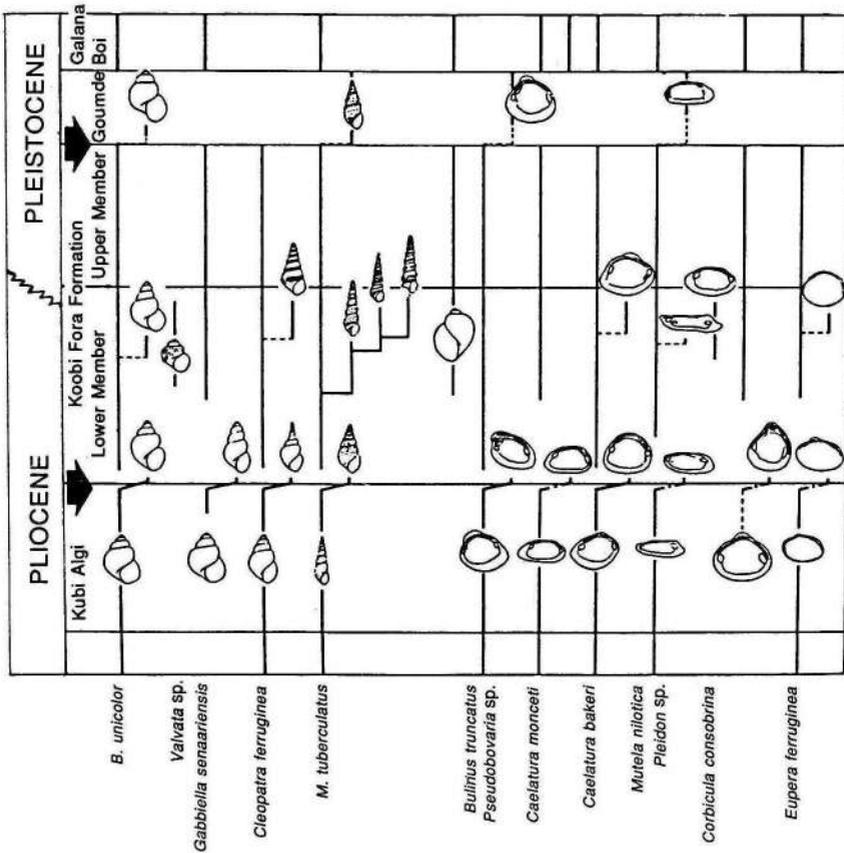


Fig. 4.18 – Cambiamenti evolutivi (?) nei molluschi del Bacino del Lago Turkana (Kenia settentrionale). Le frecce indicano i due eventi di variazione improvvisa che coincidono con le principali regressioni lacustri (da Williamson, 1981, con modifiche).

evoluzione filetica, che prevederebbe la scomparsa della sottospecie ancestrale. All'inizio del Givetiano superiore, *P. rana rana* si sarebbe diffusa anche nei mari epicontinentali, dove si estinse nel Frasniano basale. *P. rana rana* sopravvisse invece nei mari marginali dove diede origine a *P. rana norwoodensis*, con 16-15 lenticelle, che successivamente migrò nei mari epicontinentali. Anche in questo caso la popolazione ancestrale è contemporanea con la popolazione derivata.

L'esempio dovrebbe illustrare in modo chiaro il modello degli equilibri intermittenti: rapida differenziazione per isolamento e stasi fino alla scomparsa. Tuttavia l'esempio non è calzante, in quanto considera sottospecie e non specie, che nel modello degli equilibri intermittenti sono considerate le uniche vere unità evolutive.

Secondo Jeffrey Levinton (1988) questo esempio potrebbe anche essere spiegato con un caso di polimorfismo, cioè di varianti genetiche o fenotipiche, all'interno di una popolazione o di una specie, controllate da fattori ambientali.

f2) I molluschi del lago Turkana (fig. 4.18)

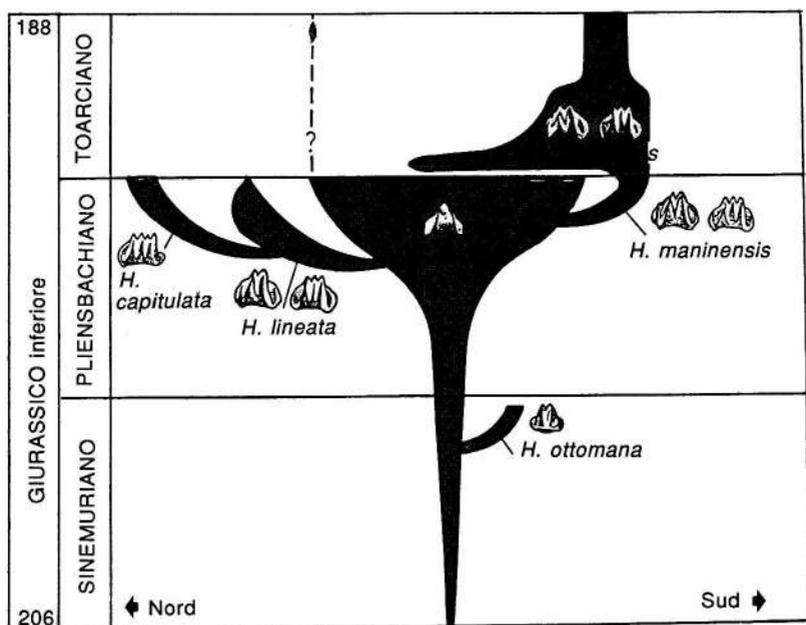
Un altro esempio, ritenuto una vera prova del modello degli equilibri intermittenti, riguarda i molluschi Plio-Pleistocenici del Lago Turkana, nel Kenia settentrionale

(Williamson, 1981). Nella successione sedimentaria che rappresenta un intervallo di qualche milione di anni, si notano due fasi simultanee di (possibile) speciazione, in corrispondenza delle due fasi principali di regressione del bacino che presumibilmente portarono all'isolamento delle faune.

È importante osservare che le specie ancestrali ripopolarono il bacino lacustre contemporaneamente alle fasi di trasgressione e cioè di ripristino delle precedenti condizioni ambientali. È stato ipotizzato che le popolazioni delle specie ancestrali rimaste isolate nel bacino si siano modificate rapidamente, in un tempo valutabile tra 5.000 e 50.000 anni, dando luogo a nuovi taxa; invece le popolazioni ancestrali sopravvissero e rimasero immutate negli ambienti (forse anche negli stessi immissari) che non furono modificati dal fenomeno regressivo. Questa interpretazione in chiave di equilibri intermittenti non è stata però esente da critiche fondate (Palmer, 1985). Una delle interpretazioni alternative più verosimili riguarda la possibilità che le nuove forme, comparse durante i fenomeni di regressione, rappresentino risposte ecofenotipiche delle specie ancestrali, anziché nuove specie (Boucot, 1982), come accade spesso nei gasteropodi (Palmer, 1985).

f3) *Le specie del genere Homoeorhynchia (Ordine Rhyntonellida, Tipo Brachiopoda)* (fig. 4.19)

L'evoluzione del genere *Homoeorhynchia* (Ager, 1983) sembra, almeno in parte, ben interpretabile con il modello degli equilibri intermittenti. Durante il Pliensbachiano (Giurassico inf.) dalla specie più diffusa *H. acuta*, caratterizzata da una sola



m.a.

Fig. 4.19 – Evoluzione del genere *Homoeorhynchia* nel Giurassico inferiore dell'Europa. Da *H. acuta* hanno origine nel Pliensbachiano con un processo di speciazione allopatrica, riconducibile al modello degli equilibri intermittenti, *H. capitulata*, *H. lineata* e *H. maninensis* (da Ager, 1983, con modifiche).

plica, si differenziarono rapidamente tre diverse specie: *H. capitulata*, *H. lineata* e *H. maninensis*. Alla fine del Pliensbachiano delle 4 specie presenti sopravvissero solo *H. acuta*, segnalata sporadicamente come specie endemica nel Toarciano superiore, e la specie meridionale *H. maninensis*. Interpretando alla lettera la figura di Ager, quest'ultima avrebbe dato origine per speciazione filetica a *H. meridionalis*, che nel Toarciano venne ad occupare in parte l'antico areale della specie ancestrale *H. acuta*. Ager, però, riferisce che la separazione specifica di *H. maninensis* da *H. meridionalis* è molto dubbia e che potrebbe trattarsi in realtà della stessa specie. In questo caso *H. maninensis* e *H. meridionalis* sarebbero sinonimi e l'evoluzione del genere *Homoerhynchia* dal Sinemuriano al Toarciano sarebbe completamente interpretabile con il modello degli equilibri intermittenti.

f4) Il caso di *Eucyrtidium calvertensis* e *E. matuyamai* (*Radiolari*) (fig. 4.20)

Seguendo le stesse indicazioni di Eldredge e Gould (1972, pp. 141-142) la speciazione allopatrica e quindi anche gli equilibri intermittenti, dovrebbero riferirsi solo a taxa che si riproducono sessualmente. A rigore, organismi come i radiolari a riproduzione asessuata, e solamente «sospettati» di riproduzione sessuale, non dovrebbero essere presi in considerazione come modello per i patterns evolutivi degli organi-

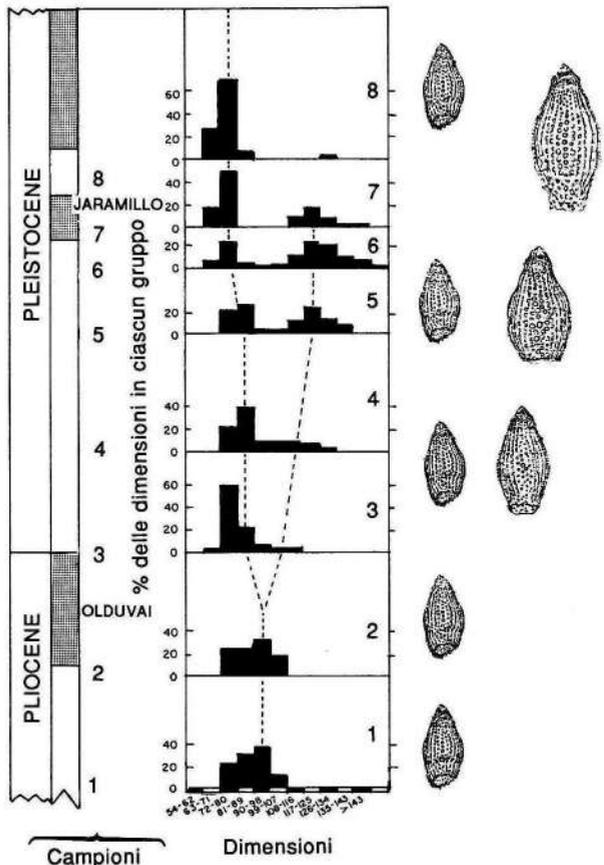


Fig. 4.20 - Origine di *Eucyrtidium matuyamai* (a destra) da *E. calvertense* (a sinistra) nel Pleistocene del Pacifico settentrionale; il processo di differenziazione è relativamente rapido ma graduale. Sulla sinistra della figura è riportata la stratigrafia paleomagnetica (§ 8.6.2) della successione stratigrafica da cui provengono i campioni. Gli istogrammi rappresentano la distribuzione delle dimensioni di *Eucyrtidium* negli 8 livelli stratigrafici considerati (da Prothero & Lazarus, 1980, con modifiche).

smi sicuramente sessuati. Nonostante questa considerazione, l'evoluzione di *E. matuyamai* da *E. calvertensis* è stata citata anche da Eldredge e Gould (1977) tra i «casi che confermano gli equilibri intermittenti».

Recentemente Simpson (1983) ha ripreso il caso della rapida ma graduale diversificazione di queste due specie, già studiato da Prothero e Lazarus (1980). I reperti provengono da un carotaggio di sedimenti Plio-Pleistocenici del Pacifico settentrionale. La successione stratigrafica è stata calibrata cronologicamente con la stratigrafia paleomagnetica (§ 8.6.2). Gli esemplari provengono da 8 livelli diversi della carota. *E. calvertensis* compare all'improvviso nel Pliocene superiore ed è sicuramente ancestrale rispetto a *E. matuyamai*, che si differenziò progressivamente nel corso del Pleistocene inferiore. Le accurate misure sul campo di variabilità delle dimensioni suggeriscono che nei campioni 1 e 2 è ancora presente solo una specie (fig. 4.20). Nei campioni 3 e 4 si nota un progressivo spostamento del campo di variabilità verso un aumento delle dimensioni. Nei successivi campioni 5 e 6 si notano due picchi ben distinti che indicano la presenza di due popolazioni ben individuabili, ma esistono ancora individui con caratteri intermedi. Infine, nel campione 7, non vi sono più termini di passaggio e le due popolazioni discendenti possono considerarsi vere e proprie specie. Nel campione 8 si osserva una drastica diminuzione di *E. matuyamai* che prelude la sua estinzione. Dunque, l'evoluzione di *E. matuyamai* dalla specie ancestrale appare graduale e continua e risulta meglio inquadrabile nel modello del gradualismo filetico che in quello degli equilibri intermittenti.

f5) *Il caso del genere Catinula (Fam. Ostreidae, Classe Bivalvia) (fig. 4.21)*

L'evoluzione del genere *Catinula* costituisce un classico esempio di gradualismo filetico (Sylvester Bradley, 1959, 1977). Dalla specie ancestrale *C. knorri* si differenziano gradualmente le sottospecie *C. knorri lotharingica*, ad occidente e *C. knorri knorri*, ad oriente.

Va tenuto sempre presente che la speciazione s.s. è anch'essa parte integrante del cosiddetto «gradualismo filetico» di Simpson. L'evoluzione procede poi gradualmente nelle due regioni tramite un processo di speciazione filetica.

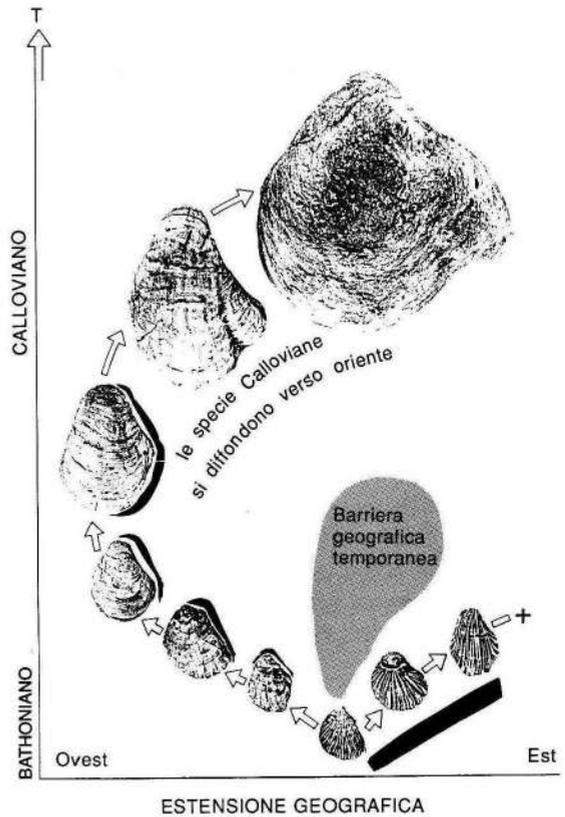
f6) *Il caso dei foraminiferi planctonici*

Lo studio delle successioni filogenetiche dei foraminiferi planctonici, calibrate cronologicamente con la stratigrafia paleomagnetica, ha fornito probabilmente una delle più oggettive documentazioni sui modi dell'evoluzione. Nella maggior parte dei casi, i «modi» evolutivi sono caratterizzati da una completa transizionalità dei caratteri, che pare in buon accordo con il modello del gradualismo filetico.

f6a) *Gradualismo filetico nella linea Globorotalia conoidea-Globorotalia inflata (fig. 4.22)*. Questa linea evolutiva comprende la successione di 4 specie di uso comune nella stratigrafia del Neogene: *G. conoidea*, *G. conomiozea*, *G. punctulata* e *G. inflata*. Nell'evoluzione graduale e continua dei 4 principali caratteri considerati, si notano fasi di maggiore stabilità alternate a fasi di più intensa variazione, per lo più non correlabili (Malmgren & Kennett, 1981).

f6b) *Speciazione filetica nella linea Globorotalia plesiotumida-Globorotalia tumida*. Secondo Malmgren *et al.* (1983) *G. plesiotumida* mostra una complessiva fase di stasi con piccole fluttuazioni tra circa 10,4 e 5,6 m.a. (Miocene superiore). Da circa

Fig. 4.21 – Evoluzione dell'ostrea giurassica *Catinula knorri* e dei suoi discendenti (da Sylvester-Bradley, 1959, 1977).



5,6 a circa 5 m.a. *G. plesiotumida* si evolve gradualmente in *G. tumida*. Da quella data in poi, fino all'attuale, le popolazioni di *G. tumida* sono state caratterizzate da una ulteriore fase di stasi evolutiva. Questo andamento che presenta una fase di rapida evoluzione compresa tra due intervalli di stasi, come osservano Malmgren e

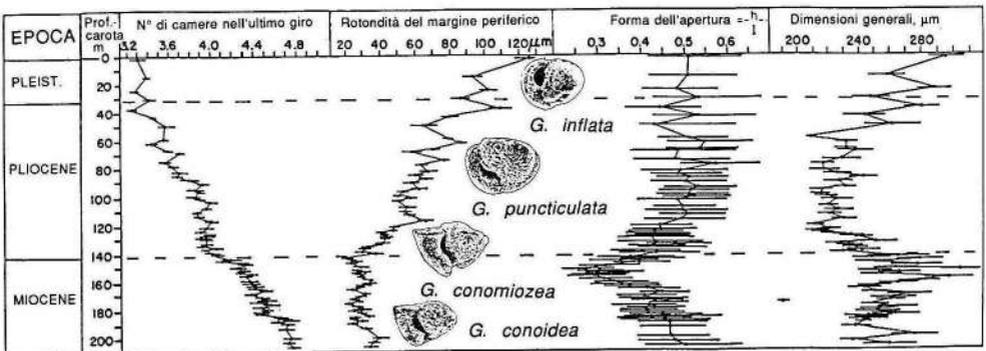


Fig. 4.22 – La variazione di alcuni caratteri nei foraminiferi cenozoici della linea *Globorotalia conoidea*-*Globorotalia inflata*, provenienti da un carotaggio nel Pacifico settentrionale (DSDP-Site 284), sembra avvenire in modo graduale (da Malmgren & Kennett, 1981, con modifiche).

coautori, non si accorda con il gradualismo filetico come interpretato da Eldredge e Gould nel 1972, che prevede solo cambiamenti molto lenti e poco significativi. Esso rientra, tuttavia, a pieno titolo nel gradualismo filetico di Simpson, che contempla fasi di stasi e di maggiore o minore velocità dell'evoluzione.

f6c) *La successione evolutiva Globigerinoides - Orbulina* (fig. 4.23). Questa successione è caratterizzata dall'evoluzione, a partire dall'avvolgimento tipico di *Globigerinoides*, verso un avvolgimento prima subsferico (*Praeorbulina*), poi sferico (*Orbulina*) che comporta un completo inglobamento delle camere precedenti nell'ultima camera (sferica). Questo evento evolutivo, di comune utilizzazione per la stratigrafia del passaggio dal Miocene inferiore al medio, pur essendosi verificato in un intervallo di tempo non più lungo di 0,5 milioni di anni, è stato descritto come graduale e continuo (Kennett & Srinivasan, 1983). La coesistenza delle specie di questo gruppo tassonomico documenta la loro origine per speciazione allopatrica; questa però non è una condizione sufficiente per ricorrere al modello degli equilibri intermittenti. Apparentemente, *O. suturalis* e *O. universa* sono state caratterizzate da una stasi evolutiva dal Miocene medio all'Attuale, ma Vilks & Walker e Desai & Banner (in Banner & Lowry, 1985) hanno osservato che nel tempo si sono verificate variazioni morfologiche nelle ultrastrutture dei gusci di *O. suturalis* e *O. universa*. L'identificazione di una fase di stasi filogenetica dipende dunque anche dal dettaglio con cui viene analizzata la struttura di un fossile (Banner & Lowry, 1985). Se si prendono in con-

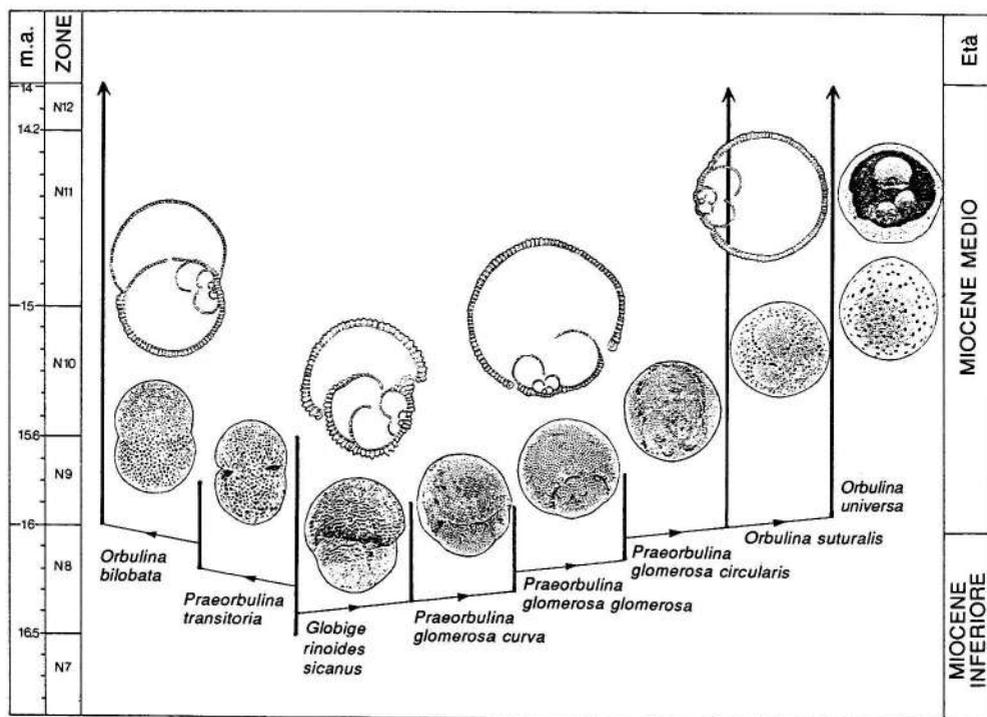


Fig. 4.23 - Evoluzione del genere *Orbulina* dal genere *Globigerinoides* (da Banner & Lowry, 1985).

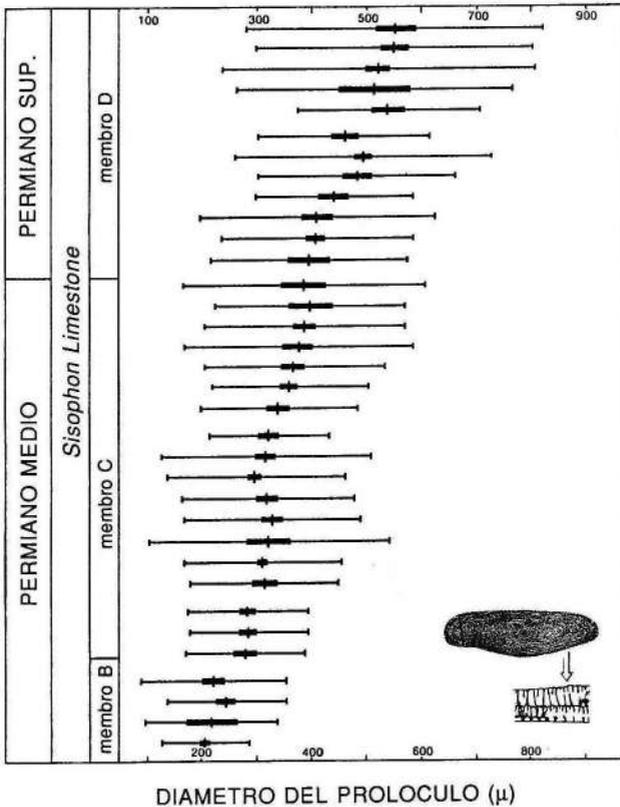


Fig. 4.24 – Evoluzione graduale delle dimensioni della prima camera embrionale (proloculo) di *Lepidolina multiseptata*, foraminifero bentonico del Permiano dell'Asia sud-orientale. Le barrette più spesse indicano il valore medio e le barrette più sottili le deviazioni standard. L'intervallo studiato è di circa 15 milioni di anni (da Ozawa, 1975, con modifiche).

siderazione gli aspetti dell'evoluzione di questo taxon (speciazione s.s., gradualità e continuità di passaggi morfologici tra le specie, grande velocità di trasformazione, assenza di stasi evolutiva nelle due specie più longeve) si può concludere che questo caso non è inquadrabile nel modello degli equilibri intermittenti ed è interpretabile solo con il modello di Simpson.

f7) Il caso di *Lepidolina multiseptata* (*Fusulinidae*, *Foraminifera*) (fig. 4.24)

Lepidolina multiseptata è un foraminifero bentonico la cui evoluzione è caratterizzata dall'incremento sorprendentemente costante, lento e unidirezionale del diametro del proloculo (camera embrionale) (Ozawa, 1975).

La variazione del diametro del proloculo è stata correlata con la variazione dell'habitat della specie da ambienti di piattaforma carbonatica di acque basse ad ambienti più profondi caratterizzati da depositi clastici ed è quindi interpretabile (con tutte le riserve già espresse a proposito di *Cryptopecten vesiculosus*) come effetto della selezione naturale. L'elevato numero di campioni studiati, l'abbondanza dei reperti tale da consentire analisi statistiche, l'ampio intervallo stratigrafico considerato (circa 15 milioni di anni) e la vasta area geografica presa in considerazione hanno

permesso all'autore di arrivare a conclusioni oggettive, che hanno trovato un unanime consenso anche da parte dei sostenitori degli equilibri intermittenti.

4.12 — MACROEVOLUZIONE

Il cambiamento microevolutivo, dall'evoluzione delle popolazioni alla genesi delle specie, costituisce un concetto facilmente intuibile. Indipendentemente da qualsiasi modello, non è difficile immaginare la «parentela» tra il gatto e la tigre e ipotizzare la loro differenziazione da un antenato comune. Diventa però più difficile percepire la parentela tra gatto, balena e pipistrello, cioè capire che carnivori, cetacei e chiroteri sono tutti derivati da un progenitore comune. La macroevoluzione, in sintesi, ha come obiettivo la spiegazione di questo fenomeno e può essere definita come un cambiamento evolutivo delle proprietà biologiche di un certo taxon che porta all'origine di un nuovo gruppo tassonomico.

Il campo di ricerca della macroevoluzione, come del resto quello della microevoluzione, è multidisciplinare e coinvolge tutti i campi della ricerca biologica, dalla genetica alla anatomia comparata, ma analizza problemi in cui l'apporto dei documenti paleontologici è di fondamentale importanza. La macroevoluzione, in sintesi, si occupa di tre argomenti fondamentali:

- l'origine di nuovi schemi costruttivi degli organismi (ad esempio l'origine dei molluschi, dei vertebrati, dei mammiferi);
- i meccanismi limitanti e le tendenze evolutive;
- i fenomeni di variazione della diversità degli organismi nel tempo e quindi i processi di radiazione adattativa e di estinzione che caratterizzano e «punteggiano» tutta la storia biologica della Terra.

4.12.1 — L'origine dei gruppi tassonomici e la macroevoluzione

Se la macroevoluzione studia i fenomeni di evoluzione sovraspecifica, allora ci si può chiedere se esistano particolari processi che portano all'origine di un genere, una famiglia o, a maggior ragione, di un ordine o di una classe. La risposta, in questo caso, è precisa e non ammette alternative: non esiste alcun fenomeno che corrisponde all'origine di un taxon gerarchicamente superiore alla specie. Alla loro comparsa tutte le specie, sia che si estinguano rapidamente o diano origine a molte altre specie, hanno lo stesso significato e la stessa dignità tassonomica. Ciascun ordine o ciascuna classe ha origine come specie e, solo a posteriori, in base alla differenziazione dei discendenti, si deciderà di riunire un gruppo di specie in un genere, una famiglia, un ordine e così via. Le *specie sorelle* (Cap. 3), che successivamente avrebbero dato origine a diversi gruppi monofiletici, non erano certamente differenziate come le *specie derivate* che attualmente appartengono a famiglie o a ordini diversi. Le differenze che si osservano nelle due specie sorelle ancestrali non esprimono quindi le differenze dei due gruppi tassonomici a cui daranno rispettivamente origine. Queste differenze dipenderanno dalla storia delle specie derivate dei due gruppi ed in particolare dalle loro opportunità ambientali. La ricerca macroevolutiva dovrà quindi tener conto dei fattori innovativi delle specie ancestrali ma, soprattutto, dovrà concentrarsi sulle condizioni che hanno portato alla radiazione dei due taxa.

4.12.2 — Macroevoluzione, teoria sintetica e teoria della «selezione delle specie»

Gli aderenti alla teoria sintetica sostengono che i fattori che determinano l'evoluzione delle popolazioni, cioè la microevoluzione, sono gli stessi che determinano la macroevoluzione. In pratica, tutti i fatti macroevolutivi possono essere ridotti ad una progressiva differenziazione delle popolazioni e, in definitiva, non si possono distinguere cause microevolutive e cause macroevolutive. La vera unità dell'evoluzione nella teoria sintetica è quindi la popolazione.

La teoria sintetica prevede che le proprietà biologiche di una specie possano variare per evoluzione filetica e questo è, per la teoria, il modo essenziale con cui si realizza la progressione evolutiva. La macroevoluzione, almeno in Simpson, è però il prodotto dell'interazione della speciazione s.s., «l'ordito di base della tela della vita» con la speciazione filetica; diversificazione (speciazione s.s.) e progressione evolutiva (speciazione filetica) costituiscono i due processi indissolubili della macroevoluzione. Questo significa semplicemente che una sola o poche linee filetiche hanno limitate possibilità di cambiamento ed è pertanto la speciazione s.s. che porta il taxon alla conquista di nuovi ambienti e quindi alla sua differenziazione, moltiplicando le sue opportunità di cambiamento. La speciazione s.s., in definitiva, è il processo che sottoponendo il taxon alla «sfida» di una più larga gamma di situazioni ecologiche estrinseca le sue potenzialità evolutive. Tanto maggiore è la diversificazione, tanto maggiore diviene la probabilità che un taxon possa acquisire strutture utili per una ulteriore progressione evolutiva.

Nella teoria degli equilibri intermittenti le specie di regola non si evolvono fileticamente e il processo macroevolutivo deve essere imputabile a meccanismi diversi da quelli della microevoluzione. Le tendenze macroevolutive sarebbero orientate da tre meccanismi particolari esclusivi della macroevoluzione: la deriva filogenetica, la speciazione diretta e la selezione delle specie. Questo modello (*modello della selezione delle specie*), introdotto in letteratura da Steven M. Stanley (1975, 1979, 1982), è stato accettato da Eldredge e Gould ed è venuto a completare la teoria degli equilibri intermittenti.

La *selezione delle specie* è considerato il più importante dei tre meccanismi e svolge nella teoria lo stesso ruolo della selezione naturale tra gli individui. Tale processo produrrebbe un diverso tasso di sopravvivenza tra le specie che derivano da un comune progenitore. La selezione sarebbe quindi innescata da fattori ambientali o da caratteri peculiari delle specie (caratteristiche della riproduzione, dimensioni delle popolazioni, ecc.) che, ad esempio, permetterebbero ad alcune di essere più longeve oppure di differenziarsi (in altre specie) più rapidamente di altre. Come risultato, l'andamento dell'albero filogenetico dipenderà dall'interazione della velocità di speciazione con quella di estinzione. L'albero quindi si svilupperà in quei rami dove la velocità di speciazione è più elevata rispetto alle estinzioni. Un elevato tasso di speciazione è il prerequisito verso una rapida differenziazione macroevolutiva.

La *deriva filogenetica* rappresenta un meccanismo non selettivo, analogo alla deriva genetica (Finestra 4.6) che opera nella microevoluzione. Analogamente alla deriva genetica, che agisce sulle piccole popolazioni, la deriva filogenetica farebbe risentire maggiormente la sua influenza sui gruppi costituiti da un numero limitato di specie.

La *speciazione diretta*, infine, costituirebbe la tendenza a dare origine a specie in una ben determinata direzione controllata dall'ambiente.

Esiste una certa resistenza, da parte di alcuni autori (Carroll, 1988; Levinton, 1988),

ad ammettere che le rapide e progressive variazioni morfologiche che si osservano, ad esempio, nei mammiferi possano essere attribuite al meccanismo della selezione delle specie. Il modello della selezione delle specie ammette che la speciazione sia un fenomeno di per se stesso «in larga misura casuale» (Stanley, 1975) e dia origine ad una serie casuale di morfologie che vengono poi selezionate, determinando una direzione evolutiva. Questo meccanismo non sembra funzionalmente appropriato per spiegare la genesi di piani strutturali altamente integrati e complessi come quelli dei mammiferi (Levinton & Simon, 1980).

È noto che intorno al limite Precambriano-Cambriano si verifica la comparsa esplosiva di nuovi tipi e di nuove classi, in misura maggiore che in qualsiasi altro intervallo di tempo della storia della Terra (§ 5.7). Il Cambriano inferiore è contraddistinto da una grande diversità delle categorie tassonomiche gerarchicamente più elevate e da una sorprendentemente bassa diversità specifica. È stato stimato che nel Cambriano esistevano in media non più di una quarantina di specie per ogni nuovo taxon a livello di classe o di tipo (Valentine & Erwin, 1983). Su questa base Valentine (1986) conclude che l'intervallo di tempo in cui ebbero origine i nuovi piani strutturali degli organismi (*Baupläne*) è caratterizzato da una bassa diversità specifica e da un basso tasso di speciazione; questa situazione non sembra soddisfare il requisito essenziale del modello della selezione che prevede un alto tasso di speciazione. Come costruire

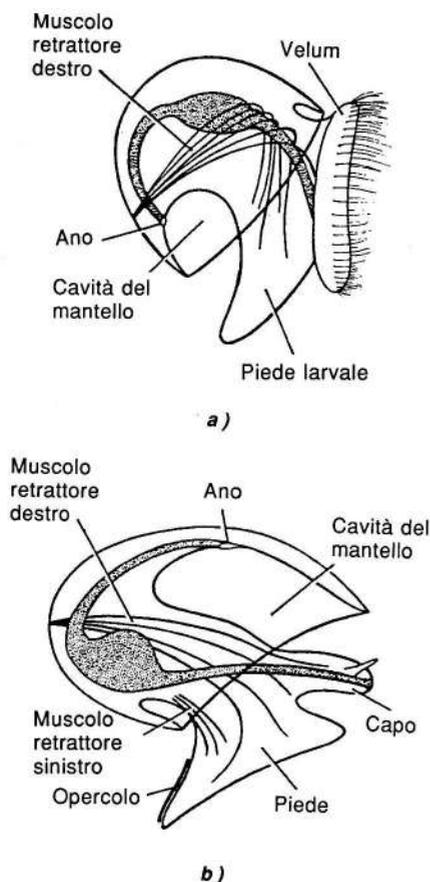


Fig. 4.25 – Il processo di torsione dei gasteropodi durante la fase larvale. (a) larva prima della torsione con la cavità del mantello in posizione posteriore; (b) larva dopo il processo di torsione di 180° in senso antiorario del mantello rispetto al piede; la cavità palleale è situata ora anteriormente (da Yonge & Tompson, 1976).

il nuovo Bauplan senza un numero adeguato di specie da cui selezionare e riunire tutti caratteri utili? Certi casi possono trovare una risposta adeguata nella modesta variazione genetica che potrebbe richiedere l'origine di un nuovo Bauplan, come ad esempio l'origine del piano strutturale dei gasteropodi dai monoplacofori. Questo interrogativo rimane però nel caso di Baupläne più complessi come quello dei mammiferi, la cui origine è caratterizzata da un numero modesto di specie.

Il punto nodale del dibattito tra i sostenitori del «gradualismo filetico» (nel senso di Simpson, 1953 e non di Eldredge e Gould, 1972) e i sostenitori degli «equilibri intermittenti» rimane sempre la valutazione del significato e dell'importanza dell'evoluzione filetica. Il meccanismo della selezione delle specie è stato presentato dai sostenitori degli equilibri intermittenti come alternativo ad una evoluzione filetica incapace di produrre progressione evolutiva. Il dibattito è ancora aperto e si possono solo sottolineare due punti:

- a) i dati paleontologici non sembrano dimostrare, almeno per ora, l'inefficienza dell'evoluzione filetica come processo evolutivo;
- b) in linea di principio la teoria della selezione delle specie non è incompatibile con l'evoluzione filetica e si può anche ipotizzare che l'albero filogenetico possa risultare dall'interazione di questi due processi.

4.12.3 — Origine di nuovi schemi organizzativi

Come hanno avuto origine i piani strutturali degli organismi e come è avvenuta la conquista di nuovi habitat? Come hanno avuto origine gli anfibii e gli uccelli? Come si è formata l'ala di un uccello? L'interpretazione di questi fenomeni costituisce uno dei punti cruciali della macroevoluzione. I modelli discussi descrivono il tipo di processo (evoluzione filetica, selezione delle specie) ma non spiegano come, ad esempio, gli uccelli abbiano avuto origine dai dinosauri. Il fatto che il processo avvenga per evoluzione filetica o per selezione delle specie non sposta i termini reali del problema: come viene acquisito un nuovo Bauplan funzionale per un nuovo ambiente? Come si passa da un adattamento all'altro?

Si può immaginare che una popolazione abbia ricavato un vantaggio adattativo anche dall'acquisizione graduale di certe proprietà, come ad esempio quelle mimetiche. Una farfalla o un altro insetto che presenta un certo grado di mimetismo, anche se limitato, è sempre in vantaggio rispetto ad individui o popolazioni che non lo presentano affatto. La difficoltà diventa maggiore quando l'innovazione è utile solo quando è completamente sviluppata.

Se una nuova struttura comparisse all'improvviso e fosse già funzionale per la sopravvivenza degli organismi portatori, non si presenterebbero particolari problemi se non quello di spiegare il meccanismo di una tale comparsa. Allo stato attuale delle conoscenze, la genetica non consente di ipotizzare che l'origine dei taxa derivi da rivoluzioni genetiche, come aveva teorizzato R.B. Goldschmidt (1940). È stato però suggerito, e talora pare plausibile, che possano verificarsi importanti variazioni morfologiche anche tramite una sola mutazione puntiforme. La mutazione dei geni che controllano le fasi di accrescimento potrebbe avere un'importanza fondamentale nell'evoluzione.

L'origine dei gasteropodi può costituire un esempio interessante del caso in cui una piccola variazione genetica ha probabilmente determinato l'origine di un nuovo Bauplan. I gasteropodi sono caratterizzati, nella fase larvale, da un fenomeno di torsione

del mantello in senso antiorario che porta la cavità palleale, originariamente posteriore, ad una posizione anteriore direttamente sopra il capo (fig. 4.25). Nella sottoclasse Opisthobranchi si osservano vari stadi di detorsione tra i generi viventi e si può quindi ipotizzare che tale processo sia avvenuto attraverso varie fasi, guidate dalla selezione naturale. Nei Prosobranchi non si osservano stadi di passaggio, anche se sembra che la torsione nelle larve planctotrofiche (cioè che si nutrono di plancton) avvenga in due fasi (Underwood, 1972). La prima è imputabile all'accrescimento differenziale dei due muscoli retrattori (che fissano il corpo molle alla conchiglia), la cui contrazione, ad uno certo stadio, provoca una prima torsione di 90° del mantello e della massa viscerale rispetto al piede. La seconda, che completa la torsione, dovrebbe avvenire per accrescimento differenziale anche dopo l'inizio della vita bentonica. Forse una sola mutazione puntiforme, come è stato ipotizzato da Garstang (1929) e ritenuto plausibile da altri autori (Stanley, 1979, 1982), o comunque una piccola variazione genetica portò rapidamente a questo cambiamento, che corrisponde al passaggio dalla classe Monoplacophora alla classe Gastropoda, uno dei taxa più ricchi di specie del Regno Animale.

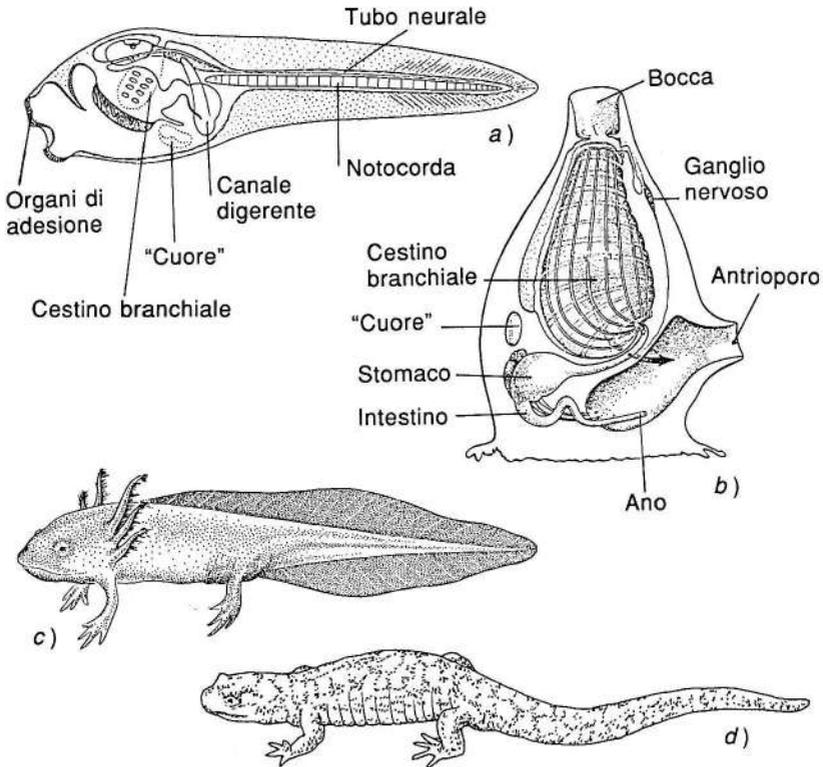


Fig. 4.26 – In alto è illustrato un tunicato allo stadio di girino (a) ed allo stadio adulto (b). Durante la metamorfosi la coda scompare e l'individuo si sviluppa unicamente dalla testa del girino. L'affinità dei tunicati con i vertebrati è quindi rilevabile solo allo stadio larvale, in cui è presente la notocorda. In basso (c) è illustrato l'axolotl, una salamandra messicana del genere *Ambystoma* che raggiunge la maturità sessuale già allo stadio larvale, compiendo la metamorfosi (d) solo se gli viene iniettato l'ormone mancante. Si ipotizza che i vertebrati possano aver avuto origine da girini di tunicati divenuti sessualmente maturi.

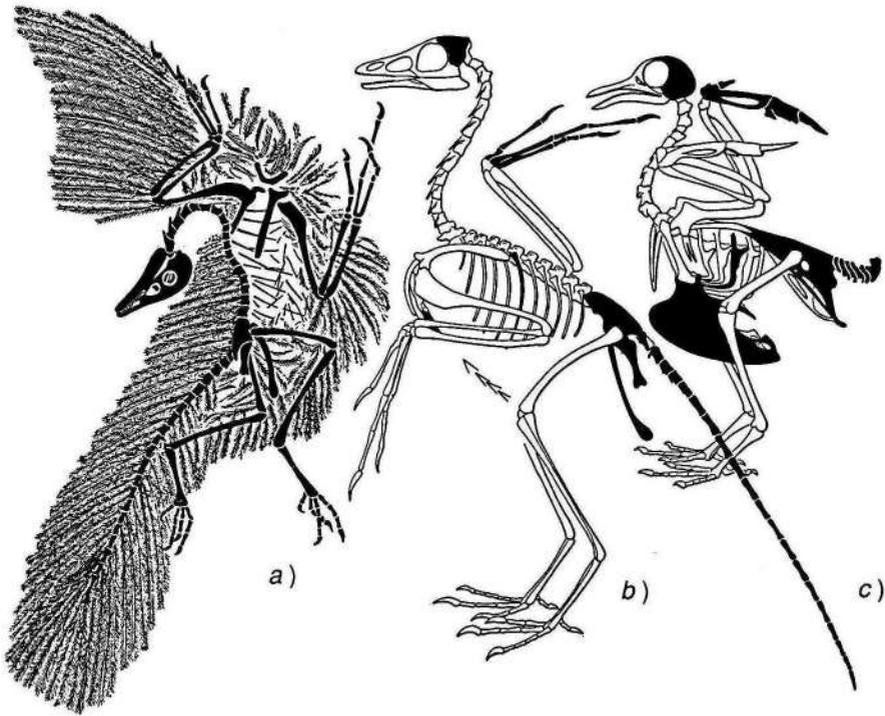


Fig. 4.27 – a) L'uccello primordiale *Archaeopteryx lithographica* così come è stato ritrovato, completo di scheletro e impronte delle penne, nel Giurassico superiore della Baviera (1/3 delle dimensioni reali). b) Lo scheletro di *Archaeopteryx* ricostruito e messo a confronto con quello di un piccione attuale (c). Le regioni scheletriche confrontabili (scatola cranica, ali, sterno, pelvi e coda) sono rappresentate in nero (da Colbert, 1955, con modifiche, e altre fonti).

Considerando l'enorme successo del Bauplan dei gasteropodi, occorre ammettere che la torsione portò un immediato vantaggio, probabilmente sia a livello della sopravvivenza larvale, sia della sopravvivenza degli adulti. Numerosissime sono le ipotesi sui possibili vantaggi della torsione, ma nessuna riscuote ancora un consenso unanime. Quella forse più accreditata sottolinea che, dopo la torsione, diveniva possibile far rientrare il capo ed il delicato velo ciliato (l'organo larvale deputato alla locomozione ed alla nutrizione) nella cavità palleale prima del piede (l'organo deputato alla locomozione nell'adulto); questa condizione avrebbe assicurato una maggiore protezione al capo ed al velo, consentendo inoltre alla larva di passare indenne attraverso il tubo digerente dei predatori (Garstang, 1929; Yonge & Thompson, 1976). Stanley (1979) ha osservato che il fenomeno della torsione è un prerequisito indispensabile per la formazione dell'opercolo, la struttura (calcareo o cornea) secreta dalla parte dorsale-posteriore del piede che si giustappone all'apertura della conchiglia e protegge efficacemente il corpo molle, incluso il piede, dai fenomeni di predazione.

Un altro caso classico è rappresentato dal girino della salamandra messicana *Ambystoma* (il cosiddetto Axolotl, fig. 4.26c), che non raggiunge più la metamorfosi come conseguenza di una carenza ormonale e si riproduce allo stato larvale; questo fenomeno, detto *pedomorfosi*, comporta la conservazione nello stadio

adulto di caratteri e strutture degli stadi embrionali. Ricordando il significato dell'ontogenesi (Finestra 4.7), si può definire la pedomorfosi come quel fenomeno in cui gli stadi giovanili dei progenitori divengono stadi adulti nei discendenti. Si ritiene probabile che la carenza ormonale dell'axolotl sia controllata da un solo gene (Stanley, 1979).

In definitiva appare plausibile che, come nei due esempi illustrati, una modesta variazione del patrimonio ereditario (mutazioni geniche o cromosomiche) possa comportare, almeno in certi casi, importanti variazioni morfologiche.

Una struttura si definisce *preadattata* quando ha una certa funzione nel progenitore, ma può assumere una funzione in parte o completamente diversa nei discendenti. L'origine delle penne degli uccelli può costituire un caso esemplare per illustrare questo fenomeno. È prevedibile che una struttura, che è penna solo al 10%, non possa portare alcun contributo al volo. È possibile, però, che nei piccoli dinosauri progenitori degli uccelli la comparsa delle piume fosse adattativa, in quanto funzionale per trattenere il calore del corpo; in questo caso anche gli stadi intermedi, che portano alla formazione di una piuma o di un abbozzo di penna dalla scaglia di un rettile, risultano vantaggiosi e quindi vengono selezionati. *Archaeopteryx lithographica*, ritrovato per la prima volta nel 1861 nel calcare litografico del Giurassico di Solnhofen (Baviera), è il più antico fossile che presenta vere e proprie penne (fig. 4.27 *a,b*). La specie, caratterizzata da penne asimmetriche, quindi adatte al volo, e nel contempo da caratteri ancora rettiliani (fig. 4.28), è considerata, con fondati motivi, almeno a livello etologico, un vero anello di transizione tra rettili e uccelli. È probabile che, nella linea evolutiva che ha portato ad *Archaeopteryx*, lo sviluppo delle piume costituisse una risposta adattativa all'acquisizione di una taglia più piccola. È noto infatti che gli organismi di piccola taglia, avendo un più elevato rapporto tra la superficie esterna (dove avviene la dispersione del calore) ed il volume interno (dove viene prodotto il calore), disperdono una maggiore quantità di calore rispetto agli organismi di taglia maggiore. A prescindere da questa ipotesi, due punti sono di particolare interesse: la funzionalità al volo della penna e le caratteristiche rettiliane dello scheletro.

Mancano infatti, a parte le penne, le strutture tipiche che caratterizzano gli uccelli moderni e lo scheletro (con mascelle provviste di denti) si differenzia da quello dei

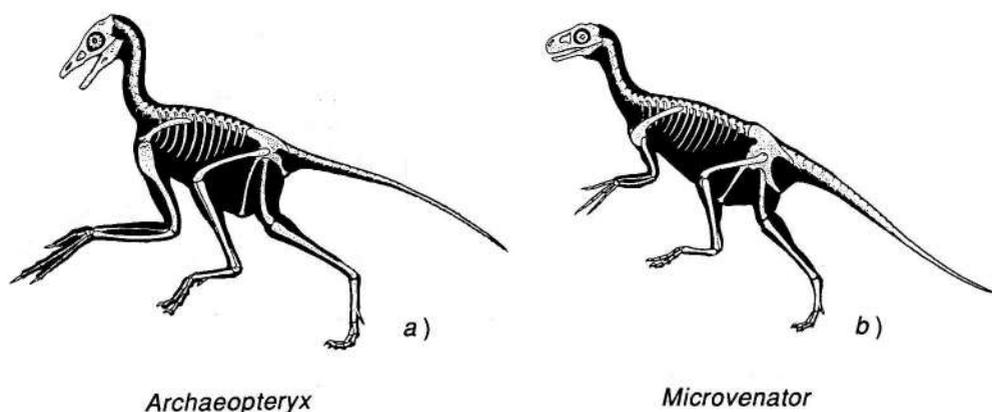


Fig. 4.28 – Confronto tra l'anatomia di *Archaeopteryx* (a sinistra) e di *Microvenator* (a destra), un piccolo dinosauro corridore del Giurassico (da Ostrom, 1974).

piccoli dinosauri teropodi, da cui probabilmente deriva, solo per la maggiore lunghezza degli arti anteriori; la tendenza all'allungamento degli arti è però già riscontrabile nei teropodi. Probabilmente il momento chiave nella genesi degli uccelli si verificò quando questi «rettili» iniziarono ad utilizzare a guisa di ali gli arti anteriori. Il cambiamento strutturale più importante, l'acquisizione di penne adatte al volo e l'allungamento degli arti, avvenne probabilmente come conseguenza di questa variazione etologica e quindi come conseguenza delle nuove pressioni selettive. Nel caso dell'origine degli uccelli, l'ipotesi del preadattamento non è in contrasto con l'ipotesi del cambiamento etologico: esse sembrano rappresentare due fasi di uno stesso processo. In altri casi invece le variazioni morfologiche riguardano strutture che possono essere funzionali in due ambienti diversi. Un esempio può essere l'evoluzione dei coccodrilli acquatici da progenitori terrestri o semiacquatici, ben documentata nei fossili da numerose forme di passaggio (Carroll, 1988).

Le altre caratteristiche tipiche degli uccelli attuali vennero acquisite solo successivamente; la trasformazione iniziale della struttura riguardò solo le parti immediatamente «utilizzabili» e indispensabili per conquistare il nuovo habitat. In questa ottica, la trasformazione etologica diventa di fondamentale importanza nella conquista di nuovi modi di vita e quindi nella messa a punto di nuovi Baupläne.

Mayr (1981) ha illustrato questo modello prendendo come esempio i picchi attuali. Nei tropici esistono ancora dei picchi primitivi che assomigliano ai loro progenitori (Capitonidae) ma perforano i tronchi degli alberi come i picchi più specializzati. Si può dedurre che i progenitori siano divenuti «picchi», inizialmente, solo attraverso il loro comportamento. Secondo Mayr, è stata proprio questa trasformazione del comportamento a determinare l'insieme delle pressioni selettive che hanno portato, dopo un certo tempo, all'acquisizione dei caratteri specialistici tipici dei picchi moderni (coda rigida, riorganizzazione delle dita, ecc.).

Tale andamento, cioè l'acquisizione progressiva delle strutture tipiche dei taxa come conseguenza della variazione etologica, sembra documentabile anche nell'origine di tutti i principali Baupläne e, quindi, sembra presentare una validità generale (Mayr, 1981). Questo modello trova una conferma nel fatto che i cosiddetti «anelli di passaggio» sono sempre costituiti da un autentico mosaico di organi e strutture. Va sempre tenuto presente che la documentazione offre un quadro molto incompleto delle grandi variazioni strutturali, soprattutto per quanto riguarda l'anatomia delle parti molli e della fisiologia degli organismi. Del resto ci si può chiedere quale sarebbe stata l'interpretazione dell'origine degli uccelli se alcuni esemplari di *Archaeopteryx lithographica*, anziché essere sepolti nei sedimenti calcarei finissimi di Solnhofen, in grado di documentare tutti i loro dettagli morfologici, fossero stati sepolti in un altro tipo di sedimento, non idoneo a «registrare» la presenza delle penne (Cap. 2).

Nonostante il continuo ritrovamento di sempre nuovi fossili e la scoperta di qualche anello di passaggio, ben poco in realtà si conosce sull'origine e sulle variazioni anatomiche dei principali taxa. Il caso più classico e significativo riguarda l'origine dei vertebrati, che è legata alla comparsa della corda dorsale, allo sviluppo della cresta neurale e del cervello ed alla comparsa delle ossa. Attualmente non si conoscono ancora né i tempi né la condizione ancestrale da cui è derivato il loro piano strutturale. È stato ipotizzato che la loro origine possa essersi verificata per pedomorfosi dalla larva di un tunicato che, contrariamente all'esemplare all'adulto, presenta molti caratteri in comune con i cordati (fig. 4.26a,b). Una larva di tunicato, che fosse divenuta matura sessualmente prima di compiere la metamorfosi (come si verifica nella salamandra *Ambystoma*; fig. 4.26d), avrebbe potuto dar origine ad un organismo con

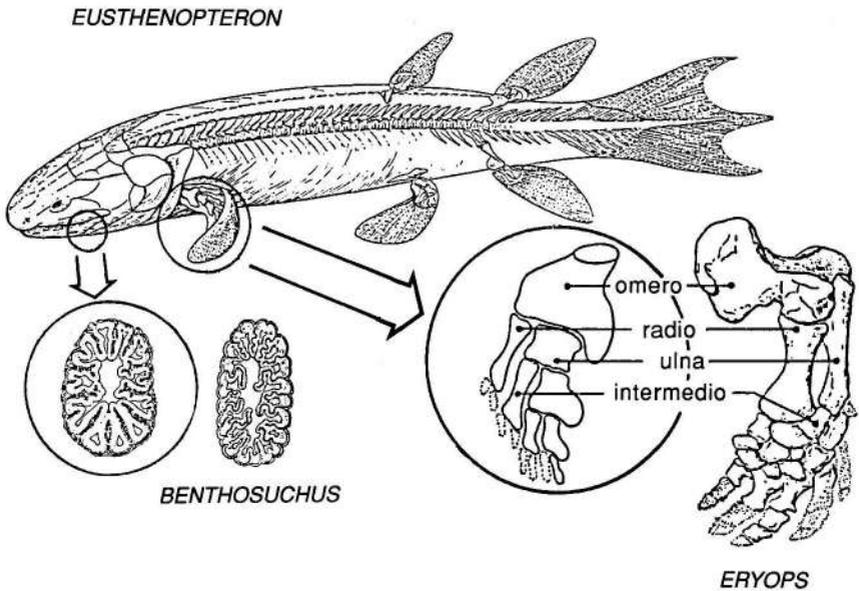


Fig. 4.29 - *Eusthenopteron*, un pesce osseo del Devoniano, è caratterizzato da un mosaico di strutture tipiche della classe di appartenenza e degli anfibi paleozoici, da cui deriveranno sia gli anfibi moderni sia tutti gli altri vertebrati terrestri. In basso sono posti a confronto la sezione trasversale di un dente e un arto anteriore di *Eusthenopteron* rispettivamente con un dente di un *Benthsuchus* (a sinistra) e con l'arto di *Eryops* (a destra), due veri e propri anfibi. Si noti l'omologia ben riconoscibile dell'omero, dell'ulna, del radio e, almeno in parte, delle ossa carpali (intermedio).

caratteri che preludevano ai vertebrati. Questa ipotesi spiegherebbe l'assenza di documentazione fossile su questa fondamentale variazione strutturale. Anche se statisticamente improbabile, è tuttavia possibile che in qualche «Fossil-Lagerstätten» (Finestra 2.3) della Terra, nel Cambriano, i fossili di questa pietra miliare della storia della vita siano in attesa di essere scoperti.

Un altro caso classico riguarda la transizione dai pesci agli anfibi (fig. 4.29). Nonostante si riconoscano nei pesci ripidisti numerose strutture simili a quelle degli anfibi, non è ancora noto un vero e proprio anello di passaggio. Secondo Alfred Romer (1966), fu probabilmente l'esigenza dello spostamento da uno stagno all'altro durante la stagione secca a innescare nei ripidisti, che diedero origine agli anfibi, una pressione selettiva verso la messa a punto di un arto funzionale allo spostamento sulla terraferma. Secondo vedute più recenti, tuttavia, il motivo più realistico di questo passaggio evolutivo è da ricercare nel tentativo di utilizzazione delle risorse trofiche non ancora sfruttate delle aree emerse (Finestra 9.2).

Il passaggio dai rettili ai mammiferi è ben documentato da una successione di taxa con caratteri intermedi (fig. 4.30). I mammiferi sono definiti sulla base di caratteri fisiologici (endotermia, riproduzione, ecc.) che il paleontologo non può verificare direttamente. Numerosi sono tuttavia i caratteri del cranio e dello scheletro che documentano il progressivo passaggio dalla condizione rettiliana a quella dei mammiferi. Tra i molti caratteri indicativi di questa transizione si può citare, come esempio, l'evoluzione dell'apparato boccale da «ingoiatore» a «masticatore». Tale passaggio, oltre che dalla progressiva comparsa di denti ben differenziati in incisivi,

canini e denti masticatori, è caratterizzato dal maggiore sviluppo dei muscoli preposti all'apertura ed alla chiusura della mandibola. Nella sequenza evolutiva, la fenestrazione temporale dei rettili sinapsidi si allarga fino a confluire nell'orbita. Nella mandibola il progressivo sviluppo dei muscoli determina l'espansione del dentale, su cui sono inseriti, e la riduzione, seguita da scomparsa, degli elementi ossei posteriori al dentale. Condizione tipica dei mammiferi è quindi la presenza del dentale come solo elemento costitutivo della mandibola. Un altro carattere «classico» che documenta il passaggio alla condizione dei mammiferi è la formazione del palato secondario che, separando le vie nasali, consente la respirazione durante la masticazione; tale struttura viene messa in relazione con l'acquisizione dell'endotermia. Dunque, il paleontologo tramite lo studio delle parti scheletriche riesce, almeno in parte, a valutare anche l'acquisizione dei caratteri fisiologici tipici dei mammiferi.

4.12.4 – Limitazioni e tendenze evolutive

Il mondo degli organismi, viventi e fossili, non è rappresentato da un *continuum* di varianti, ma da un campo di variabilità discontinuo. Non esistono quindi e non sono mai esistiti fenotipi e genotipi intermedi tra molluschi e brachiopodi, o tra mammiferi e uccelli, anche se questi taxa hanno avuto un progenitore comune. L'evoluzione dei *cladi* (gruppi monofiletici di organismi) non può procedere in ogni momento in tutte

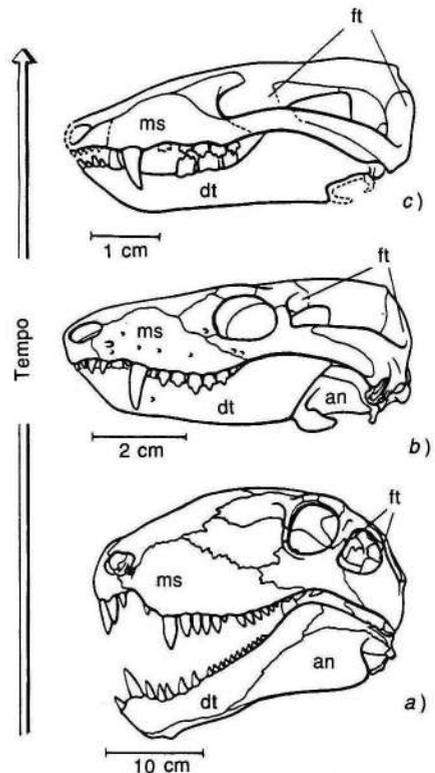


Fig. 4.30 – Confronto tra i crani di un rettile pelicosaurio (a, genere *Dimetrodon* del Permiano inferiore), di un rettile cinognato (b, genere *Thrinaxodon* del Triassico inferiore), gruppo caratterizzato dalla coesistenza di caratteri tipici dei rettili e dei mammiferi, e di un mammifero vero e proprio (c, genere *Sinoconodon* del Triassico superiore), caratterizzato ancora dalla persistenza di alcuni caratteri rettiliani (semplificato da Jenkins, 1984) (an, angolare; dt, dentale; ft, finestra temporale; ms, mascellare).

le direzioni possibili; esistono infatti dei fattori, dei meccanismi limitanti, che la canalizzano in ben determinate direzioni, dando luogo a tendenze evolutive e discontinuità morfologiche.

a) CASO E ANTICASO

Una delle obiezioni più classiche, e ancora attuali (Denton, 1985), alla teoria evolutiva di marca darwiniana ed in particolare al meccanismo della selezione naturale recita che le mutazioni sono casuali e non esiste alcun modo di mettere a punto, nel tempo disponibile, strutture altamente integrate ed efficienti, come ad esempio l'occhio di un vertebrato, mediante un processo casuale. Questa obiezione, oltre a sottovalutare la lunghissima storia evolutiva che ha portato all'occhio dei vertebrati, non considera che le mutazioni sono casuali rispetto alle esigenze dell'adattamento ma sono «canalizzate» all'interno dei singoli cladi. Simpson (1953) e ancora prima Müller, negli anni '40, hanno sottolineato che gli organismi non possono essere considerati come strutture plastiche variabili in tutte le possibili direzioni; le variazioni, acquisite per effetto delle mutazioni, vanno infatti considerate nel contesto dello sviluppo e della struttura fisiologica dell'organismo, che è determinato dall'interazione di tutto il genotipo; va tenuto presente, inoltre, che le mutazioni che possono verificarsi in un gene sono condizionate dalla struttura stessa del gene e che questa struttura è «il risultato dei cambiamenti che questo gene ha subito nel corso di tutta la sua evoluzione precedente» (Dobzhansky & Boesiger, 1968).

Certe strutture morfologiche, come ad esempio le corna, si presentano ripetutamente in certe linee filetiche ma non compaiono in altre, anche se è plausibile ritenere che avrebbero rappresentato un carattere adattativo. Si parla quindi di casualità delle variazioni genetiche solamente perché esse appaiono indipendenti dalle esigenze adattative. Nel tempo, i fenotipi esprimono una variabilità molto ampia, ma limitata rispetto a quella potenziale e la selezione naturale li «guida» verso direzioni ben determinate, cioè verso l'adattamento all'ambiente.

b) MORFOLOGIA E AMBIENTE

La morfologia degli organismi è una diretta conseguenza dell'azione «modellatrice» della selezione naturale. Le discontinuità morfologiche che si osservano tra gli organismi sono una conseguenza della diversità degli ambienti. I caratteri fisici del-

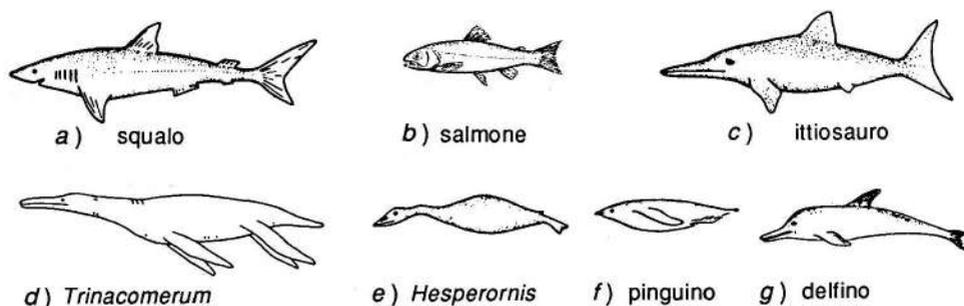


Fig. 4.31 – Omeomorfia per convergenza adattativa tra pesci cartilaginei (a), pesci ossei (b), rettili (c, d), uccelli (e, f), e mammiferi (g).

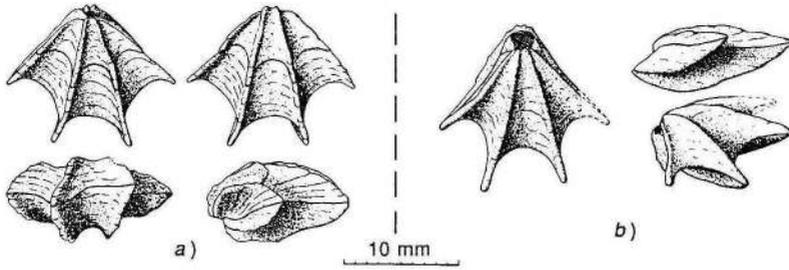


Fig. 4.32 – Omeomorfia per convergenza adattativa tra i brachiopodi *Tetractinella trigonella* del Triassico medio (a) e *Cheirothyris fleuriausa* del Giurassico superiore (b) (da Rudwick, 1965).

l'ambiente costituiscono, in definitiva, una fondamentale forza di canalizzazione della morfologia degli organismi.

b1) *Convergenza adattativa*

Il fenomeno della *convergenza adattativa* (evoluzione convergente) costituisce un esempio ottimale di canalizzazione. Gruppi con antenati diversi e quindi con fonda-

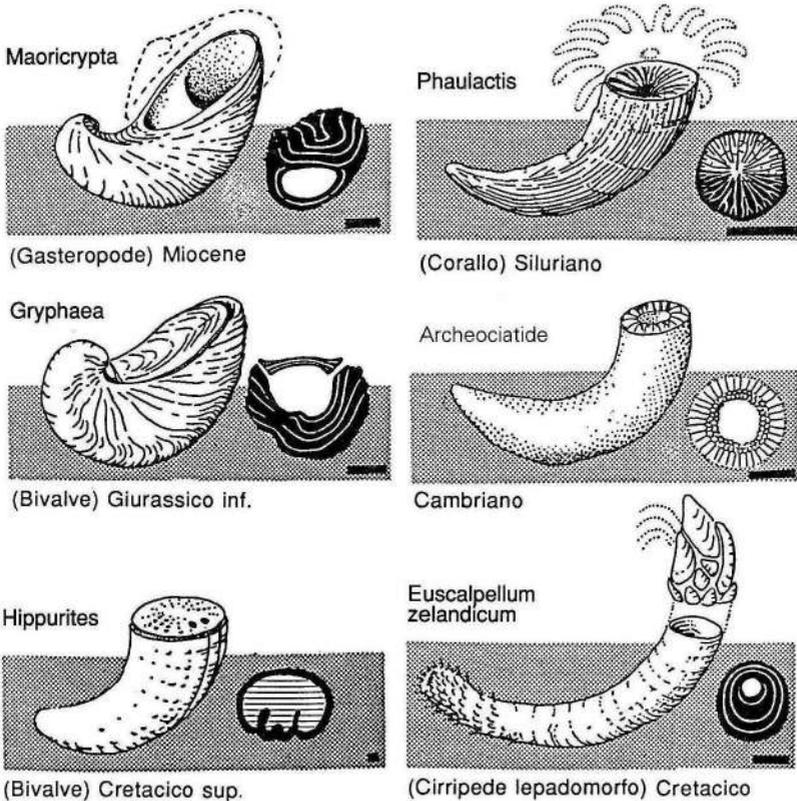


Fig. 4.33 – Omeomorfia per convergenza adattativa tra gasteropodi, bivalvi, coralli, archeociatidi e cirripedi (da Seilacher, 1984, semplificato).

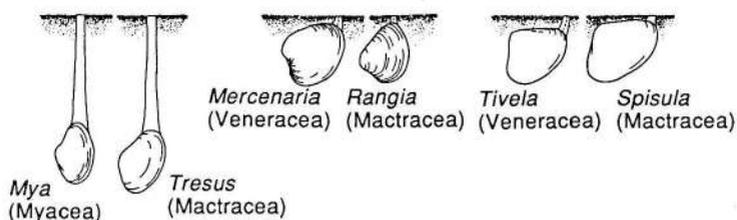


Fig. 4.34 – Omeomorfia dovuta a convergenza adattativa in alcuni generi di bivalvi (da Stanley, 1970, con modifiche).

mentali differenze anatomiche e fisiologiche vengono ad acquisire nel tempo, per azione della selezione naturale, la stessa morfologia (fenomeno della *omeomorfia*). Numerosissimi sono gli esempi (figg. 4.31-4.34); quello forse più noto e di più immediata comprensione è dato dalla convergenza adattativa dei delfini (mammiferi), ittiosauri (rettili), squali (pesci cartilaginei), pesci ossei e alcuni uccelli (fig. 4.31). Gli agnati dall'Ordoviciano, i pesci ossei dal Siluriano, gli squali dal Devoniano, gli ittiosauri nel Mesozoico, le balene ed i delfini dal Cenozoico, pur con le inevitabili differenze che derivano dal particolare piano strutturale o da particolari adattamenti, hanno acquisito una comune forma idrodinamica come risposta all'esigenza di uno spostamento veloce nell'acqua.

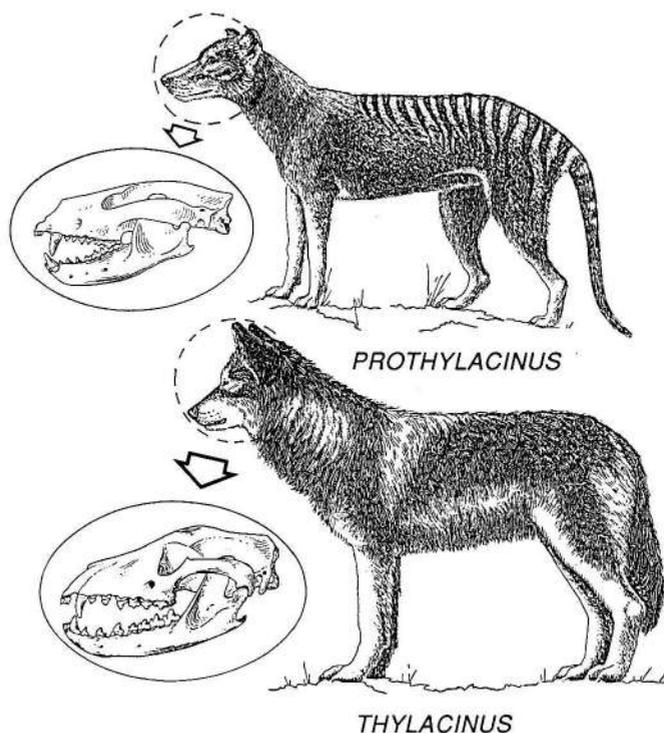


Fig. 4.35 – Evoluzione parallela del genere *Prothylacinus*, lupo marsupiale del Miocene dell'Argentina e del genere *Thylacinus*, lupo marsupiale dell'Australia estintosi recentemente.

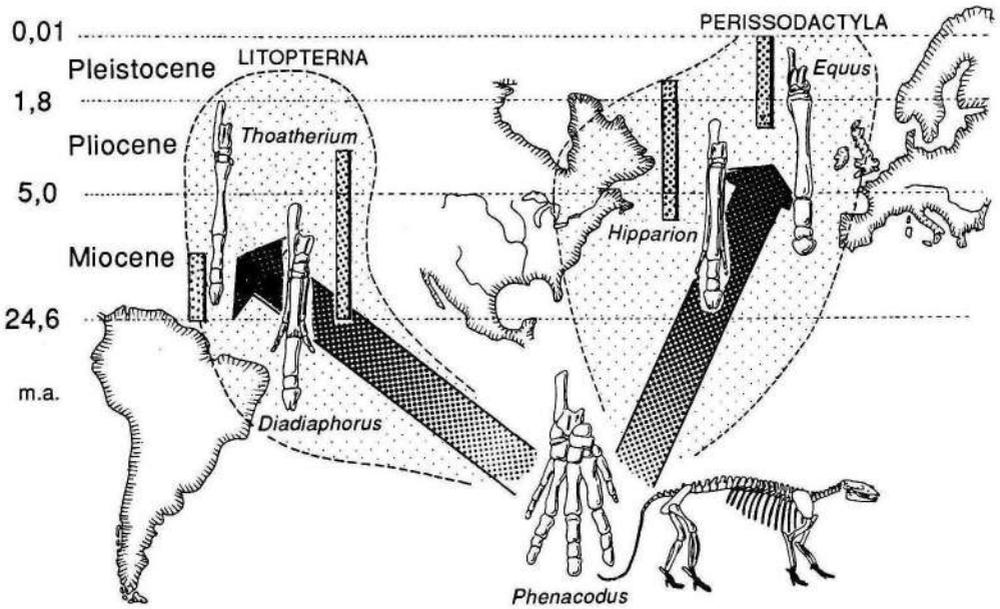


Fig. 4.36 - Evoluzione parallela tra i perissodattili dell'emisfero settentrionale e litopternidi del Sud America. Entrambi i taxa derivano dal genere *Phenacodus* (da Ziegler, 1983, con modifiche).

b2) Evoluzione parallela

Nel fenomeno della convergenza adattativa i taxa omeomorfi, cioè «simili», derivano da progenitori diversi con un diverso piano strutturale. Nell'evoluzione parallela i taxa simili hanno invece origine dallo stesso progenitore. Si parla pertanto di *evoluzione parallela* quando gruppi tassonomici che derivano dallo stesso progenitore sono caratterizzati, in tempi e/o luoghi diversi, dai cambiamenti evolutivi di alcuni caratteri nella stessa direzione come risposta alle stesse opportunità adattative. Un esempio tipico è dato dalla radiazione adattativa (§ 4.12.9) dei marsupiali nell'America del Sud ed in Australia. Da un antico progenitore comune ebbero origine, nei due continenti, due predatori molto simili al lupo placentato attuale, i generi *Prothylacinus* (del Miocene dell'Argentina) e *Thylacinus* (Australia) estinti solo in tempi recenti (fig. 4.35). L'evoluzione parallela dei due generi, dimostra che nei due continenti esisteva la stessa opportunità ecologica per un predatore con le caratteristiche morfoadattative del lupo placentato.

Anche i litopternidi del Sud America e i perissodattili del Nord America e dell'Europa (fig. 4.36) forniscono un chiaro caso esemplificativo del fenomeno. L'evoluzione parallela costituisce, dunque, un ulteriore esempio di «canalizzazione» morfoadattativa guidata dalle opportunità ambientali.

b3) Evoluzione iterativa

Si parla di *evoluzione iterativa* o ripetitiva quando un taxon, in tempi diversi, dà origine a taxa diversi, ma con le stesse caratteristiche morfoadattative. Questo fenomeno, come del resto i precedenti, riflette le limitazioni dei programmi evolutivi dei taxa che, in situazioni ecologiche simili, danno origine a discendenti con gli stessi

caratteri morfoadattativi. L'evoluzione iterativa costituisce, in definitiva, un caso particolare di evoluzione parallela in tempi diversi.

Le due successive radiazioni adattative (§ 4.12.9) del genere *Globigerina*, rispettivamente nel Paleogene e nel Neogene, costituiscono l'esempio più classico di questo fenomeno (fig. 4.37). Nel Paleogene, dal genere *Globigerina* ebbero origine un certo numero di taxa che poi si estinsero nel corso del periodo; nel Neogene, dal genere *Globigerina*, sopravvissuto alle fasi di estinzioni oligoceniche, ebbero origine nuovi taxa che morfologicamente erano però corrispondenti ai taxa paleogenici estinti.

c) LIMITAZIONI POSTE DALLA STRUTTURA E DALLA FISIOLOGIA DEGLI ORGANISMI

L'azione modellatrice della selezione naturale procede con il materiale a disposizione e quindi le tendenze evolutive e l'adattamento sono condizionate dal piano di sviluppo e dalla struttura degli organismi. Così ad esempio, la pinna caudale delle balene si sviluppa orizzontalmente, anziché verticalmente, in quanto il grado di flessibilità laterale della colonna vertebrale è molto limitato nei mammiferi. Nei vertebrati la resistenza delle ossa e la forza dei muscoli per unità di area sono poco variabili; ne consegue che i cambiamenti della forma e delle proporzioni dello scheletro sono sempre «controllati» dalle «limitazioni» poste dai muscoli e dalle ossa.

Il fenomeno evolutivo è ovviamente canalizzato e limitato anche dai fattori fisiologici. Un organismo a basso metabolismo, come ad esempio un anfibio, non può adattarsi ad ambienti terrestri freddi o conquistare lo spazio aereo come gli uccelli; così come un bivalve, adattato a respirare e ad assumere il particellato alimentare tramite le branchie, non potrà mai adattarsi ad ambienti al di fuori delle acque. Gli animali ad alto metabolismo, d'altra parte, saranno di regola esclusi da ambienti con risorse alimentari povere.

d) AUMENTO DELLA TAGLIA

In numerosi gruppi tassonomici si osserva, nel tempo, un progressivo aumento delle dimensioni. L'aumento filetico delle dimensioni, per quanto venga spesso citato come *legge di Cope*, dal nome del paleontologo americano E.D. Cope (1840-1897), non è certamente né generale né irreversibile e viene considerata solo come una tendenza comune a molti taxa. Questa tendenza è interpretabile con i vantaggi adattativi che l'aumento della taglia conferisce agli individui di un gruppo tassonomico. Nell'ambito della stessa specie gli individui di taglia maggiore prevalgono, in genere, sugli individui di taglia minore in quanto producono più prole, sia perché si impongono nella competizione per accaparrarsi le femmine, sia perché oppongono una migliore difesa alla predazione.

L'aumento della taglia non è indefinitamente vantaggioso ed è limitato dalla interazione della selezione naturale con le limitazioni della struttura e della fisiologia dei taxa. Il peso di un animale terrestre con quattro zampe non può, ovviamente, andare oltre la capacità di resistenza degli arti e non deve impedire o limitare il movimento dell'animale. Esiste poi il problema delle fonti di cibo e della messa a punto di strutture morfoadattative funzionali per utilizzarle.

L'aumento di taglia pone dei grandi problemi adattativi che coinvolgono tutta la struttura e la fisiologia dei taxa. Dunque, un aumento significativo della taglia in un

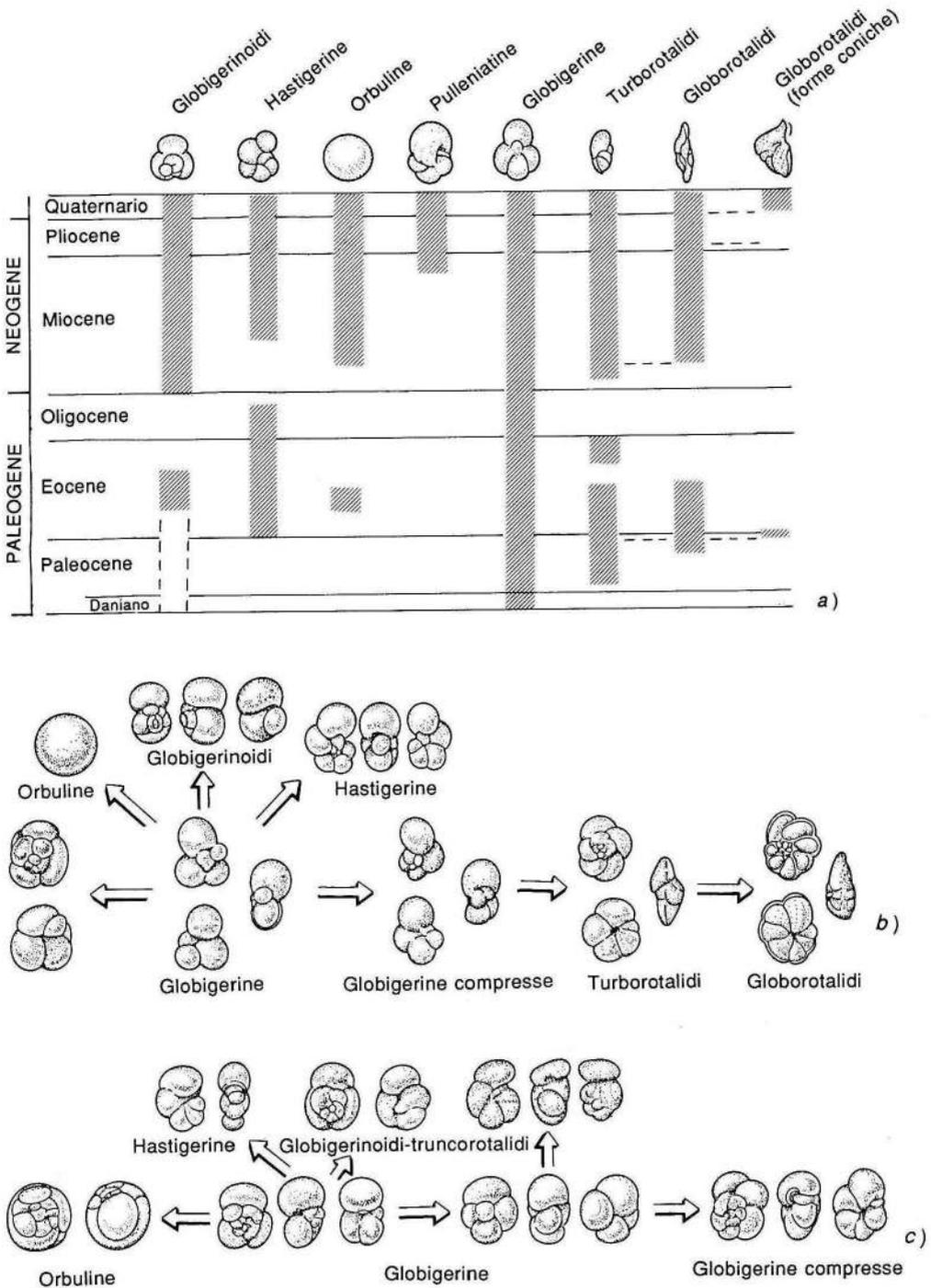
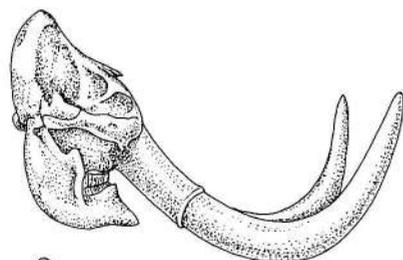


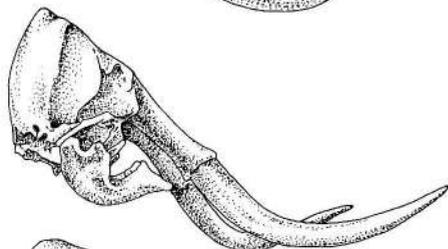
Fig. 4.37 - Evoluzione iterativa del genere *Globigerina*. *a*) Distribuzione stratigrafica di 8 diversi tipi morfologici; solo la forma globigerina non si estingue nel Paleogene e presenta una distribuzione continua dal Daniano all'attuale. *b*, *c*) Le due sequenze evolutive della diversificazione morfologica di *Globigerina* rispettivamente nel Paleogene (*c*) e nel Neogene (*b*) (da Cifelli, 1969).

Fig. 4.38 – Evoluzione del cranio, delle mascelle e della dentatura in alcuni proboscidiati dall'Oligocene inferiore al Pleistocene superiore. (Compilato da diverse fonti).



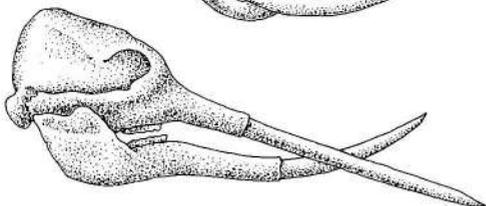
Mammuthus primigenius

Pleistocene



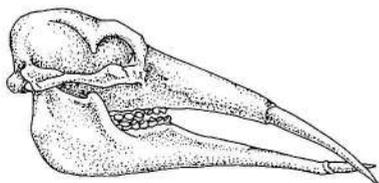
Mammuthus meridionalis

Pleistocene inf./medio



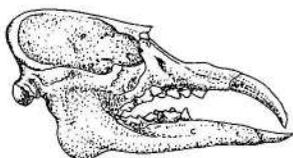
Stegotetrabelodon grandincisivus

Tortoniano terminale ("Pontico")



Gomphotherium angustidens

Miocene medio



Palaeomastodon serridens
(ex *Phiomia*)

Oligocene inferiore

clade non può che accompagnarsi ad una ristrutturazione morfoadattativa che porta ad una grande specializzazione.

d1) *L'evoluzione dei proboscidiati*

La struttura fisica degli elefanti, costituisce un buon esempio per illustrare i problemi che comporta l'acquisizione di una grande taglia. Gli elefanti derivano dal genere *Numidotherium* dell'Eocene inferiore dell'Algeria, un proboscidiato non più grande di un maiale che presentava probabilmente una piccola proboscide come l'attuale tapiro (fig. 4.38). L'acquisizione di una grande taglia comportò la costruzione di una struttura graviportale caratterizzata:

a) dalla messa a punto di arti colonnari e dallo sviluppo di un piede largo e corto (che poggia sul terreno con tre falangi, collegate da parti molli e con cuscinetti connettivali retrodigitali);

b) dall'aumento del numero delle vertebre toraciche a scapito di quelle lombari, dall'irrobustimento dei processi neurali e dall'estensione della gabbia toracica.

È noto che gli elefanti per sopravvivere devono assumere cibo continuamente per 14-16 ore al giorno. Questa esigenza richiede una dentatura specializzata, con grandi denti e grandi mascelle proporzionate alla taglia dell'animale. Le grandi mascelle necessitano, d'altra parte, di un enorme sviluppo del cranio, soprattutto in altezza, per permettere l'inserzione dei muscoli della proboscide e dei muscoli masticatori. A sua volta la presenza di un grande cranio ha comportato l'accorciamento del collo per ridurre la lunghezza della leva tra capo e corpo. Nel corso dell'evoluzione lo sviluppo della proboscide, organo idoneo alla raccolta del foraggio, costituisce probabilmente una conseguenza del raccorciamento del muso che comporta una limitazione all'ampliamento delle aree masticatorie. Tale limitazione è compensata da una elevata specializzazione della dentatura. Vengono a mancare i canini ed i premolari, due incisivi sono trasformati in vere e proprie zanne ed i molari, quattro contemporaneamente in batteria (uno per ogni emimandibola), presentano un'ampia superficie masticatoria (triturante) che occupa quasi tutto lo spazio disponibile nella bocca (fig. 4.38). I molari, costituiti da pieghe trasversali di dentina rivestite di smalto e tenute assieme dal cemento, quando sono usurati sono espulsi e sostituiti per discesa nei taxa più evoluti e per "eruzione" in quelli più antichi.

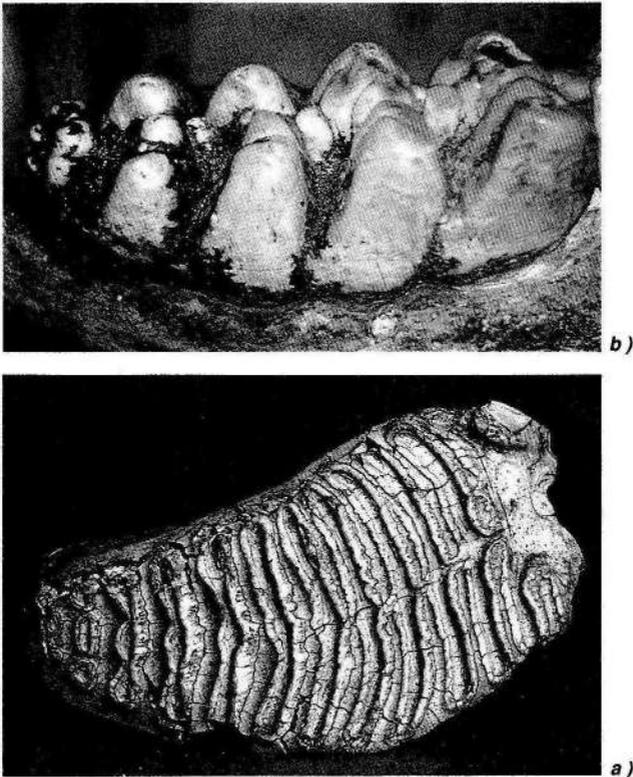


Fig. 4.39 – Il molare brachio-bunodonte di un mastodonte (*Haplomastodon* sp.) e il tipico molare ipsodonte a numerose lamelle parallele immerse in poco cemento di *Mammuthus primigenius* (foto V. Borselli, Museo di Paleontologia, Università di Firenze).

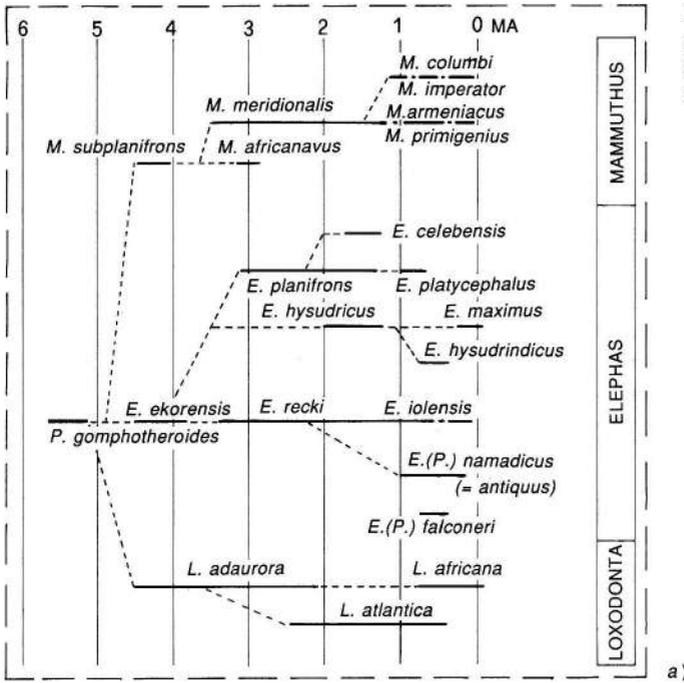
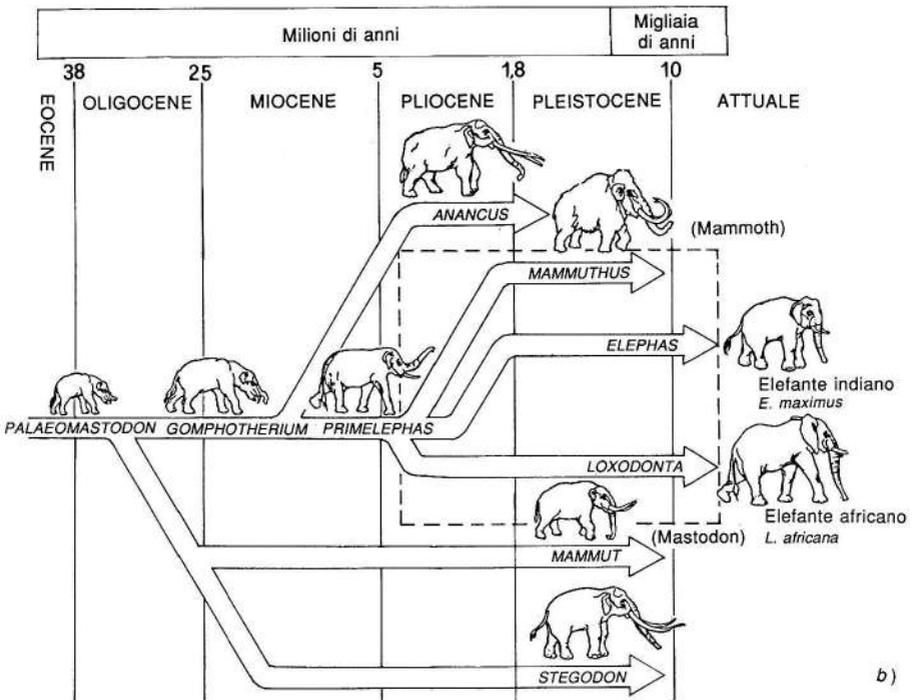


Fig. 4.40 - a) Filogenesi del taxon Elephantinae secondo Maglio (1973); b) filogenesi dei proboscidiati.



b)

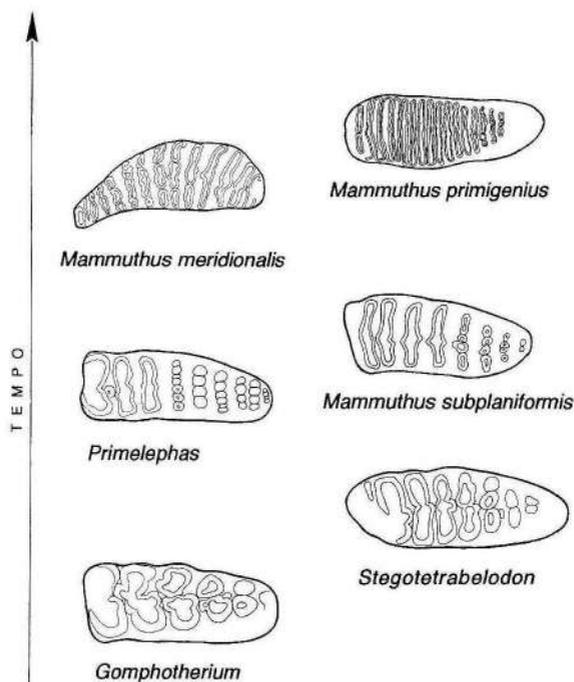


Fig. 4.41 – Evoluzione della superficie masticatoria dei molari dei Proboscidiati nella linea che porta a *Mammuthus primigenius*. Dal molare brachio-bunodonte del genere *Gomphotherium* si passa, con numerose forme intermedie, al molare ipsodonte a numerose lamelle subparallele, immerse nel cemento, della specie *Mammuthus primigenius* adattata alla vita nella steppa.

Il ritmo della formazione del piano strutturale degli elefanti è stato scandito dall'adattamento ad ambienti diversi ed in particolare dal passaggio dagli ambienti di foresta a quelli di savana e di steppa. È solo nel Pliocene che compaiono i primi veri elefantidi, in cui troviamo associati tutti i caratteri descritti e questo tipo di apparato masticatore (figg. 4.39b; 4.40; 4.41). La messa a punto dei molari a corona alta (ipsodonti) e con la superficie masticatoria caratterizzata da un numero elevato di lamelle trasversali dai bordi subparalleli o con andamento a losanga (come nell'attuale *Loxodonta*) corrisponde alla conquista da parte dei proboscidiati, prima limitati all'ambiente forestale, degli ambienti di steppa e di savana e quindi di nuove risorse alimentari (figg. 4.39; 4.41). I proboscidiati a molari brachio-bunodonti, come il genere *Anancus*, scompaiono completamente nel corso del Pleistocene inferiore.

d2) L'evoluzione degli equidi

La storia evolutiva degli equidi è un classico della documentazione paleontologica e, probabilmente, una delle meglio conosciute nell'ambito dei vertebrati. La documentazione fossile suggerisce che il più antico progenitore di cavalli attuali fu il genere *Hyracotherium*, rappresentato da almeno due specie, diffuso nell'Eocene sia in America sia in Eurasia. La sua taglia (28 cm al garrese) era più o meno quella di una piccola volpe ed i suoi caratteri morfoadattativi documentano che l'animale viveva in ambiente forestale dove si nutriva di foglie. In particolare il genere era caratterizzato da quattro dita negli arti anteriori e da tre in quelli posteriori, da denti brachio-bunodonti, cioè con corona bassa e superficie masticatoria caratterizzata da

piccoli e radi tubercoli (fig. 4.42), da cranio poco voluminoso e cavità endocranica (che permette di risalire alla forma del cervello) simile a quello di un insettivoro o di un marsupiale primitivo. Alla fine dell'Eocene inferiore il genere si estinse in Europa e da quel periodo l'evoluzione degli equidi fu limitata al Nord America. Tutti i resti trovati dopo l'Eocene in altri continenti appartengono ad equidi emigrati dall'America settentrionale.

Almeno apparentemente, la storia degli equidi, per circa 30 milioni di anni, sembra si sia svolta lungo la sola linea filetica che dal genere *Hyracotherium* ha portato al *Miohippus* (fig. 4.43). In questo arco di tempo, i cavalli, che rimangono confinati all'ambiente forestale, acquisiscono progressivamente una taglia maggiore, passando da circa 28 cm a circa 60-70 cm al garrese, un allungamento degli arti e un piede tridattilo (viene perso il 4° dito, ancora presente in *Hyracotherium*) con il dito medio

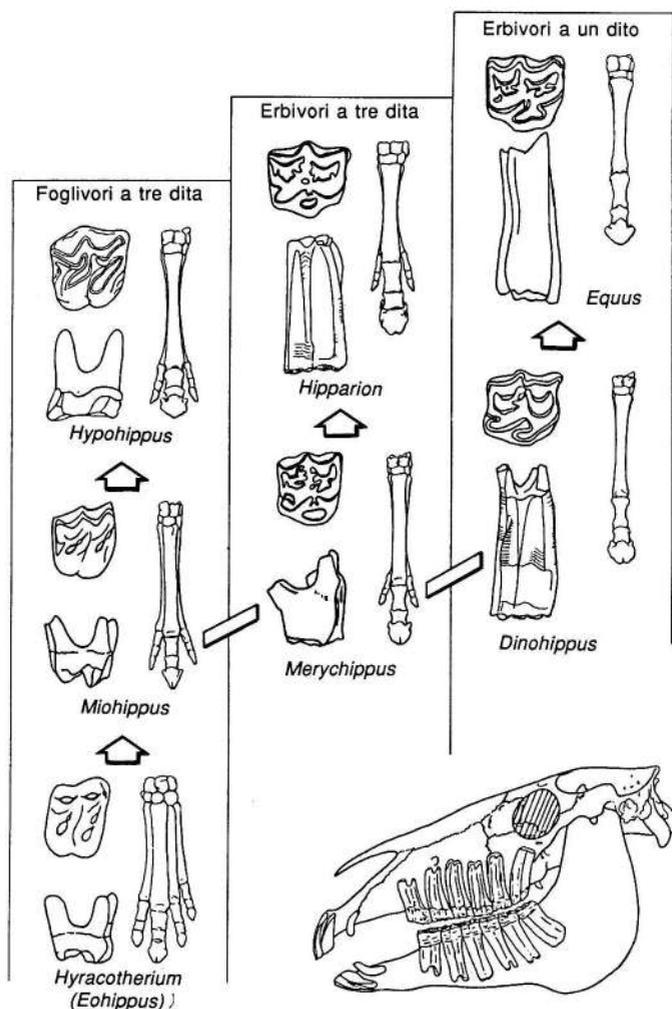


Fig. 4.42 – Rappresentazione schematica e semplificata dei principali cambiamenti evolutivi dei molari e degli arti anteriori degli equidi (da Kummel, 1961, con modifiche).

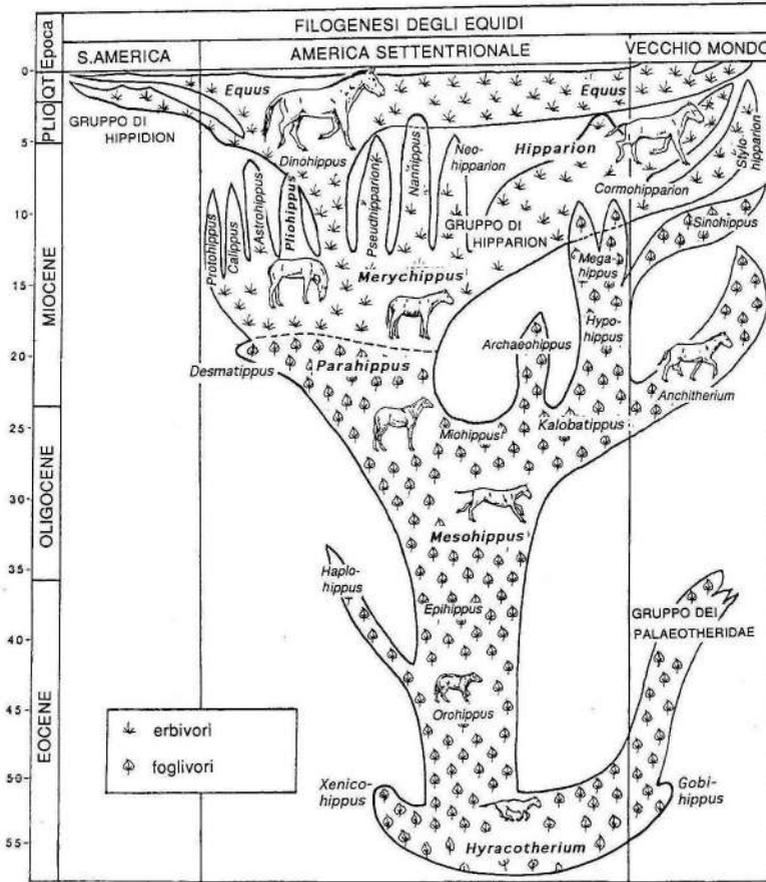


Fig. 4.43 – Schema dell’evoluzione degli equidi (da Mac Fadden, 1992, con modifiche).

(il 3° dito) nettamente più sviluppato dei due laterali, che comunque sono ancora funzionali. L’apparato masticatore, già notevolmente modificato (molarizzazione dei premolari), è ancora efficiente per sfruttare le risorse alimentari dell’ambiente forestale (foglie e germogli) ed i molari rimangono brachio-bunodonti. I cavalli di ambiente forestale con piede tridattilo e molari brachio-bunodonti si differenziarono notevolmente nel Miocene dando origine, ad esempio, a generi come *Anchitherium*, che acquisì una taglia di poco inferiore a quella del cavallo attuale e come *Archaeohippus*, genere più conservativo, in cui si riconoscono ancora gran parte dei caratteri ancestrali di *Miohippus*. Gli ultimi cavalli tridattili con molari brachio-bunodonti di ambiente forestale si estinsero completamente all’inizio del Miocene superiore. Verso la fine del Miocene inferiore, gli equidi conquistarono rapidamente l’ambiente di prateria che, come conseguenza delle nuove condizioni climatiche, andava sempre più estendendosi a spese delle grandi foreste a latifoglie. Le modificazioni morfoadattative che si riscontrano progressivamente in *Merychippus* e nei suoi discendenti appaiono ben correlate con le nuove risorse trofiche, con i grandi spazi aperti ed il differente tipo di suolo, più compatto e duro.

Nella linea *Parahippus-Merychippus* si osserva il passaggio rapido ma graduale, documentato paleontologicamente (Simpson, 1953), verso una diminuzione delle dimensioni delle dita laterali e quindi la formazione di un arto che viene a poggiare solo sul dito mediano; nella stessa linea filetica i molari vengono ad assumere una corona molto alta (ipsodontia) ed una superficie masticatoria costituita da creste poco rilevate (fig. 4.42). In tutti i loro discendenti, i denti mantengono questa morfologia complessiva, pur con una generale tendenza (ma talora irregolare e fluttuante) verso una maggiore complicazione della superficie masticatoria. Questo molare, che si può definire molto genericamente ipso-lofodonte, è uno strumento ben efficiente per triturare e resistente all'usura causata dalle dure graminacee delle praterie, rivestite di microscopici cristalli di silice. In tutte le linee filetiche che derivano da *Merychippus*, fatta eccezione per la linea che da *Dinohippus* porta a *Equus*, non si osserva una sostanziale modificazione del piede, se non un certo irrobustimento del terzo dito. Il passaggio a *Dinohippus*, con le dita laterali ridotte solo a vestigia, è documentato paleontologicamente ed è anch'esso graduale ma molto rapido (fig. 4.42). La riduzione delle dita laterali a vestigia e l'aumento del dito mediano, l'unico che poggia sul terreno, danno luogo ad uno zoccolo che migliora l'adattamento alla corsa, allo scatto e viene a costituire una efficace arma di difesa. Durante tutta la loro storia, se si esclude quella eocenica, i cavalli sono caratterizzati da un generale aumento della taglia; si notano tuttavia alcune linee filetiche, come quelle di *Archaeohippus*, di *Nannippus* e di *Calippus*, che presentano la tendenza ad assumere taglie minori. Gli stessi cavalli attuali presentano una taglia leggermente inferiore a quella di alcuni cavalli pleistocenici. Rispetto agli equidi eocenici, quelli forestali oligomiocenici presentano un aumento delle dimensioni del cranio e del volume e della complessità del cervello. Tale tendenza è ancor più accentuata nei cavalli di prateria, anche se il volume del cervello diventa proporzionalmente più piccolo rispetto alla taglia corporea. L'acquisizione di molari ipso-lofodonti è inoltre associata ad un aumento dell'altezza del cranio e delle mandibole e a un allungamento differenziale della porzione preorbitale del cranio rispetto a quella postorbitale. Osservando un quadro riassuntivo dell'evoluzione dei cavalli, appare evidente il generale aumento della taglia, l'allungamento degli arti, il passaggio dal dente brachio-bunodonte a quello ipso-lofodonte, ecc. (figg. 4.42; 4.43).

Per una comprensione del fenomeno evolutivo, tutte queste trasformazioni, armoniche e ben correlate tra di loro, vanno inquadrare nell'evoluzione delle singole linee filetiche. Gli equidi eocenici non presentano significative variazioni morfologiche e gli equidi oligomiocenici di ambiente forestale, per quanto mostrino un generale aumento della taglia e un allungamento degli arti, in complesso mantengono molari brachio-bunodonti e un piede tridattilo. L'acquisizione del piano strutturale degli equidi di prateria (*Merychippus*) avviene rapidamente in una sola linea filetica e poi migliorato solo nei «dettagli» nelle linee filetiche discendenti. Anche il passaggio alla linea filetica che porterà al cavallo attuale con dita laterali ridotte a organi vestigiali ed il cranio notevolmente più grande, è molto rapido anche se graduale. In definitiva, gli eventi evolutivi più significativi nella storia degli equidi sono concentrati nel «passaggio» dall'ambiente forestale all'ambiente di prateria.

Indubbiamente la storia degli equidi mostra un rilevante aumento complessivo della taglia. Come abbiamo visto, nelle diverse linee filetiche si osservano, però, anche tendenze verso una diminuzione delle dimensioni (*Nannippus* e *Calippus*) che, come nel caso degli elefanti nani, sono giustificabili solo con l'adattamento ad ambienti particolari (§ 9.10). La conclusione è ancora che l'aumento di taglia in una linea

filetica è un fenomeno di specializzazione progressiva, controllato dalla selezione naturale.

e) SPECIALIZZAZIONE ED ESTINZIONE

In passato alcuni autori ipotizzarono che l'estinzione di certi taxa fosse causata dallo sviluppo, ritenuto abnorme, di alcune strutture. In questa ottica si riteneva, ad esempio, che l'estinzione del genere *Megaloceros* (fig. 4.44a), un cervo del Pleistocene, fosse stata causata dallo sviluppo smisurato dei palchi delle sue corna, che raggiungevano una apertura di quasi 4 m, e che l'estinzione delle «tigri dai denti a sciabola», come ad esempio il marsupiale *Thylacosmilus* (Miocene superiore - Pliocene inf. del Sud America) e i placentati *Eusmilus* (Eocene sup. - Oligocene) e *Smilodon* (Pleistocene), fosse stata causata dallo sviluppo enorme dei loro canini (fig. 4.44b-d). Tale ipotesi era stata elaborata dai sostenitori dell'ortoevoluzione, che vedevano l'evoluzione come un fenomeno interno agli organismi, unidirezionale e non controllato dall'ambiente. In realtà non esisteva e non esiste alcun fondato motivo per ritenere che le corna di *Megaloceros* o i canini delle «tigri dai denti a sciabola» fossero, o potessero diventare, caratteri non adattativi.

Come vedremo, questi due casi e tanti altri portano all'ovvia conclusione che la specializzazione non è mai di per sé stessa una possibile causa di estinzione. Quando

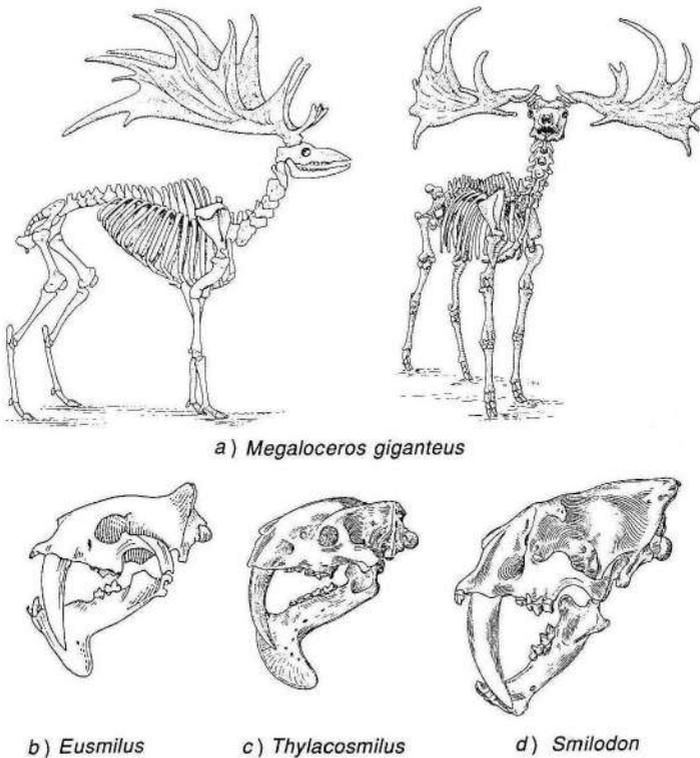


Fig. 4.44 – Alcuni animali estinti considerati erroneamente come esempi di evoluzione diretta all'acquisizione di caratteri non adattativi. a) *Megaloceros giganteus*; b-d) «Tigri dai denti a sciabola», gruppo polifiletico costituito da marsupiali (*Thylacosmilus*) e da placentati (*Eusmilus*, *Smilodon*, ecc.).

le condizioni ambientali cambiano bruscamente è tuttavia fatale che i taxa con un maggior grado di specializzazione scompaiano insieme all'ambiente che li aveva selezionati.

e1) *Le tigri dai denti a sciabola* (fig. 4.44b)

L'acquisizione di una dentatura specializzata, con uno sviluppo enorme dei canini, da parte sia dei placentati sia dei marsupiali carnivori costituisce un ottimo esempio di convergenza adattativa. Questa particolare dentatura costituiva un'arma formidabile per dei predatori specializzati nella caccia di grosse prede. Se questo adattamento non fosse stato vantaggioso non si comprende per quale motivo avrebbe avuto successo per decine di milioni di anni e si sarebbe riproposto in taxa, regioni e tempi diversi dall'Eocene fino al Pleistocene. La causa della loro scomparsa non può che essere attribuita a brusche variazioni ambientali che modificarono la rete trofica, anziché alle loro presunte «difficoltà di masticazione». Pertanto, una diminuzione delle prede di grande taglia e/o un aumento dei carnivori concorrenti, a dieta e relativa dentatura meno specializzate, appare come una delle più probabili cause di estinzione.

e2) *Megaloceros* (fig. 4.44a)

Una prima ipotesi alternativa a quella degli ortoevoluzionisti, e almeno in parte compatibile con un'evoluzione guidata dalla selezione naturale, postulò che l'estinzione di *Megaloceros* fosse stata causata da un fenomeno di *allometria*, cioè di accrescimento differenziale. È noto che durante la crescita le varie parti di un organismo non aumentano di dimensioni con la stessa rapidità. Ad esempio, nella specie umana, un adulto rispetto a un neonato ha la testa più piccola in proporzione al corpo per un fenomeno di accrescimento allometrico negativo (*allometria negativa*) e arti notevolmente più lunghi per accrescimento allometrico positivo (*allometria positiva*).

Nei cervi maschi le corna crescono con allometria positiva rispetto alle dimensioni dell'animale e quindi gli esemplari di taglia più grande sono quelli con le corna più grandi sia in senso assoluto che relativo. È quindi plausibile ammettere che anche le enormi corna di *Megaloceros* fossero dovute ad un fenomeno di allometria positiva. Nella linea filetica pliocenica che ha portato al *Megaloceros*, l'aumento di taglia sarebbe stato favorito dalla selezione naturale e «automaticamente» le corna sarebbero divenute sempre più grandi. Il vantaggio dell'aumento di taglia avrebbe compensato i problemi che derivavano dall'aumento delle corna fino ad una certa soglia; al di là di questa avrebbe prevalso l'effetto disadattativo del loro aumento abnorme che avrebbe portato all'estinzione del genere. Questa ipotesi, formulata intorno agli anni '30 e poi divenuta fino agli anni '70 la spiegazione tradizionale del fenomeno, contiene, come osserva argutamente Gould (1984), un curioso residuo della più vecchia teoria ortoevolutiva. Essa infatti non spiega il motivo per cui la taglia di *Megaloceros* avrebbe dovuto aumentare anche se ciò comportava indirettamente uno svantaggio adattativo; in quella circostanza la selezione avrebbe favorito le popolazioni che presentavano una taglia compatibile con corna di dimensioni ancora accettabili!

Attualmente si tende a ritenere (Gould, 1977; Simpson, 1983) che sia stata la selezione sessuale a favorire direttamente l'aumento della dimensione delle corna. Questa ipotesi prende spunto da una conoscenza più approfondita dell'etologia animale ed in particolare dalla constatazione che molte strutture considerate «come vere

e proprie armi o come emblemi da esibire di fronte alle femmine sono in realtà utilizzati per combattimenti ritualizzati tra maschi» (Gould, 1977). Lo scopo di queste strutture, come è stato constatato in alcune popolazioni attuali di cervi e di caribù, è proprio quello di evitare lo scontro fisico, con relativi danni, e stabilire una gerarchia tramite semplici esibizioni rituali.

Sembra quindi probabile che non siano state le enormi corna a determinare l'estinzione di *Megaloceros*, avvenuta circa 11.000 anni fa. L'ipotesi più attendibile è che il genere, adattato alle vaste praterie erbose, non abbia potuto adattarsi né all'ambiente di tundra subartica che subentrò all'interstadio caldo di Alleröd, né agli ambienti forestali che si instaurarono alla fine dell'ultima glaciazione.

4.12.5 – Irreversibilità dei fenomeni evolutivi

L'analisi delle diverse linee filetiche rivela che i fenomeni evolutivi sono irreversibili. Questa conclusione empirica, conosciuta come *legge di Dollo*, non esclude che un certo taxon nel corso dell'evoluzione possa assumere una forma simile a quella ancestrale. La «nuova» forma, come documentano i dati paleontologici, può essere

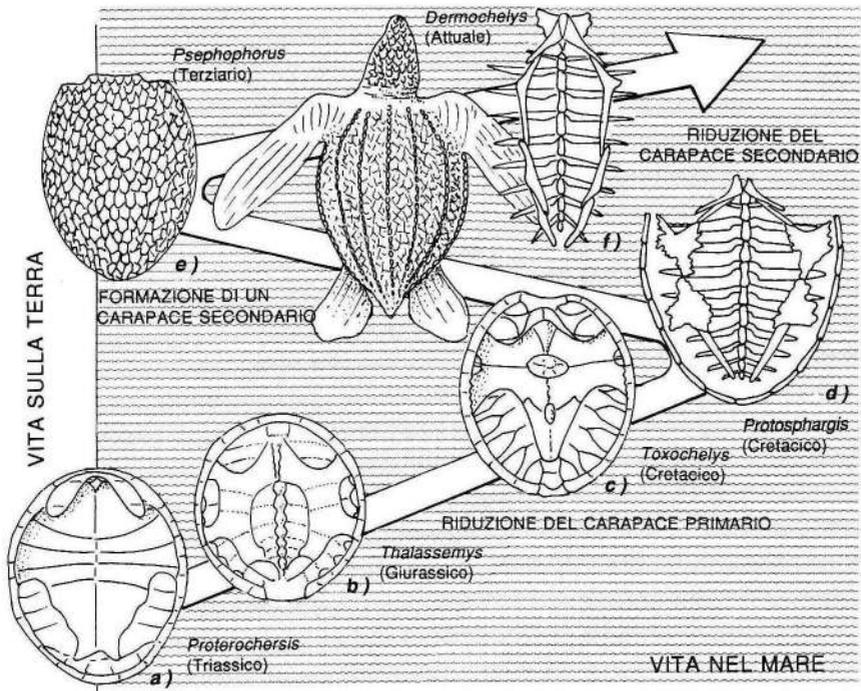


Fig. 4.45 – La storia evolutiva delle tartarughe (a-f) è stata utilizzata da Dollo per illustrare l'irreversibilità dei fenomeni evolutivi. Nel processo di adattamento all'ambiente marino il pesante carapace delle tartarughe (a,b) viene progressivamente più «leggero» (c,d); quando, in seguito, le tartarughe riconquistano l'ambiente di spiaggia la struttura alleggerita viene ricoperta da piastre calcaree (e non ricompare la vecchia struttura) (e). Di nuovo, nella successiva riconquista dell'ambiente marino, viene proposta un'ulteriore innovazione morfologica (f) (da Ziegler, 1983).

simile ma è, comunque, sempre ben diversa da quella ancestrale (fig. 4.45). I mammiferi terrestri derivano dai pesci, ma non costituisce certo un'eccezione alla legge di Dollo il fatto che nell'ambito dei mammiferi si siano evolute le balene ed i delfini; balene e delfini non sono pesci e non esprimono ovviamente la tendenza dei mammiferi a ritornare pesci! La legge di Dollo trova una convincente spiegazione nella storia del fenomeno adattativo. Anche nel caso di una pressione selettiva favorevole, la probabilità statistica di ripercorrere in senso opposto tutte le variazioni genetiche che hanno portato ad un peculiare programma genetico, e quindi a fenotipi adattati ad un certo ambiente, appare infatti estremamente improbabile.

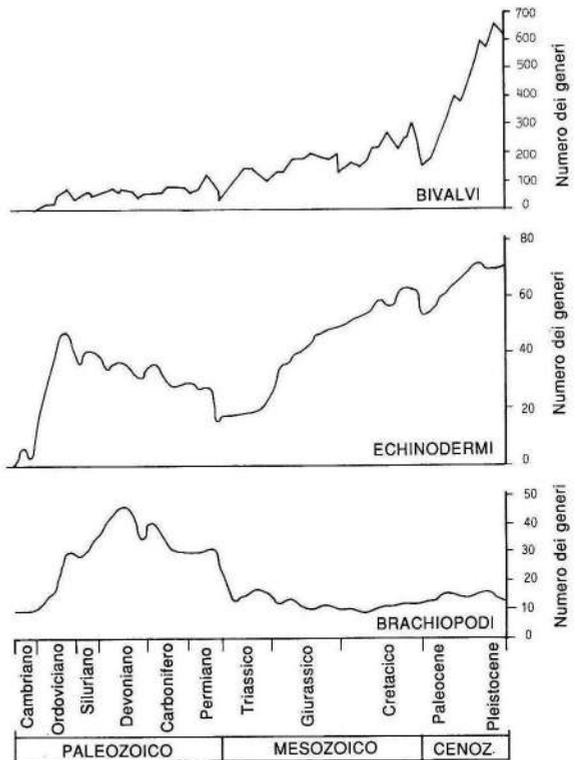
FINESTRA 4.7 — ONTOGENESI E FILOGENESI

È noto che durante lo sviluppo embrionale di un singolo organismo (*ontogenesi*) compaiono temporaneamente strutture anatomiche embrionali di gruppi ancestrali, che in seguito regrediscono e/o vengono incorporate in altre strutture. Ad esempio, abbozzi di denti compaiono anche negli embrioni dei misticeti (balene con fanoni) e nei mammiferi, in un certo stadio dell'ontogenesi, si osserva la presenza di strutture branchiali che in seguito regrediscono e vengono a far parte di organi peculiari della classe, come ad esempio le trombe di Eustachio, le aperture che collegano la gola all'orecchio. Già nel 1823 Von Baer aveva osservato che nell'ontogenesi le caratteristiche generali di un gruppo di animali (ad esempio quelle dei mammiferi) compaiono prima dei caratteri specialistici (ad esempio quelli dei primati). La scoperta dell'evoluzione, nella seconda metà dell'Ottocento, sembrò fornire una spiegazione convincente del processo ontogenetico. La presenza e la successione con cui comparivano i caratteri ancestrali sembravano suggerire che la storia evolutiva di un taxon potesse essere riconosciuta negli stadi successivi del suo sviluppo embrionale. Questa interpretazione venne poi codificata nella famosa «legge» di Haeckel: *l'ontogenesi ricapitola la filogenesi*. Preso nel suo senso letterale questo enunciato presuppone che durante il suo sviluppo embrionale un organismo risalga il suo albero evolutivo. Va però precisato che le strutture degli stadi embrionali di un organismo non presentano somiglianze con quelle degli adulti dei taxa ancestrali ma con quelle degli embrioni di tali taxa.

Numerose sono poi le eccezioni a questa «legge». Ad esempio, nella filogenesi dei mammiferi sono comparsi prima i denti e poi la lingua, mentre nell'ontogenesi compare prima la lingua e poi i denti (De Beer, 1940). A prescindere dalle eccezioni, i dati disponibili dimostrano che l'ontogenesi è una fonte di importanti informazioni sulle sequenze filogenetiche. Il problema essenziale è quindi quello di mettere a fuoco il nesso che necessariamente esiste tra filogenesi e ontogenesi.

La *filogenesi* è l'espressione di una successione di programmi genetici che si sono modificati nel tempo tramite l'interazione delle mutazioni geniche e cromosomiche con la selezione naturale. L'ontogenesi di un organismo è, invece, l'espressione del suo genotipo cioè del suo programma genico che è stato messo a punto durante la sua storia filogenetica. È quindi ben comprensibile che certe strutture formatesi nella storia evolutiva di un organismo compaiano, seppure come rudimenti, nella sua ontogenesi.

Fig. 4.46 – Variazione nel tempo della diversità generica dei brachiopodi, degli echinodermi e dei bivalvi. Questi tre taxa presentano una più o meno importante e brusca diminuzione della loro diversità generica in corrispondenza della crisi biologica Permo-Triassica. L'aumento della diversità tassonomica dei bivalvi, dal Triassico in poi, è dovuto prevalentemente alla radiazione adattativa dei bivalvi eulamelibranchiati sifonati che conquistarono l'ambiente infaunale (compilato da diverse fonti).



4.12.6 – Andamento della diversità tassonomica nel tempo

In tutti i gruppi tassonomici si osservano fasi di aumento della diversità tassonomica (cioè di aumento del numero di taxa), fasi di stasi e fasi di declino. L'aumento della diversità coincide evidentemente con intervalli di tempo in cui l'origine di nuovi taxa è più elevata delle estinzioni. Viceversa, le fasi di declino, che possono essere più o meno brusche, coincidono con gli intervalli di tempo in cui il numero delle estinzioni prevale sull'origine di nuovi taxa. Le fasi di stasi indicano intervalli di equilibrio in cui estinzioni e comparse si equivalgono o, al limite, il numero delle estinzioni e delle comparse è molto ridotto.

Tutti questi fenomeni di variazione della diversità di un gruppo tassonomico nel tempo (fig. 4.46) sono interpretabili, almeno in teoria, in termini di colonizzazione di nuovi ambienti, successo evolutivo, fasi di estinzione, competizione, ecc.

4.12.7 – Tasso di evoluzione e fossili viventi

Se si analizza la distribuzione stratigrafica delle specie e delle categorie soprasspecifiche, si osserva che il loro tasso di comparsa e di estinzione, ed in definitiva la loro vita media, è molto diversa nei diversi gruppi tassonomici e differente anche all'interno dello stesso gruppo. La velocità con cui si originano nuovi taxa si riflette, ad esempio, nel rapido incremento della diversità tassonomica dei mammiferi rispetto a quella dei bivalvi o degli echinodermi durante le loro rispettive radiazioni adattative. L'esistenza di taxa che presentano una distribuzione temporale più limitata (fossili

guida, § 8.5.2b) rispetto ad altri che presentano una vita molto più lunga, non è solo di fondamentale importanza in biostratigrafia, ma costituisce anche un dato essenziale per lo studio dei principi evolutivi. La differenza del tasso evolutivo nei diversi gruppi tassonomici costituisce un motivo di riflessione e comunque una delle informazioni più importanti che il paleontologo può dare al neontologo.

Non tutti gli autori sono però d'accordo sul metodo per quantificare il tasso evolutivo. Secondo alcuni le categorie tassonomiche, e anche le stesse specie, sono meramente artificiali e convenzionali e non permettono di valutare il tasso evolutivo di una linea filetica: la longevità dei taxa, quindi, non esprimerebbe la reale evoluzione morfologica. Questi autori suggeriscono pertanto che il tasso evolutivo può essere calcolato solo tramite le variazioni fenotipiche che si osservano in una successione molto completa di fossili. Questa obiezione è teoricamente ineccepibile; è anche vero, però, che la tassonomia, in paleontologia, è basata su un metodo esclusivamente morfologico (§ 3.6.1) ed è quindi ragionevole ammettere che in pratica, nella maggior parte dei casi, il tasso evolutivo sia esprimibile tramite la longevità dei taxa ed in particolare delle specie.

Il confronto tra il tasso di evoluzione di organismi appartenenti a classi o tipi diversi potrebbe inoltre risentire di un altro aspetto artificioso delle classificazioni: il far corrispondere le stesse categorie tassonomiche nei diversi tipi o classi di organismi. È possibile, ad esempio, che un genere tra i mammiferi si possa più opportunamente confrontare con una famiglia di gasteropodi o di bivalvi, o viceversa. Ne consegue che il confronto tra i tassi di evoluzione di due diversi taxa di organismi è certamente più obiettivo quando si considera la longevità delle specie rispetto alla longevità di categorie tassonomiche di livello gerarchico più elevato.

In definitiva, pur con questi problemi, che devono indurre ad una certa prudenza, pare ragionevole ammettere che la durata dei taxa possa, almeno indicativamente, fornire un risultato accettabile sul diverso tasso evolutivo che si riscontra nei diversi gruppi tassonomici. Per i mammiferi e i trilobiti, ad esempio, è stata calcolata una durata media delle specie di circa 1-2 milioni di anni, mentre per i bivalvi tale valore sale a 11-14 milioni di anni.

Il problema che si pone è quello di stabilire quali possono essere le cause che determinano in alcuni gruppi sistematici un ricambio delle specie più elevato che in altre; oppure, usando una terminologia ormai tradizionale (introdotta da Simpson), ci si può chiedere quali cause determinano la tendenza di un taxon ad evolversi in modo *braditelico* (cioè in modo molto lento) o in modo *tachitelico* (cioè in modo molto rapido).

Il fatto che trilobiti e mammiferi, cioè due gruppi molto lontani come piano strutturale, presentino un ricambio evolutivo molto simile non consente di invocare particolari meccanismi insiti nel programma genetico dei diversi taxa. Secondo Eldredge (1979), le *linee filetiche braditeliche* (e cioè a minor *turnover* evolutivo) sono quelle che presentano il maggior numero di *specie euritopiche*, cioè specie di ampia diffusione geografica e di ampia tolleranza fisiologica ai parametri ambientali, ampiamente tolleranti rispetto all'habitat e alle risorse trofiche. Queste specie, di regola, non coabitano negli stessi areali. La loro distribuzione, quindi, non consente un rapporto di interazione e una loro possibile tendenza alla specializzazione ed alla speciazione s.s.

Le *linee filetiche tachiteliche* sarebbero invece costituite da *specie stenotopiche*, con limitata tolleranza fisiologica, che coabitano in uno stesso areale e tendono a differenziarsi e ad adattarsi a tutte le possibili situazioni ambientali. Questo processo di

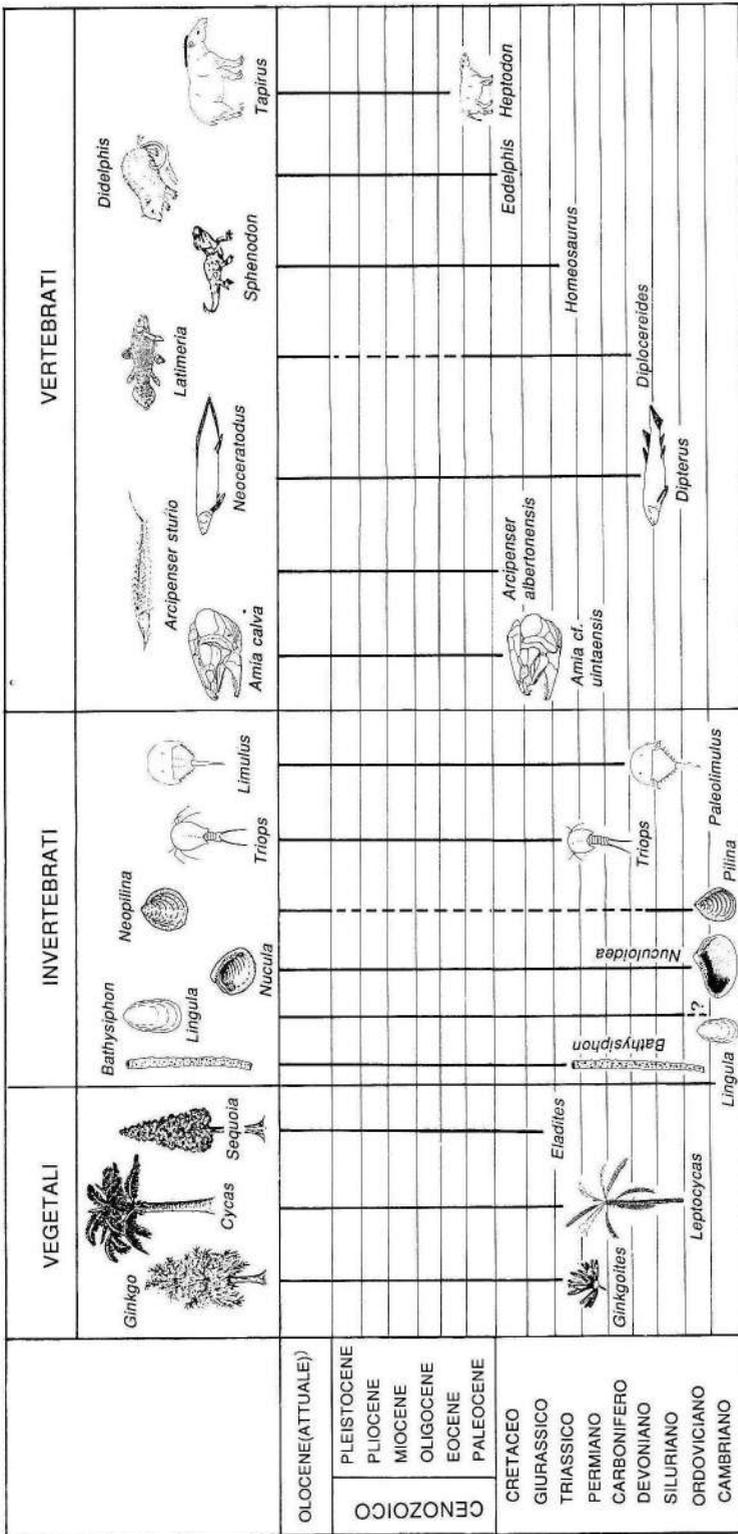


Fig. 4.47 - Alcuni classici casi di fossili viventi. Le linee continue indicano l'effettiva distribuzione stratigrafica dei generi interpretati come fossili viventi; le linee tratteggiate indicano la distribuzione stratigrafica dei più antichi rappresentanti dello stesso gruppo tassonomico.

adattamento a differenti nicchie ecologiche produrrebbe quindi una grande diversità tassonomica e un più elevato turnover evolutivo.

Un'altra possibile spiegazione, non necessariamente alternativa, riguarda il fenomeno di speciazione e di estinzione in relazione alle dimensioni delle popolazioni. Secondo questo modello, specie caratterizzate da popolazioni grandi e stabili sarebbero meno soggette a fenomeni di speciazione e di estinzione, mentre specie costituite da popolazioni piccole e instabili darebbero più facilmente luogo a fenomeni di speciazione e di estinzione.

Un caso particolare di evoluzione braditelica è dato dai cosiddetti «fossili viventi» (fig. 4.47). Il termine di fossile vivente fu coniato da Darwin per indicare quelle specie che mantengono i caratteri morfologici primitivi del taxon di appartenenza e si ritengono quindi il risultato di una evoluzione molto lenta.

Nell'ambito dei «fossili viventi» gli autori (Schopf, 1984) includono oggi diverse categorie di organismi, tra le quali consideriamo in particolare:

1) taxa che costituiscono i soli rappresentanti di gruppi estinti da tempo. Ad esempio la specie *Latimeria chalumnae*, scoperta nel 1939, è oggi l'unico rappresentante dei pesci celacantidi, che si ritenevano estinti nel Cretacico; essa presenta differenze morfologiche relativamente modeste con il genere *Diplocercides* del Devoniano superiore. Un altro esempio classico è dato dai due generi *Neopilina* e *Vema*, unici rappresentanti attuali della classe Monoplacophora (Mollusca), che, fino al 1952, si riteneva estinta nel Devoniano medio;

2) taxa che mantengono caratteri primitivi nell'ambito di gruppi che si sono altamente differenziati. Ne è esempio il marsupiale americano *Didelphys*, il cosiddetto opossum, che presenta caratteri molto simili ai primi marsupiali del Cretacico;

3) taxa che rimangono immutati in un lungo intervallo di tempo. Esempi classici sono forniti dal bivalve *Nucula*, invariato dal Cretacico, e dal brachiopode *Lingula*, conosciuto dall'Ordoviciano superiore.

I fossili viventi, quindi, non costituiscono un gruppo omogeneo e ciascun caso va trattato e considerato singolarmente. Spesso alcuni taxa, considerati come fossili viventi, presentano caratteri primitivi associati a caratteri derivati ed un loro inserimento nei fossili viventi appare problematico. È il caso del genere *Echidna* (monotremi), che presenta un cranio altamente specializzato ed un modo di riprodursi molto primitivo (Carroll, 1988).

4.12.8 — Estinzioni

I fossili documentano in modo inequivocabile che milioni di specie si sono estinte nel corso della storia della Terra. Non è paradossale che i fenomeni di estinzione siano parte integrante del processo evolutivo. Lo studio delle radiazioni adattative e della progressione della vita sarebbe infatti incomprendibile senza una contemporanea analisi delle estinzioni. Con il termine *estinzione* ci si riferisce non a scomparse locali ma alla scomparsa definitiva di una specie sulla Terra. Quando, nel caso dell'evoluzione filetica, una specie «scompare» evolvendosi in un'altra specie è di uso comune il termine *pseudoestinzione*. È evidente che la transizione da una specie all'altra e quindi il punto della pseudoestinzione della specie ancestrale è puramente arbitrario.

Nell'ambito delle estinzioni si distinguono due processi fondamentalmente diversi: le *estinzioni di base* (*background extinctions*) e le *estinzioni di massa* (*mass extinctions*).

Per estinzioni di base si intendono le estinzioni dovute al processo di interazione biologica e/o a variazioni paleoambientali minori. Alcuni autori le interpretano come un «rumore di fondo» del processo evolutivo. In particolare, le estinzioni di base possono essere imputabili a fenomeni di competizione per spazio e cibo, e alla predazione. Così, ad esempio, l'introduzione improvvisa di un «nuovo» predatore in un certo ambiente può determinare la scomparsa delle specie che non sono dotate di particolari strategie difensive. L'introduzione accidentale da parte dell'uomo del serpente velenoso *Boiga irregularis* nell'isola di Guam, dalla Nuova Guinea, ha provocato la scomparsa di 13 specie endemiche di uccelli su 18. Allo stesso risultato può portare la migrazione di un nuovo competitore in una nicchia ecologica occupata da specie che non sono in grado di contrastare la sua competitività. In pratica, le estinzioni di base dovrebbero rappresentare le scomparse che si verificano in un regime «normale» di evoluzione, caratterizzato da un ritmo di scomparsa e comparse (di nuove specie) regolato dalla selezione naturale.

La diffusione geografica e le dimensioni delle popolazioni sono probabilmente i fattori generali che controllano, interagendo, la sopravvivenza della specie. Quanto più una specie è rappresentata da piccole popolazioni, tanto più la specie è soggetta a evolversi o a estinguersi e, d'altra parte, quanto più la specie presenta un'ampia distribuzione geografica, tanto minori sono le probabilità di estinzione. Queste considerazioni applicate alle specie valgono anche per taxa gerarchicamente più elevati. Così, ad esempio, un genere rappresentato da numerose specie a grande diffusione geografica avrà minori probabilità di estinguersi rispetto ad un genere rappresentato da poche specie endemiche.

Per estinzioni di massa si intende la scomparsa improvvisa, su tutta la Terra, di un elevato numero o addirittura della maggior parte dei taxa; in questi casi è la variazione dei parametri fisici che svolge un ruolo assolutamente prevalente. L'estinzione di massa è dovuta a cause «non prevedibili» ed è caratterizzata dalla scomparsa di taxa ben adattati all'ambiente. In questo senso le estinzioni di massa sono rigidamente selettive, ma non nel senso della selezione darwiniana che, per definizione, è sempre vantaggiosa a lungo termine. Così, ad esempio, se l'estinzione di massa è dovuta ad una drastica diminuzione della temperatura in un ambiente precedentemente tropicale, si assisterà alla scomparsa dei taxa tropicali ed alla sopravvivenza di quelli euritermi. In questo caso, dunque, gli adattamenti più sofisticati e le dimensioni delle popolazioni non presentano più alcun significato ai fini della sopravvivenza. Solo i taxa euritermi e comunque i taxa in grado di tollerare le nuove caratteristiche climatiche potranno sopravvivere. In generale, qualsiasi sia la causa fisica che produce lo stress, sono i taxa a più ampia distribuzione geografica ed ecologica che avranno maggiori possibilità di sopravvivenza. Le scomparse nelle estinzioni di massa non vanno interpretate come dovute esclusivamente all'effetto diretto della causa perturbante; è essenziale, infatti, tener conto dell'effetto a catena che le estinzioni dovute alla causa primaria possono aver svolto nell'ambito della rete trofica e, più in generale, nell'ambito dell'ecosistema.

Un caso particolare è dato dalle estinzioni di carattere regionale. Un esempio classico è quello delle *estinzioni regionali* che si verificarono nel corso del Pliocene e del Pleistocene durante le maggiori fasi di avanzata dei ghiacci. Le fasi di maggiore deterioramento climatico (a partire da circa 3,2 m.a.) provocarono fasi di estinzioni regionali, più o meno intense a seconda della particolare situazione geografica. Così, nelle faune a molluschi del Giappone e della California le estinzioni furono poco significative, mentre nelle faune a molluschi dell'Atlantico settentrionale, almeno in

alcune regioni (Mediterraneo, Mare del Nord, Atlantico nord-occidentale), la percentuale di estinzione superò il 50%. Questo particolare andamento è imputabile alla peculiare situazione dell'Oceano Atlantico, circondato da tre grandi calotte glaciali (la Canadese, la Groenlandica e la Scandinava), che subì un maggiore raffreddamento rispetto all'Oceano Pacifico. Anche nell'ambito dell'Atlantico la più elevata percentuale di estinzione sulle coste occidentali rispetto a quelle orientali (Mediterraneo e Mare del Nord) è interpretabile con la diversa entità del raffreddamento climatico. Dunque, questi diversi patterns di estinzione sono dovuti all'azione maggiore o minore di un vero e proprio filtro termico. Come si è osservato nel Plio-Pleistocene del Mare del Nord e del Mediterraneo, le estinzioni regionali portano alla scomparsa di specie endemiche e di qualche genere, ma non incidono sulla diversità tassonomica di livello gerarchico più elevato. Nel caso delle crisi biologiche regionali (qualunque sia la causa) l'estinzione o la sopravvivenza delle specie e dei generi è evidentemente condizionata dall'ampiezza della loro distribuzione geografica.

Tutta la storia della vita è caratterizzata da un'alternanza di questi due regimi, estinzioni di base ed estinzioni di massa (o forse meglio crisi biologiche) ed è inoltre punteggiata da estinzioni regionali. Le estinzioni di massa appaiono come veri e propri fenomeni di «deriva ambientale». Il successo di una linea filetica è dunque condizionato anche dalla capacità di fronteggiare variazioni imprevedibili dell'ambiente fisico.

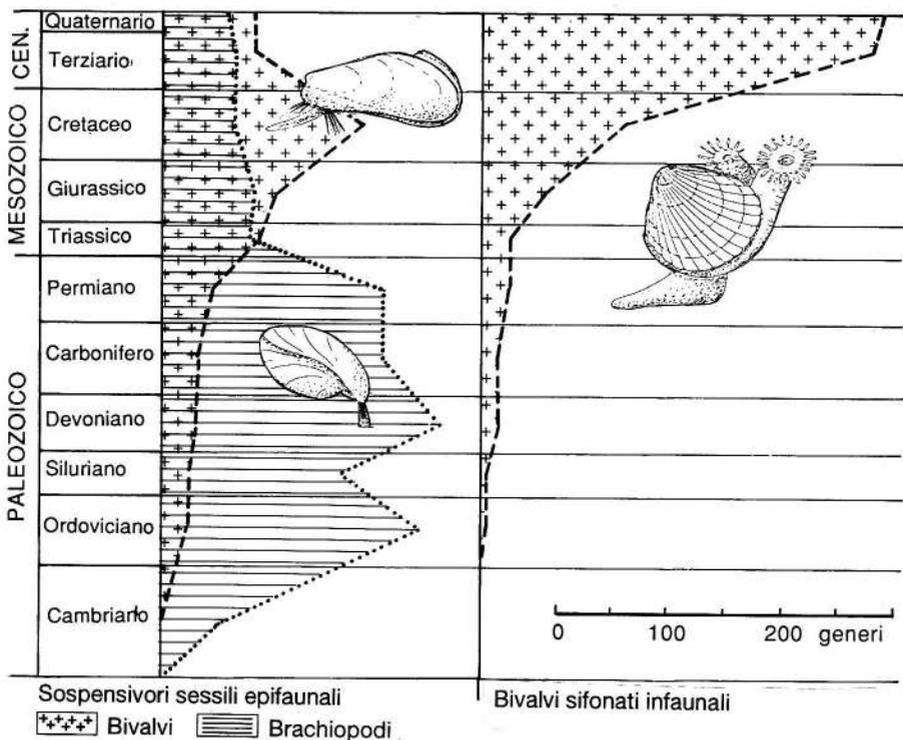


Fig. 4.48 – Radiazione adattativa dei bivalvi epifaunali e dei bivalvi infaunali. La radiazione adattativa dei bivalvi epifaunali è ben correlabile con il declino dei brachiopodi. Il grande incremento della diversità dei bivalvi eulamellibranchiati sifonati è imputabile alla colonizzazione dell'ambiente infaunale (da Stanley, 1968).

4.12.9 – Le radiazioni adattative

Con il termine di *radiazione adattativa* si intende la rapida differenziazione di un taxon ancestrale, caratterizzato da un particolare piano strutturale di base, in una grande varietà di taxa adattati a differenti ambienti. Il termine di radiazione adattativa esprime la possibilità di modificare, pur nel rispetto del piano organizzativo, le varie strutture del taxon ancestrale in un grande numero di variazioni sul tema, funzionali e adattative per nuove e diverse nicchie ecologiche. I fossili documentano che le radiazioni adattative si verificano quando un taxon acquisisce una nuova struttura, che gli permette di colonizzare spazi ecologici precedentemente privi di vita oppure quando l'estinzione di un grande gruppo tassonomico libera grandi spazi ecologici. Un esempio del primo caso può essere dato dall'acquisizione dei sifoni da parte dei bivalvi eulamellibranchiati. Questa struttura permise ai bivalvi di occupare in modo intensivo, dalla fine del Paleozoico in poi, l'ambiente infaunale dando luogo ad una vera e propria radiazione adattativa (fig. 4.48). Per contro, la radiazione

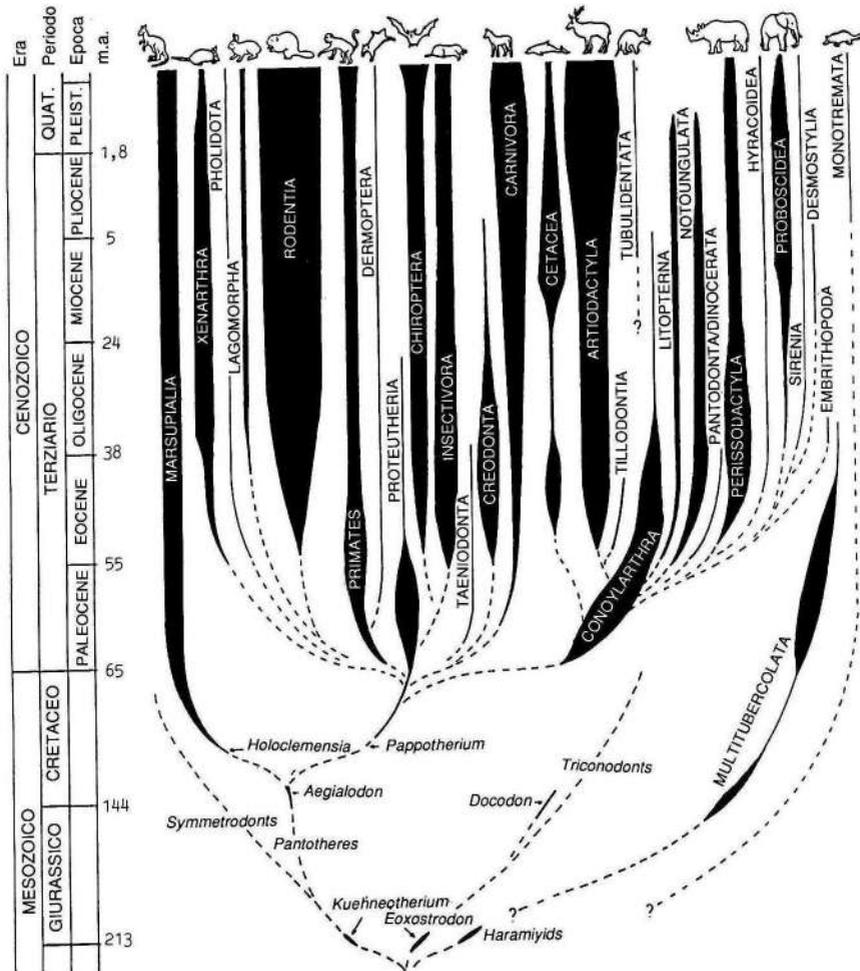


Fig. 4.49 – La radiazione adattativa dei mammiferi (da Gingerich, 1977).

adattativa dei bivalvi epifaunali nel Mesozoico non fu, probabilmente, dovuta all'acquisizione di nuove strutture, ma alla estinzione di massa che, alla fine del Permiano, ridusse drasticamente i brachiopodi, ma ebbe effetti minori sui bivalvi che rapidamente occuparono gli spazi ecologici epifaunali lasciati liberi.

I tratti salienti della storia della vita sulla Terra sono proprio caratterizzati da questo binomio, estinzioni di massa - radiazioni adattative. L'esempio più spettacolare è dato dalla estinzione dei grandi rettili alla fine del Mesozoico e dalla immediatamente successiva radiazione adattativa dei mammiferi che inizia fin dalla base del Cenozoico, circa 65 milioni di anni fa (fig. 4.49). Il pattern di differenziazione dei mammiferi è particolarmente denso di significato e ben rappresentativo degli eventi di radiazione adattativa. Per quanto fossero già comparsi nel Triassico superiore, i mammiferi si sono differenziati in modo modesto nel corso del Mesozoico (e cioè in circa 150 milioni di anni), ma in soli 12 milioni di anni si sono diversificati in tutti gli ordini che conosciamo oggi, dai Chiroterri ai Cetacei.

4.13 — BREVE SINTESI E OSSERVAZIONI CONCLUSIVE

L'evoluzione è un fatto confermato in modo oggettivo dalla documentazione paleontologica; in essa trovano una logica e coerente spiegazione l'ontogenesi, la biogeografia, gli organi rudimentali degli organismi, la complessità dei viventi e dei loro processi biologici.

Esiste tuttavia un dibattito vivace sulle teorie che tentano di spiegare il modo in cui procedono i fenomeni evolutivi. Il dissenso si può riassumere in due posizioni apparentemente inconciliabili, in realtà complementari:

a) nella teoria sintetica la progressione evolutiva si realizza tramite la speciazione filetica e la diversificazione è innescata dalla speciazione s.s.; speciazione filetica e speciazione s.s. costituiscono i processi indissolubili della macroevoluzione.

b) La teoria degli equilibri intermittenti postula che le specie rappresentino entità sostanzialmente stabili per tutta la loro esistenza (stasi evolutiva) e che l'evoluzione sia concentrata quasi esclusivamente in fenomeni di speciazione pressoché istantanei da un punto di vista geologico. La teoria non nega l'esistenza di una lenta evoluzione filetica, ma ne subordina completamente il ruolo alla speciazione s.s. La direzione della macroevoluzione sarebbe diretta dalla «selezione delle specie».

Un rapido fenomeno di speciazione s.s. non è in contrasto con i postulati della teoria sintetica e anzi può esservi incorporato (ammesso che non ne facesse già parte). Il vero punto inconciliabile delle due teorie riguarda solo il diverso ruolo dell'evoluzione filetica nella macroevoluzione. In linea di principio non si può però escludere che evoluzione filetica e selezione delle specie interagiscano nel determinare le tendenze evolutive.

I fenomeni di stasi evolutiva appaiono veramente più importanti di quanto si riconoscesse comunemente prima del lavoro di Eldredge e Gould (1972), ma non sono in contraddizione con il concetto di selezione stabilizzante della teoria sintetica.

I dati paleontologici documentano l'esistenza di numerosi esempi di evoluzione filetica, ma non permettono ancora di quantificare oggettivamente se il loro ruolo nel processo evolutivo sia subordinato, paritetico o prevalente rispetto ai meccanismi postulati dal modello degli equilibri intermittenti. È corretto ricordare che il modello di speciazione di Mayr, su cui si basa la teoria degli equilibri intermittenti, rientra a pieno titolo nella teoria sintetica. Dunque il modello di Eldredge e Gould pare co-

stituire un completamento della teoria sintetica e in particolare del modello evolutivo di Simpson.

Nonostante i grandi progressi, la genetica molecolare non ha ancora elaborato un modello sui cambiamenti genetici che si possa considerare alternativo a quello pluralistico della teoria sintetica che, almeno per ora, nonostante l'età e gli attacchi su tutti i fronti, gode ancora di buona salute.

La scarsità di forme intermedie nella documentazione fossile, uno dei problemi di fondo della paleontologia, può essere spiegata in modi diversi non necessariamente alternativi:

- a) lacune nella documentazione;
- b) rapide variazioni morfologiche, causate da piccole variazioni genetiche, che modificano profondamente i piani strutturali;
- c) il modello di Eldredge e Gould.

L'acquisizione del Bauplan, tipico di un certo taxon, che deriva dalla conquista di un nuovo habitat, sembra seguire un percorso comune ben documentato dai fossili:

- 1) solo le parti funzionali alla conquista del nuovo habitat vengono modificate, senza alterare il piano di base della struttura ancestrale;
- 2) molte delle strutture morfofisiologiche che caratterizzano le forme derivate di un certo taxon sono state acquisite dopo la conquista dell'habitat da parte delle forme ancestrali.

La documentazione paleontologica, dunque, conferma che l'origine dei piani organizzativi, i fenomeni di convergenza evolutiva, evoluzione iterativa, evoluzione parallela e radiazione adattativa sono sotto il rigido controllo della selezione naturale e delle limitazioni strutturali e fisiologiche degli organismi.

In questi ultimi vent'anni, grazie al dibattito sugli equilibri intermittenti, la paleontologia è stata riscoperta anche dai neontologi nel suo autentico ruolo di biblioteca dell'evoluzione e come strumento di verifica, talora «grossolano» ma sempre oggettivo, dei fenomeni evolutivi. In questa ottica, anche se è chiaro che l'ultima parola non potrà che venire dalla genetica molecolare, la paleontologia occuperà sempre una posizione nodale nello studio dell'evoluzione.

Guida bibliografica

- (1) BRIGGS, D.G., CROWTHER, P.R. (eds.) (1990), *Palaeobiology, a synthesis*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 1-583.
- (2) CARROL, R.L. (1988), *Vertebrate Paleontology and Evolution*, H.W. Freeman, New York, 1-698.
- (3) DODSON, E.O., DODSON, P. (1985), *Evolution: Process and Product*, Prindle, Weber & Smith, Boston, 1-596.
- (4) FUTUYAMA, D.J. (1983), *Processo alla scienza*, Feltrinelli, Milano, 1-327.
- (5) LURIA, S.E., GOULD, S.J., SINGER, S. (1984), *Una visione della vita: Introduzione alla biologia*, Zanichelli, Bologna, 1-709.
- (6) MAYR, E. (1990), *Storia del pensiero biologico*, Bollati Boringhieri, Torino, 1-932.
- (7) RIDLEY, M. (1985), *I problemi dell'evoluzione*, Laterza, Bari, 1-207.
- (8) SIMPSON, G.G. (1986), *I fossili e la storia della vita*, Zanichelli, Bologna, 1-236.
- (9) STANLEY, S.M. (1979), *Macroevolution: Pattern and Process*, Freeman W.H., 1-332.
- (10) STANLEY, S.M. (1982), *L'evoluzione dell'evoluzione*, Mondadori, 1-260.