

UNITÀ 17

I meccanismi dell'evoluzione: origine delle specie

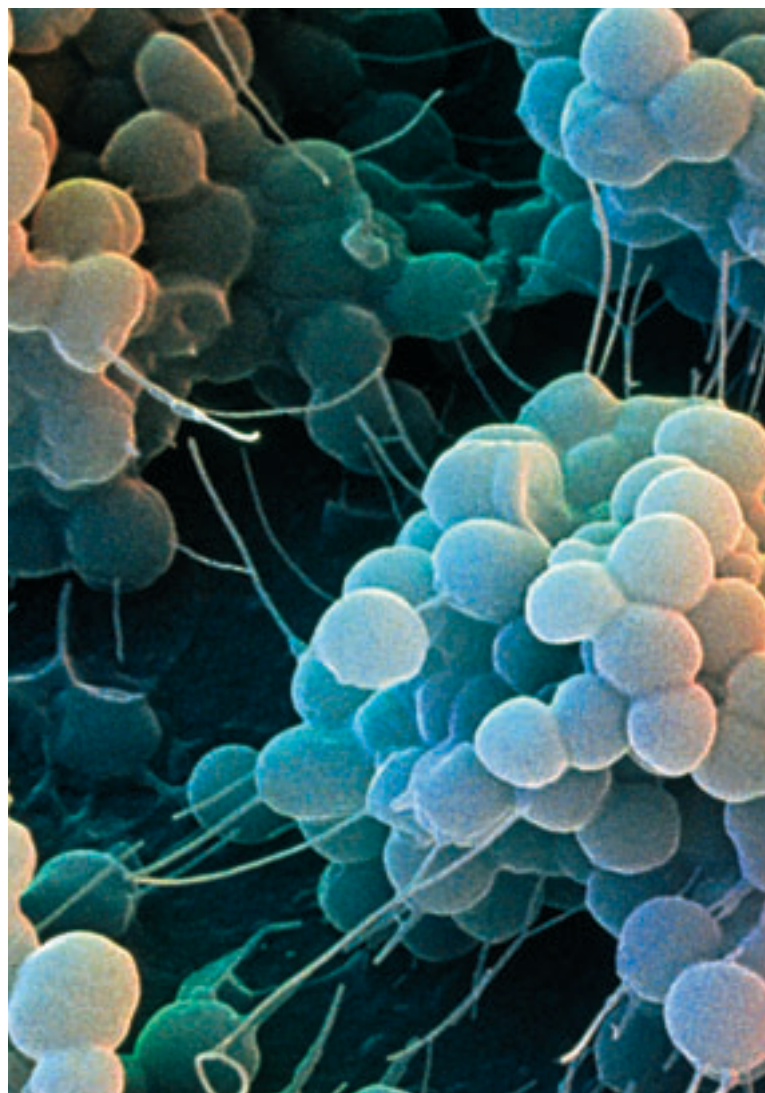
Nell'Unità precedente abbiamo accennato alla storia della teoria evoluzionistica e abbiamo presentato alcune delle prove che ne confermano la validità.

Ma quali sono i fattori responsabili delle variazioni evolutive?

L'unica causa dell'evoluzione va ricercata nella selezione naturale?

L'evoluzione opera ininterrottamente in tutte le popolazioni di organismi?

In questa Unità ci si renderà conto che *l'evoluzione è una conseguenza inevitabile della natura degli esseri viventi*. Essa si verifica come risultato diretto della struttura chimica dei geni e delle interazioni tra individui e ambiente.



CAUSA DEL DECESSO: EVOLUZIONE

Studio di un caso

In una fredda notte dell'inverno del 1999 nel North Dakota, un bambino di undici mesi fu trasportato d'urgenza al pronto soccorso. Il bambino era affetto da polmonite e da un'infezione del sangue, pertanto i medici gli somministrarono immediatamente un trattamento a base di antibiotici. Nonostante la tempestività, il bambino morì dopo qualche ora. La morte di un bambino è sempre una terribile tragedia, ma questo caso fu particolarmente agghiacciante in quanto evidenziava concretamente una preoccupante tendenza: lo sviluppo di "supergermi", ceppi di batteri che provocano malattie in grado di contrastare l'efficacia degli antibiotici. La giovane vittima era il quarto bambino in quella regione a morire a causa di un'infezione da

Staphylococcus aureus (comunemente noto come stafilococco) antibiotico-resistente. Questi quattro decessi costituivano un nuovo, inquietante sviluppo nella storia della resistenza batterica, in quanto le infezioni erano state contratte non in ambito ospedaliero (la sede più comune di batteri resistenti agli antibiotici), ma nelle case stesse dei bambini. Come si temeva da tempo, gli stafilococchi resistenti agli antibiotici si stanno diffondendo al di fuori degli ospedali. È questa l'ultima manifestazione di una tendenza in progressivo sviluppo da quando, a partire dagli anni Quaranta del secolo scorso, cominciò a diffondersi l'uso degli antibiotici. Gli antibiotici stanno perdendo la loro efficacia nei confronti di una serie di malattie provocate da batteri, tra cui: in-

tossicazione alimentare, tubercolosi, gonorrea, meningiti e infezioni degli apparati urinari e respiratori. Il rapido espandersi della resistenza tra diverse popolazioni di batteri fa insorgere lo spettro inquietante di malattie incurabili, resistenti a tutti i trattamenti noti. Retrospectivamente, questo preoccupante stato di cose non è altro che il risultato dei nostri ininterrotti attacchi contro i batteri responsabili di malattie. Il diffondersi di una nuova caratteristica (qual è la resistenza agli antibiotici) in una popolazione come risposta a un cambiamento delle condizioni ambientali, è esattamente il tipo di situazione che un biologo deve essere in grado di prevedere, in accordo con le nozioni sui meccanismi dell'evoluzione biologica.



Staphylococcus aureus è tra le molte specie di batteri che hanno sviluppato una resistenza agli antibiotici. L'evoluzione di tali «supergermi» minaccia di vanificare i nostri successi nella battaglia contro le malattie infettive.

17.1 L'EVOLUZIONE E LA GENETICA DELLE POPOLAZIONI

Ogni *singolo organismo* nasce, si riproduce e muore, ma non si evolve: *l'evoluzione è una progressiva variazione genica che si registra secondo un processo continuo in una popolazione di organismi nell'arco di molte generazioni*. L'ereditarietà è perciò il legame che si instaura tra l'esistenza dei singoli individui e l'evoluzione delle **popolazioni** (cioè di tutti gli individui di una specie che vivono in una determinata area).

Inizieremo l'analisi dei processi evolutivi illustrando i principi della genetica applicati a livello individuale ed estendendoli successivamente alle popolazioni.

I geni, sotto l'influenza dell'ambiente, determinano i caratteri di ciascun individuo

Come abbiamo visto, un gene è un segmento di DNA situato in un punto particolare su un cromosoma. La sua sequenza di nucleotidi contiene le informazioni per la se-

quenza di amminoacidi di una proteina (il più delle volte si tratta di un enzima che catalizza una determinata reazione nella cellula). Sequenze leggermente diverse di nucleotidi nello stesso *locus* genico, chiamate *alleli*, producono forme diverse del medesimo enzima. Un individuo che possiede alleli dello stesso tipo è *omozigote*; se possiede alleli di tipo diverso è *eterozigote*. Gli alleli specifici dei cromosomi di un organismo (il suo *genotipo*), interagendo con l'ambiente, ne definiscono i caratteri fisici e comportamentali (*fenotipo*).

Per illustrare questi principi è utile un esempio che dovrebbe essere ormai familiare dal Modulo 3. Un fiore di pisello è color porpora perché una reazione chimica nei suoi petali trasforma una molecola incolore in un pigmento porpora. Quando si dice che una pianta di pisello possiede l'allele per fiori purpurei, si intende che un particolare frammento di DNA su uno dei suoi cromosomi contiene una sequenza di nucleotidi in grado di controllare la sintesi dell'enzima che catalizza questa reazione. Un pisello con l'allele per i fiori bianchi ha una sequenza diversa di nucleotidi nel punto corrispondente su uno dei suoi cromosomi. L'enzima che ne deriva non può fornire il pigmento porpora. Se un pisello è omozigote per l'allele bianco, i suoi fiori non producono pigmento, e risultano perciò bianchi. Come vedremo più avanti, la selezione naturale agisce direttamente sul fenotipo e, indirettamente, favorisce o elimina il genotipo che l'ha prodotto. La selezione naturale, quindi, altera le frequenze geniche di una data popolazione.

Il pool genico è l'insieme dei geni di una data popolazione

L'evoluzione è un fenomeno dovuto ai cambiamenti dell'assetto genico delle popolazioni nel corso delle generazioni; quindi, per comprendere appieno i meccanismi evolutivi, è necessario conoscere i principi che governano la **genetica delle popolazioni**, cioè quella branca della genetica che studia la frequenza, la distribuzione e l'ereditarietà degli alleli all'interno delle popolazioni.

Si definisce **pool genico** *l'insieme di tutti i geni presenti in una popolazione*. Esso, cioè, comprende l'insieme degli alleli di tutti i geni presenti in ogni individuo. Anche in relazione a ogni particolare gene si può parlare di un determinato pool genico, comprendente tutti gli alleli di quel gene che compaiono in una popolazione (vedi fig. 17.1, p. 240).

Per esempio, in una popolazione di 100 piante di pisello, il pool genico per il gene che controlla il colore dei fiori sarebbe costituito da 200 alleli (i piselli sono diploidi, per cui ciascuna pianta ha due alleli relativi al colore). Se potessimo analizzare la composizione genetica di ogni singola pianta, scopriremmo che alcune piante hanno alleli per i fiori bianchi, altre alleli per i fiori porpora e altre ancora li possiedono entram-



Figura 17.1 Pool genico.

Questa folla è portatrice di una piccola parte del pool genico della popolazione umana.

bi. Sommando gli alleli per il colore di tutte le piante nella popolazione, potremmo calcolare *le proporzioni relative dei diversi alleli*, un numero che si definisce **frequenza allelica**. Se il pool genico per il colore dei fiori fosse formato da 140 alleli per il porpora e 60 alleli per il bianco, le frequenze alleliche sarebbero: porpora, 0,7 (70%); bianco, 0,3 (30%).

L'evoluzione consiste nel cambiamento delle frequenze geniche di una data popolazione

Immaginiamo che una mucca golosa dei fiori porpora li mangi tutti prima che essi possano disperdere i semi. L'allele per i fiori porpora (P) è dominante rispetto all'allele per quelli bianchi (p). Di conseguenza tutti gli alleli "porpora" nell'intera popolazione si trovano nelle piante con fiori di color porpora (PP o Pp). Se nessuna di queste si riproduce, e si riproducono invece le piante con fiori bianchi, la generazione seguente sarà formata per il 100% di piselli a fiori bianchi (pp). La frequenza allelica per il porpora cadrà a 0, mentre quella per il bianco salirà a 1,0. A causa delle abitudini alimentari della mucca, *in quel campo avrà agito l'evoluzione*. Il pool genico della popolazione di piselli avrà subito un cambiamento, provocato dalla *selezione naturale* che ha agito attraverso la mucca.

Questo semplice esempio illustra quattro aspetti importanti dell'evoluzione.

1. La selezione naturale non provoca cambiamenti genetici negli individui. Gli alleli preposti al colore porpora o bianco dei fiori erano già presenti nelle piante di pisello, assai prima che la mucca si imbattesse nel campo di piselli. L'animale non ha "causato la comparsa" degli alleli bianchi, ma ha semplicemente favorito la sopravvivenza differenziale degli alleli bianchi rispetto a quelli porpora.

2. La selezione naturale agisce sugli individui, ma l'evoluzione si manifesta nelle popolazioni. Le singole piante di pisello si sono in parte riprodotte e in parte no, ma è stata la popolazione nel suo insieme a evolversi.

3. L'evoluzione è un cambiamento nelle frequenze alleliche di una popolazione, conseguente a un processo riproduttivo differenziale. Nel linguaggio evolutivistico, la *fitness* (capacità di adattamento) di un organismo è proporzionale al suo successo riproduttivo. Nel nostro esempio, i fiori bianchi hanno una capacità di adattamento maggiore dei fiori rossi perché hanno dato vita a una discendenza dotata di maggiori capacità di sopravvivenza.

4. I cambiamenti evolutivi non sono "buoni" o "progressivi" in senso assoluto. Gli alleli bianchi erano favorevoli soltanto per via delle preferenze dietetiche di quella mucca; in un altro ambiente, con altri predatori, avrebbero potuto trovarsi di fronte a una selezione di segno contrario.

Le mutazioni e le ricombinazioni degli alleli nella riproduzione sessuale sono le fonti della variabilità

Vi sarete forse accorti, osservando una data specie, che ogni individuo è diverso dagli altri, anche se di poco. Di fatto, è impressionante la variabilità che può scaturire dal medesimo patrimonio di qualche migliaio di geni, la maggior parte dei quali si presenta per di più come alleli multipli. Tale variabilità è legata alla ricombinazione genica e alla riproduzione sessuale che rimescolano gli alleli esistenti. Ma da dove provengono inizialmente i differenti geni e i differenti alleli? La fonte primaria di nuovi geni e nuovi alleli sono le *mutazioni*. Insieme, questi due processi, la ricombinazione e la mutazione, forniscono la materia prima dell'evoluzione.

Le mutazioni sono la fonte di nuovi geni e alleli.

Le cellule dispongono di efficienti meccanismi per proteggere l'integrità dei loro geni. Una quantità di enzimi "pattuglia" continuamente il DNA alla ricerca di danneggiamenti provocati da radiazioni, alterazioni chimiche o errori di copiatura. Ciononostante, la sequenza di nucleotidi ogni tanto viene modificata: si verificano cioè delle **mutazioni**, le cui conseguenze sono grandemente variabili (vedi fig. 17.2).

Come abbiamo spiegato nell'Unità 10, alcuni cambiamenti dell'informazione genetica non hanno in pratica effetto sull'organismo, molti sono dannosi, mentre un numero limitato si rivela benefico, o quanto



Figura 17.2 Un esempio di mutazione.

L'albinismo, in questo caso in un merlo, è frutto di una mutazione che rende non funzionale un enzima necessario alla produzione di un pigmento, la melanina.

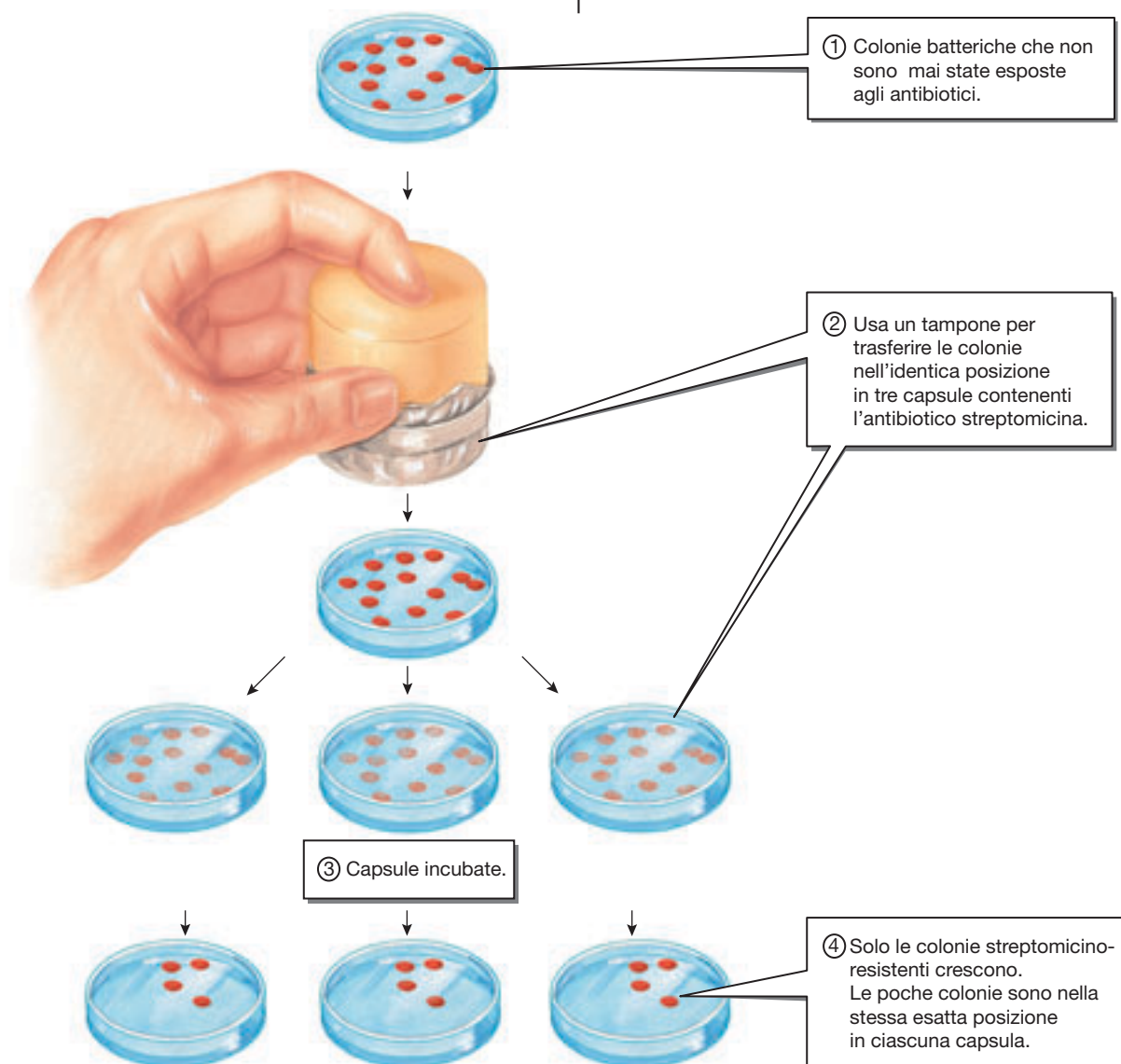


Figura 17.3 Le mutazioni avvengono spontaneamente.

Questo esperimento dimostra che le mutazioni avvengono spontaneamente e non in risposta a esigenze ambientali. Le colonie batteriche nella capsula di Petri originale non sono state esposte agli antibiotici. Quando i membri di ciascuna colonia vengono trasferiti in tre nuove capsule che contengono streptomicina, le esatte posizioni della colonia "parentale" sono duplicate. Solo poche colonie figlie crescono nelle nuove capsule e queste crescono nella stessa esatta posizione in tutte e tre le capsule. La distribuzione identica mostra che le mutazioni resistenti alla streptomicina devono essere state presenti nella capsula originale, prima di qualsiasi intervento ambientale prodotto dalla streptomicina.

meno in grado di aiutare l'organismo ad adattarsi a un ambiente nuovo o modificato.

Quale incidenza può avere una mutazione sul pool genico di una popolazione? Le mutazioni sono rare, una ogni diecimila-un milione di geni per generazione e per individuo, per cui non possono costituire di per sé una causa primaria di evoluzione. Tuttavia, *le mutazioni sono la fonte di nuovi alleli*, nuove variazioni ereditabili sulle quali possono intervenire altri agenti dell'evoluzione. Come tali, sono perciò alla base del cambiamento evolutivo. *Senza mutazioni non esisterebbe diversità tra le forme di vita e probabilmente non vi sarebbe vita.*

Ma, dicevamo, *le mutazioni non sono finalizzate*. Una mutazione non insorge come conseguenza, o in previsione, di esigenze ambientali (vedi fig. 17.3), ma semplicemente accade e può a sua volta determinare un cambiamento nel-

la struttura o nelle funzioni dell'organismo. Che questo cambiamento sia vantaggioso o dannoso, immediatamente o in seguito, dipende dalle condizioni ambientali, su cui l'organismo esercita un controllo minimo. *La mutazione fornisce il potenziale*; altre "forze", quali le *migrazioni* e soprattutto la *selezione naturale*, agendo su quel potenziale, possono favorire il diffondersi di una mutazione in seno a una popolazione oppure annullarne gli effetti.

Nella riproduzione sessuale, la ricombinazione genica produce nuove combinazioni di alleli esistenti. Vi sono tre passaggi grazie ai quali, durante la riproduzione sessuale, gli alleli vengono ricombinati.

Il primo si verifica nella meiosi, quando i cromosomi omologhi accoppiati vengono separati e distribuiti a caso nei gameti (per esempio, nei gameti degli esseri umani, dotati di 23 cromosomi, si possono pro-

durre 8 milioni di combinazioni). Il *secondo* si verifica allorché gli alleli nei singoli cromosomi vengono ricombinati grazie al *crossing over* tra coppie di cromosomi omologhi. Il *terzo* si verifica al momento della fecondazione, quando coppie di gameti si fondono casualmente a dare un uovo fecondato che contiene una combinazione di alleli esclusiva, il genotipo.

Molte di queste combinazioni di alleli producono differenze riscontrabili a livello comportamentale, anatomico o fisiologico (fenotipo), le quali a loro volta modificano la capacità di adattamento dell'individuo in rapporto al suo ambiente.

La popolazione in equilibrio è un'entità astratta non soggetta a evoluzione

Per capire quali forze inducono l'evoluzione nelle popolazioni è utile considerare le caratteristiche di una popolazione non soggetta a evoluzione. Nel 1908, il matematico inglese G. H. Hardy e il medico tedesco W. Weinberg definirono **popolazione in equilibrio** una popolazione al cui interno né le fre-

quenze alleliche né la distribuzione dei genotipi mutano col succedersi delle generazioni; in altre parole una popolazione che permane in *equilibrio genico*: non modificandosi le frequenze degli alleli, non si ha evoluzione. Una popolazione resta in equilibrio solo se in essa si verificano alcune condizioni restrittive (**legge di Hardy-Weinberg**):

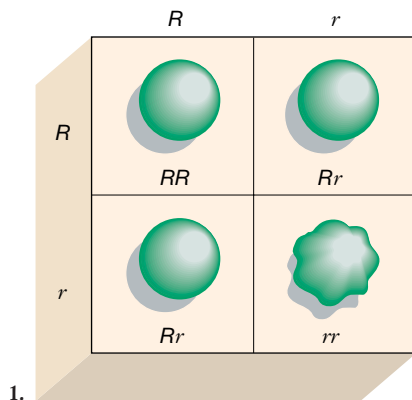
1. *non devono verificarsi mutazioni;*
2. *non deve esserci un flusso di geni tra popolazioni, cioè non deve esserci una migrazione netta di alleli verso l'interno della popolazione (immigrazione) o verso l'esterno (emigrazione);*
3. *la popolazione deve essere formata da un numero elevato di individui (teoricamente infinito);*
4. *gli accoppiamenti devono essere casuali;*
5. *non si deve verificare selezione naturale,* vale a dire tutti i genotipi devono possedere le stesse capacità adattative e riproduttive.

Soddisfatte queste condizioni, le frequenze alleliche entro una popolazione rimarranno costanti indefi-

L'EQUILIBRIO DELLE POPOLAZIONI DI HARDY-WEINBERG

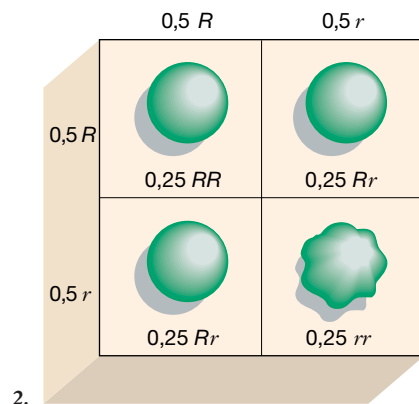
La legge di Hardy-Weinberg prevede che in una popolazione numerosa, se non si hanno mutazioni, migrazione o selezione naturale, e se tutti i suoi componenti si accoppiano in modo casuale, le frequenze degli alleli restino invariate di generazione in generazione. Nell'esempio delle piante di pisello i semi possono essere lisci (*R*: dominante) o rugosi (*r*: recessivo). Un quadrato di Punnett è il modo migliore per visualizzare i genotipi della progenie di due individui, poniamo due eterozigoti.

Poiché ciascun genitore produce gameti sia *R* sia *r*, avremo una discendenza 1/4 *RR*, 1/2 *Rr*, 1/4 *rr*. A questo risultato si perviene in due modi. Il più semplice consiste nel sommare i valori indicati nei riquadri (vedi schema 1).



Il secondo metodo chiama in causa le probabilità. Ogni gamete ha la stessa probabilità di contenere l'uno o l'altro allele, per cui ai gameti nel quadrato di Punnett si posso-

no assegnare le probabilità: $R = 0,5$; $r = 0,5$. Ora, la probabilità che due eventi indipendenti si verifichino insieme è il prodotto delle loro rispettive probabilità d'accadere separatamente (lanciando una moneta, la probabilità che venga "testa" è 1/2; lanciando contemporaneamente due monete, la possibilità di avere due "teste" è $1/2 \times 1/2 = 1/4$). Pertanto, la proporzione di genotipi nella nuova generazione di piselli si otterrà moltiplicando le proporzioni relative dei vari alleli. Ne risulta 0,25 *RR*, 0,50 (0,25 + 0,25) *Rr*, 0,25 *rr* (vedi schema 2).



Supponiamo ora di avere una popolazione di 100 piselli e di raccogliere da ogni esemplare gameti maschili e femminili determinandone i genotipi. Diciamo, per esempio, di aver trovato il 60% di alleli *R* e il 40% di alleli *r*.

Nella "generazione di popolazione F_1 " (vedi schema 3) avremo le seguenti proporzioni di genotipi: 0,36 *RR*, 0,48

nitamente. La violazione di una o più di queste condizioni determina un cambiamento delle frequenze alleliche, diventando cioè fonte di evoluzione.

Come è facile intuire, pochissime popolazioni naturali sono in perfetto equilibrio.

Qual è allora l'importanza della legge di Hardy e Weinberg? Essa è un ottimo punto di partenza per lo studio dei meccanismi dell'evoluzione.

Nei paragrafi seguenti prenderemo in esame ogni condizione, dimostreremo perché essa viene spesso elusa dalle popolazioni naturali e illustreremo le conseguenze della violazione di tale condizione. (Vedi anche Approfondimenti scientifici *L'equilibrio delle popolazioni di Hardy-Weinberg*).

Ciò permetterà di comprendere meglio sia l'inevitabilità dell'evoluzione sia le forze che la mettono in moto.

17.2 I MECCANISMI DELL'EVOLUZIONE

Le condizioni su cui si basa la legge di Hardy-Weinberg permettono di prevedere che in seno a una

popolazione si verificheranno mutamenti evolutivi qualora:

- intervengano *mutazioni*;
- intervengano *migrazioni*;
- le *dimensioni numeriche* siano ridotte;
- gli *accoppiamenti* non siano casuali;
- agisca la *selezione naturale*.

a. Le mutazioni sono la fonte ultima della variabilità genica

Una popolazione rimane in equilibrio genico solo se non si verificano mutazioni. Benché le mutazioni siano rare, sono comunque il risultato inevitabile del modo imperfetto con cui il DNA viene duplicato durante la divisione cellulare. Se questi errori si verificano in una cellula che produce gameti, la mutazione può, tramite la discendenza, entrare a far parte del pool genico della popolazione.

In un lasso di tempo sufficientemente lungo, la variazione genica mediante mutazione diviene una realtà.

Rr , 0,16 rr . Se le dimensioni della popolazione rimangono immutate, cioè 100 piselli, si ottengono 36 piselli RR , 48 Rr e 16 rr . A quali gameti darebbe a sua volta luogo questa generazione F_1 ? Alle condizioni di Hardy-Weinberg, ogni pianta produce un numero uguale di gameti e, in base ai principi della genetica mendeliana, dà origine allo stesso numero di gameti con ciascuno dei suoi due alleli per la forma del seme. Ipotizziamo che ogni pianta metta a disposizione due gameti, in corrispondenza dei suoi due alleli: si ottengono 72 alleli R dai dominanti omozigoti, 48 alleli R e 48 alleli r dagli eterozigoti, e 32 alleli r dai recessivi omozigoti, per un totale di 120 alleli R e 80 alleli r . Le frequenze alleliche dei gameti dalla "generazione di popolazione F_1 " risultano perciò 0,6 R e 0,4 r , identiche cioè a quelle di partenza: la generazione F_2 ha la stessa distribuzione di genotipi che aveva F_1 . Senza interferenze, questo processo proseguirà indefinitamente: la popolazione rimane in equilibrio.

In termini matematici, il risultato a cui siamo prima giunti può essere espresso attraverso l'equazione:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

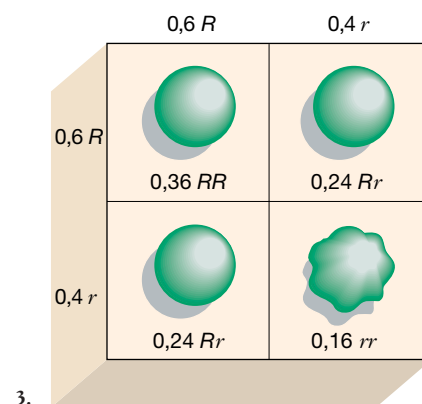
dove p e q indicano la frequenza allelica dei due alleli presenti in una popolazione per un dato gene per cui, nella popolazione, $p + q = 1$ e p^2 , q^2 e $2pq$ rappresentano rispettivamente la frequenza genotipica dei genotipi omozigoti (per l'uno e per l'altro allele) ed eterozigote.

Nel nostro caso, $p = 0,6$ e $q = 0,4$, per cui i genotipi della generazione di popolazione F_1 saranno:

$$(0,6)^2 RR + 2 \times (0,6) \times (0,4) Rr + (0,4)^2 rr = 0,36 RR + 0,48 Rr + 0,16 rr = 1$$

L'insieme di queste frequenze è uguale a quello ricavato con il quadrato della popolazione di Punnett.

Si può concludere che, in una popolazione in equilibrio, le frequenze alleliche della distribuzione dei genotipi rimangono costanti, generazione dopo generazione. Negli esperimenti sul campo è pertanto lecito affermare che in una popolazione è in atto una pressione evolutiva se le misure delle frequenze alleliche mostrano cambiamenti significativi nel tempo.



b. La migrazione provoca un flusso di geni tra popolazioni

Nell'uso più comune la parola "migrazione" indica gli spostamenti stagionali di molte specie, soprattutto uccelli, tra i territori di riproduzione estivi e i più o meno lontani rifugi invernali.

Nell'ambito della biologia evolutiva, con **migrazione** si intende *il flusso di geni tra popolazioni*.

I babuini, per esempio, vivono in comunità sociali che possiamo chiamare "branchi". All'interno di ciascun branco, tutte le femmine si accoppiano con un ristretto numero di maschi dominanti. I giovani, viceversa, spesso si staccano e cercano di aggregarsi a un altro branco, dove, eventualmente, possono a loro volta diventare dominanti. Grazie a questa dinamica la progenie maschile di un branco introduce geni nuovi nel pool genico di altri branchi.

La migrazione, cioè il *flusso genico*, ha in sostanza due effetti significativi:

1. *agevola la diffusione di alleli vantaggiosi all'interno della specie*. Se in una certa popolazione compare un allele vantaggioso, la migrazione può distribuirlo in altre popolazioni della stessa specie;

2. *contribuisce a preservare l'identità di specie in tutti gli organismi su un vasto territorio*. Se vi sono individui migratori che trasportano costantemente i geni "dentro e fuori" le popolazioni, nelle loro frequenze alleliche non possono svilupparsi grandi differenze.

L'isolamento delle popolazioni e l'assenza di scambio genico tra loro è il fattore chiave all'origine di nuove specie (vedi più avanti).

c. Le piccole popolazioni sono soggette a variazioni casuali delle frequenze alleliche

Per rimanere in equilibrio genico, una data popolazione deve essere grande a sufficienza perché gli eventi casuali non abbiano significative ripercussioni sul suo assetto genico; in caso contrario, un accidente negativo potrebbe rappresentare un disastro, anche per gli individui più dotati. Il seme d'acero che finisce in uno stagno non germoglierà mai; i cervi e gli alci uccisi dall'eruzione del vulcano St. Helen non hanno lasciato eredi.

Se la popolazione è sufficientemente grande, è difficile che gli eventi casuali alterino le frequenze geniche complessive. Viceversa, in una popolazione piccola certi alleli sono posseduti solo da pochi individui, e quindi avvenimenti catastrofici possono ridurre, o eliminare del tutto, quegli alleli dalla popolazione.

La deriva genetica è un esempio di alterazione genica casuale in piccole popolazioni. La **deriva genetica** è un esempio di evento casuale in grado di cambiare le frequenze degli alleli in una popolazione di piccole dimensioni.

Consideriamo, per esempio, due popolazioni ipotetiche di coccinelle, una con tegumento in tinta unita, l'altra con tegumento maculato (a seconda di quale dei due alleli è presente). Supponiamo che in entrambe le popolazioni metà delle coccinelle abbia livrea a chiazze e metà di colore uniforme (ogni allele ha perciò frequenza 0,5), contando però la prima soltanto quattro esemplari e la seconda mille.

Ipotizziamo che ogni individuo che raggiunge la maturità generi due individui identici a sé: di conseguenza, affinché resti invariata la consistenza della

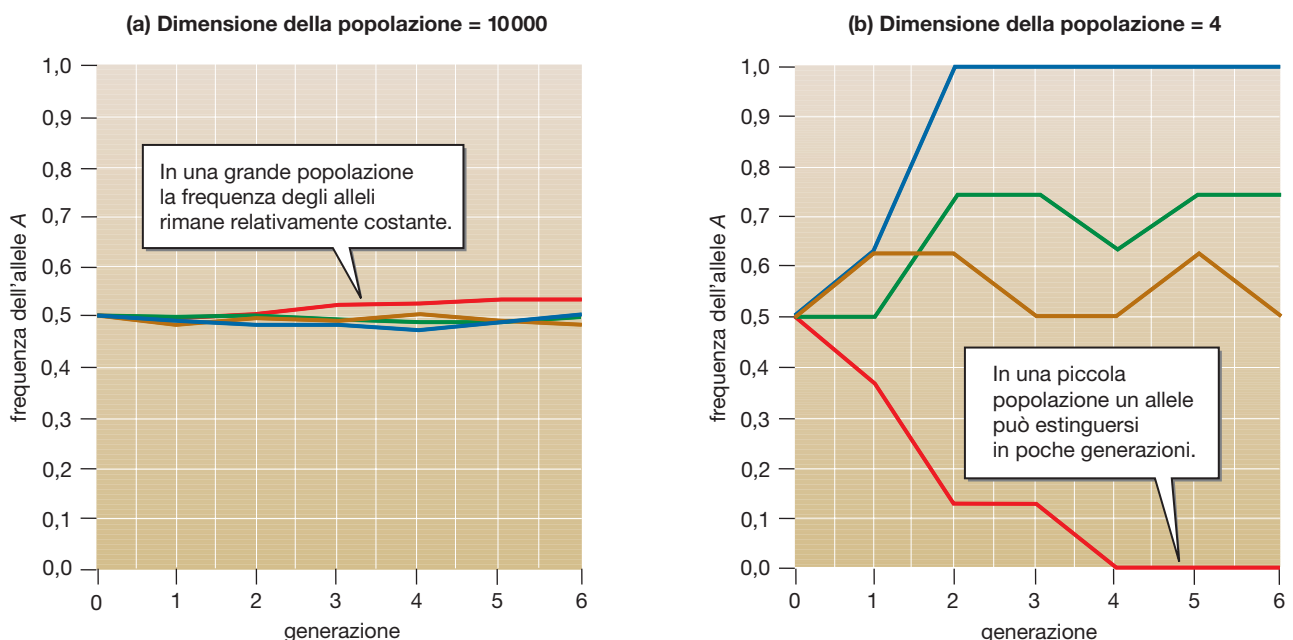


Figura 17.4 La deriva genetica.

I grafici elaborati al computer mostrano l'effetto della dimensione della popolazione sulla deriva genetica. Ciascuna linea colorata rappresenta la simulazione di una popolazione nella quale 2 alleli A e a erano presenti inizialmente in proporzioni uguali e in cui gli individui si sono riprodotti a caso.

popolazione, esattamente metà degli individui deve riprodursi a ogni generazione. Supponiamo, infine, che la riproduzione di ogni individuo avvenga secondo criteri esclusivamente casuali.

Nella popolazione più numerosa nasceranno dunque 500 coccinelle. Sono praticamente nulle le probabilità che tutti e cinquecento i genitori siano maculati; anzi, sarebbe estremamente improbabile che lo fossero anche solo 300. In considerazione delle dimensioni, non è prevedibile un cambiamento rilevante nelle frequenze alleliche da una generazione alla successiva.

Viceversa nella popolazione piccola vi saranno due soli riproduttori e si avrà pertanto una probabilità del 25% che ambedue i genitori siano maculati (è la stessa probabilità che il lancio di due monete si concluda con due “teste”).

La generazione seguente potrà insomma essere formata per intero di coccinelle maculate. Nel corso di una singola generazione può accadere che l'allele che codifica la colorazione uniforme scompaia del tutto dalla popolazione. Due casi particolari di deriva genetica, l'*effetto collo di bottiglia* e l'*effetto del fondatore*, permettono di illustrare ulteriormente le enormi conseguenze che una popolazione di piccole dimensioni può determinare sulle frequenze alleliche di una specie.

L'effetto collo di bottiglia è un tipo di deriva genetica. Quando una popolazione attraversa una situazione a **collo di bottiglia** (vedi fig. 17.5a) si riduce notevolmente di numero, al punto che restano solo pochi individui per fornire geni per le future popolazioni della specie.

Come nell'esempio delle coccinelle, i “colli di bottiglia” possono causare non solo *differenze nelle frequenze alleliche*, ma anche *riduzioni nella variabilità genica*. Una perdita di variabilità genica è stata documentata nell'elefante marino boreale e nel ghepardo (vedi figg. 17.5b e c).

Nell'Ottocento l'elefante marino fu cacciato fin quasi all'estinzione, tanto che alla fine di quel secolo ne sopravvivevano solo circa 20 esemplari. Gli elefanti marini si riproducono in harem composti da un gruppo stabile di femmine con a capo un maschio; e quindi, in quella situazione a collo di bottiglia, non è da escludere che sia stato un singolo maschio a dare origine a tutta la discendenza. Grazie a una politica di protezione, la popolazione è oggi cresciuta a circa 30000 individui, ma le analisi biochimiche mostrano che tutti gli elefanti marini sono *quasi identici dal punto di vista genico*. A causa della scarsa variabilità genica, questa specie ha quindi una potenzialità di evolversi in risposta alle variazioni ambientali notevolmente ridotta e, in definitiva, benché il numero di individui si sia accresciuto, la specie nel suo complesso è ancora da ritenersi in pericolo di estinzione.

I ghepardi presentano lo stesso problema, benché si ignori a che cosa sia dovuto il collo di bottiglia. Quindi, anche i ghepardi potrebbero essere in grande pericolo nel caso intervengano piccoli cambiamenti ambientali.

L'effetto del fondatore è un caso particolare di deriva genetica. L'effetto del fondatore si verifica

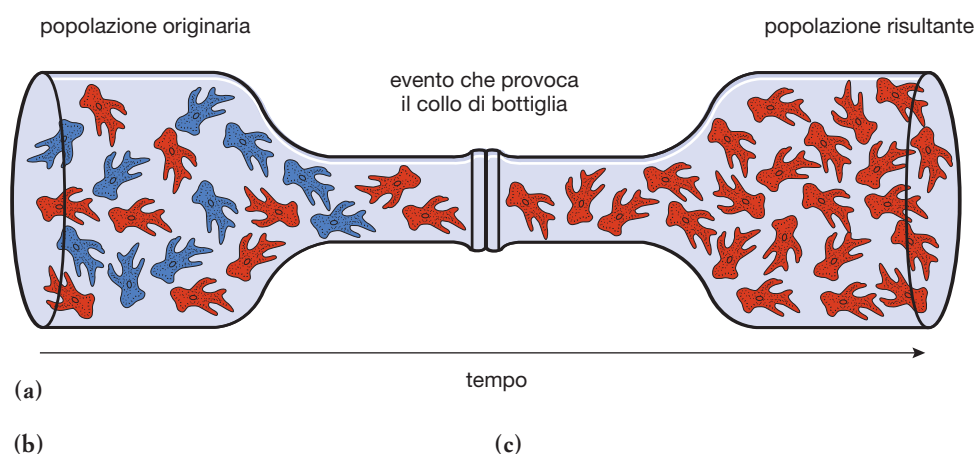


Figura 17.5 Collo di bottiglia genico. a) Se una popolazione si riduce a un numero molto piccolo di individui, si riduce anche il pool genico e la popolazione attraversa un “collo di bottiglia”. Una volta ripristinata, la popolazione mostra una ridotta variabilità genica e fenotipica poiché è formata da discendenti dei pochi organismi sopravvissuti al collo di bottiglia. Tanto l'elefante marino boreale (b) quanto il ghepardo (c) hanno attraversato di recente un “collo di bottiglia”, con perdita pressoché totale della diversità genica.

quando colonie isolate vengono originate da un ristretto numero di pionieri. Uno stormo di uccelli, per esempio, può perdersi durante la migrazione o in conseguenza di una tempesta (è forse quanto è accaduto ai fringuelli di Darwin nelle isole Galàpagos). Tra gli uomini, può accadere che piccoli gruppi di persone si spostino per motivi politici e religiosi. In questi casi non è insolito che le frequenze alleliche siano anche molto diverse da quelle della popolazione parentale. Se l'isolamento dei fondatori si protrae a lungo, può formarsi una nuova popolazione nettamente diversificata dalla popolazione di origine (vedi fig. 17.6).

In che misura la deriva genetica contribuisce all'evoluzione? Nessuno lo sa con certezza. Di rado una popolazione naturale è estremamente piccola o tagliata fuori del tutto dal flusso genico delle altre popolazioni. Tuttavia, capita che le popolazioni si riducano drasticamente; potrebbero essere proprio queste a contribuire in maggior misura ai mutamenti evolutivi. Infatti i biologi credono che le nuove specie si formino in seno alle popolazioni di piccole dimensioni.

d. La riproduzione all'interno di una popolazione non avviene quasi mai a caso

È raro che gli organismi si accoppino in modo strettamente casuale. Gli animali, per esempio, oltre a possedere, nella maggioranza, una limitata mobilità – per cui è massima la probabilità che si accoppino con membri territorialmente vicini della propria specie – possono scegliere come partner determinati individui



Figura 17.6 Un esempio dell'effetto del fondatore nell'uomo. Una donna Amish con il suo bambino affetto da una serie di difetti genetici noti come sindrome di Ellis-van Creveld (braccia e gambe corte, dita soprannumerarie e in alcuni casi disturbi cardiaci). L'effetto del fondatore spiega l'alta incidenza della sindrome di Ellis-van Creveld tra gli Amish residenti nella contea di Lancaster in Pennsylvania.

della propria specie piuttosto che altri. Una forma di accoppiamento non casuale si verifica nei casi in cui solo alcuni maschi, al termine di reciproche competizioni più o meno cruente, conquistano il diritto di raccogliere intorno a sé un "harem" di femmine con cui generare la prole.

Un'altra forma di accoppiamento non casuale è rappresentata dagli *accoppiamenti assortativi*, in cui gli individui di ciascun sesso tendono a scegliere partner di sesso opposto che siano simili a sé.

Una terza forma di accoppiamento non casuale – comune in molte specie di mammiferi e uccelli – interviene quando la scelta del partner è prerogativa di un sesso, in genere quello femminile; in questi casi, in cui si parla di *selezione sessuale*, la femmina acconsente a unirsi a un maschio solo dopo averne "valutato" le qualità, esibite secondo certi schemi rituali (un caso emblematico è quello del pavone; vedi fig. 17.7).

e. Come conseguenza della selezione naturale, non tutti i genotipi sono ugualmente adattativi

L'equilibrio genico richiede che tutti i genotipi abbiano la stessa capacità adattativa, cioè che nessuno abbia sugli altri un vantaggio selettivo. Alcuni alleli possono essere neutri dal punto di vista adattativo, così da garantire agli organismi che li possiedono un'uguale probabilità di sopravvivere e di riprodursi.

Ovviamente questo non vale per tutti gli alleli in tutti gli ambienti. Ogni qualvolta un allele conferisce

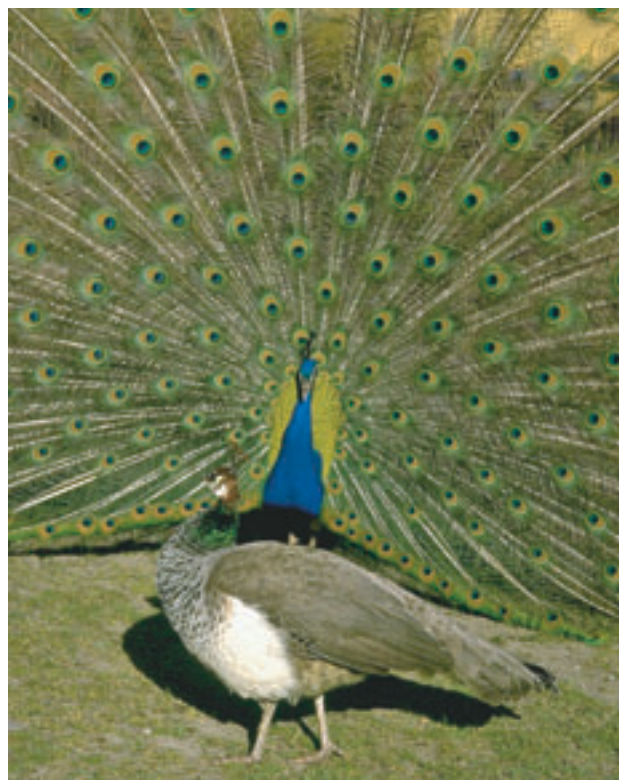


Figura 17.7 Selezione sessuale. Molti uccelli maschi, tra cui i pavoni, attraggono la compagna esibendo i loro attributi, spesso irrilevanti, se non nocivi, per la sopravvivenza quotidiana, sviluppati per sedurre la femmina.

una “piccola superiorità”, la selezione naturale favorirà la moltiplicazione degli individui che ne sono provvisti.

La selezione naturale non è la *sola* forza evolutiva: infatti la mutazione fornisce la variabilità iniziale e gli effetti casuali della deriva genetica possono modificare la frequenza allelica, fino a differenziare nuove specie. Si devono anche aggiungere occasionali eventi catastrofici, che hanno comportato estinzioni di massa. In ogni caso la selezione naturale rappresenta il fondamentale agente che plasma il cambiamento evolutivo.

17.3 LA SELEZIONE NATURALE

Per molti, la *selezione naturale* è sinonimo di *sopravvivenza del più adatto*.

In realtà, la selezione naturale ha più a che fare con la capacità di *riprodursi* che non con quella di *sopravvivere*. È vero che un organismo, per potersi riprodurre, deve prima riuscire a sopravvivere quel tanto che basta per raggiungere l'età adulta. In alcuni casi, è anche vero che l'individuo in grado di vivere più a lungo ha più probabilità di riprodursi. Ma nessuno vive per sempre, e l'unica garanzia perché i geni si perpetuino risiede nel successo riproduttivo. Quando un organismo muore, con lui muoiono anche i suoi ge-

ni. Se in vita si era riprodotto, in un certo senso egli continua a vivere nei geni che ha trasmesso alla sua discendenza. Quindi, nonostante i biologi evoluzionisti discutano della capacità di sopravvivenza piuttosto che di quella riproduttiva (anche perché la prima è più semplice da misurare della seconda) in realtà la selezione naturale ha a che fare con la **riproduzione differenziale**: gli individui portatori di determinati alleli lasciano una discendenza (a sua volta portatrice di quegli alleli) più numerosa di quella degli individui portatori di altri alleli.

Gli effetti della selezione naturale sulle popolazioni si manifestano in tre modi principali

La selezione naturale non produce direttamente i suoi effetti sul genotipo, ma piuttosto sui fenotipi, ossia sui caratteri morfologici e sui comportamenti che contraddistinguono gli organismi di una popolazione.

I biologi, basandosi sugli effetti prodotti su una popolazione nel corso del tempo, riconoscono tre categorie principali di selezione naturale: la *selezione direzionale*, la *selezione stabilizzante* e la *dirompente* (vedi fig. 17.8).

1. La selezione direzionale, dato un certo carattere (per esempio la grandezza), favorisce gli individui po-

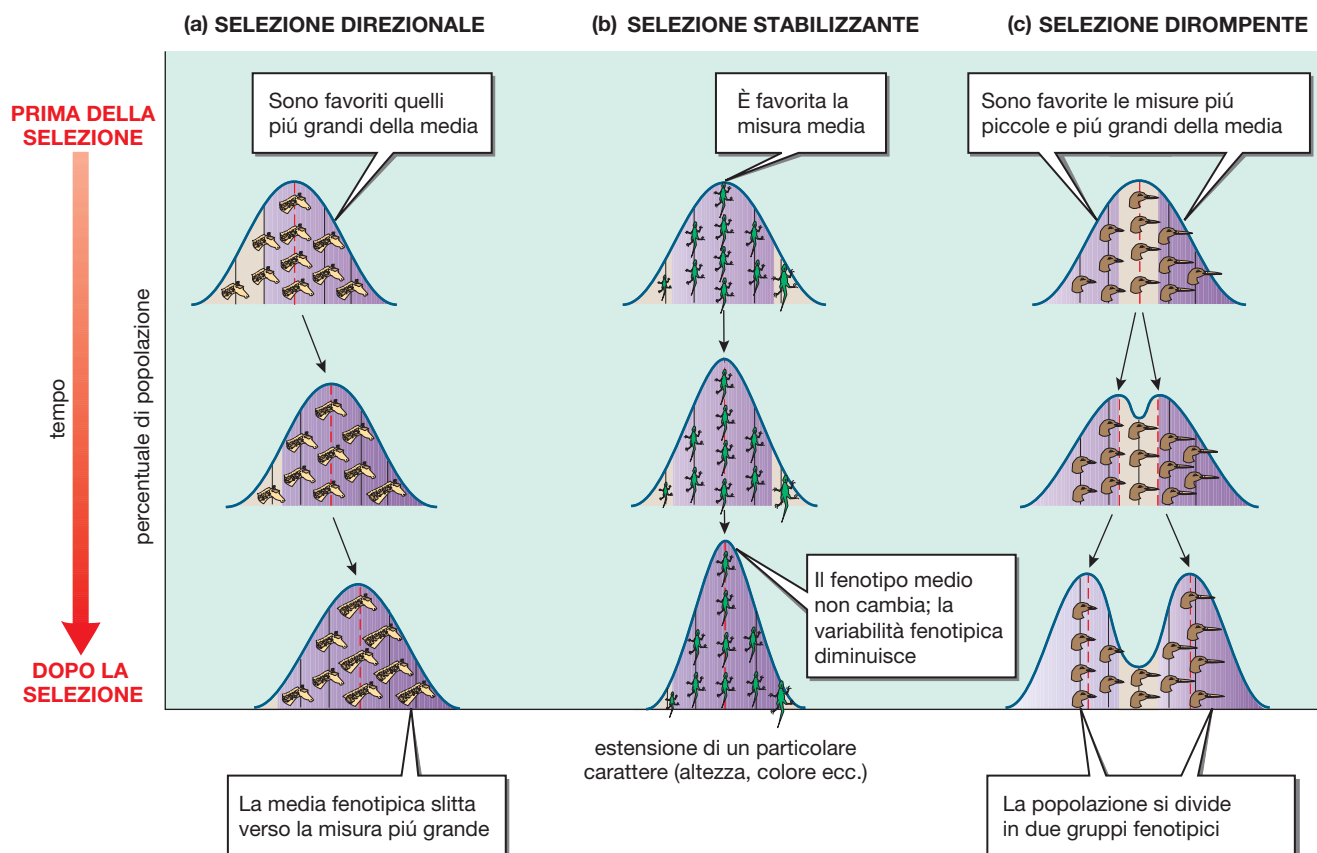


Figura 17.8 Tre tipi di selezione naturale, agenti su una distribuzione normale di fenotipi.

In tutti i grafici, l'area di colore chiaro corrisponde a individui cui si oppone la selezione (cioè che non si riproducono con la stessa frequenza).

a) Nella selezione direzionale sono favoriti i fenotipi più grandi (qui illustrati) o più piccoli della media. Il fenotipo medio muta di posizione nel susseguirsi delle generazioni.

b) Nella selezione stabilizzante, gli organismi con maggiori possibilità di riprodursi sono quelli con fenotipi prossimi alla media della popolazione.

c) Nella selezione dirompente sono favoriti i fenotipi più grandi o più piccoli della media. La popolazione si spezza in due gruppi fenotipici.

sti a uno degli *estremi dell'intervallo di distribuzione quantitativa di quel carattere*, a scapito di quelli posti in prossimità dei valori medi e di quelli situati all'altro estremo opposto del medesimo intervallo distributivo (nel nostro esempio, favorisce gli individui più grandi della media).

2. La selezione stabilizzante favorisce gli individui corrispondenti al *valore medio di un determinato carattere*, a scapito di quelli che possiedono i valori estremi per quel carattere.

3. La selezione dirompente favorisce gli individui che hanno *valori estremi per quel carattere*, a scapito di quelli che presentano il valore medio (nel nostro esempio, favorisce gli individui più grandi e più piccoli).

La selezione direzionale sposta i fenotipi verso una direzione ben precisa. Se le condizioni ambientali mutano bruscamente, per esempio in seguito a un cambiamento climatico o alla comparsa di nuovi predatori o prede, come risposta si può instaurare in una specie un *rapido processo evolutivo* (vedi fig. 17.8a, p. 247). L'acquisizione del lungo collo nella giraffa ha quasi certamente visto l'intervento della **selezione direzionale**: le prime giraffe dal collo più slanciato si procacciavano più cibo ed erano quindi più prolifiche.

Quanto velocemente può la selezione direzionale modificare i genotipi? Dipende dalla natura genica della variabilità nella popolazione e dalla forza della selezione. Se nella popolazione esiste poca variabilità, o se i vari alleli sono responsabili di fenotipi tra loro non molto dissimili, la selezione direzionale opererà trasformazioni lente. Può accadere che una popolazione non riesca a replicare rapidamente alle pressioni selettive e venga condannata all'estinzione. La selezione direzionale opererà trasformazioni veloci se la variabilità è alta o se gli alleli determinano fenotipi assai diversi tra loro.

La selezione stabilizzante agisce contro gli individui che si discostano troppo dalla media. Selezione naturale non è necessariamente sinonimo di incessante cambiamento e "miglioramento" di una specie. Se quella specie è già ben adattata a un particolare ambiente e l'ambiente non subisce alterazioni, le variazioni, per effetto di nuove mutazioni o ricombinazioni di vecchi alleli, saranno in massima parte dannose. La *selezione privilegerà pertanto la sopravvivenza e la riproduzione di individui "medi"*, una situazione che corrisponde alla **selezione stabilizzante** (vedi fig. 17.8b, p. 247). Come esempio, analizziamo i fiori di una foresta decidua (i cui alberi, cioè, perdono le foglie nella stagione fredda; vedi fig. 17.9). Ai primi tepori primaverili, gli alberi sono ancora spogli e lasciano filtrare sino al suolo la luce solare. Spuntate le foglie, il sottobosco viene avvolto da una fitta ombra. Le piante erbacee sono perciò "costrette" a germogliare, fiorire e disperdere

i semi dopo l'ultima gelata invernale, ma prima che le foglie sottraggano loro i raggi del sole. Nei loro confronti agisce una forte selezione stabilizzante sui tempi di crescita e di fioritura: le varianti in entrambe le direzioni saranno scartate dalla selezione.

In determinate circostanze la selezione stabilizzante opera in modo da non eliminare la variabilità, bensì da conservarla. L'opposizione alla pressione selettiva dà spesso origine a un *polimorfismo bilanciato*, nel quale due o più alleli di un gene sono conservati in una popolazione poiché ciascuno è favorito da una distinta forza selettiva. È quanto sembra essere accaduto con gli alleli dell'emoglobina nei neri nativi dell'Africa (vedi Unità 14). Negli individui omozigoti per l'anemia falciforme (cioè aventi due alleli per l'emoglobina difettosa), le molecole di emoglobina si raccolgono in lunghe catene, distorcendo e indebolendo i globuli rossi. Ne deriva una grave anemia, associata a un tasso di mortalità potenzialmente elevato (prima dell'avvento della medicina moderna tali individui erano "falcidiati" dalla selezione naturale). Negli individui eterozigoti (aventi un allele per l'emoglobina difettosa e l'altro allele per l'emoglobina normale), l'anemia falciforme si presenta in forma lieve, anche se può pur sempre provocare fastidiosi disturbi in caso di affaticamento. Stando così le cose, ci si potrebbe chiedere perché la selezione naturale non abbia eliminato l'allele incriminato: infatti, in certe regioni africane, questo allele è presente in poco meno della metà della popolazione. La spiegazione andrebbe cercata negli effetti contrapposti dell'anemia e della malaria, quest'ultima un tempo assai comune nell'Africa equatoriale. I parassiti che provocano la malaria si moltiplicano rapidamente nei globuli rossi di individui omozigoti normali. Prima che fosse scoperto un trattamento medico efficace, la mortalità da malaria era perciò elevata. D'altra parte, gli eterozigoti godono di una discreta protezione nei confronti della malaria.

Il consumo di ossigeno a opera dei parassiti provoca una deformazione a falce dei globuli rossi che vengono distrutti dalla milza prima che i parassiti possano



Figura 17.9 Selezione stabilizzante.

Un fiore selvatico primaverile a fioritura precoce, comune nei boschi decidui, riceve i raggi del sole perché gli alberi non si sono ancora coperti di foglie.

completare il loro sviluppo. Gli eterozigoti affetti da malaria presentano perciò una debole anemia, ma non soccombono alla malattia. Nell'evoluzione delle popolazioni africane, gli eterozigoti ebbero le migliori opportunità di sopravvivere e riprodursi. Si spiega così come mai siano stati mantenuti sia il normale allele dell'emoglobina sia l'allele "falciforme".

La selezione dirompente rende gli individui di una certa popolazione adattati ad habitat diversi. La **selezione dirompente** (vedi fig. 17.8c, p. 247) può verificarsi quando una popolazione occupa un'area che fornisce differenti tipi di risorse utilizzabili da parte di quella specie. In questa situazione lo sviluppo di caratteristiche differenti conferisce agli individui la massima capacità di adattamento all'impiego di ciascun tipo di risorsa.

Un'isola, come una delle Galàpagos, può ospitare numerose specie di piante, talune produttrici di grossi semi duri e altre di piccoli semi teneri. I semi grossi garantiscono una maggior quantità di cibo al singolo individuo, ma possono essere spezzati e mangiati soltanto da uccelli con un becco robusto. Un uccello di grossa taglia non ha certo difficoltà a inghiottire piccoli semi, ma presumibilmente dovrebbe spendere troppe energie nella loro ricerca. Che cosa accadrebbe se l'isola fosse colonizzata da un'unica specie avicola? È ragionevole supporre che gli individui più massicci e con il becco più grande si specializzino sui semi grossi, lasciando quelli piccoli agli individui meno imponenti e con un becco minuto. Un uccello di taglia media potrebbe non essere in grado di spaccare i semi grossi e di ricavare energia sufficiente da quelli piccoli. La selezione dirompente agirebbe contro di loro, favorendo invece la sopravvivenza e la riproduzione degli esemplari di taglia o molto grande o molto piccola.

La selezione naturale assume forme diverse

La selezione naturale agisce eliminando gli individui che non possiedono le caratteristiche richieste per sopravvivere e riprodursi nel loro ambiente.

Tali caratteristiche sono chiamate **adattamenti** e il processo che ne consente l'acquisizione prende anch'esso il nome di *adattamento*, in considerazione del fatto che il *risultato finale della selezione naturale è l'adattamento all'ambiente*.

L'ambiente di un organismo si può suddividere in due componenti: una *abiotica*, inanimata, e una *biotica*, costituita dagli altri organismi. Gli adattamenti a entrambe le componenti si realizzano attraverso la selezione naturale.

L'ambiente abiotico comprende fattori fisici quali il clima, la disponibilità di acqua, di sostanze minerali disciolte nel terreno ecc. ed esprime i requisiti "minimi" che occorrono a un organismo per sopravvivere e riprodursi. La maggioranza degli adattamenti negli organi-

smi moderni è però frutto di interazioni con altri organismi. Come scrisse Darwin: «[...] La struttura di ogni essere organico è legata... a quella di tutti gli altri esseri organici, con cui viene a competizione per il cibo e il territorio, o da cui deve fuggire, o di cui si nutre».

Quando due specie o due popolazioni di una stessa specie interagiscono intensamente, ciascuna esercita sull'altra pressioni selettive. Se una specie sviluppa un nuovo carattere, o ne modifica uno vecchio, l'altra spesso reagisce perfezionando nuovi adattamenti.

La costante, reciproca azione tra due specie viene definita coevoluzione.

La competizione per le risorse più scarse favorisce gli individui più adatti. Una delle più importanti forze selettive nell'ambiente biotico è la **competizione con altri individui della stessa specie**. Se ne rese ben conto Darwin, che ne *L'origine delle specie* affermò: «[...] La lotta quasi invariabilmente sarà più accanita tra gli appartenenti alla medesima specie, giacché essi frequentano le stesse zone, vogliono lo stesso cibo, e sono esposti agli stessi pericoli». In altri termini, nessun competitore ha esigenze tanto simili come un individuo della stessa specie. Uccelletti canori dai colori smaglianti, come i pettirossi e i cardinali americani, si sovrappongono ampiamente nell'area di distribuzione, nidificando entrambi in primavera tra gli alberi. La competizione è però ridotta grazie alle diverse abitudini alimentari: i pettirossi si nutrono di vermi e insetti, i cardinali prediligono i semi. Ogni verme e ogni cavalletta che un pettirosso cattura non intacca le riserve alimentari dei cardinali, ma diminuisce la disponibilità per altri pettirossi.

Può comunque accadere che due o più specie si disputino le stesse risorse, anche se in generale senza troppo accanimento. Come vedremo nell'Unità 42, il fatto che un particolare tratto di prateria sia ricoperto di graminacee, di artemisia o di alberi è almeno in parte determinato dalla lotta tra queste piante per sfruttare la poca umidità disponibile.

Durante la predazione, predatore e preda agiscono entrambi quali agenti della selezione. Nel senso più generale, con il termine di **predazione** si intende *qualsiasi situazione in cui un organismo si nutre a spese di un altro organismo*.

A volte la coevoluzione tra predatore e preda è una sorta di "corsa agli armamenti biologici", in cui ciascuno va sviluppando nuovi adattamenti in risposta ai mutamenti evolutivi dell'altro.

La predazione dei lupi, per esempio, svolge un'azione selettiva nei confronti dei cervi lenti o incauti, permettendo così ai più veloci e prudenti di propagare la specie. A loro volta i cervi agili e accorti operano una selezione nei confronti dei lupi vecchi e lenti, che non riescono a procurarsi cibo a sufficienza.



Figura 17.10 Un esempio di simbiosi.

Numerose specie di pesce pagliaccio vivono in simbiosi con gli anemoni di mare (celenterati) ognuna frequentando il suo ospite particolare. Il pesce si rifugia tra i tentacoli urticanti dell'anemone, proteggendosi così dall'azione dei predatori; naturalmente, per evitare di essere divorato dall'ospite, ha dovuto sviluppare comportamenti idonei e secrezioni cutanee specializzate.

La simbiosi fa sí che due o piú specie sviluppino legami molto stretti tra loro. *La vita in comune di individui di due specie diverse in una prolungata e intima relazione ecologica* prende il nome di **simbiosi**. Di norma uno dei due organismi trae profitto dall'associazione, mentre l'altro può riceverne un danno o un vantaggio, oppure subirla senza esserne influenzato. I vari tipi di simbiosi sono descritti nell'Unità 40.

Da un punto di vista evolutivo, la simbiosi conduce agli adattamenti coevolutivi piú complessi. I simbionti trascorrono in pratica insieme l'intera esistenza (vedi fig. 17.10) e almeno uno dei due organismi, e non di rado entrambi, deve incessantemente adattarsi ai mutamenti evolutivi sviluppati dall'altro.

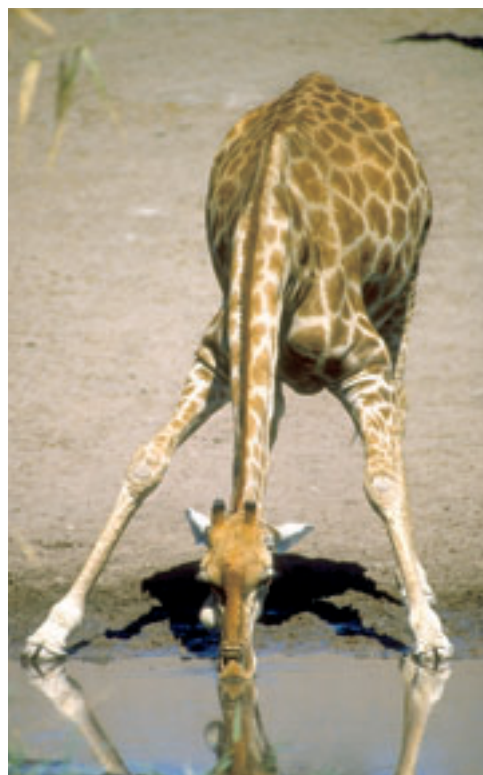
La selezione sessuale a volte sembra opporsi ad altre forme di selezione naturale. Come abbiamo accennato, presso molte specie di uccelli e mammiferi e anche di pesci, gli esemplari di uno dei sessi (di solito le femmine) scelgono il compagno. I maschi competono tra loro per ricevere i favori della femmina con il canto, con "parate" elaborate, con la difesa di vasti territori. Ovviamente, la scelta di un maschio che controlla un territorio ampio costituisce un vantaggio per la maggior disponibilità di cibo e di riparo per i piccoli. A volte, però, le femmine propendono per i compagni piú dotati esteticamente, con colori piú sgargianti, oppure penne o pinne piú lunghe. Siccome le strutture appariscenti e i comportamenti strani rendono i maschi piú vulnerabili ai predatori, di solito sembra che la selezione sessuale operi in contrasto con le altre forme di selezione naturale.

Che, di fatto, si stabilisca un compromesso tra selezione sessuale e altre forme di selezione naturale è stato provato di recente con osservazioni ed esperimenti condotti su alcuni pesci di acqua dolce appartenenti alla famiglia dei Pecilidi. Nei torrenti abitati da predatori, i Pecilidi maschi sono poco appariscenti e dotati di una colorazione che li mimetizza col fondo sabbioso.

In acque piú sicure, i maschi mostrano invece una livrea piú vistosa che pare essere piú gradita dalle femmine. I biologi hanno provato a immettere in acque sicure da predatori alcuni maschi dalla colorazione mimetica. Nel giro di un anno, corrispondente a 20 generazioni del pesce, i discendenti hanno sviluppato una colorazione appariscente.



(a)



(b)

Figura 17.11 Compromessi tra pressioni selettive opposte. a) Il collo e le gambe lunghe della giraffa sono un vantaggio indubbio per mangiare le foglie di acacia. b) Ma, per bere, la giraffa deve assumere una posizione scomoda che la rende vulnerabile ai predatori. Mangiare e bere esercitano quindi pressioni selettive opposte sulla lunghezza del collo e delle gambe.

In ogni caso, anche le forze selettive non basate sul sesso possono agire in opposizione reciproca: l'altezza delle giraffe, per esempio, rappresenta un compromesso tra la possibilità di raggiungere cibo (le foglie) posto molto in alto e lo svantaggio di una maggior vulnerabilità all'abbeverata (vedi fig. 17.11).

La selezione tra consanguinei favorisce il comportamento altruistico. L'altruismo è un comportamento che crea una situazione di pericolo per un animale o ne riduce il successo riproduttivo a vantaggio degli individui che appartengono alla stessa specie.

Parlando di generosità disinteressata immediatamente pensiamo a un uomo che aiuta il suo simile, ma il comportamento altruistico è assai diffuso anche tra gli animali.

La femmina di piovra minore, mantenendosi prudentemente fuori della portata del predatore che minaccia il suo nido, saltella simulando un'ala spezzata per attirarlo lontano dai suoi piccoli (vedi fig. 17.12); le api operaie rinunciano a riprodursi e si dedicano interamente ad allevare la progenie della regina (vedi Unità 38); i giovani babbuini maschi vanno in ricognizione tutt'attorno ai confini del branco, sfidando il pericolo rappresentato da feroci leopardi.

Si potrebbe pensare che l'altruismo si contrapponga alla selezione naturale: se, infatti, è codificato nei geni di un organismo, quei geni vengono posti a repentaglio ogni volta che l'individuo compie un'azione altruistica.

Ciononostante, la selezione naturale può mantenere i geni dell'altruismo se il comportamento dell'altruista va a vantaggio di congiunti che siano in possesso dei medesimi geni. Questo caso speciale di selezione naturale è un esempio di **selezione tra consanguinei**.

17.4 LA FORMAZIONE DI NUOVE SPECIE: LA SPECIAZIONE

La nostra discussione a proposito dei meccanismi evolutivi riguardava soprattutto i mutamenti quantitativi a carico di una data popolazione. A che punto, però, il loro accumulo nel tempo genera una differenza sufficientemente ampia perché quella popolazione possa essere definita una *nuova specie*, e perché questa non sia più in grado di incrociarsi con le altre popolazioni? O forse si verifica un evento istantaneo che nulla ha a che vedere con il lento accumulo di piccole variazioni quantitative? E che dire poi dell'evoluzione della vita dalle sue origini? Siamo passati dalla prima cellula procariote al cervello umano attraverso un lento accumulo di piccole variazioni durato milioni di anni? Oppure ci sono altri fenomeni all'opera?

Sono, queste, solo alcune delle discussioni che animano la biologia. Quasi tutti i ricercatori concordano sul fatto che l'evoluzione abbia luogo e che i processi descritti nei paragrafi precedenti producano nelle po-



Figura 17.12 Esempio di comportamento altruistico di una madre rispetto alla prole.

Una femmina di piovra minore attrae un predatore lontano dal nido saltellando sul terreno come se avesse un'ala spezzata. La madre in questo modo corre un piccolo rischio, ma salva la prole da un pericolo molto più grande.

polazioni mutamenti quantificabili. Ma altre questioni restano irrisolte. Come si forma una specie? Qual è l'importanza delle variazioni di piccola entità rispetto a quelle di vasta portata? La selezione naturale che agisce su una popolazione è uno dei fattori principali nella produzione della sorprendente diversità degli esseri viventi? Esploreremo di seguito le ipotesi attualmente più accreditate.

La speciazione dipende dall'isolamento delle popolazioni e dalla divergenza genica

Si definisce **specie** l'insieme di tutte le popolazioni di organismi che sono potenzialmente in grado di incrociarsi tra loro in natura, dando origine a una prole sana e feconda. Il processo attraverso cui si forma una nuova specie viene detto **speciazione**.

Normalmente, nel loro ambiente naturale, i componenti di una specie non si accoppiano con quelli di un'altra. Quando ciò accade, come nel caso dell'incrocio tra un asino e una cavalla, che dà origine al mulo, la prole è in genere costituita da ibridi sterili (nel caso del mulo, ciò è dovuto al fatto che, al momento della meiosi, i cromosomi dei due genitori non riescono ad appaiarsi).

Perché si possa produrre una nuova specie, i meccanismi evolutivi devono introdurre nelle popolazioni cambiamenti genici tali da escludere ogni possibilità di accoppiamento con altre specie o rendere comunque la prole ibrida che eventualmente ne derivi incapace di riprodursi con successo. La speciazione dipende da:

1. l'isolamento delle popolazioni. Affinché due popolazioni divengano sufficientemente diverse dal punto di vista genetico, perché il loro incrocio ne risulti fortemente ostacolato o del tutto impedito, è necessario che tra loro lo scambio (o *migrazione*) di geni sia

limitato. In caso contrario, i cambiamenti a livello genetico che si verificano in una popolazione si diffonderebbero rapidamente anche nell'altra;

2. la divergenza genica. Non basta che due popolazioni siano isolate; perché diventino due specie diverse occorre che durante il periodo di isolamento abbiano sviluppato una differenza genetica sufficientemente profonda da impedire loro, in seguito a un eventuale ricongiungimento, di incrociarsi dando origine a una prole vigorosa e feconda. Se le popolazioni isolate sono piccole, si possono produrre casualmente differenze genetiche significative dovute alla deriva genetica. Sia nelle popolazioni piccole sia in quelle grandi, pressioni selettive di tipo diverso, esercitate in ambienti diversi, sono in grado di favorire l'insorgere di differenze genetiche marcate.

In natura, la speciazione è stata osservata di rado, fatto salvo per quella "istantanea", per poliploidia, delle piante, che verrà descritta più avanti. Tuttavia, i biologi, basandosi in parte su considerazioni teoriche e in parte su esperimenti e osservazioni, hanno formulato ipotesi plausibili sull'origine di nuove specie in almeno due casi: la *speciazione allopatrica* (relativa a due popolazioni isolate geograficamente) e la *speciazione simpatica* (relativa a due popolazioni viventi nella stessa area).

La speciazione allopatrica riguarda le popolazioni fisicamente separate

La **speciazione allopatrica** (termine di derivazione greca che significa «di patria diversa»; vedi fig. 17.13, colonna di sinistra) si verifica quando due popolazioni restano **isolate geograficamente** tra loro, vale a dire quando sono separate da una grande distanza o da barriere insormontabili quali un fiume o una catena montuosa.

Come abbiamo già sottolineato, la migrazione provoca un flusso genico che riduce le differenze genetiche tra popolazioni e probabilmente sopprime qualsiasi possibilità futura di isolamento riproduttivo tra due popolazioni. Di conseguenza, se due popolazioni si separano, il flusso genico si interrompe e, se sussistono pressioni ambientali diverse nelle due località o se i due gruppi sono abbastanza piccoli da subire la deriva genetica, le due popolazioni possono accumulare differenze genetiche vistose e trasformarsi in specie separate. I biologi evolucionisti ritengono che l'isolamento geografico sia implicato nella maggior parte dei casi di speciazione, soprattutto per quanto riguarda gli animali.

La speciazione simpatica riguarda le popolazioni che vivono nella stessa area

La **speciazione simpatica** (cioè «della stessa patria»; vedi fig. 17.13, colonna di destra) riguarda una

singola popolazione residente in una certa area geografica. Per avere luogo, la speciazione simpatica richiede un flusso genico limitato, esattamente come per quella allopatrica. Ci sono due modi perché tale condizione si verifichi: l'*isolamento ecologico* e le *alterazioni cromosomiche*.

L'isolamento ecologico limita popolazioni diverse in habitat diversi di una stessa area. Se una stessa area geografica contiene due tipi di habitat diversi (per tipo di cibo, luoghi di nidificazione ecc.), alcuni membri della specie possono cominciare a specializzarsi per uno di tali habitat. Se si verificano le giuste condizioni, la selezione naturale indirizzata verso la specializzazione per un certo habitat può dividere la specie originaria in due specie diverse.

L'alterazione del numero di cromosomi può determinare l'isolamento riproduttivo immediato di una popolazione. In alcuni casi, le nuove specie possono prodursi istantaneamente sia mediante alterazioni nella configurazione o nel numero di cromosomi, sia per via di irregolarità durante la meiosi. Un meccanismo di speciazione comune è quello per **poliploidia**, cioè l'acquisizione di copie multiple di cromosomi. Quasi tutte le piante e gli animali sono diploidi, avendo cromosomi appaiati. Di quando in quando, soprattutto nel regno vegetale, una cellula uovo fecondata duplica i suoi cromosomi ma non si divide in due cellule figlie. La cellula che ne deriva diventa perciò tetraploide, con quattro esemplari di ciascun cromosoma. Gli individui tetraploidi sono di norma sani e vigorosi, perfettamente in grado di portare a termine la meiosi per formare gameti vitali. Tuttavia, se i gameti maschili di una pianta tetraploide fecondano una cellula uovo della specie diploide parentale, ne risulta una progenie triploide che, all'atto della divisione meiotica, non riuscirà ad accoppiare tutti i suoi cromosomi, essendo questi in numero dispari (tre). La meiosi fallisce, i gameti non si formano e pertanto gli ibridi triploidi risultano sterili.

L'individuo tetraploide è perciò riproduttivamente isolato dal suo genitore diploide. Se è in grado di autofecondarsi o moltiplicarsi per via asessuale, può comunque perpetuarsi e fondare così una nuova specie. La speciazione per poliploidia è comunissima nel mondo vegetale.

17.5 CONSERVAZIONE DELL'ISOLAMENTO RIPRODUTTIVO TRA LE SPECIE

Una volta che una specie si è formata, essa può rimanere **isolata riproduttivamente** dalle altre specie in conseguenza di due tipi di *meccanismi di isolamento riproduttivo*: il primo interviene nel senso di impedire l'accoppiamento (*meccanismo di isolamento prezigotico*), il secondo agisce dopo che si sia verificato l'accoppiamento (*meccanismo di isolamento postzigotico*).

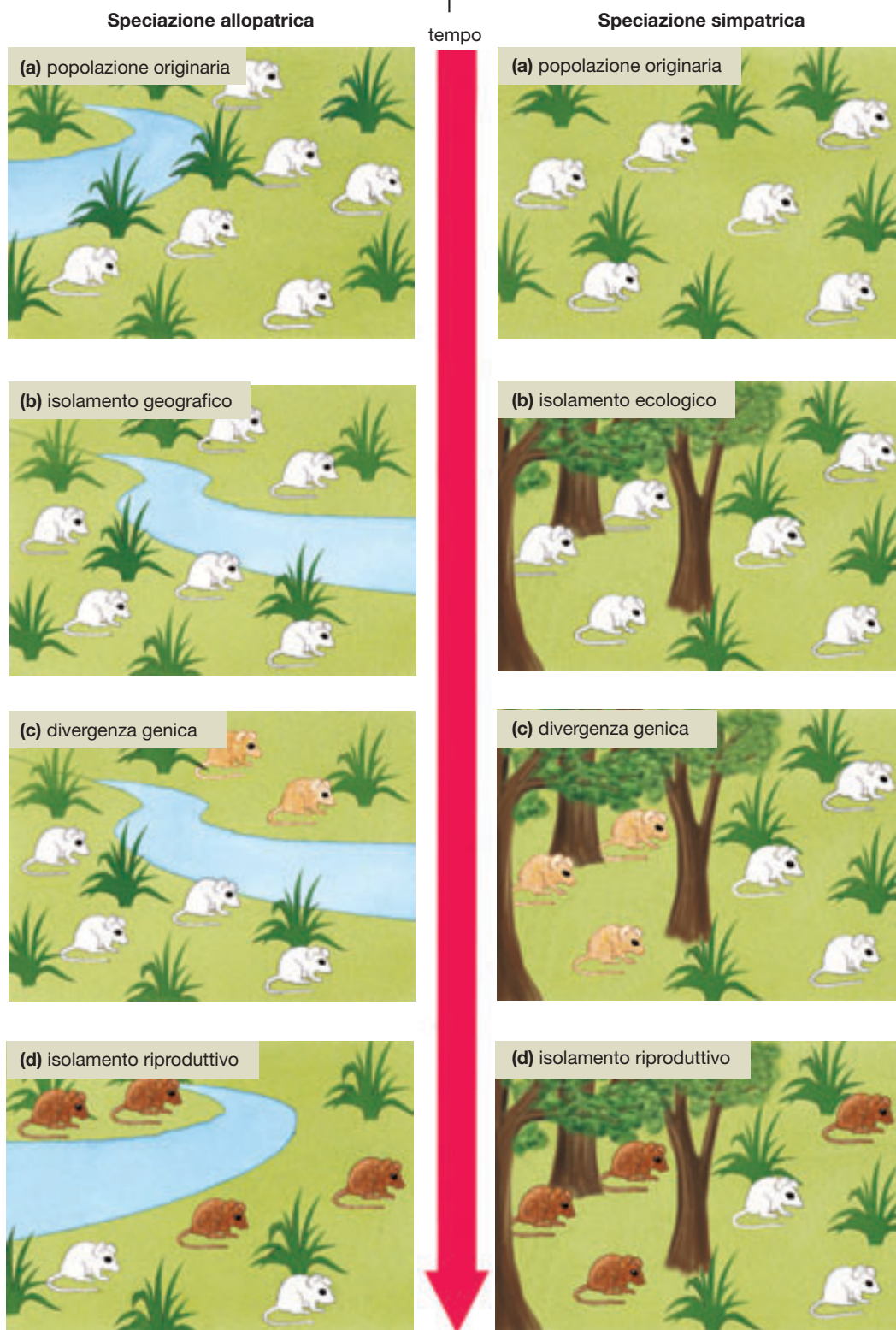


Figura 17.13 Modelli di speciazione allopatrica – simpatica.

(Colonna di sinistra) Speciazione allopatrica. **(a)** Una specie (topi bianchi) occupa un ambiente relativamente omogeneo. **(b)** Una barriera geografica invalicabile (qui un fiume che cambia percorso) divide l'habitat in due parti separando la specie in due popolazioni isolate. **(c)** La deriva genetica o pressioni selettive differenti causano una divergenza genica tra le popolazioni (topi marroni e topi bianchi). **(d)** La barriera viene rimossa (il fiume cambia ancora percorso) e i membri delle due popolazioni possono spartire lo stesso habitat. Se le differenze genetiche tra le due popolazioni sono diventate così grandi da impedire l'incrocio (esse sono isolate riproduttivamente l'una dall'altra) allora le due popolazioni costituiscono due specie separate (topi marroni e topi bianchi).

(Colonna di destra) Speciazione simpatica. **(a)** Una specie (topi bianchi) occupa un ambiente omogeneo. **(b)** Un mutamento climatico o un altro fattore ambientale produce due habitat diversi che fisicamente fanno ancora parte della stessa regione tanto che non vi sono barriere a impedire gli spostamenti al suo interno. **(c)** Pressioni selettive differenti nei due habitat conducono a una divergenza genica negli organismi che vivono nei due habitat (topi marroni e topi bianchi). **(d)** Se la divergenza genica è elevata si instaura l'isolamento riproduttivo: gli abitanti dei due habitat sono ora due specie diverse (topi marroni e topi bianchi).

I meccanismi di isolamento che impediscono l'accoppiamento (isolamento prezigotico) sono di cinque tipi

1. Isolamento geografico: si verifica quando le popolazioni sono separate da una barriera fisica in ambienti diversi.

2. Isolamento ecologico: si ha nel caso in cui le popolazioni non si accoppiano perché occupano, nell'ambito dello stesso ambiente, differenti habitat.

3. Isolamento temporale: si verifica poiché le popolazioni, pur occupando la stessa area, sono attive in ore diverse o si riproducono in periodi diversi dell'anno.

4. Isolamento comportamentale: a impedire l'accoppiamento sono i diversi rituali di corteggiamento, che cambiano tra animali di specie diverse.

5. Incompatibilità meccanica: si verifica nel caso di incompatibilità anatomica tra gli organi riproduttori dei due sessi.

I meccanismi di isolamento che intervengono dopo l'accoppiamento (isolamento postzigotico) sono di tre tipi

1. Incompatibilità dei gameti: si ha quando i tessuti e le secrezioni della femmina provocano la morte degli spermatozoi o del polline di un'altra specie.

2. Non sopravvivenza degli ibridi: in questo caso l'isolamento è dovuto al fatto che gli ibridi muoiono prima di raggiungere la maturità.

3. Sterilità degli ibridi: si ha quando gli ibridi che si formano, diventati adulti, sono sterili.

17.6 LA GENETICA DELLA SPECIAZIONE

Quando le piante producono nuove specie per poliploidia, si verifica un mutamento a livello genico improvviso e di vasta portata. Ma che dire degli altri casi della speciazione allopatrica e simpatica? Ci sono due modelli per descrivere la speciazione: l'accumulo graduale di molti cambiamenti di piccola entità, e l'improvvisa comparsa di pochi ma cospicui mutamenti.

Dal momento che sono stati osservati pochi casi di speciazione e le conoscenze sulla genetica dello sviluppo sono scarse, appare difficile stabilire qual è il

modello corretto. Il dibattito a tale proposito continuerà fino a quando l'indagine biologica molecolare non chiarirà meglio le basi genetiche dello sviluppo e delle differenze tra le specie durante lo sviluppo.

Il primo modello di speciazione sottolinea l'importanza del lento accumularsi di numerosi piccoli cambiamenti genici

Due popolazioni, vuoi per deriva genetica, vuoi per pressioni selettive differenziate, accumulano gradualmente piccole differenze geniche. Nel corso del tempo, questo accumulo porta all'isolamento riproduttivo delle due popolazioni che finiscono così col dare vita a due specie distinte.

Il secondo modello di speciazione sottolinea la comparsa improvvisa di pochi cambiamenti significativi

Il secondo modello parte dall'idea che un singolo gene regolatore, o un piccolo numero di questi controllino i percorsi principali dello sviluppo: per esempio, il modo in cui cellule in origine simili si sono specializzate nella formazione di strutture diverse.

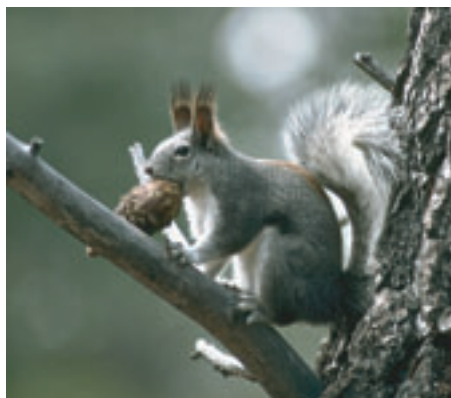
Sappiamo che ciò è vero per quanto riguarda certi aspetti dello sviluppo degli animali; quindi, le mutazioni in alcuni dei geni regolatori potrebbero produrre cambiamenti significativi nello sviluppo tanto da isolare subito i mutanti dalla popolazione originaria. La specie nuova si produrrebbe pertanto all'istante.

17.7 LA VELOCITÀ DELLA SPECIAZIONE

Nel corso della storia evolutiva si formano di continuo nuove specie che esistono per un certo tempo e poi scompaiono. L'isolamento geografico, la deriva genetica, le mutazioni, l'invasione di nuovi ambienti e la coevoluzione garantiscono l'inarrestabilità del processo evolutivo. Tuttavia, nel corso della storia dell'evoluzione, la velocità con cui avviene la speciazione varia considerevolmente, tanto che episodi di speciazione accelerata sono attestati sia nelle testimonianze fossili, sia nella distribuzione attuale delle specie.



(a)



(b)

Figura 17.14 Isolamento geografico.

Per stabilire se questi due scoiattoli appartengano a due specie differenti dobbiamo sapere se sono realmente o potenzialmente interfecundi. Purtroppo è difficile dirlo perché lo scoiattolo Kaibab (a) vive solo sul bordo nord del Grand Canyon e lo scoiattolo Abert (b) vive esclusivamente sul bordo sud. Le due popolazioni sono separate geograficamente ma ancora abbastanza simili. Si sono differenziate sufficientemente dopo la loro separazione da poter essere considerate specie separate? In base alla nostra attuale conoscenza è impossibile dirlo.



Figura 17.15 Radiazione adattativa.

Nel lago Malawi in Africa, vivono più di 300 specie di ciclidi diversi. Queste specie, che non si trovano in altri luoghi, si sono evolute in milioni di anni partendo da un'unica popolazione ancestrale. Questa incredibile radiazione adattativa, ha portato a una grande varietà di specie tutte strettamente imparentate, che presentano una gamma di adattamenti specifici a seconda delle diverse risorse di cibo sfruttate.

Durante la radiazione adattativa una specie ne origina molte altre grazie alla pressione selettiva differenziata di nuovi ambienti

A volte una specie dà origine a un numero rilevante di specie derivate in tempi relativamente brevi. Questo processo, definito **radiazione adattativa**, si verifica quando più popolazioni di una specie invadono nicchie ecologiche differenti, cioè occupano differenti spazi fisici (habitat) e svolgono differenti ruoli in un ambiente, per cui si evolvono in risposta alle diverse pressioni selettive che si trovano a fronteggiare. La radiazione adattativa si è manifestata più volte nel corso dell'evoluzione ed è in genere imputabile a una delle due cause seguenti.

1. Una specie può imbattersi in un'ampia varietà di habitat non occupati, come è accaduto quando i progenitori dei fringuelli di Darwin colonizzarono le isole Galápagos. In assenza di competitori esterni, tutti i ruoli ecologici disponibili si saturarono rapidamente di nuove specie di fringuelli.

2. Una specie perfeziona un adattamento nuovo e superiore che le consente di sostituire specie meno ben adattate in una varietà di nicchie ambientali. La storia evolutiva è ricca di simili episodi come quando i mammiferi a sangue caldo si diversificarono dai rettili.

17.8 L'ESTINZIONE

Non sempre la selezione naturale porta all'adattamento. Può anche condurre alla morte di tutti i membri di una specie, cioè all'**estinzione**. Trilobiti artropodi, dinosauri, tigri dai denti a sciabola, tutti scomparsi da tempo, ci sono noti soltanto attraverso i loro resti fossili.

Secondo le stime dei paleontologi *almeno* il 99,9% delle specie formatesi nel corso dei millenni è ormai estinto. Perché? Due fattori sembrano predestinare una specie a una fine prematura: la *distribuzione localizzata* e la *superspecializzazione*.

La distribuzione localizzata e la superspecializzazione rendono una specie vulnerabile ai mutamenti ambientali

Quanto alla distribuzione localizzata, non è difficile rendersi conto che, se una specie è presente solo in un'area geografica molto limitata, sarebbe sufficiente una perturbazione ambientale (per esempio climatica) di una certa entità per condannarla all'estinzione. Invece le specie ad ampia distribuzione geografica in genere non soccombono a catastrofi ambientali localizzate.

Anche una specie superspecializzata a uno specifico ambiente è vulnerabile rispetto al pericolo di estinzione. Se, per esempio, un animale si nutre di prede di una singola specie, la sua esistenza è strettamente legata a tutte quelle variazioni ambientali che potrebbero causare la scomparsa o la drastica diminuzione di quella preda. In ogni caso, la causa diretta di un'estinzione è nella quasi totalità delle situazioni correlata a una modificazione ambientale, a carico sia della componente abiotica sia della componente biotica.

Le cause determinanti dell'estinzione

Le principali modificazioni all'origine dell'estinzione di una specie sono connesse alle *interazioni con altri organismi* (competizione tra specie, comparsa di nuovi predatori e parassiti) e soprattutto all'*alterazione* e alla *distruzione dell'habitat*.

Estinzione provocata da interazioni con altri organismi. *La lotta per sfruttare le risorse limitate è una realtà che si deve fronteggiare in qualsiasi ambiente.* Se i competitori acquisiscono adattamenti superiori e una specie non riesce a evolversi abbastanza in fretta da adeguarsi, il suo destino è segnato.

Un esempio impressionante di questo fenomeno ci viene offerto da quanto è accaduto nell'America meridionale dai due ai tre milioni di anni fa. Per milioni di anni le due parti del Nuovo Continente rimasero isolate: in questo modo, ciascuna di esse ha sviluppato una fauna caratteristica. Sollevatosi l'istmo di Panama, attraverso il ponte di terraferma si verificarono migrazioni massicce e in generale le specie nordamericane prevalsero sulle loro omologhe del Sudamerica.

Quando popolazioni isolate vengono a contatto, non si ha solo un flusso reciproco di competitori, ma anche di predatori e parassiti.

I predatori, con l'eccezione dell'uomo, che ha sterminato centinaia di specie, causano poche estinzioni, mentre i parassiti possono avere effetti devastanti.

È ragionevole supporre che la scomparsa di tanti animali sudamericani possa essere almeno in parte imputabile a malattie importate da emigranti nordamericani resistenti.

Estinzione provocata dall'alterazione e dalla distruzione dell'habitat. Esistono fondate ragioni per credere che la *distruzione dell'habitat* possa esse-

re la causa primaria di estinzione, oggi come in passato. Le modificazioni ambientali provocate attualmente dall'uomo stanno moltiplicandosi con una rapidità che desta giustificati timori.

L'estinzione più rapida nella storia della vita sulla Terra avverrà forse nei prossimi cinquant'anni, via via che le foreste tropicali saranno abbattute per ricavarne legname e spazio da destinare all'allevamento e alle coltivazioni: potrebbe scomparire circa la metà delle specie esistenti. Gli sconvolgimenti ecologici del passato hanno seguito cadenze più lente, ma non per questo prive di conseguenze anche gravi. Molte estinzioni sono attribuibili a mutamenti climatici. Più di una volta a un clima caldo e umido sono succedute condizioni più fredde e secche, caratterizzate da una maggiore variabilità della temperatura. Innumerevoli piante e animali non riuscirono ad adattarsi a condizioni di freddo rigido e si estinsero. Una causa di cambiamento climatico è la deriva dei continenti (vedi fig. 17.16).

"Slittando" sul sottostante mantello viscoso, le zolle continentali emerse si muovono e variano di latitudine. Gran parte dell'America settentrionale, che occupava la fascia intertropicale, si è spostata in regioni temperate e artiche. Ne seguì che il clima tropicale fu sostituito da temperature più miti, da una riduzione della piovosità e da mutamenti nelle stagioni.

Un modo fulmineo di distruzione dell'habitat potrebbe essere provocato da *eventi geologici catastrofici*

ci, come per esempio massicce eruzioni vulcaniche. In epoca preistorica eruzioni violente e ripetute, molto maggiori della recente, violenta esplosione del St. Helen, distrussero ogni forma di vita per decine di chilometri all'intorno, innescando verosimilmente anche cambiamenti climatici globali.

I documenti fossili rivelano numerosi episodi di estinzioni di massa, soprattutto tra gli organismi marini (vedi fig. 17.17). Una recente ipotesi suggerisce che la Terra possa essere stata colpita da enormi *meteoriti*, del diametro di parecchi chilometri. L'impatto di un tale bolide solleverebbe enormi nuvole di polvere, abbastanza dense e diffuse da oscurare i raggi solari. Impossibilitate a compiere la fotosintesi, molte piante morirebbero, e così molti animali, che ricavano dalle piante il loro sostentamento.

Masse meno imponenti di polvere potrebbero pur sempre assorbire la luce solare in misura sufficiente a determinare un raffreddamento globale, favorendo, per esempio, l'inizio di un'era glaciale. In ambedue i casi, avverrebbero massicce estinzioni.

Molti indizi indicano nei meteoriti la causa di alcune estinzioni tra le più significative. Di recente, due gruppi di ricercatori hanno ipotizzato che il cratere del Chicxulub, nella penisola messicana dello Yucatan, sia l'impronta dell'impatto del gigantesco meteorite che potrebbe aver determinato l'estinzione dei dinosauri.



Figura 17.16 La deriva dei continenti ha provocato cambiamenti climatici.

Sebbene lenta, la deriva dei continenti può causare disastrosi cambiamenti ambientali via via che i continenti scorrono sul sottostante mantello fluido e si spostano sulla superficie terrestre. Circa 225 milioni di anni fa (a) tutti i continenti erano riuniti in un unico gigantesco supercontinente che i geologi chiamano Pangea. Con il tempo la Pangea si spezzò in due frammenti, Laurasia e Gondwana (b). L'ulteriore azione della deriva portò alle posizioni attuali dei continenti (c). La deriva dei continenti è attiva ancor oggi: l'oceano Atlantico, per esempio, si sta allargando di qualche centimetro ogni anno.

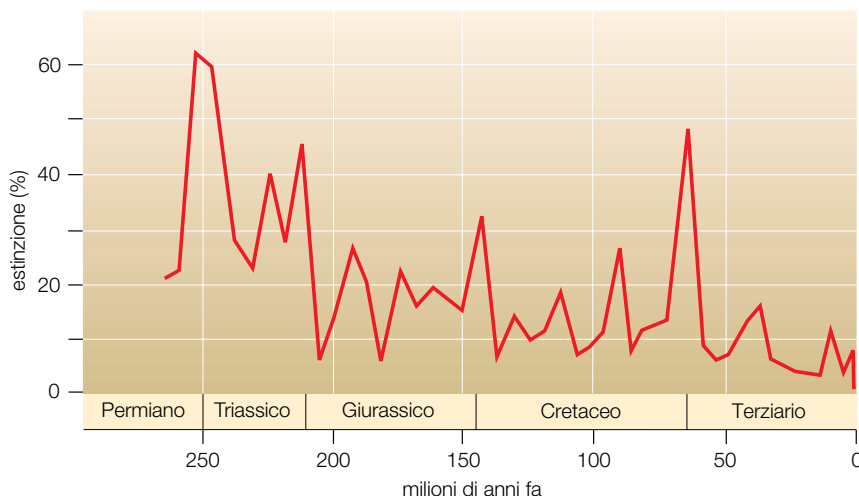


Figura 17.17 Le estinzioni di massa.

Il grafico mostra la percentuale di generi di organismi marini estinti nel corso delle ere geologiche. I picchi corrispondono alle estinzioni più vaste. Sono stati scelti gli organismi marini perché i loro fossili, abbondanti nelle rocce, sono facilmente databili. Il picco in prossimità del confine tra Cretaceo e Terziario coincide approssimativamente con la scomparsa dei dinosauri. Molti paleontologi ritengono che milioni di anni prima questi animali fossero già sulla china discendente; pertanto, ferve un acceso dibattito tra chi sostiene che un evento catastrofico, quale l'impatto di un meteorite nel Cretaceo-Terziario, abbia dato il colpo di grazia ai dinosauri, e chi afferma che i dinosauri si sarebbero estinti comunque.

Il gradualismo spiega la speciazione in termini di accumulo lento e costante nel tempo di piccole variazioni

Per quasi un secolo i biologi evoluzionisti hanno dato per scontato che l'evoluzione fosse un processo lento. Secondo il modello del **gradualismo** occorrono molti infinitesimi cambiamenti che si realizzano in milioni di anni per produrre una nuova specie (vedi fig. 1a). Il modello del gradualismo si può così riassumere.

1. La speciazione si verifica per l'accumulo di piccole variazioni geniche tra due popolazioni che, quindi, si differenziano poco per volta a mano a mano che diminuisce l'incrocio e che gli ibridi divengono sempre meno adatti all'ambiente.

La speciazione può richiedere centinaia di migliaia o perfino milioni di anni (vedi fig. 1a).

2. I mutamenti morfologici in un certo gruppo avvengono di continuo, anche se il tasso di cambiamento varia di tanto in tanto.

3. Mutamenti morfologici e speciazione non sono strettamente correlati. Due popolazioni di una medesima specie possono differenziarsi morfologicamente, senza isolarsi riproduttivamente.

4. Sia i cambiamenti morfologici continui sia la speciazione sono guidati soprattutto dalla selezione naturale, la quale fa sì che gli organismi più adatti lascino una discendenza più numerosa di quella degli organismi meno adatti.

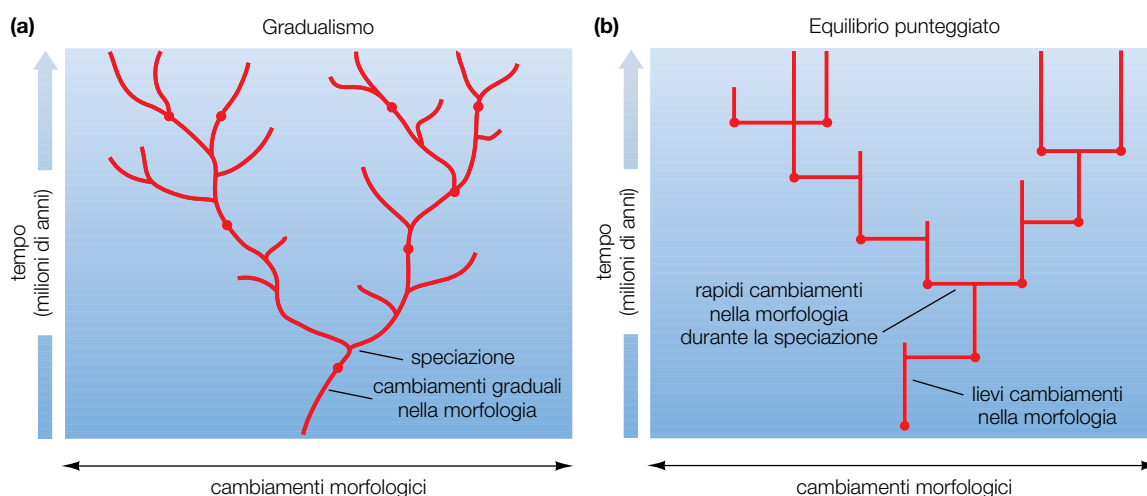


Figura 1 Le teorie opposte del gradualismo e degli equilibri punteggiati.

I punti del grafico rappresentano fossili appartenenti a specie diverse. Le linee che non raggiungono l'estremo superiore del grafico rappresentano le estinzioni.

a) Gradualismo. I mutamenti morfologici si verificano con gradualità, benché la velocità possa essere variabile, aumentando i periodi di forte selezione direzionale e rallentando quelli di selezione stabilizzante. Può verificarsi sia speciazione filetica (per modificazione dal pool genico di una specie) sia divergente.

b) Equilibri punteggiati. I mutamenti morfologici e la speciazione avvengono contemporaneamente e con rapidità, intervallati da lunghi periodi di stasi totale. La speciazione è solo di tipo divergente.

Il modello degli equilibri punteggiati introduce una speciazione relativamente rapida, che interrompe lunghi periodi di scarsi cambiamenti

Il modello degli **equilibri punteggiati** può essere riassunto nei seguenti punti (tutti contrastanti con quelli relativi al gradualismo).

1. La speciazione è un fenomeno rapido (in termini di tempo geologico), prodotto da un numero relativamente esiguo di mutamenti genetici quali, per esempio, mutazioni a carico di alcuni geni regolatori dello sviluppo. La rapidità della speciazione costituisce la parte "punteggiata" del modello (vedi fig. 1b).

2. La specie rimane morfologicamente identica per lunghi periodi di tempo: è, questa, la parte di "equilibrio" del modello.

3. La variabilità morfologica e la speciazione sono strettamente collegate tra di loro. Tutti i mutamenti morfologici si verificano nel breve lasso di tempo della speciazione, dopo di che la nuova specie prodotta rimane pressoché inalterata fino all'episodio di speciazione successivo.

4. I mutamenti evolutivi su vasta scala sono prodotti dalla selezione tra specie e non tra individui. Inoltre, la "selezione delle specie" potrebbe essere determinata non dalla selezione naturale, ma dal caso.

Sia il modello gradualista sia quello degli equilibri punteggiati possono essere applicati all'evoluzione del cavallo

Vediamo l'esempio del cavallo (vedi fig. 16.11, p. 232). I documenti fossili attestano una progressione da *Hyracotherium* o *Eohippus* a *Equus* moderno attraverso numerosi stadi intermedi. Il gradualismo propone che i cavalli fossili siano campioni rappresentativi di mutamenti verificatisi a poco a poco lungo l'intera storia evolutiva del cavallo. La continuità lascia però dei dubbi: tra uno stadio e l'altro si riscontrano differenze significative. Una spiegazione ragionevole potrebbe chiamare in causa la fossilizzazione, evento tutto sommato raro che può avere "saltato" migliaia di forme intermedie a noi sconosciute.

Un gruppo di biologi evoluzionisti, tra cui Niles Eldredge e Stephen Jay Gould, ha tentato una diversa spiegazione dei "buchi", fondata sul modello dell'equilibrio punteggiato. L'ipotesi è per l'appunto che l'evoluzione proceda per mezzo di una serie di balzi (vedi fig. 1b, p. 257). La mancanza di resti fossili è la conseguenza di variazioni evolutive talmente rapide da rendere estremamente improbabile il ritrovamento di reperti di forme intermedie. Nel caso del cavallo si deve pensare che *Hyracotherium* sia rimasto pressoché invariato per milioni di anni ("equilibrio" del modello). Talvolta si staccavano però piccole frange di *Hyracotherium*. Alcune popolazioni si sono evolute velocemente, complice la deriva genetica, trasformandosi in specie completamente nuove. A un certo punto, forse a seguito di drammatiche alterazioni ambientali, una di queste nuove specie, *Mesohippus*, sostituì d'improvviso *Hyracotherium* come

forma dominante di cavallo. La speciazione *Mesohippus*, con relativa sostituzione di *Hyracotherium*, è stata forse questione di qualche migliaio di anni; nulla più che un battito di ciglia, secondo i tempi geologici (i "salti" tra punti di equilibrio).

È realistica un'evoluzione così affrettata? Supponiamo che un *Hyracotherium* alto 60 cm si evolva in un *Mesohippus* di 100 cm nell'arco di 10 000 anni, con un intervallo generazionale pari a 5 anni. Duemila generazioni darebbero quindi un aumento di statura di 40 cm, ovvero 0,2 mm per generazione. Una differenza di gran lunga troppo piccola per essere apprezzata a occhio nudo e oltre 500 volte inferiore alla variabilità delle dimensioni dei cavalli moderni, anche della stessa razza. A un genetista un simile ritmo di cambiamento non pare affatto proibitivo. Nel moscerino della frutta *Drosophila*, per esempio, una debole pressione selettiva può provocare mutazioni cento volte più rapide di quelle richieste affinché *Hyracotherium* si trasformi in *Mesohippus* nel volgere di 10 000 anni.

Quale delle due ipotesi è corretta? Nella stampa divulgativa i conflitti tra biologi evoluzionisti vengono a volte scambiati per una messa in dubbio dell'esistenza stessa dell'evoluzione.

Niente, però, è più lontano dal vero. Sia i sostenitori degli equilibri punteggiati sia quelli del gradualismo sono d'accordo sul fatto che l'evoluzione sia avvenuta in passato così come avviene nel presente. L'unica controversia riguarda i meccanismi dei cambiamenti evolutivi, la loro importanza per la storia della vita sulla Terra, e quali forze siano state predominanti nell'evoluzione di alcune specie.

Il caso risolto

CAUSA DEL DECESSO: EVOLUZIONE

L'evoluzione di batteri resistenti agli antibiotici è una conseguenza diretta della selezione naturale causata dall'uso indiscriminato degli antibiotici. Quando s'introduce nella pratica clinica un nuovo antibiotico, questo uccide la maggior parte dei batteri che vi sono esposti. Tra quelli che sopravvivono, ci potrebbero essere alcuni esemplari il cui genoma contiene un gene mutato che conferisce la resistenza all'antibiotico. Come già Darwin aveva compreso, gli individui che portano il gene resistente lasceranno dietro di sé un numero sproporzionato di discendenti che avranno ereditato il gene. Se l'antibiotico rimane a lungo nell'ambiente, i batteri che porta-

no il gene della resistenza diventeranno predominanti. Dato che i batteri si riproducono molto rapidamente e subiscono frequentemente delle mutazioni, il cambiamento evolutivo che porta a popolazioni resistenti è spesso rapido.

Abbiamo accelerato il ritmo dell'evoluzione della resistenza agli antibiotici introducendo enormi quantità di antibiotici negli ambienti batterici. Ogni anno, i medici statunitensi prescrivono più di cento milioni di cure a base di antibiotici; il *Centers for Disease Control* di Atlanta stima che almeno la metà di queste prescrizioni siano del tutto inutili. A questi si aggiungono, ogni anno, dieci milioni di chili di anti-

biotici somministrati agli animali d'allevamento, e l'uso di saponi e detersivi con antibatterici sono ormai comuni in molte abitazioni. Come risultato di questa alterazione massiccia dell'ambiente batterico, i batteri resistenti non si limitano a colonizzare gli ambienti ospedalieri ma si sono diffusi anche negli alimenti e negli ambienti domestici. L'uso massiccio di antibiotici significa che i batteri sensibili sono costantemente aggrediti e che i ceppi resistenti hanno poca concorrenza. Nella nostra lotta contro le malattie, abbiamo dimenticato le basi dell'evoluzione biologica e ne stiamo pagando il prezzo.