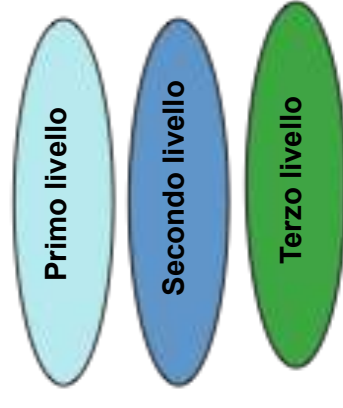


L'evoluzione

Lento e graduale
cambiamento dei viventi
in forme più complesse

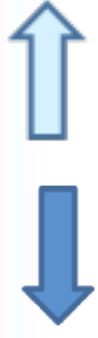
P. Mazzoldi e C. Mazzocchi
Liceo LEONARDO Brescia





Un po' di storia

L'idea che gli organismi viventi siano il prodotto di una evoluzione ha una storia piuttosto lunga: vediamo



La “*Scala naturae*”

Già gli antichi greci si erano accorti che gli organismi viventi potevano essere disposti a formare una serie ordinata caratterizzata da una complessità crescente, la “*scala naturae*”, rappresentata proprio come una serie di gradini, sui più bassi dei quali stavano le forme inferiori di vita come i vermi, mentre sui gradini via via più alti venivano collocate le forme più complesse fino ad arrivare all’uomo, collocato sul gradino più alto.

Tuttavia, la *scala naturae* era intesa come qualcosa di statico, e quindi non sottintendeva alcun concetto evolutivo.

Aristotele



In Occidente il concetto della *scala naturae*, formulato nella sua forma più completa da Aristotele, dominò la scena per tutto il medioevo e fu sostanzialmente accettato anche da Linneo, il grande naturalista svedese che intorno alla metà del '700 formulò esplicitamente la teoria del creazionismo.

Linneo



La formulazione di Linneo, "*tot species numeramus, quot a principio creavit infinitum ens*", cioè possiamo osservare oggi tante specie quante ne creò all'inizio l'ente infinito non lasciava spazio a dubbi; le specie sono eterne e immutabili, quelle che vediamo oggi sono le stesse che esistevano sin dal momento della creazione.



A quel tempo, la teoria di Linneo venne proposta come una teoria scientifica da sottoporre a verifica e svolse un ruolo positivo per lo sviluppo della biologia; per prima cosa, l'accettazione del creazionismo linneano spazzò via definitivamente vecchie credenze dell'antichità e del medioevo che ammettevano la facile trasformazione di una specie nell'altra e la nascita di organismi anche complessi per generazione spontanea: si credeva ad esempio che d'autunno le rondini si trasformassero in rane e passassero l'inverno nei pantani, e ancora nel '600 uno studioso olandese forniva una ricetta per "generare" topolini mettendo vari materiali in un sacco.

Bisognava che la stabilità delle specie venisse affermata con chiarezza prima che ci si potesse porre seriamente il problema delle loro origini.



Ma la teoria di Linneo era stata appena enunciata, che già i progressi delle scienze naturali incominciavano a metterla in difficoltà: gli sviluppi della ricerca geologica portavano alla scoperta di nuovi fossili, dai quali diveniva sempre più chiaro che specie oggi non più esistenti avevano popolato in passato la faccia della Terra, in più i viaggi di esplorazione in continenti lontani portavano alla conoscenza di faune esotiche, rivelando fatti strani nella distribuzione geografica degli organismi, che mal si accordavano con le idee creazioniste.

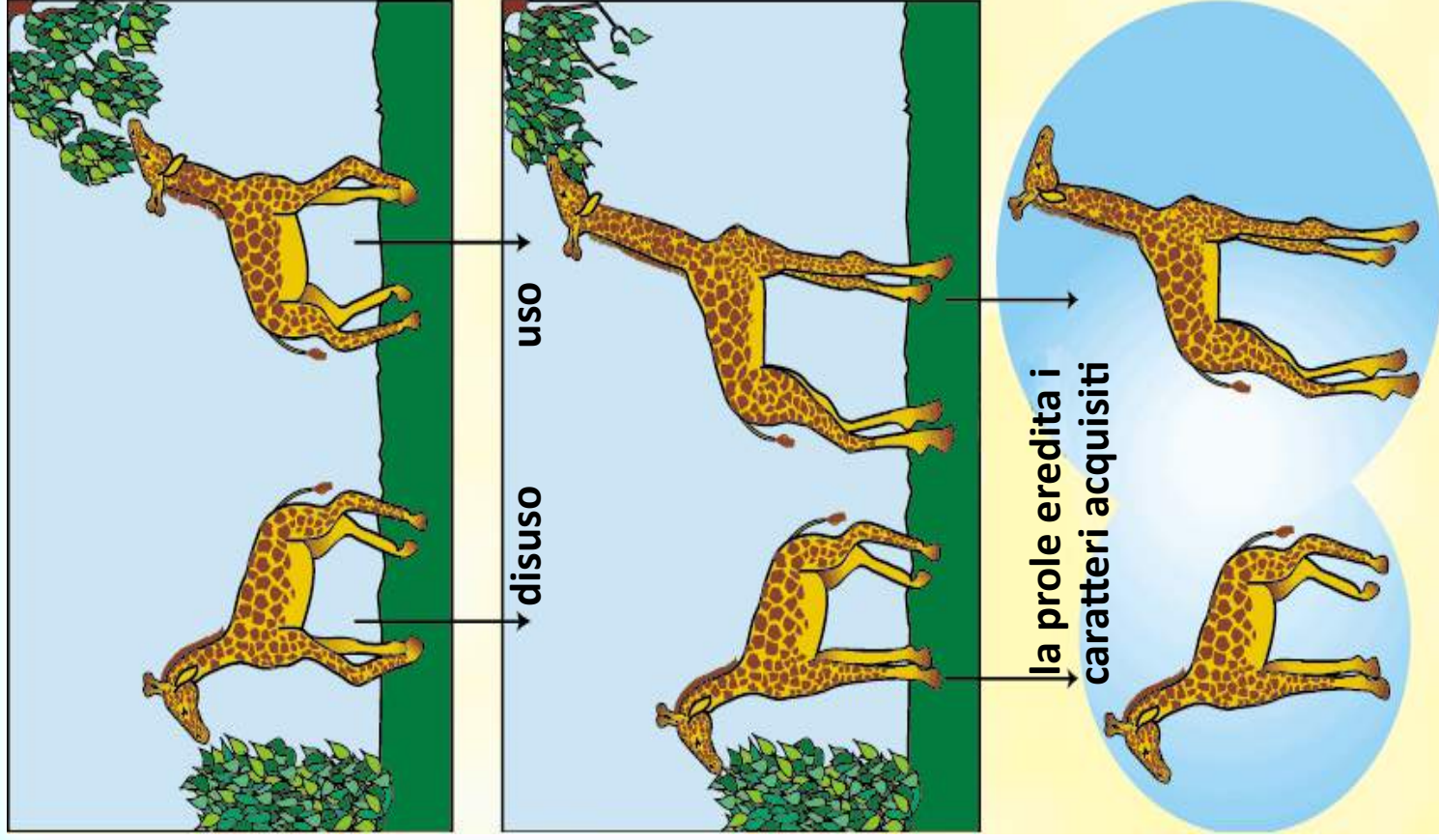


Jean Baptiste de Lamarck

Pertanto non stupisce che già nel 1809, per la prima volta sia stata enunciata una teoria evoluzionista: quella di Lamarck.

Egli spiegava l'evoluzione con due cause principali:

- Una tendenza innata degli organismi ad evolversi
- L'ereditarietà dei caratteri acquisiti



La celebre interpretazione di Lamarck dell'evoluzione del collo della giraffa spiega bene la sua teoria: originariamente l'antenato della giraffa aveva il collo corto, ma poiché era vantaggioso riuscire a brucare le fronde più alte degli alberi, qualche esemplare si sforzava di allungare il collo per raggiungerle; il collo di questi esemplari, per lo sforzo, si allungava leggermente; il collo più lungo veniva poi trasmesso alla prole (ereditarietà dei caratteri acquisiti) e questo processo, ripetuto per molte generazioni, ha dato origine alle giraffe attuali con il collo lungo (vedi per confronto l'interpretazione data da Darwin).



Il problema della teoria di Lamarck era che non forniva un meccanismo valido per l'evoluzione, perché delle due cause che aveva proposto:

la tendenza innata degli organismi ad evolversi



era troppo vaga e non scientifica, in quanto non poteva essere soggetta a verifica sperimentale

l'ereditarietà dei caratteri acquisiti



poteva essere sottoposta a verifica, e numerosi naturalisti tentarono di verificarla, ma non si riuscì mai a dimostrarla

Dopo aspri dibattiti, la teoria di Lamarck finì per essere abbandonata dai naturalisti.



Charles Darwin (1809-1882)

Nel 1859, con la pubblicazione dell' "Origine delle specie" di Charles Darwin (vai alla vita di Darwin), la teoria dell'evoluzione venne riproposta, stavolta con prove schiaccianti a suo favore e con un meccanismo evolutivo credibile, la selezione naturale.

Vita di Darwin



Charles Darwin nasce a Shrewsbury il 12 febbraio 1809 da una agiata famiglia della borghesia inglese, imparentata con i Wedgwood, famosi produttori di ceramiche.

A Shrewsbury trascorre la fanciullezza e frequenta le scuole fino all'età di 16 anni, quando viene inviato dal padre, medico affermato, all'Università di Edinburgo, dove il fratello stava completando gli studi di medicina, nella speranza di avviare anche lui alla professione medica.

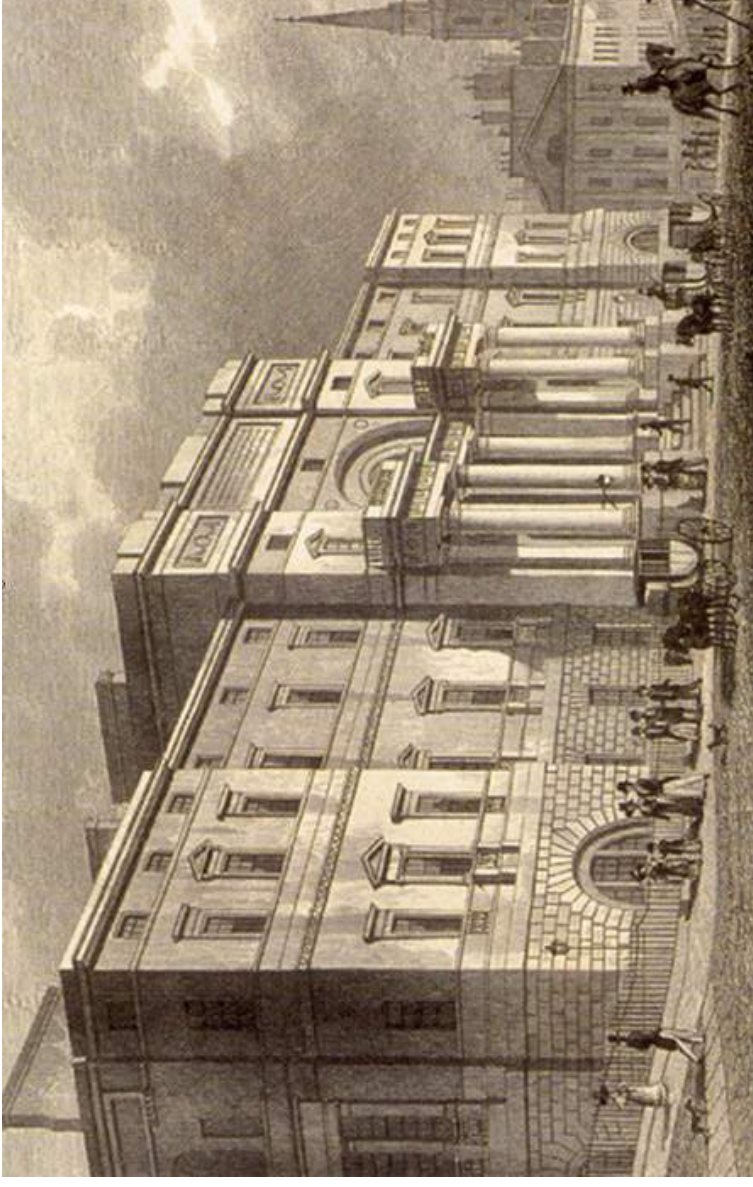


La casa natale di Darwin a Shrewsbury

Darwin all'Università



Ad Edimburgo il giovane Darwin ben presto, privato dell'appoggio del fratello che ha completato i suoi studi, abbandona le lezioni di medicina, oltre tutto terribilmente noiose, e si dedica a quella che si sta rivelando la sua vera passione, le scienze naturali. Si reca ad ascoltare lezioni di geologia e partecipa ad escursioni naturalistiche con amici che condividono la sua stessa passione.



Università di Edimburgo ai tempi di Darwin

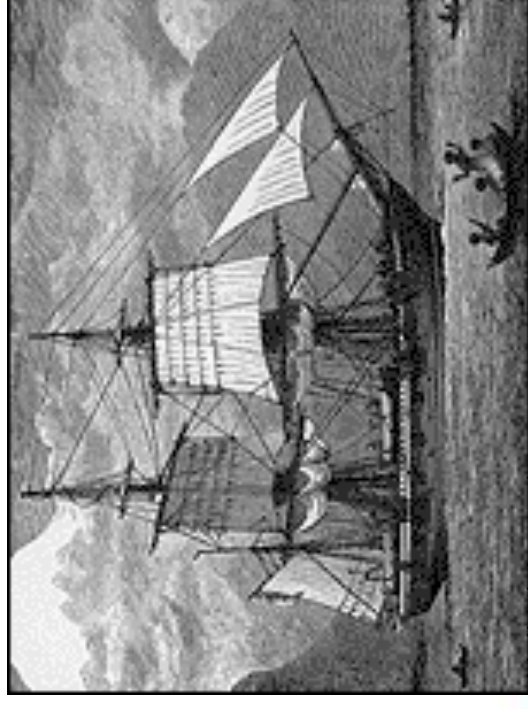
Quando il padre si rende conto che i suoi studi di medicina non stanno facendo alcun progresso, decide di indirizzarlo alla professione a cui venivano indirizzati tutti i giovani di buona famiglia che non mostrassero particolare talento per altre discipline, cioè gli studi di teologia per divenire pastore protestante.



All'inizio del 1828 Darwin viene inviato alla facoltà di Teologia dell'Università di Cambridge. Ma qui la storia si ripete: nonostante Darwin avesse accettato l'idea di diventare pastore protestante (professione che gli avrebbe lasciato molto tempo libero), in realtà i suoi studi teologici non fanno progressi, perché Darwin si dedica ancora soprattutto alle scienze naturali. In particolare, stimolato dal cugino William Darwin Fox, si dedica con grande passione alla raccolta di coleotteri e frequenta le lezioni e gli studenti di Robert Grant, professore di anatomia e zoologia, e di John Stevens Henslow, professore di botanica. Henslow gli consiglia di seguire le lezioni di geologia del professor Adam Sedgwick, lezioni che segneranno la formazione del futuro naturalista. Con Sedgwick nell'estate del 1831 Darwin partecipa anche ad un'escursione per effettuare rilevamenti per la stesura di una carta geologica del Galles.

La "Beagle"

Al ritorno dal Galles, Darwin trova ad attenderlo una lettera di Henslow, che gli offre la possibilità di partecipare come naturalista al viaggio della nave "Beagle" della marina inglese, che doveva compiere una missione di rilevamento cartografico lungo le coste del Sud America al comando del capitano Fitz-Roy; la durata prevista del viaggio era di due anni (anche se in realtà ne durò poi cinque).





Mappa del viaggio della “Beagle”



Superata grazie all'aiuto dello zio Josiah Wedgwood l'iniziale opposizione del padre, Darwin accetta e il 27 dicembre del 1831, dopo due tentativi falliti a causa del maltempo, la Beagle salpa dal porto di Plymouth per un viaggio che si rivelerà decisivo per la futura carriera di Darwin. La nave sosta alle isole di Capo Verde, dove Darwin compie interessanti osservazioni geologiche, poi raggiunge la costa del Brasile, dove Darwin inizia ad effettuare escursioni a terra mentre la nave effettua i rilevamenti lungo la costa. Darwin visita così per la prima volta le foreste pluviali del Sudamerica, che gli lasceranno una profonda impressione per l'enorme varietà della loro flora e fauna, ma viene anche a contatto diretto con gli orrori dello schiavismo, a cui Darwin è violentemente contrario.



Charles Lyell

Durante il viaggio, Darwin riceve dall'Inghilterra una copia dei due volumi dei "Principles of geology" dello studioso scozzese Charles Lyell, uno dei padri fondatori della geologia e sostenitore della teoria dell'attualismo (o uniformismo), secondo la quale i fenomeni che si sono verificati in passato sono gli stessi che osserviamo oggi e solo il loro protrarsi per milioni di anni spiega i fenomeni grandiosi che noi possiamo osservare oggi, come ad esempio la formazione delle catene montuose. La lettura di questo testo si dimostrerà fondamentale per Darwin, sia perché durante le escursioni a terra nel corso del viaggio Darwin avrà modo di mettere alla prova la validità delle idee del Lyell, che si dimostreranno perfettamente adeguate a spiegare i fenomeni da lui osservati in natura, sia perché in seguito Darwin stesso applicherà lo stesso principio dell'attualismo alla biologia nell'elaborare la sua teoria evolutiva.



Cranio di
Megatherium,
un bradipo
gigante oggi
estinto



La nave si sposta poi più a sud lungo le coste dell'Argentina e anche qui Darwin compie esplorazioni a terra: ha così modo di osservare la fauna caratteristica delle Pampas, le praterie sudamericane, ma anche di raccogliere fossili dalla formazione delle Pampas: la cosa che più lo colpisce è il ritrovare resti di animali giganteschi (bradipi e armadilli giganti), specie chiaramente non più esistenti oggi ma evidentemente imparentate con le specie che ancor oggi popolano il Sudamerica.



Doppiato capo Horn, la Beagle prosegue i suoi rilevamenti lungo la costa cilena dove Darwin avrà occasione di compiere due osservazioni molto importanti:



Sulle Ande a più di 3000 metri di altezza osserva strati rocciosi contenenti conchiglie marine; è evidente che quegli strati si sono formati in mare e solo successivamente sono stati sollevati a formare le Ande; ma per sollevare strati rocciosi dal livello del mare fino a più di 3000 metri, c'è sicuramente voluto un tempo molto lungo.



Nella città cilena di Concepcion, pochi giorni dopo che quest'ultima è stata colpita da un forte terremoto e dal successivo tsunami, nota che il terremoto, oltre agli effetti devastanti sulla città, ha provocato il sollevamento della linea di costa di quasi un metro; immagina allora che una serie di terremoti di questo tipo, protrattisi per milioni di anni, possa aver causato il sollevamento della catena andina.



Rovine della città di Concepcion dopo il terremoto del 1835, dalla relazione del capitano della "Beagle"



Completato il rilevamento della costa del Sudamerica, la Beagle inizia il viaggio di ritorno attraversando l'Oceano Pacifico, e si ferma per quasi un mese alle isole Galapagos, dove Darwin ha modo di osservare le straordinarie fauna e flora di queste isole: si tratta di una sosta che avrà conseguenze profonde per l'elaborazione della sua teoria. (vai alle isole Galapagos)





Dopo la sosta alle Galapagos, la nave attraversa il Pacifico, fermandosi brevemente prima a Tahiti, poi in Nuova Zelanda e in Australia, infine dopo aver attraversato l'Oceano Indiano doppia il capo di Buona Speranza e, dopo una breve nuova sosta in Brasile per completare le misurazioni, fa rotta verso l'Inghilterra dove giunge il 2 ottobre del 1836.

Completato il grande viaggio, ora per Darwin si prospetta un grande lavoro: bisogna far studiare tutti gli esemplari raccolti nel corso del viaggio dai vari specialisti, studiare le relazioni scientifiche sul viaggio e sui fenomeni osservati, e soprattutto cominciare a lavorare su quella ipotesi che si sta sviluppando nella sua mente: l'ipotesi che tutti gli organismi siano il risultato di un'evoluzione prodotta da cause naturali.

Inizialmente Darwin si stabilì per un breve periodo a Cambridge, ma presto si trasferì, insieme a tutti i suoi preziosi esemplari, a Londra; qui rimase fino al 1842, godendo della vita sociale della capitale inglese, dove conosce e frequenta i maggiori intellettuali dell'epoca. All'inizio del 1839, sposatosi con la cugina Emma Wedgwood, dovette trovare una casa per la futura famiglia. Così nel 1842 acquistò una casa a Down, nel Kent, dove rimarrà, dedicandosi esclusivamente ai suoi studi, fino alla morte avvenuta nel 1882.



Se la teoria di Darwin è stata accettata e viene tuttora considerata valida (anche se enormemente perfezionata nel corso dei 150 anni che sono passati dalla pubblicazione dell' "Origine delle specie" ad oggi), ciò si deve essenzialmente a due fatti:

- a) Darwin, che lavorò per più di venti anni alla sua teoria prima di pubblicarla, aveva accumulato una mole enorme di dati riguardanti la teoria e di conseguenza prove schiaccianti del fatto che l'evoluzione fosse realmente avvenuta (vai alle prove dell'evoluzione), tanto che dopo di lui nessun naturalista o biologo serio ha mai potuto negare l'evoluzione.
- b) Darwin ha fornito, a differenza di Lamarck, un meccanismo valido per l'evoluzione, cioè la selezione naturale, che è stata oggetto di numerosi studi sia in laboratorio che in natura, che ne hanno dimostrato l'efficacia.



A Down, Darwin si mette al lavoro sull'ipotesi dell'evoluzione. Ma poiché per la mentalità dell'epoca uno studioso per essere considerato dalla comunità scientifica deve essere uno specialista in qualche ramo delle scienze naturali, decide di dedicarsi allo studio di un gruppo di crostacei, i cirripedi. Vi dedicherà molti anni, per produrre alla fine una monografia sui cirripedi tuttora degna della considerazione degli studiosi di questo gruppo.

Alcuni cirripedi su una roccia



Contemporaneamente, inizia a raccogliere dati su quello che chiama “il problema della trasformazione delle specie”, a cui lavora intensamente nonostante la salute malferma.

Sapendo che gli allevatori di animali domestici riescono a sviluppare diverse razze, invia questionari a molti allevatori, informandosi sui metodi da loro utilizzati. Si rende immediatamente conto che la chiave del successo degli allevatori nella creazione di razze è la selezione artificiale, ma inizialmente non riesce a capire come un processo di questo tipo possa agire in natura.



Thomas Robert Malthus

Sarà la lettura dell'opera di Malthus a suggerirgli l'idea giusta. Nell'opera *An essay of the principle of the population* Malthus sostiene che la popolazione umana cresce troppo rapidamente rispetto alla produzione di cibo, pertanto non ci sarà mai cibo a sufficienza per tutti e necessita un controllo delle nascite. Questo suggerì a Darwin l'idea giusta: poichè in natura tutte le popolazioni di animali hanno tassi di crescita che le porterebbero a crescere smisuratamente e ad esaurire rapidamente le risorse, è chiaro che ad ogni generazione solo una parte degli individui riescono a sopravvivere, e quali? Quelli che casualmente hanno qualche carattere che li avvantaggia nella competizione per le risorse dell'ambiente, carattere che poi trasmetteranno ai loro discendenti.
E' il principio della selezione naturale.



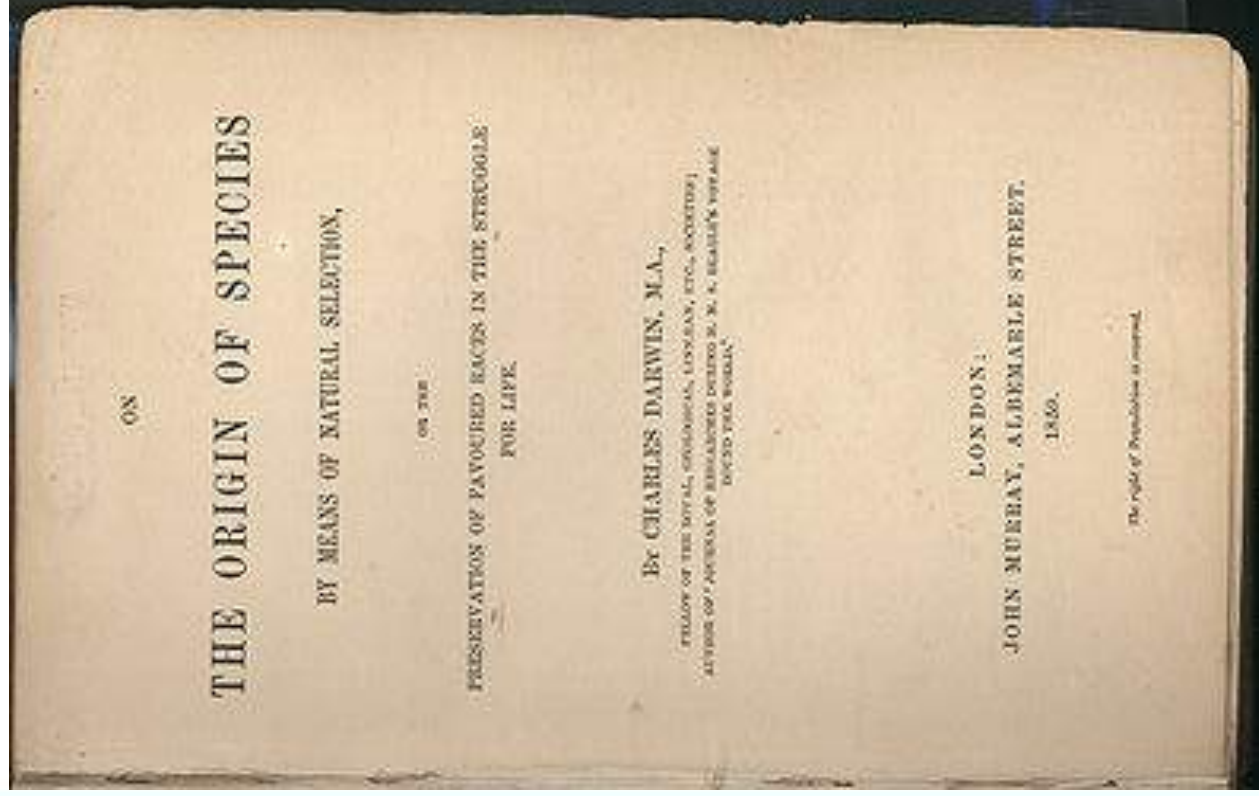
Alfred Russel Wallace

Nel 1858, Darwin era ormai prossimo a pubblicare la sua teoria sull'evoluzione; ma improvvisamente giunse alla Royal Society di Londra un articolo scritto da un naturalista che lavorava nelle foreste dell'Indonesia: Alfred Russel Wallace.

Wallace, grazie ad una geniale intuizione, era giunto ad elaborare una teoria identica a quella di Darwin sull'evoluzione tramite selezione naturale.

Darwin rischiava così di perdere la priorità scientifica su una teoria che gli era costata decenni di lavoro; pertanto i suoi amici lo convinsero a scrivere un breve saggio, che venne pubblicato insieme all'articolo di Wallace.

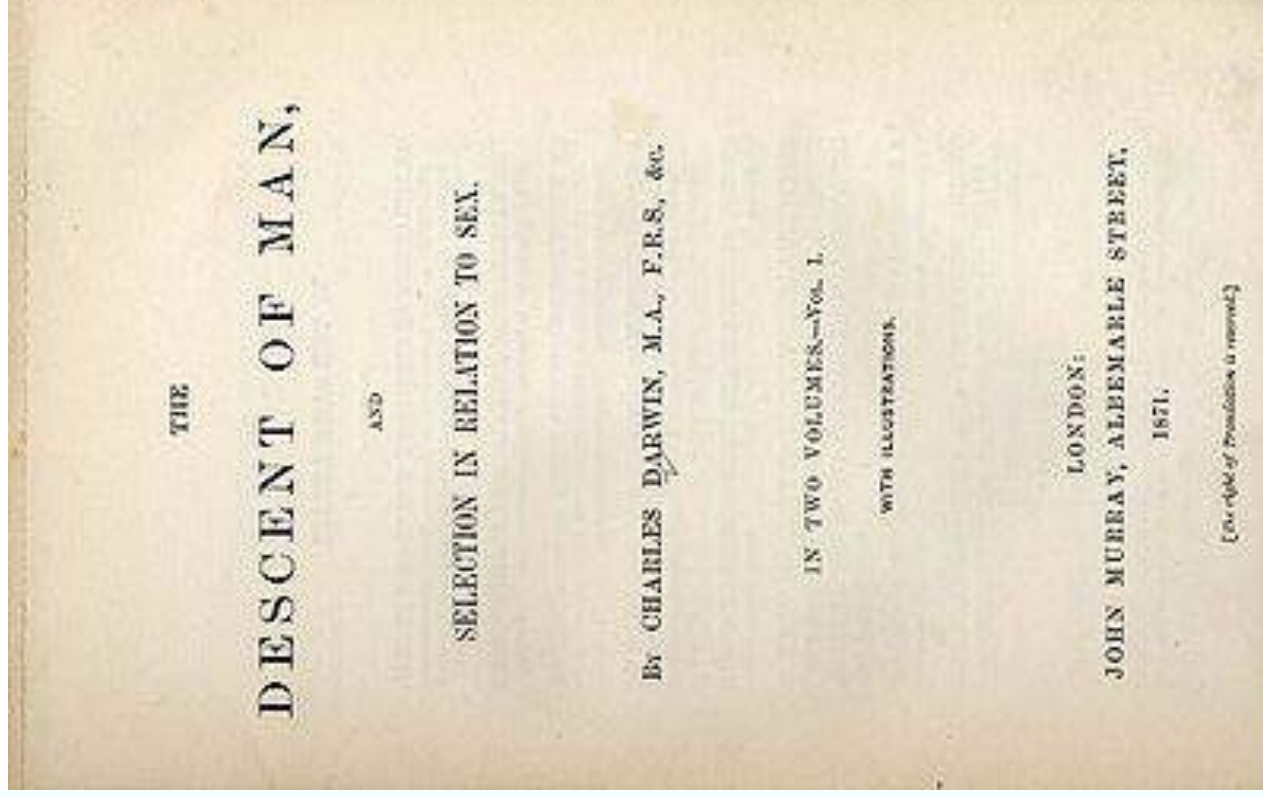
Ma poiché si trattava di due lavori brevi e molto sintetici, passarono quasi inosservati.



Il frontespizio della prima edizione dell' "Origine delle specie", 24 novembre 1859

L'episodio stimolò Darwin ad affrettare la pubblicazione del suo lavoro principale, che vide la luce l'anno successivo. Contrariamente al saggio breve dell'anno precedente, l' "Origine delle specie" conteneva una massa tale di prove a favore dell'evoluzione, che da allora in poi nessuno studioso serio ha più messo in discussione il fatto che l'evoluzione sia avvenuta. Il libro di Darwin fece sensazione e risultò anche un successo editoriale: le duemila copie della prima edizione (un numero enorme per la Londra della metà dell' '800), andarono esaurite già il primo giorno.

Ma il libro naturalmente suscitò anche una forte reazione, da parte soprattutto di color che per motivi irrazionali si rifiutavano di credere all'evoluzione delle specie e soprattutto all'evoluzione dell'uomo.



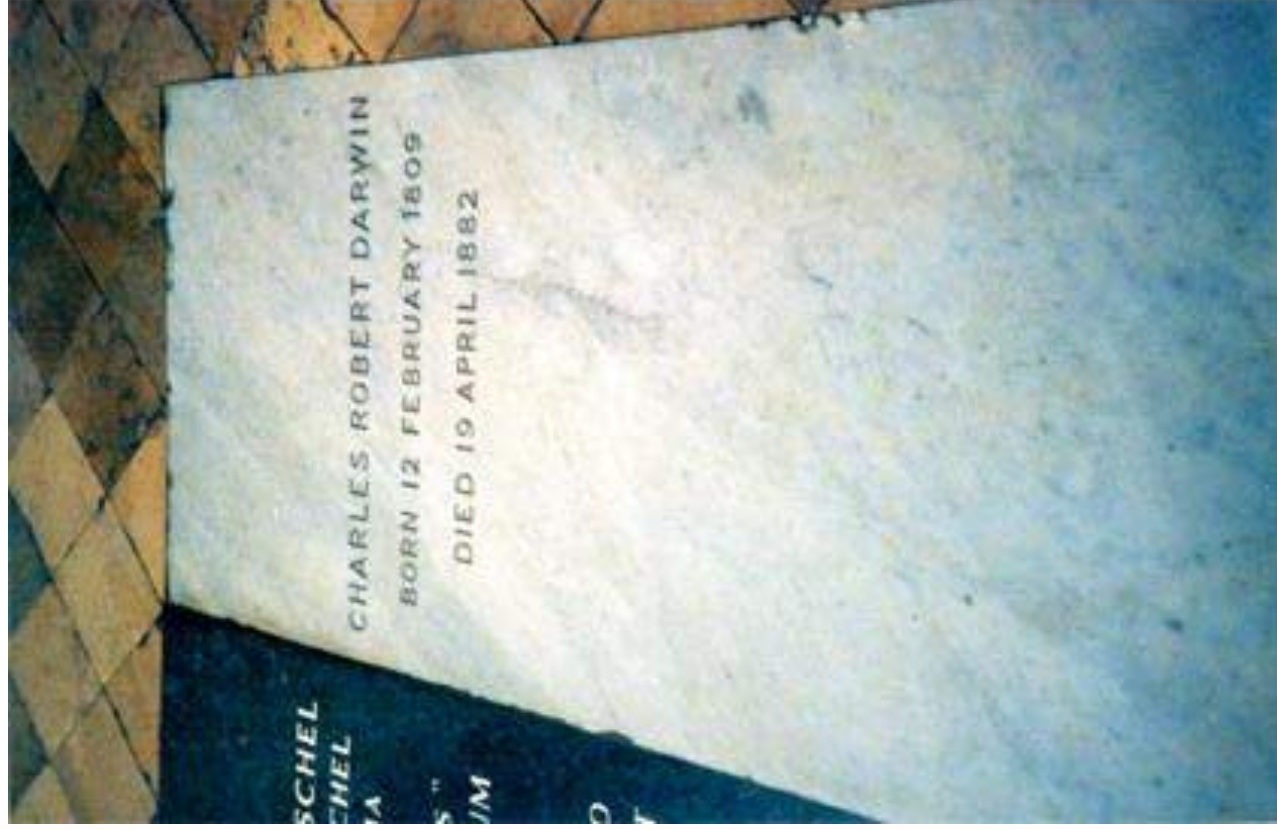
Di fatto, Darwin nell' "Origine delle specie" aveva deliberatamente omissso qualsiasi riferimento alla specie umana, per timore delle polemiche che si sarebbero scatenate; si era limitato ad una breve frase nella conclusione, in cui affermava che tramite la sua teoria "si sarebbe fatta luce sull'origine dell'uomo".

Le conseguenze della sua teoria però furono immediatamente comprese, e la polemica si scatenò comunque; pertanto, nel 1871 Darwin si decise a pubblicare un lavoro specificatamente dedicato all' "Origine dell'uomo", in cui, oltre a dimostrare le strette somiglianze anatomiche fra l'uomo e le grandi scimmie antropomorfe, ipotizzò anche (correttamente, come la ricerca successiva ha dimostrato) che l'origine dell'uomo andasse cercata in Africa, patria di tre delle antropomorfe attuali (gorilla, scimpanzè e bonobo) in opposizione all'Asia, dove ne vive solo una (l'orango).

Il frontespizio dell' "Origine dell'uomo"



Dopo la pubblicazione dell' "Origine delle specie" Darwin e dell' "Origine dell'uomo" continuò a lavorare e a produrre testi scientifici, nonostante la salute sempre più malferma gli rendesse difficile il lavoro (secondo un'ipotesi, Darwin soffriva della malattia di Chagas, una malattia causata da un protozoo trasmesso da un emittente sudamericano, che egli aveva contratto durante il suo soggiorno nelle Pampas); di particolare importanza il volume sull' "Espressione delle emozioni nell'uomo e negli animali", oggi considerato il primo testo di etologia. Il grande naturalista si spese nella sua casa di Down nel 1882, e fu sepolto nell'abbazia di Westminster.

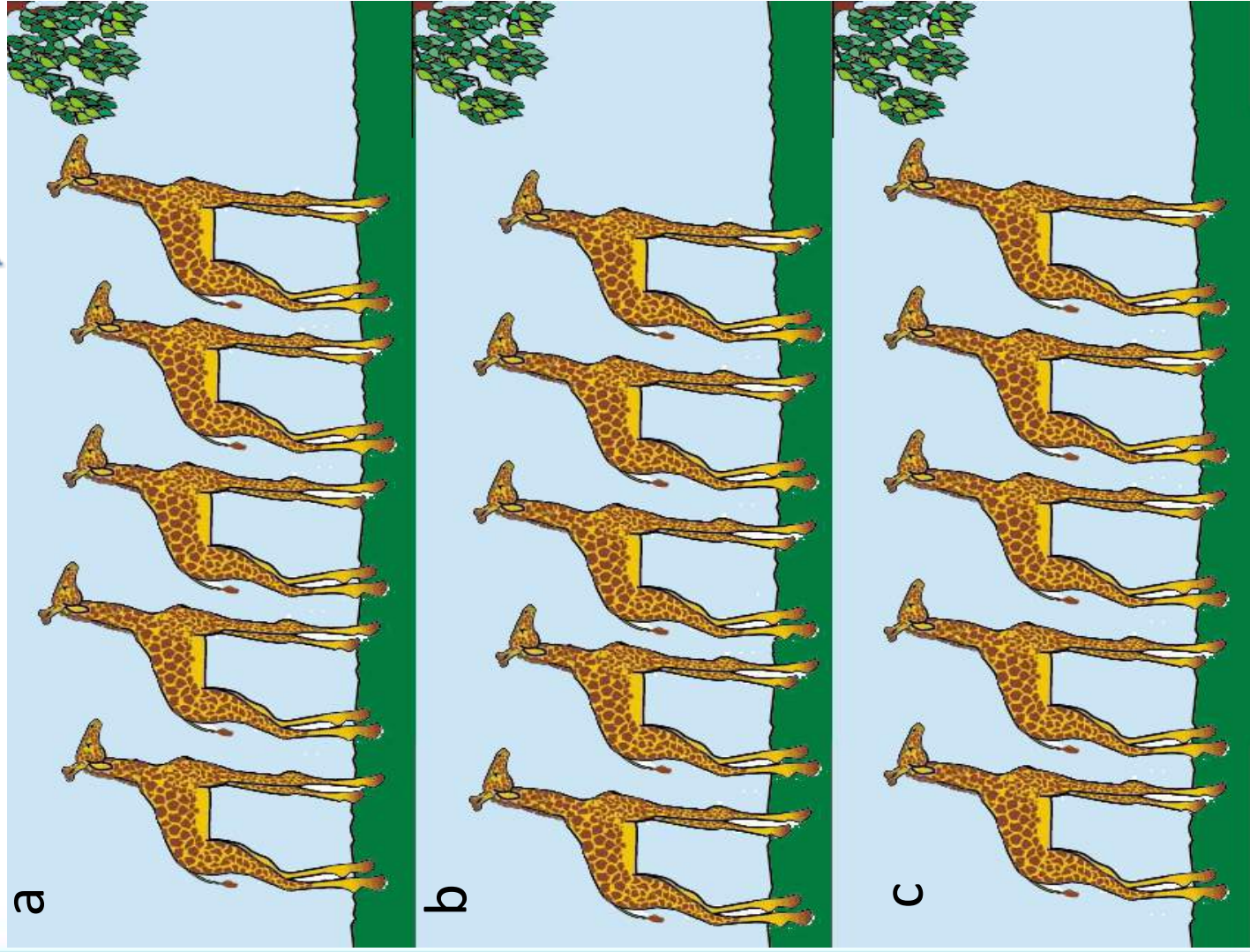


La tomba di Darwin nell'abbazia di Westminster



Sostanzialmente, la teoria di Darwin si basa sui seguenti punti:

- a) Nelle popolazioni naturali di tutte le specie viventi esiste una variabilità naturale, ereditabile.
- b) Questa variabilità fa sì che a seconda delle condizioni ambientali taluni individui risultino favoriti rispetto ad altri e quindi riescano a sfruttare meglio le risorse dell'ambiente e di conseguenza a lasciare un maggior numero di prole.
- c) Come conseguenza, nelle generazioni successive i caratteri che conferiscono questi vantaggi diventano progressivamente sempre più frequenti nelle popolazioni, fino a fissarsi, cioè a sostituire completamente gli altri caratteri (selezione naturale).
- d) Questo processo, proseguendo per milioni di anni, porta alla modificazione progressiva delle specie, cioè all'evoluzione.



La spiegazione che Darwin dà del collo della giraffa è diversa da quella di Lamarck: in una popolazione di antenati della giraffa, complessivamente a collo corto, c'erano giraffe con il collo di lunghezza leggermente diversa (a), caratteri ereditati dai genitori.

Le giraffe col collo più lungo, favorite nel brucare le foglie alte degli alberi, lasciavano un maggior numero di discendenti, e quindi aumentava la loro frequenza nella popolazione (b) fino a che tutta la popolazione era costituita da giraffe col collo un po' più lungo (c). Se poi compariva nella popolazione una giraffa con il collo ancora un po' più lungo, il processo poteva ricominciare, fino a portare, nel corso di un tempo molto lungo, alle giraffe attuali.



Tuttavia, quando la teoria di Darwin venne enunciata per la prima volta nel 1859, aveva un punto debole: nessuno sapeva esattamente che cosa fosse questa variabilità ereditabile che secondo Darwin esisteva nelle popolazioni naturali e costituiva la base su cui agiva la selezione naturale. Questo anche perché nessuno aveva ancora compreso con precisione le leggi che regolavano la trasmissione dei caratteri ereditari.

In realtà, qualcuno che aveva compreso le leggi dell'ereditarietà c'era: era l'abate Gregor Mendel, che nel suo monastero di Brno, oggi nella Repubblica Ceca, allora parte dell'impero austro-ungarico, incrociando pazientemente piante di pisello con caratteri diversi, aveva delineato il meccanismo dell'ereditarietà.



Gregor Mendel

Mendel aveva pubblicato i risultati del suo lavoro sul giornale della società scientifica di Brno, una rivista scientifica provinciale poco conosciuta all'estero e quindi i suoi risultati passarono inosservati. Mendel stesso non ricevette durante la sua vita nessun riconoscimento per il suo lavoro, e Darwin, che morì nel 1882, non conobbe mai i suoi risultati.



Alla fine però, nel 1900, il lavoro di Mendel fu riscoperto indipendentemente da tre ricercatori, De Vries, Correns e Tschermak. La riscoperta delle leggi fondamentali della genetica sembrò inizialmente mettere in crisi l'evoluzionismo, perché le leggi di Mendel affermavano che i geni (e i caratteri che questi geni determinavano) venivano trasmessi invariati da una generazione all'altra; ma in seguito, con la scoperta delle mutazioni e con lo sviluppo della genetica delle popolazioni, divenne possibile fondere la genetica con l'evoluzionismo, creando così, intorno agli anni trenta del 20° secolo, quella che fu definita "la teoria sintetica dell'evoluzione", soprattutto ad opera di alcuni evoluzionisti statunitensi (Mayr, Simpson, Dobzhansky, etc.).

In tempi a noi più recenti, gli sviluppi della biologia molecolare, con la possibilità di clonare il DNA, e la scoperta dei geni che controllano lo sviluppo embrionale, con lo sviluppo della scienza cosiddetta dell' "evo-devo" (evoluzione + sviluppo embrionale), hanno fornito nuove prove dell'evoluzione e contribuito a chiarire alcuni punti della teoria.



La teoria moderna

La teoria evolutiva viene attualmente enunciata nei seguenti punti fondamentali:

- a) Variabilità genetica delle popolazioni naturali
- b) Selezione naturale operata dall'ambiente
- c) Trasformazione delle popolazioni ed adattamento di queste all'ambiente (evoluzione)
- d) Frammentazione di popolazioni precedentemente unitarie con formazione di nuove specie (speciazione)



Variabilità genetica delle popolazioni naturali

Darwin aveva intuito che nelle popolazioni naturali esisteva una variabilità ereditabile che costituiva il materiale di partenza su cui agiva la selezione naturale, ma non era in grado di spiegare in che cosa consisteva questa variabilità perché allora mancavano conoscenze genetiche precise. Oggi sappiamo che questa variabilità è originata dalle mutazioni, cioè da errori casuali che avvengono nella fase di replicazione del DNA. Tali mutazioni si possono rivelare utili, neutre o dannose per gli organismi che le portano, a seconda dell'ambiente in cui l'organismo vive; le mutazioni tendono ad accumularsi nel patrimonio genetico delle specie (anche quelle che risultano nocive in un determinato ambiente non sempre vengono eliminate immediatamente, perché per esempio se sono recessive negli organismi eterozigoti sono mascherate dai geni dominanti e quindi protette dalla selezione naturale).



La selezione naturale

La selezione naturale è il principale fattore che dirige l'evoluzione (si dice talora che l'evoluzione darwiniana è guidata dal "caso"; in realtà ciò non è assolutamente vero, perché il caso interviene solo nella prima fase, cioè nella creazione della variabilità: l'evoluzione è poi guidata dalla selezione naturale, e quindi, in ultima analisi, dall'ambiente); ciò nonostante, dimostrazioni scientifiche della sua azione sono venute relativamente tardi nello sviluppo della teoria evolutiva; questo perché inizialmente molti naturalisti, a partire dallo stesso Darwin, credevano (erroneamente) che la sua azione fosse troppo lenta per poter essere osservata nel corso di una vita umana; oggi però sono disponibili molti studi scientifici che documentano in modo inequivocabile l'azione della selezione naturale in natura.





L'evoluzione può essere studiata dal punto di vista dei cambiamenti che avvengono in tempi relativamente brevi nella struttura genetica delle popolazioni (**microevoluzione**): questo aspetto è studiato dalla genetica di popolazioni, che studia gli effetti dei cambiamenti evolutivi a livello delle frequenze genetiche delle popolazioni, e dalla sistematica, che studia i fenomeni di speciazione, cioè la frammentazione di specie preesistenti che porta alla formazione di nuove specie.

D'altra parte, l'evoluzione può anche essere studiata dal punto di vista dei cambiamenti di maggiore entità che avvengono nel corso di periodi di tempo molto più lunghi (**macroevoluzione**). Questo era tradizionalmente il campo d'azione della paleontologia, ma recentemente con la scoperta dei geni che controllano lo sviluppo embrionale si è sviluppata la nuova scienza dell' "evo-devo" (cioè evoluzione-sviluppo, development in inglese) che sta portando un contributo fondamentale alla conoscenza dei fenomeni macroevolutivi.



Le prove dell'evoluzione

Uno dei grandi meriti di Darwin (e una delle ragioni per cui dopo Darwin nessuno ha più potuto seriamente negare l'evoluzione) è consistito nel fatto che, nel corso degli anni che dedicò alla elaborazione della sua teoria, raccolse una massa enorme di prove a favore dell'evoluzione. Queste prove hanno conservato anche oggi tutta la loro validità, se mai i progressi delle scienze recentemente ne hanno aggiunto di nuove. Vediamo dunque quali sono queste prove; esse sono tratte da veri campi della biologia, e precisamente:

- a) Prove tratte dalla biogeografia**
- b) Prove tratte dall'anatomia comparata**
- c) Prove tratte dall'embriologia**
- d) Prove tratte dalla paleontologia**
- e) Prove tratte dalla biologia molecolare**



Prove tratte dalla biogeografia

Il '700, il secolo precedente quello di Darwin, era stato il secolo dei grandi viaggi di esplorazione: basti ricordare i viaggi dei navigatori inglesi James Cook, George Vancouver e William Bligh, nonché quelli dei francesi De Bougainville e La Perouse. E poiché nel '700, secolo dei lumi, si comincia a tenere in grande considerazione la scienza, in genere tutte queste spedizioni avevano a bordo uno o più naturalisti incaricati di raccogliere campioni di fauna e flora destinati ad arricchire le collezioni dei musei europei. Pertanto in questo periodo affluiscono in Europa esemplari di animali e piante dalle varie regioni del globo, e gli specialisti che le studiano incominciano a rendersi conto di strani fatti nella distribuzione degli esseri viventi, che mal si accordano con le ipotesi creazionistiche enunciate da Linneo.



Esempi

Classico esempio è quello delle isole situate a una certa distanza dalle coste di un continente: tali isole sono generalmente popolate da specie endemiche, cioè tipiche di tali località e non rinvenibili altrove, ma sempre strettamente imparentate con specie analoghe rinvenibili sul continente vicino. Un caso tipico di queste situazioni è quello delle Galapagos con la loro fauna strettamente affine a quella sudamericana, ma fenomeni simili si osservano anche in altre isole, per esempio in Madagascar con la sua fauna endemica ma strettamente collegata a quella africana, o con la fauna neozelandese collegata a quella australiana.



Esistono fenomeni anche su scala maggiore che risultano altrettanto difficili da spiegare alla luce della teoria creazionista: perché l’Africa e il Sudamerica, due continenti situati più o meno alla stessa latitudine, hanno fauna e flora completamente diverse?

L’Africa con leoni, leopardi, rinoceronti, giraffe, dromedari ed elefanti tra i mammiferi, nettarinie, struzzi e buceri tra gli uccelli.

Il Sudamerica con giaguari, lama, guanachi, armadilli e opossum tra i mammiferi, colibrì, nandù e tucani fra gli uccelli.



Una Nettarinia (a sinistra), uccello del vecchio mondo (Africa e Asia) specializzato per un'alimentazione a base di nettare; un colibrì (a destra), con analoghe abitudini alimentari nelle Americhe. Si noti come l'adattamento ad un regime alimentare simile abbia prodotto una forte somiglianza nella forma del corpo, nonostante che nettarinie e colibrì non siano imparentati in modo particolarmente stretto (fenomeno di convergenza evolutiva).



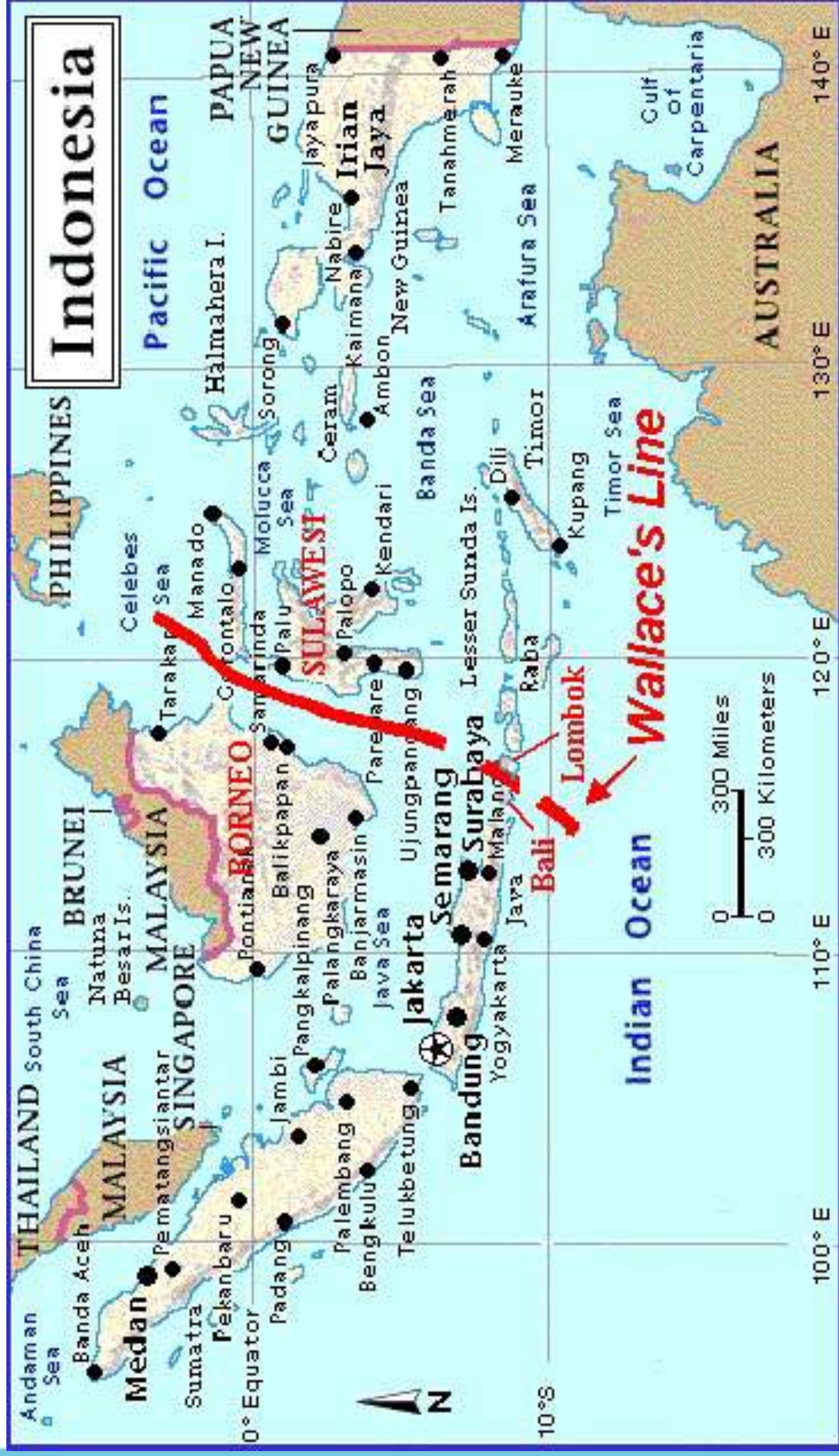
Un bucero (a sinistra), uccello tipico di Africa e Asia, e un tucano (a destra), tipico dell'America meridionale; si noti come anche in questo caso l'adattamento ad un identico stile di vita (entrambi gli uccelli si nutrono di frutta e semi) abbia prodotto convergenza nella forma del becco.



Uno struzzo, a sinistra, tipico delle savane africane, e un nandù, a destra, tipico delle Pampas argentine



Se si viaggia da ovest verso est nell'arcipelago indonesiano, si incontra dapprima la fauna tipica del sud-est asiatico, con scimmie (incluse le antropomorfe come gibboni e orang-utan), tigri, tapiri e rinoceronti, mentre ad un certo punto se si oltrepassa verso est una linea virtuale (la linea di Wallace) che corre fra le isole indonesiane di Bali e Lombok, la fauna cambia completamente, e i mammiferi placentati vengono sostituiti dai marsupiali come canguri, tilacini e koala, e dagli ancor più strani monotremi, come l'ornitorinco e le echidne, mentre tra gli uccelli buceri e fagiani vengono sostituiti da cacatua, pappagalli, uccelli del paradiso, uccelli giardinieri, casuari ed emù, tutto questo in isole che hanno praticamente lo stesso clima.



La linea di Wallace



Gibbone e orang-utan, due scimmie antropomorfe del sud-est asiatico; le scimmie antropomorfe sono completamente assenti nella regione australiana.



La tigre, un altro tipico rappresentante della fauna asiatica



Altre due specie tipiche della fauna asiatica:
il tapiro (a sinistra) e il rinoceronte di Giava (a destra)



Ma se si attraversa la linea di Wallace, ecco che il quadro cambia completamente: scompaiono i mammiferi placentati (ad eccezione di quelli introdotti dagli europei) e compaiono i rappresentanti di un gruppo molto antico di mammiferi, i monotremi, sopravvissuti solo qui: l'ornitorinco (in alto) e l'echidna (in basso)



Anche i marsupiali sono tipici della regione australiana e sono sopravvissuti solo qui (se si eccettuano poche specie sudamericane): un canguro (a sinistra) e un koala (a destra)



Il tilacino, o lupo marsupiale, della Tasmania, oggi estinto, è un altro esempio classico di convergenza: pur essendo un marsupiale, le sue abitudini di predatore avevano reso il suo corpo simile a quello di un lupo, con il quale ovviamente non aveva un rapporto di parentela diretta.



Anche la fauna ornitologica mostra la peculiarità della regione australiana: cacadua (a sinistra) e uccelli del paradiso (a destra) sono tipici di questa regione e non penetrano nella regione asiatica



Anche gli uccelli giardinieri, dal comportamento assai peculiare (i maschi costruiscono una specie di “percolato” che abbelliscono con oggetti colorati) sono limitati alla regione australiana



Il casuario, a sinistra, e l'emù, a destra, due rappresentanti della famiglia degli struzzi della regione australiana: non ci sono struzzi né loro parenti nell'Asia sudorientale



Evidentemente questi fatti sono difficilmente spiegabili con le teorie creazioniste, mentre vengono spiegati con facilità da quelle evoluzioniste, soprattutto alla luce delle moderne concezioni geologiche (tettonica a zolle) che, introducendo il concetto della deriva dei continenti, permettono di spiegare la distribuzione attuale degli organismi sulla base della storia geologica dei continenti.

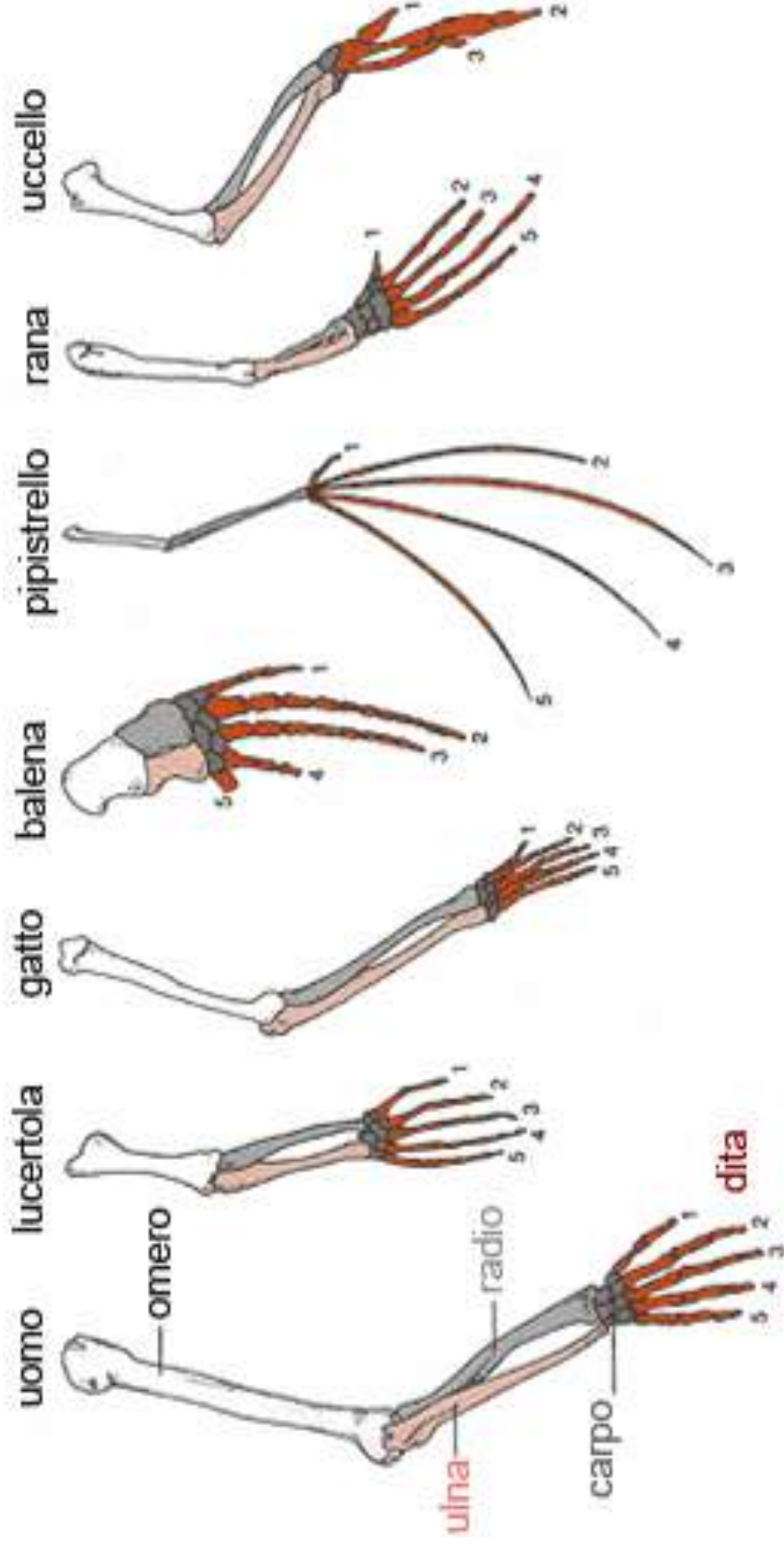
Ad esempio, l'Australia deve la peculiarità della sua fauna di marsupiali al lungo isolamento che per milioni di anni ha impedito l'ingresso nel continente ai mammiferi placentati.



Prove tratte dall'anatomia comparata

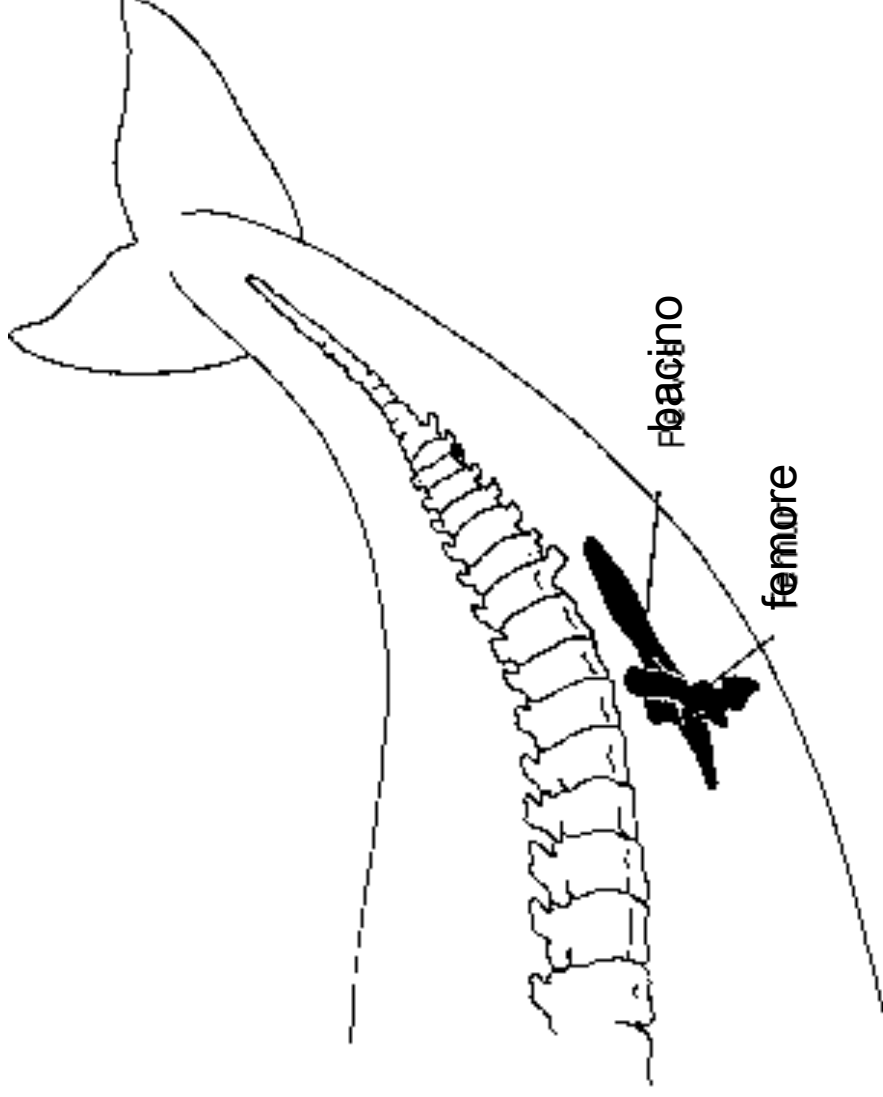
Le somiglianze nel piano strutturale di molti organismi erano già state notate dai naturalisti, che avevano fondato su di esse le loro classificazioni; tuttavia queste somiglianze possono essere spiegate in modo coerente solo dall'evoluzione, cioè ammettendo che le strutture in comune tra vari organismi sono il risultato ed il segnale di un'origine comune: esempio classico è l'arto dei tetrapodi, che ha la stessa struttura di base in animali anche completamente diversi e adattati ad ambienti totalmente diversi, come balene e pipistrelli.

Strutture omologhe

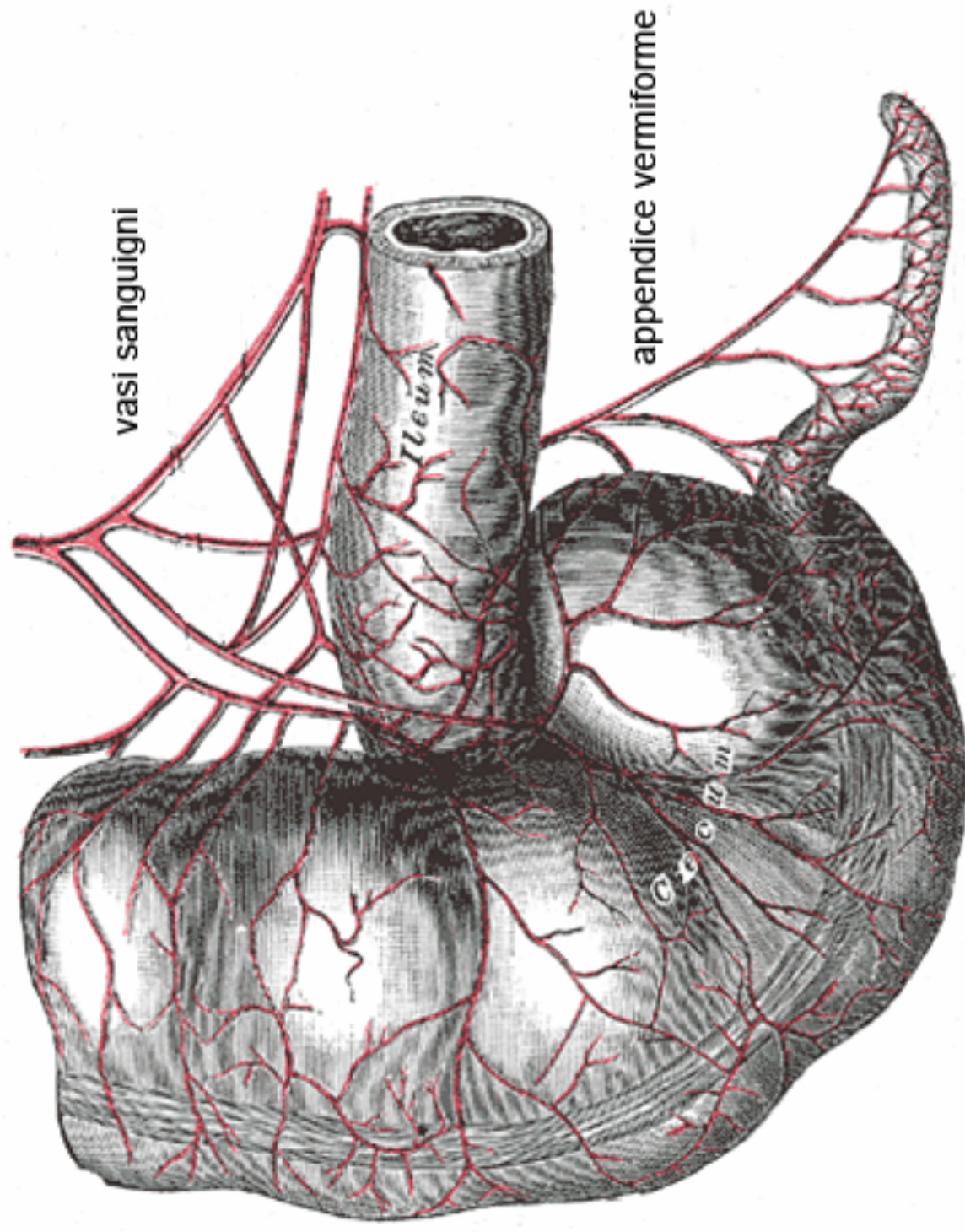


Gli arti anteriori di diversi vertebrati mostrano la struttura comune, evidentemente ereditata da un antenato comune, pur con le più diverse modifiche che l'arto ha subito nei vari gruppi: sono strutture omologhe

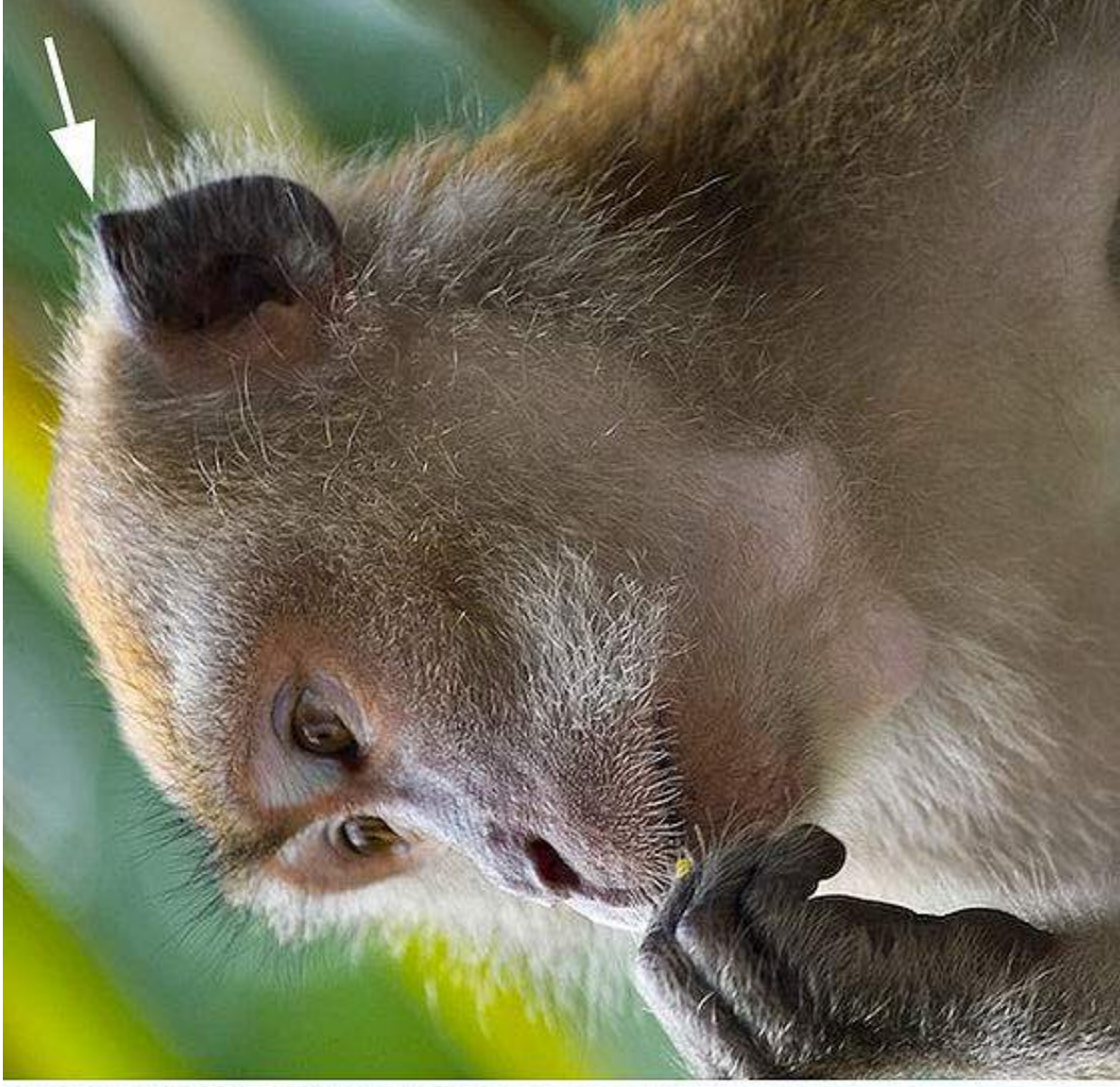
Organi vestigiali



Un altro argomento chiaramente a favore dell'evoluzione è la presenza di organi vestigiali, cioè resti di organi estremamente ridotti e non più funzionali in animali che nel corso dell'evoluzione hanno perso la necessità di usarli, come gli arti posteriori della balena (vedi figura qui sopra) o l'appendice e i muscoli dell'orecchio nell'uomo (vedi dopo)



L'appendice vermiforme nell'uomo: resto di un organo molto più sviluppato nei mammiferi erbivori



Il piccolo ispessimento indicato dalla freccia nell'orecchio umano è un resto dei muscoli ben più sviluppati che permettono alle scimmie (e a molti altri mammiferi) di muovere le orecchie



Astianax fasciatus mexicanus: pesce cieco del Nord America con occhi vestigiali sotto la cute



Spalax leucodon, mammifero medioorientale cieco ... anche lui con occhi vestigiali sotto la cute



L'uomo (come tutte le scimmie) ha un olfatto molto poco sviluppato rispetto ad altri mammiferi. La riduzione dell'olfatto trova la spiegazione in geni non più attivi che funzionano da organi vestigiali. Possono essere considerati organi vestigiali anche i geni non più attivi.





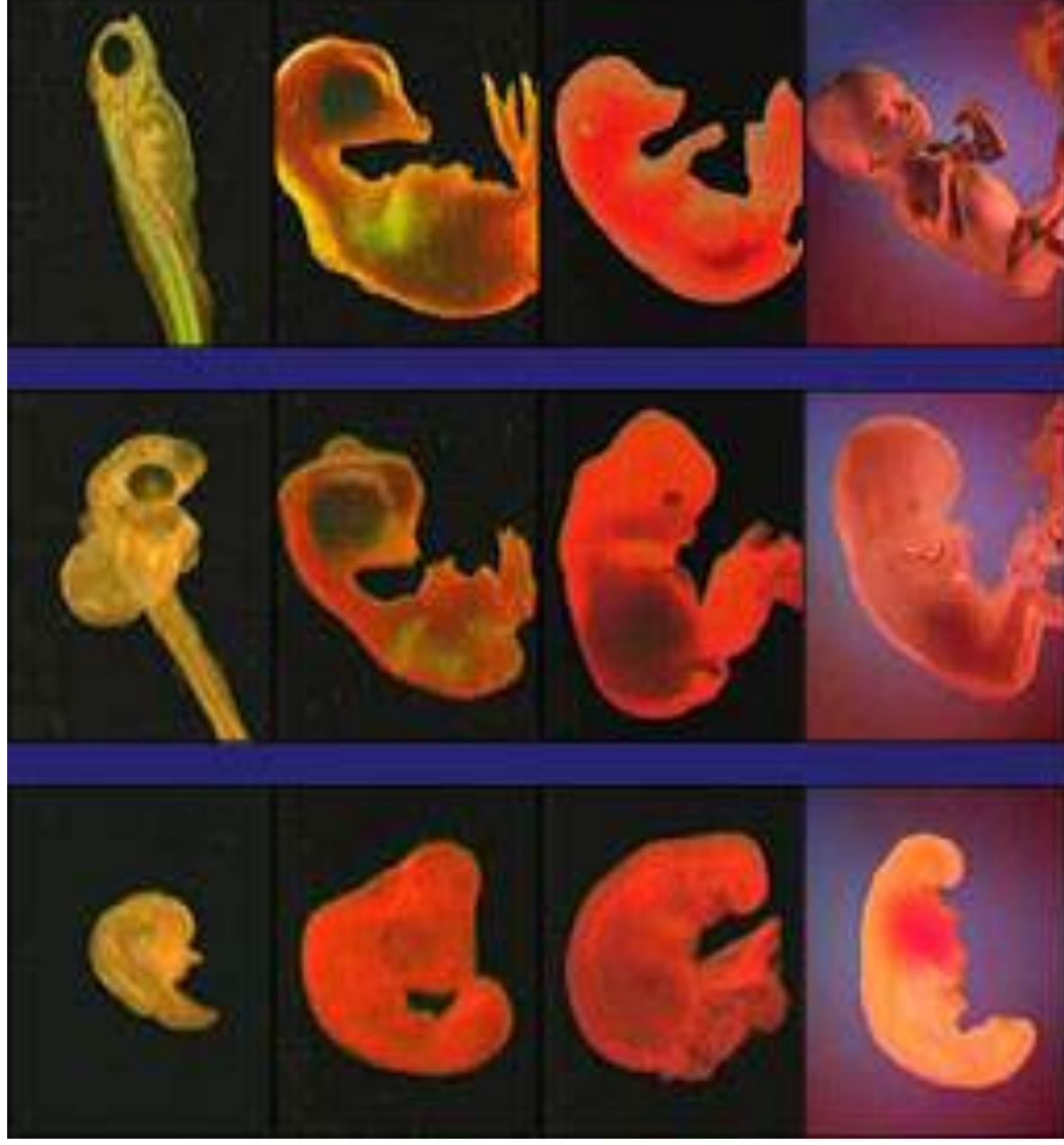
Prove tratte dall'embriologia

Se si osservano gli embrioni dei vertebrati, per esempio di un pesce, un anfibio, un rettile, un uccello e un mammifero, salta subito all'occhio la forte somiglianza tra di loro, una somiglianza che è tanto più forte quanto più precoce è lo stadio di sviluppo embrionale: nel corso del successivo sviluppo gli embrioni si differenziano poi progressivamente, dando origine ai diversi vertebrati.

Il naturalista tedesco Ernst Haeckel, contemporaneo di Darwin, da queste osservazioni aveva tratto una sua "legge biogenetica fondamentale", secondo la quale "l'ontogenesi ricapitola la filogenesi", cioè nel corso dello sviluppo embrionale un organismo ripercorrerebbe le tappe della sua evoluzione.

Oggi non crediamo più a questa legge, ma la somiglianza tra tutti gli embrioni dei vertebrati rimane un forte argomento a favore della loro origine comune; il fatto che questa somiglianza si sia conservata è una conseguenza dello sviluppo in condizioni che inizialmente sono simili per tutti gli embrioni (cioè immersi in un liquido, che può essere l'acqua nel caso di pesci e anfibi, o il liquido amniotico nel caso dei vertebrati terricoli).

Ma oltre a questo, nuove prove a favore dell'evoluzione sono venute recentemente dallo sviluppo della nuova scienza dell'"evo-devo", che combina lo studio della genetica e dell'embriologia.



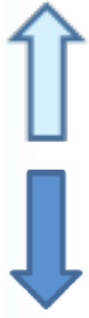
Embrioni di vertebrati a confronto: dall'alto in basso, pesce, pollo, maiale e uomo
(da sinistra a destra, stadi successivi dello sviluppo)



Prove tratte dalla paleontologia

La paleontologia, cioè lo studio dei fossili, occupa un posto speciale tra le scienze che ci forniscono prove del processo evolutivo: infatti, anche senza i fossili potremmo capire che è avvenuta un'evoluzione, perché le prove dell'evoluzione che esistono nella natura attuale sono sufficienti a dimostrarlo, ma non potremmo mai sapere come l'evoluzione si è svolta concretamente: solo i fossili possono mostrarci gli antenati degli organismi attuali e permetterci di conoscere tanti straordinari esseri viventi che sono vissuti sulla terra, come per esempio i dinosauri.

Occorre però tenere presente che i fossili ci possono aiutare a comprendere l'evoluzione solo se inseriti in un preciso contesto: essi erano infatti già noti fin dall'antichità, ma non se ne era compreso il significato: venivano considerati opera di forze sovranaturali o resti di organismi sepolti dal diluvio universale.



Per poter comprendere il reale significato dei fossili, bisogna essere in grado di collocarli nella corretta sequenza temporale, e questo è un compito che svolsero i geologi del '700 e dell'800: studiando la collocazione degli strati di rocce sedimentarie le une rispetto alle altre riuscirono a collocarle nella corretta sequenza e a ricostruire i vari periodi della storia della terra.

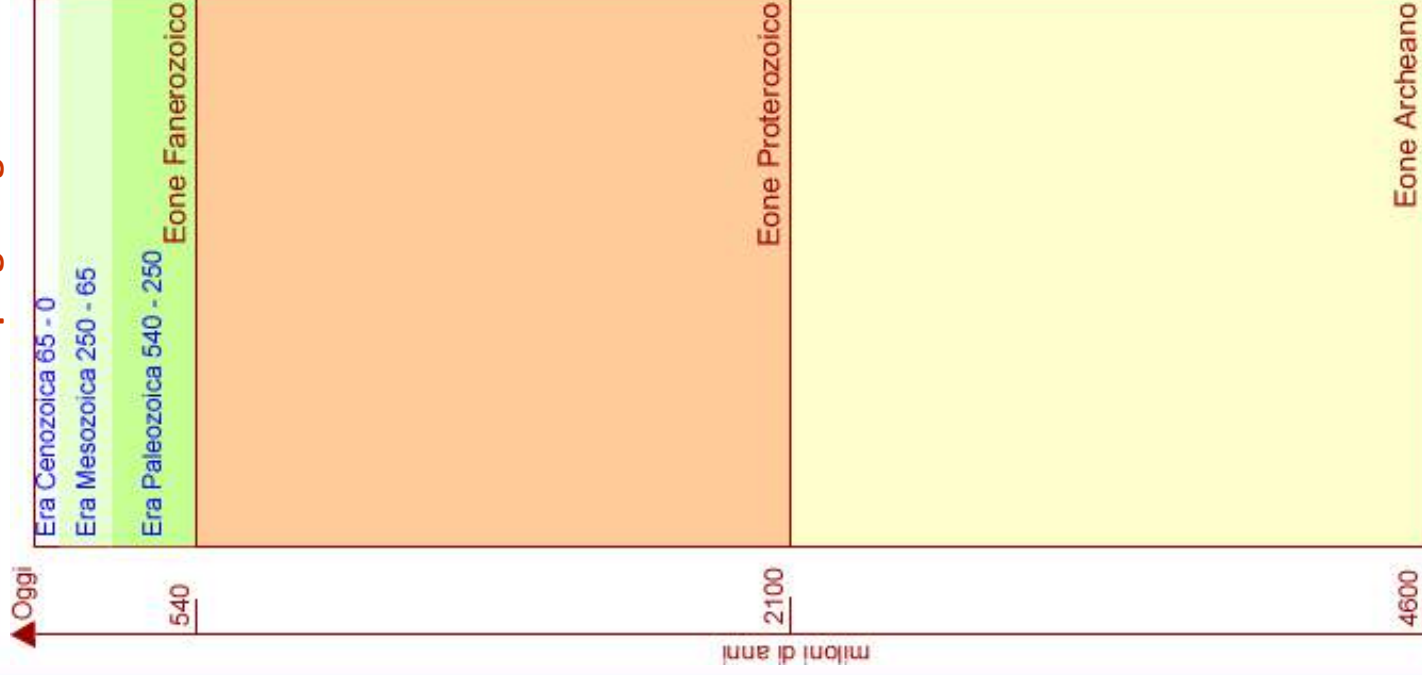
Questo permetteva solo una datazione **relativa** delle rocce (e dei fossili che contenevano), vale a dire si poteva stabilire se una roccia o un fossile era più antico o più recente di un altro; ma non si disponeva ancora di datazioni assolute, cioè non si poteva dire **quanto** una roccia o un fossile fossero antichi.



Da questa sequenza della storia della Terra si possono osservare alcuni fatti:

- I fossili delle ere passate rappresentano organismi diversi da quelli attuali, e tanto più diversi quanto più le rocce sedimentarie che li racchiudono sono antiche.
- I fossili dei vari organismi non compaiono a caso nel corso della storia della Terra, ma secondo un ordine preciso: negli strati più antichi troviamo soltanto resti di organismi relativamente semplici, quelli via via più complessi compaiono poi successivamente in ordine di complessità crescente nel corso delle ere successive.
- I fossili che troviamo nelle diverse regioni della Terra sono simili agli organismi che ancor oggi vivono in quelle stesse regioni: ad esempio i fossili di marsupiali sono particolarmente abbondanti in Australia, dove ancor oggi vivono in prevalenza specie di marsupiali; in Sudamerica troviamo fossili di armadilli e bradipi, animali che vivono tuttora in quella parte del mondo.
- Le specie si modificano gradualmente nel corso del tempo, anche se la velocità di trasformazione delle specie non è sempre uniforme.

La scala del tempo geologico



Compaiono e si evolvono le specie animali e vegetali fino a quelle che attualmente popolano la Terra.

Si forma un ambiente più favorevole all'evoluzione delle forme di vita.

Compaiono le prime cellule eucariote (circa 1500 milioni di anni fa) e i primi organismi pluricellulari (fauna di Ediacara, circa 620 – 550 milioni di anni fa). Formazione di un supercontinente (Rodinia) che in seguito si separa in quattro parti (Gondwana, Laurentia, Baltica, Siberia)

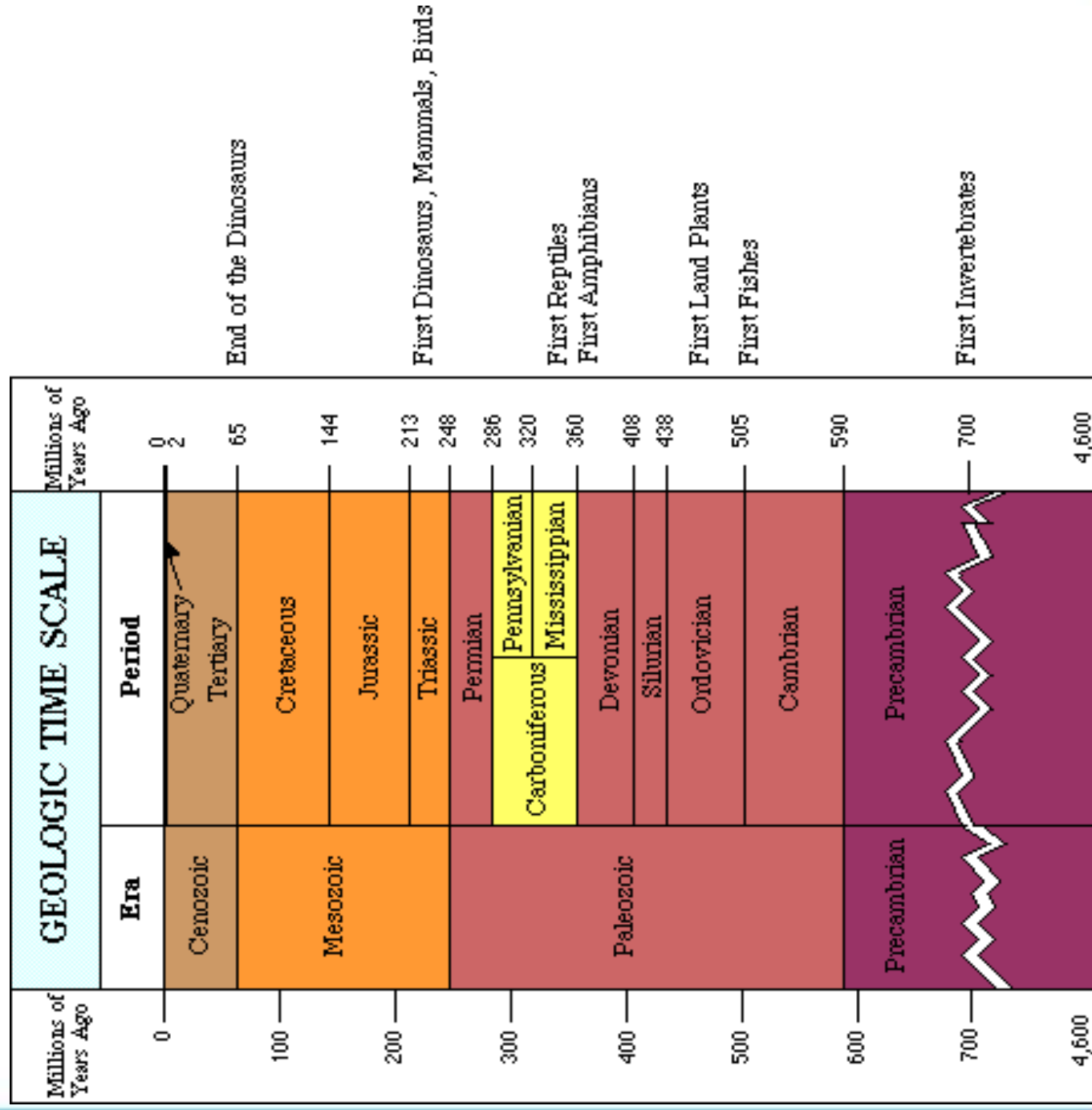
Si forma la Terra che nel corso del tempo si raffredda. Si forma la crosta continentale sulla quale si depositano le lave eruttate dai vulcani.

L'atmosfera è composta da anidride carbonica, metano, ammoniaca). Si formano i primi oceani. La prima forma di vita risalgono a 3500 milioni di anni fa e sono costituite da organismi simili agli attuali batteri

All'incirca dal 1945 in poi, i paleontologi hanno avuto a disposizione anche metodi di datazione assoluta, basati in genere sul decadimento di isotopi radioattivi, che permettono di assegnare un'età alle rocce e ai fossili che esse contengono: in tal modo è stato possibile tracciare una storia della Terra, e comprendere quando sono comparsi i vari gruppi di organismi nel corso di questa storia.



In questa scala del tempo geologico, sono esposti in modo più dettagliato gli eventi degli ultimi 600 milioni di anni, cioè il periodo durante il quale si sono sviluppati gli organismi pluricellulari.





Ma i fossili ci danno anche altre informazioni preziose, cioè ci permettono di vedere quali sono stati gli organismi tramite i quali si è realizzato il passaggio tra gruppi diversi, cioè i famosi “anelli di congiunzione”.

Bisogna però comprendere bene cosa significa anello di congiunzione: se riteniamo ad esempio che gli uccelli si siano evoluti a partire dai rettili, questo non significa che la forma di passaggio, cioè l’ “anello di congiunzione”, avrà caratteristiche intermedie fra gli uccelli e i rettili attuali, ma che presenterà caratteri sia dei rettili primitivi che degli uccelli primitivi. Inoltre, non dovrà comparire a caso nella storia della Terra, ma in un ben preciso momento, cioè dopo la comparsa dei rettili ma prima della comparsa degli uccelli moderni.



L'*Archaeopteryx*, rinvenuto in Germania nelle cave di Solnhofen, risponde a questi requisiti: il suo scheletro è quasi identico a quello di alcuni dinosauri teropodi, e le sue caratteristiche rettiliane sono: mandibole con denti, una lunga coda ossea, dita separate sull'ala (negli uccelli moderni queste ossa sono fuse), e un collo attaccato al cranio da dietro (e non da sotto come negli uccelli moderni). I suoi caratteri da uccello sono solo due: penne asimmetriche, come negli uccelli moderni, e un pollice opponibile, probabilmente usato per appollaiarsi sui rami.





Se noi consideriamo la documentazione fossile, vediamo che circa 200 milioni di anni fa c'erano sulla Terra molte specie di Teropodi, agili dinosauri a due zampe che vengono considerati gli antenati degli uccelli, ma nessun animale che rassomigliasse anche vagamente ad un uccello; poi, 70 milioni di anni fa compaiono i veri uccelli. L' "anello intermedio " doveva quindi avere un'età compresa tra 200 e 70 milioni di anni fa: ebbero l'*Archeopteryx* ha 145 milioni di anni.

Per molto tempo l'*Archeopteryx* è rimasto l'unico fossile del suo tipo, ma recentemente tutta una serie di dinosauri teropodi con penne sono stati scoperti in Cina. Questi dinosauri non hanno caratteri di uccelli primitivi: alcuni hanno penne così piccole che non potevano certo essere usate per il volo, una specie molto strana aveva penne non solo sugli arti anteriori, ma anche su quelli posteriori (probabilmente usava entrambi gli arti per planare). Quindi non possono essere antenati degli uccelli (oltre tutto hanno 120 milioni di anni, cioè sono più recenti di *Archeopteryx*), però ci indicano con chiarezza che c'erano molte specie di dinosauri pennuti, e quindi non è stato particolarmente strano che da una di esse si siano evoluti gli uccelli.



Scheletro (a sinistra) e ricostruzione (a destra) di *Sinornithosaurus*, uno dei dinosauri pennuti rinvenuti recentemente in Cina.



Scheletro e ricostruzione di *Microraptor gui*, un bizzarro dinosauro cinese con ali sia sugli arti anteriori che su quelli posteriori.



Una buona teoria scientifica deve anche permettere di fare previsioni, e la storia di un altro “anello mancante” ci dimostra che la teoria evolutiva permette appunto questo e che le sue previsioni vengono verificate.

Stiamo parlando in questo caso del passaggio dall’acqua alla terraferma dei vertebrati, cioè del passaggio dai pesci ai primi anfibi.

Fino all’inizio del nostro secolo si conoscevano pesci con pinne lobate, i probabili antenati degli anfibi, di 385 milioni di anni (*Eusthenopteron foordi*); erano inoltre noti anfibi primitivi di circa 365 milioni di anni (*Acanthostega gunnari*). Si poteva perciò presumere che la transizione fosse avvenuta tra queste due date.

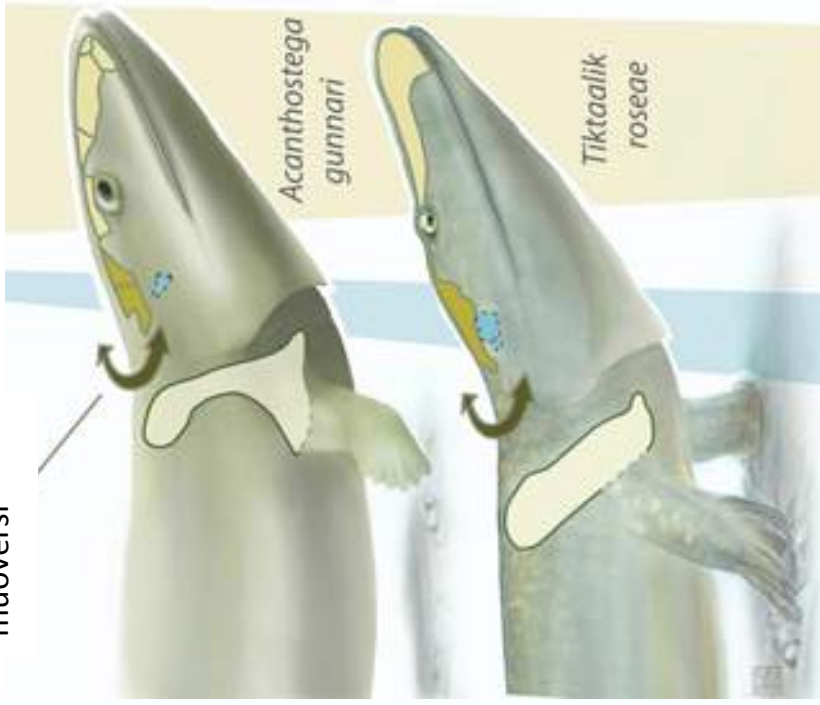
Pertanto i paleontologi cercarono di trovare delle rocce dell’età e dell’ambiente giusti: dovevano essere rocce originate da sedimenti di ambiente d’acqua dolce, perché tanto l’*Eusthenopteron* quanto l’*Acanthostega* erano animali d’acqua dolce.

Una volta identificata una zona dove affioravano rocce di questo tipo (nell’isola di Ellesmere, nell’articolo canadese) i paleontologi si sono recati sul posto e dopo alcuni anni di ricerche hanno trovato quello che cercavano, cioè l’anello di transizione fra i pesci e gli anfibi, un pesce che è stato descritto con il nome di *Tiktaalik roseae*.

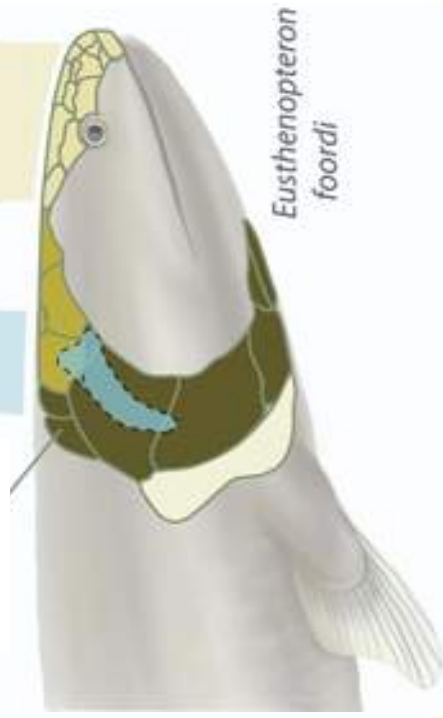


I resti fossili e una ricostruzione del *Tiktaalik roseae*

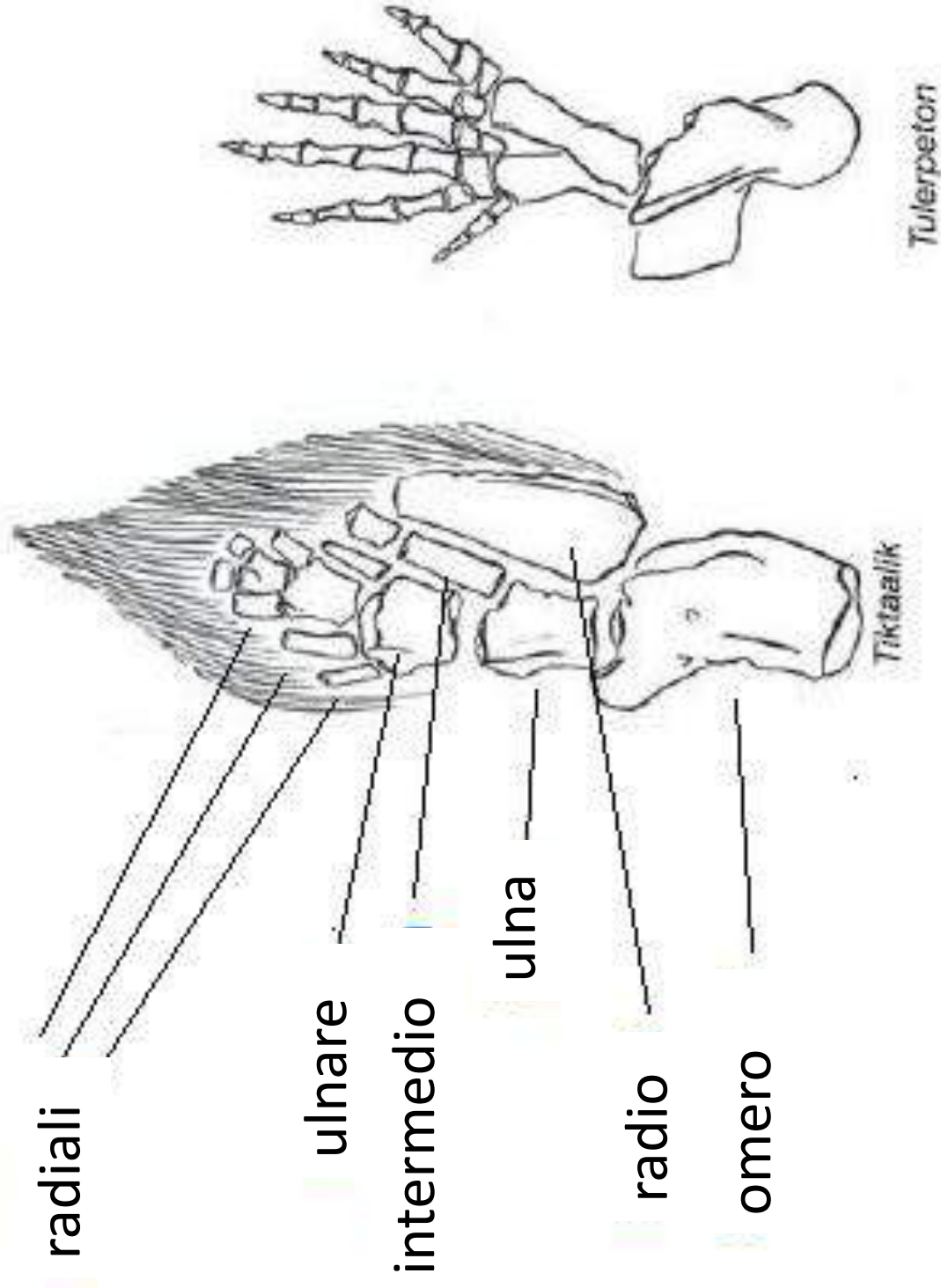
testa libera di muoversi



testa fusa alla spalla



Il *Tiktaalik roseae* era sicuramente un pesce, come dimostrato dalla presenza di branchie, squame e pinne, ma aveva alcune caratteristiche da anfibio: la sua testa era appiattita e aveva occhi e narici alla sommità e non di lato come nei pesci; le pinne anteriori erano divenute più robuste e gli permettevano di sollevarsi su di esse, inoltre aveva un collo. Ma soprattutto aveva delle costole toraciche robuste che gli permettevano di pompare aria nei polmoni (poteva respirare sia con le branchie che coi polmoni) e le pinne anteriori erano formate da un numero ridotto di ossa, invece delle numerose ossa dei pesci con pinne, disposte nello stesso modo in cui sono disposte le ossa degli arti nei tetrapodi.



L'arto del *Tiktaalik* mostra una forte somiglianza con quello dei tetrapodi



Prove tratte dalla **biologia molecolare**



Recentemente, lo sviluppo delle tecnologie del DNA e in particolare la possibilità di sequenziare la molecola di DNA, cioè di stabilirne l'esatta sequenza delle basi, hanno fornito nuove prove dell'evoluzione: il confronto fra i DNA di diverse specie ha permesso di constatare che la somiglianza fra le sequenze del DNA di due specie è tanto più forte, quanto più vicine sono le due specie nella classificazione biologica. Ad esempio, l'uomo e lo scimpanzé condividono il 98% delle sequenze, vale a dire il 98% delle sequenze del DNA umano e dello scimpanzé sono esattamente uguali; un tale livello di somiglianza può essere spiegato solo da un'origine comune.

[illegible]



Caratteristiche delle Galapagos

- Si tratta di isole vulcaniche di origine relativamente recente: le più antiche hanno circa 4 milioni di anni di età.
- Sono distanti circa 1000 km dalla costa del Sudamerica, pertanto solitamente nel corso della loro storia sono state raggiunte da organismi provenienti dal Sudamerica; inoltre alcune delle isole sono piuttosto distanti tra loro, e il passaggio di organismi dall'una all'altra è reso difficile dai venti e dalle correnti: questo isolamento ha fatto sì che su di esse si siano potute evolvere specie e sottospecie endemiche.
- Pur essendo situate all'equatore, sono lambite da una corrente fredda, il che ha dato origine a una grande diversità di condizioni ambientali, che a sua volta hanno favorito la formazione della grande varietà di forme viventi che si osservano oggi.



La fauna delle Galapagos

La fauna delle Galapagos è molto caratteristica ed alcuni gruppi di organismi sono particolarmente interessanti dal punto di vista evolutivo.

- I mimi
- I fringuelli
- Le tartarughe
- Le iguane



I mimi

I mimi sono uccelli simili a tordi per dimensioni ed aspetto, così chiamati per la loro abilità di imitare i versi di altri animali, uomo compreso. Sono diffusi con numerose specie nelle Americhe, e nelle Galapagos sono presenti con ben 4 specie endemiche, ciascuna con una particolare distribuzione geografica:

Nesomimus trifasciatus: diffuso originariamente sull'isola di Floreana e su alcuni isolotti ad essa adiacenti (oggi si trova solo su questi ultimi, perché per effetto dell'azione umana si è estinto su Floreana)

Nesomimus macdonaldi: si trova solo sull'isola Espanola

Nesomimus melanotis: si trova solo sull'isola di San Cristobal

Nesomimus parvulus: si trova su tutte le altre isole ad eccezione dell'isola di Pinzon



Mimi delle Galapagos



Nesomimus parvulus



Nesomimus macdonaldi



Nesomimus melanotis



Mimus longicaudatus, la specie sudamericana da cui probabilmente hanno avuto origine le specie delle Galapagos

Questi uccelli ebbero grande importanza per Darwin, perché si accorse subito che si trattava di tre specie distinte (Darwin osservò solo tre delle specie, cioè trifasciatus, parvulus e melanotis) che abitavano ciascuna un'isola o un gruppo di isole distinte (a differenza di quanto accadde con i fringuelli, la cui importanza comprese solo al ritorno in Inghilterra, quando fece studiare da specialisti i materiali raccolti alle Galapagos)



I fringuelli

I fringuelli delle Galapagos sono oggi il simbolo dell'evoluzione, anche se in realtà non ebbero grande importanza nell'opera di Darwin, che si rese conto solo in parte della loro importanza: oggi però sono stati oggetto di studi molto dettagliati, che ne hanno chiarito il significato, e a posteriori possiamo dire che si tratta di un gruppo di specie troppo complesso perché Darwin potesse comprenderli a fondo dopo una sola visita frettolosa all'arcipelago.

Secondo gli studi moderni, comprendono 13 specie (più una sull'isola di Cocos, fuori dall'arcipelago delle Galapagos, attribuita al genere *Pinaroloxias*), che vengono raggruppate in 4 generi (ma qualche studioso le suddivide in 6 generi):

- *Geospiza* (6 specie)
- *Camarhynchus* (3 specie)
- *Cactospiza* (3 specie)
- *Certhidea* (1 specie)



Tutte queste specie hanno distribuzioni caratteristiche, alcune sono diffuse su quasi tutte le isole, altre sono limitate a gruppi di isole, come risulta in tabella.

	Santa Cruz	Plaza	Santa Fe	San Cristobal	Espanola	Floriana	Isabela	Fernandina	Santiago	Rabida	Genovesa
Small Ground Finch	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Medium Ground Finch	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Large Ground Finch	•						•	•	•	•	•
Cactus Ground Finch	•	•	•	•		•	•		•	•	
Large Cactus Ground Finch					•						•
Sharp-beaked Ground Finch								•	•		•
Vegetarian Finch	•			•		•	•	•	•	•	
Small Tree Finch	•		•	•		•	•	•	•	•	
Medium Tree Finch					•						
Large Tree Finch	•					•	•	•	•	•	
Woodpecker Finch	•			•			•		•		
Mangrove Finch							•	•			
Warbler Finch	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•



La loro importanza non sta solo nella distribuzione geografica, bensì anche nei loro adattamenti a diverse nicchie ecologiche che ne hanno influenzato la morfologia.

Così ad esempio i fringuelli di terra e dei cactus (genere *Geospiza* e *Cactospiza*) sono in genere specializzati per un'alimentazione a base di semi e quindi hanno becchi piuttosto tozzi (più o meno robusti a seconda delle dimensioni dei semi di cui si nutrono) mentre il fringuello del genere *Certhidea*, che si è specializzato per un dieta insettivora, ha un becco piuttosto fine come quello, appunto, degli uccelli insettivori.

Un aspetto molto interessante è quello del “character displacement”: dove due specie simili coesistono, i becchi tendono a differenziarsi maggiormente, cioè le due specie si specializzano per ridurre la competizione fra loro, mentre se una specie vive isolata la variabilità delle dimensioni del becco aumenta e arriva a coprire anche la gamma di dimensioni dell'altra specie.



Si notino le diverse dimensioni e forme dei becchi di alcune specie dei fringuelli delle Galapagos.



small ground finch
Geospiza fuliginosa



medium ground finch
Geospiza fortis



large ground finch
Geospiza magnirostris



cactus finch
Geospiza scandens



large cactus finch
(Genovesa)
Geospiza conirostris



large cactus finch
(Española)
Geospiza conirostris



sharp-beaked ground finch
Geospiza difficilis



small tree finch
Camarhynchus parvulus



large tree finch
Camarhynchus psittacula



woodpecker finch
Cactospiza pallida



vegetarian finch
Platyspiza crassirostris



warbler finch
Certhidea olivacea



Le tartarughe giganti

Le tartarughe giganti sono l'aspetto più caratteristico delle Galapagos, anzi hanno addirittura dato il nome alle isole perché galapagos era appunto il nome che gli spagnoli davano alle tartarughe giganti.

Alle Galapagos sono rappresentate da una sola specie, *Geochelone elephantopus*, suddivisa però in 15 sottospecie, ciascuna delle quali endemica di una singola isola o addirittura di un singolo vulcano.

Le tartarughe sono state minacciate di estinzione sia per la caccia sfrenata a cui sono state sottoposte ad opera dei marinai delle navi che facevano scalo alle Galapagos, sia per la predazione cui sono sottoposte da parte di specie introdotte come i cani inselvatichiti, tanto che 4 sottospecie si sono estinte e 1, quella dell'isola di Pinta, è rappresentata da un solo esemplare sopravvissuto, soprannominato "Lone George".



Tartarughe delle Galapagos



vandenburghi



porteri



chatamensis



abingdoni



hoodensis



unknown

Le sottospecie di tartarughe delle Galapagos si possono dividere, in relazione all'adattamento all'ambiente, in due gruppi a seconda della forma del guscio "a cupola" (riga superiore) o "a sella" (riga inferiore). Le prime vivono per lo più in zone elevate più umide, dove si nutrono di vegetali sul suolo; le seconde vivono invece nelle zone aride dove, per procurarsi il cibo, devono raggiungere i rami di arbusti (cactus del genere *Opuntia*) estendendo il collo: il guscio a sella permette appunto l'estensione del collo.



Esiste una interessante relazione fra le tartarughe e le *Opuntia*: sulle isole dove non sono presenti le tartarughe, le specie di *Opuntia* tendono a crescere allargandosi al suolo come bassi cespugli ed hanno spine morbide e flessibili, dove invece sono presenti le tartarughe, le specie di *Opuntia* hanno spine lunghe e rigide e tendono a crescere come alberi verso l'alto.



Opuntia helleri



Opuntia echios



Le iguane

Alle Galapagos sono presenti tre specie di iguane, due di terra e una marina (la seconda specie di terra è stata scoperta recentemente, Darwin non la osservò). Le Iguane di terra sono vegetariane come le loro parenti del Sudamerica (ma i giovani si nutrono di insetti); l'iguana marina viceversa rappresenta un caso molto particolare, perché si è adattata ad una alimentazione a base di alghe.



Un aspetto interessante è che dati molecolari suggeriscono che le iguane marine si siano separate da quelle terrestri circa 8 milioni di anni fa; tuttavia le più antiche isole delle Galapagos sono vecchie solo 4 milioni di anni, perciò o le iguane marine avevano cominciato a separarsi dalle terrestri prima di arrivare alle Galapagos, oppure si sono evolute su isole più antiche che in seguito sono scomparse; alcuni dati fanno pensare che la seconda ipotesi sia quella valida.



Prove della selezione naturale

Sebbene la selezione naturale sia il meccanismo fondamentale dell'evoluzione, per molti anni dopo la pubblicazione dell' "Origine delle specie" non ci sono state prove concrete della sua efficacia. Questo perché molti naturalisti, a partire dallo stesso Darwin, erano convinti che l'azione della selezione naturale, e quindi l'evoluzione, fosse troppo lenta per poter essere osservata nel corso di una vita umana. Ma in realtà non è così, e negli ultimi trenta-quarant'anni numerosi studi sul campo hanno dimostrato l'efficacia della selezione naturale. Vediamone uno con la relativa verifica sperimentale.



Le *Poecilia*

La *Poecilia reticulata* è un piccolo pesce ben noto agli acquaristi, perché si presenta con una serie molto ampia di forme dai colori molto variabili; sono diffusi in buona parte del Sudamerica tropicale (Perù, Brasile, Venezuela) e sull'isola di Trinidad, poco al largo della costa del Venezuela. Nell'isola di Trinidad le *Poecilia* sono state oggetto di uno studio molto accurato da parte di un biologo evoluzionista, John Endler. A Trinidad le *Poecilia* vivono in torrenti che scendono dalle montagne, formati, soprattutto nel loro tratto iniziale, da vasche scavate nella roccia alternate a piccole cascate. Endler, all'inizio del suo studio, era rimasto colpito dalla variabilità mostrata dalle *Poecilia* nella colorazione, variabilità che si poteva osservare sia tra le *Poecilia* di diversi torrenti, sia tra diversi tratti di uno stesso torrente.



Alcune *Poecilia* hanno una colorazione molto vistosa, con macchie blu e rosse molto evidenti, altre invece hanno una colorazione molto meno evidente. Queste colorazioni sono determinate geneticamente, pertanto le *Poecilia* con colorazione vistosa producono prole altrettanto vistosa, e quelle con colorazione poco appariscente producono prole poco appariscente.



Endler, osservò con attenzione le popolazioni di *Poecilia* dei torrenti di Trinidad per capire da quali fattori dipendesse la variabilità dei colori del manto.

➡ Nei torrenti di Trinidad possono vivere insieme alla *Poecilia* 7 specie di predatori che se ne nutrono, 6 specie di pesci e una di un gambero di acqua dolce; di queste la più pericolosa è il ciclode *Crenicichla alta*, la meno vorace è il *Rivulus hartii*.

➡ Poiché i pesci riescono difficilmente a risalire le cascate dei torrenti, la distribuzione dei predatori varia lungo il corso dei torrenti: nella parte più alta vicino alle sorgenti generalmente è presente solo il poco pericoloso *Rivulus*, scendendo verso valle il numero dei predatori aumenta, finché nel tratto terminale del torrente sono generalmente presenti tutte le 7 specie di predatori.

➡ Le forme più vistose si trovano nella parte alta del corso del torrente.



La *Crenicichla alta*, il peggior predatore delle *Poecilia*



Siccome le forme più vistosamente colorate si trovavano generalmente nella parte più alta del corso dei torrenti, dove c'erano pochi predatori, Endler ipotizzò che la **selezione operata dai predatori** favorisse le forme poco appariscenti nella parte bassa dei torrenti. Ma quale vantaggio ci poteva essere ad essere vistosamente colorati? La risposta sta nella **selezione sessuale**: le *Poecilia* devono riprodursi, ed un maschio vistosamente colorato attira più facilmente le femmine. Pertanto Endler ipotizzò che la colorazione delle *Poecilia* fosse dovuta a due pressioni selettive contrastanti: quella dei predatori, che **spinge le *Poecilia* a divenire meno appariscenti**, e quella sessuale che invece **tende a rendere i maschi più vistosi**.

Il *Rivulus hartii*, il predatore
meno pericoloso per le
Poecilia





Endler a questo punto sottopose la sua ipotesi a verifica sperimentale.

① Creò dieci vasche artificiali, che riproducevano le condizioni dei torrenti di Trinidad, e le popolò con *Poecilia* provenienti da vari tratti dei torrenti, mescolandole insieme a riprodursi (le *Poecilia* producono molti figli in sole 5-6 settimane). Ottenne così delle popolazioni ibride, in cui erano mescolati individui con macchie vistose ad altri poco appariscenti.

② Introdusse nelle singole vasche diverse specie di predatori, in numero variabile: in alcune vasche solo il *Rivulus*, in altre due, etc. fino a vasche in cui erano contenute tutte e 7 le specie di predatori.

③ Sottopose le *Poecilia* a censimento, una prima volta dopo 5 mesi e una seconda volta dopo 9 mesi, contando e fotografando gli esemplari in modo da distinguere fra quelli colorati vistosamente e quelli poco appariscenti.

👉 I risultati: già dopo 5 mesi, ma ancora di più dopo 9, nelle vasche con 1 sola specie di predatore poco pericolosa le *Poecilia* avevano sviluppato colorazioni molto vistose, mentre in quelle con tutte le specie di predatori le *Poecilia* erano diventate poco appariscenti e le macchie si erano ridotte di dimensioni.



Il puzzle è fatto!



I risultati confermarono in pieno l'ipotesi di partenza che la colorazione delle *Poecilia* è dovuta a due pressioni selettive contrastanti: quella dei predatori, che favorisce le *Poecilia* meno appariscenti, e quella sessuale che invece favorisce le *Poecilia* più vistose.





Geni inattivi

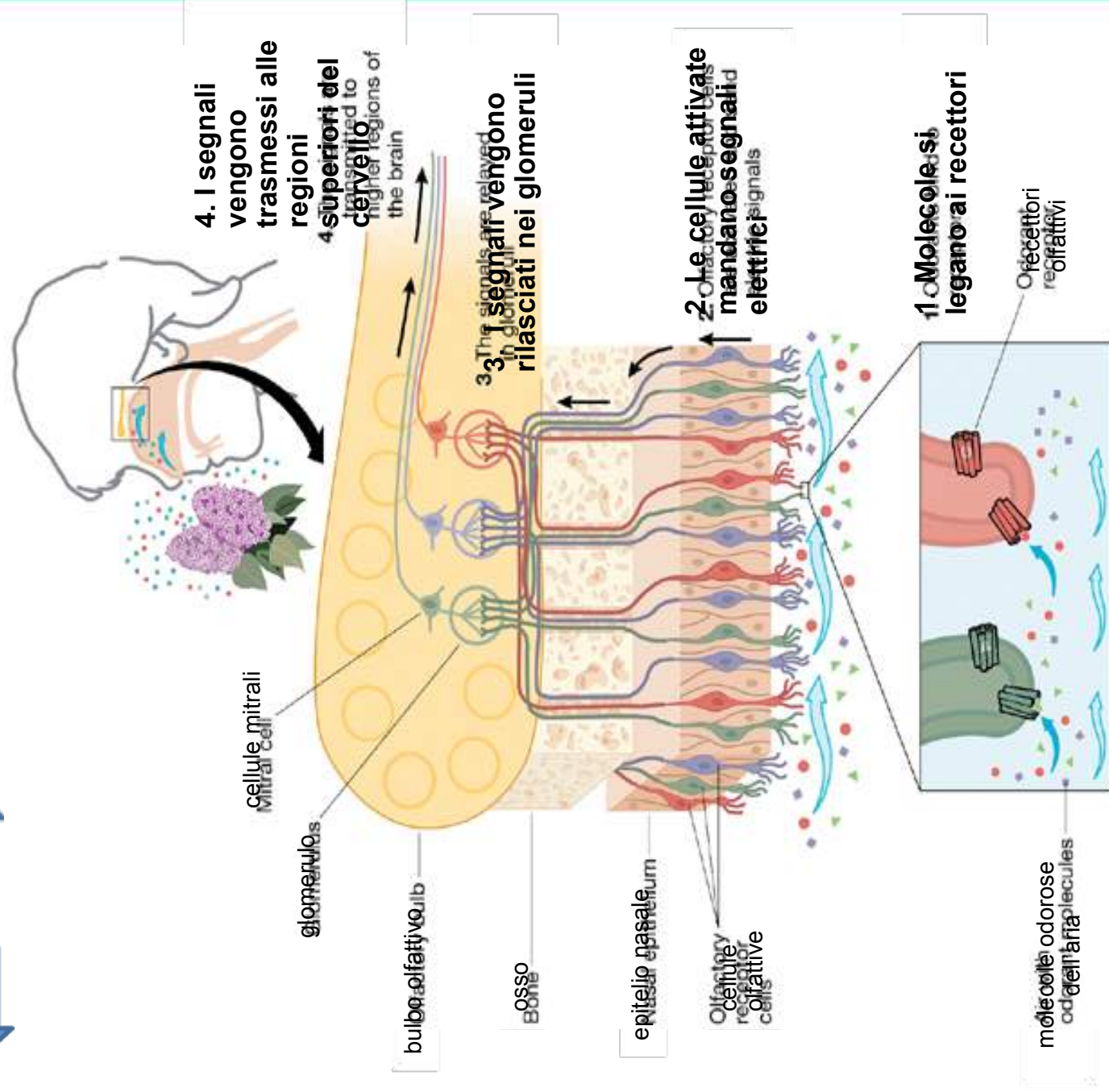
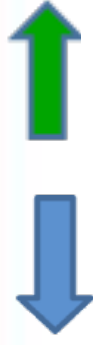
I geni inattivi si possono considerare organi vestigiali.

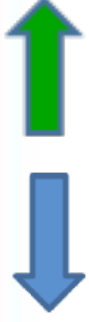
Un esempio clamoroso è dato dai geni per i recettori dell'olfatto.

Nella mucosa nasale dell'organo olfattivo troviamo cellule sensoriali con la capacità di legare le molecole odorose che si trovano nell'aria. Tale capacità dipende dalla presenza di proteine specializzate nella membrana cellulare. Esistono molte di queste proteine ed ognuna è in grado di legare solo una determinata molecola chimica; quando questa molecola si lega, un segnale nervoso viene inviato alle aree olfattive del cervello.

Ogni oggetto odoroso libera nell'aria molti tipi di molecole odorose, ciascuna delle quali si lega ad un recettore specifico; la combinazione dei diversi segnali delle varie molecole è quella che ci permette di riconoscere un particolare odore.

Schema della percezione dell'olfatto





Il senso dell'odorato è sviluppato in modo diverso nelle diverse specie, e quindi è diverso il numero di recettori olfattivi che esse possiedono.

Per esempio, il topo ha un senso dell'olfatto molto sviluppato, e ciò è importantissimo per questa specie: grazie all'olfatto infatti i topi non solo sono in grado di trovare e riconoscere i vari alimenti, ma riconoscono i predatori e i loro compagni.

Come conseguenza, i topi hanno circa mille geni OR, geni che codificano per le proteine che funzionano da recettori olfattivi. Poiché gli odori risultano da combinazioni di segnali derivanti dall'attivazione di più recettori olfattivi diversi, il numero di odori che un topo è in grado di riconoscere è molto più di mille.

Come si è sviluppato questo senso dell'olfatto così perfezionato?

Dobbiamo supporre che nel corso dell'evoluzione i geni delle proteine OR si siano casualmente duplicati più volte all'interno del genoma. Ciò può avvenire casualmente durante i processi di replicazione cellulare.

Una volta che un gene si è duplicato, uno dei due geni si è potuto differenziare, specializzandosi per legare una particolare molecola olfattiva. Questo processo si è ripetuto molte volte nel corso dell'evoluzione, fino a dare i mille geni OR del topo, ed è stato evidentemente guidato dalla selezione naturale in considerazione del grande vantaggio che un olfatto molto sviluppato garantiva al topo.



L'uomo invece (come tutte le scimmie) ha un olfatto molto meno sviluppato del topo. Una ragione di questo fatto è che noi esprimiamo molti meno geni OR: circa 400. In realtà, noi possediamo circa 800 geni OR, che costituiscono il 3% del nostro genoma, però circa metà di questi geni, inattivati da mutazioni, non sono più funzionali. Perché è successo questo? Perché i primati sono attivi prevalentemente di giorno e si basano sulla vista più che sull'olfatto: di conseguenza molti geni OR, non utilizzati, sono stati disattivati nel corso dell'evoluzione.

Un esempio ancor più clamoroso dell'evoluzione dei geni OR è il delfino, che, essendo divenuto acquatico, non ha più avuto bisogno di un sistema per percepire le molecole odorose nell'aria e quindi ha sviluppato un sistema olfattivo diverso per percepire le sostanze chimiche sciolte nell'acqua.



I delfini possiedono ancora i geni OR (più di 100): solo che l'80% di questi geni sono inattivati! Un centinaio di geni inattivi stanno ancora nel genoma del delfino a testimoniare che è disceso da specie originariamente terrestri, dotate di normale senso dell'olfatto per percepire le molecole odorose nell'aria.





La genetica di popolazioni

Per comprendere meglio i meccanismi dell'evoluzione bisogna considerare la genetica non a livello di singoli individui, ma a livello di popolazioni.

Una **popolazione** è un insieme di individui che vivono contemporaneamente in un determinato ambiente ed hanno tutti la possibilità di accoppiarsi fra loro per generare prole.

Una **specie** è un insieme di popolazioni collegate fra loro in modo tale che c'è un flusso di geni continuo fra di esse, pertanto individui delle diverse popolazioni rimangono tra loro interfecondi.



La legge di Hardy-Weinberg



La legge fondamentale che regola le genetica di popolazioni è la legge di Hardy-Weinberg, così chiamata dal nome dei due studiosi che per primi l'hanno proposta. Per comprenderla, supponiamo che in una popolazione in un certo locus genetico ci siano due alleli, A e a, cui corrispondano 3 genotipi possibili: AA, Aa e aa. Ora campioniamo la popolazione contando N individui (con N sufficientemente grande) e classificando ogni individuo secondo il suo genotipo. Otterremo un risultato di questo tipo:

Genotipo	AA	Aa	aa
Numero	n1	n2	n3
Frequenza	$P = n1/N$	$Q = n2/N$	$R = n3/N$



Dalla frequenza dei genotipi possiamo calcolare la frequenza degli alleli, considerando che ovviamente ogni individuo contiene due alleli.

Le frequenze saranno:

$$\text{Frequenza A} \quad p = (2n_1 + n_2)/2N$$

$$\text{Frequenza a} \quad q = (n_2 + 2n_3)/2N$$

Ma potremmo fare il contrario, cioè calcolare le frequenze dei genotipi P, Q e R partendo da p e q, le frequenze degli alleli? In teoria no, perché non si possono calcolare tre incognite partendo da due equazioni; tuttavia, possiamo farlo se ipotizziamo che gli accoppiamenti siano casuali, cioè che i genotipi dei due genitori di un individuo siano casuali.

Il calcolo sarà il seguente:

Allele ereditato dal padre	Allele ereditato dalla madre	Probabilità che i due alleli siano insieme nel figlio
A	A	$p \times p = p^2$
A	a	$p \times q = 2pq$
a	A	$q \times p = 2pq$
a	a	$q \times q = q^2$

Le frequenze attese dei tre genotipi saranno:

$$p^2 AA : 2pq : q^2 aa$$

dove p e q sono le frequenze dei due alleli A e a nei gameti

Questa è la legge di Hardy-Weinberg; è importante osservare che questo rapporto viene ottenuto già alla prima generazione, anche se i genotipi dei genitori non seguivano i rapporti di Hardy-Weinberg.



La legge di Hardy-Weinberg è valida soltanto ammettendo che gli accoppiamenti siano casuali e che **non siano in opera cause che alterano le frequenze dei genotipi**, cosa che non si verifica mai in natura. La legge di Hardy-Weinberg pertanto ci serve **soltanto come modello teorico con cui confrontare i dati reali per capire quali processi siano in corso in natura.**

Se i rapporti della legge sono alterati, possono essere in atto:

- a) **La selezione naturale**
- b) **Immigrazione o emigrazione di individui tra popolazioni**
- c) **Le mutazioni**
- d) **La deriva genetica in piccole popolazioni**
- e) **Gli accoppiamenti preferenziali**



La fitness



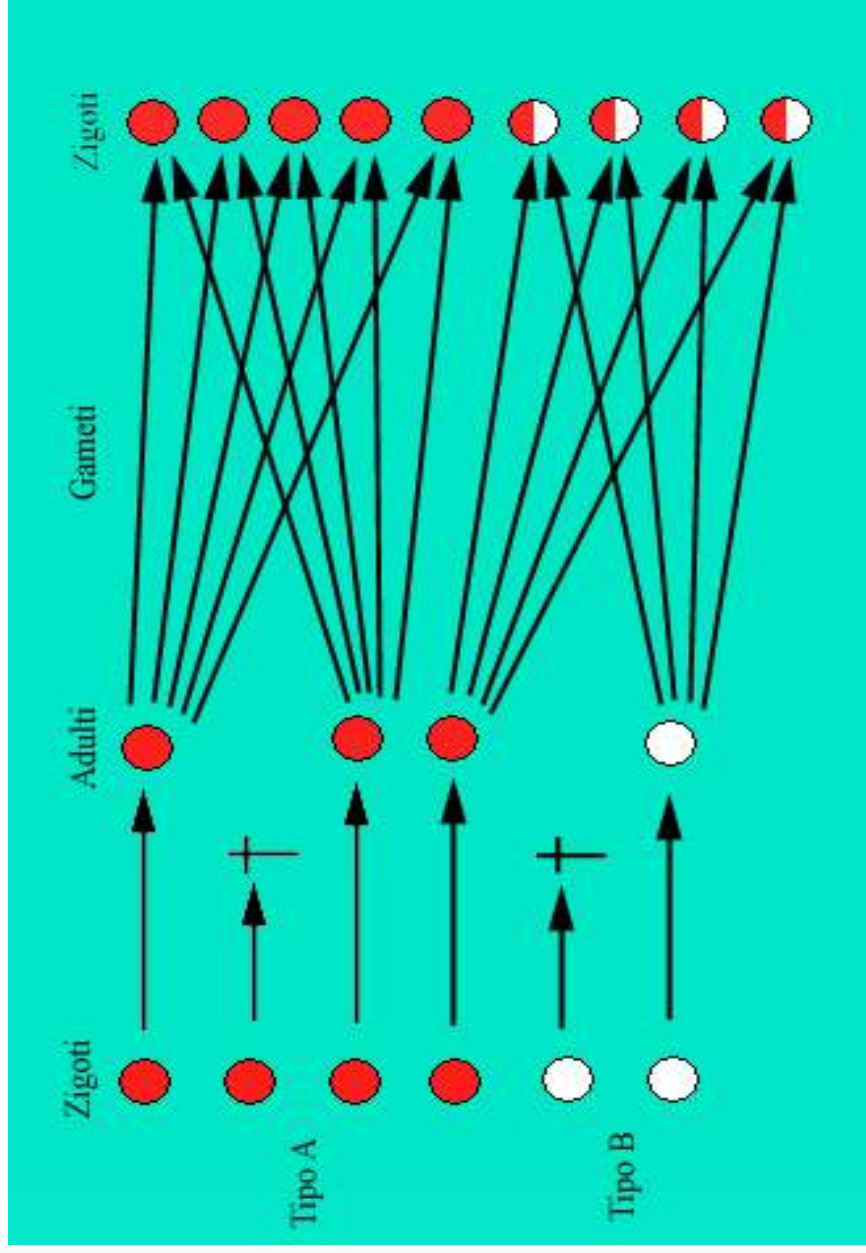
Per comprendere meglio dal punto di vista teorico l'azione della selezione naturale, è necessario conoscere il concetto di fitness. Per fitness si intende il vantaggio selettivo di cui può godere un determinato genotipo.

Supponiamo ad esempio di avere 2 genotipi, A e B.

Allora la fitness di A sarà uguale alla percentuale di individui di A che sopravvivono fino all'età riproduttiva, moltiplicata per il numero medio di gameti che ogni individuo di tipo A contribuisce alla generazione successiva.

In modo analogo si procederà per B.

Un esempio grafico ci aiuterà a capire meglio.



Nell'esempio, la fitness di A sarà data dalla percentuale di individui di A che arrivano all'età riproduttiva (3 su 4, quindi $\frac{3}{4}$) moltiplicata per il numero medio di gameti che gli individui A contribuiscono alla generazione successiva ($5+5+14$ diviso per 3, cioè 4,6). Quindi $\frac{3}{4} \times 4,6 \rightarrow 3,45$.

In modo del tutto analogo possiamo calcolare la fitness di B che sarà $\frac{1}{2} \times 4 \rightarrow 2$. Queste sono le fitness assolute; di solito però i biologi evuzionisti usano le fitness relative, ottenute ponendo la minore di quelle assolute uguale a 1 e variando le altre in proporzione. Nell'esempio precedente, ponendo la fitness di B = 1, la fitness di A sarà 1,73.



E' necessario chiarire alcuni punti:

- a) La fitness è una proprietà non di un individuo, ma di una classe di individui; la fitness viene solitamente attribuita ad un genotipo, cioè ad una classe di individui che hanno certe caratteristiche genetiche in comune.
- b) La fitness è specifica di un determinato ambiente e di un determinato momento: in un altro ambiente o in un altro momento, la fitness può cambiare.
- c) La fitness viene misurata su una generazione; se si vuole vedere cosa succede durante più generazioni, bisogna ricalcolarla ad ogni generazione.
- d) La fitness è una proprietà di classi di individui e non dei geni; questo perché sono gli individui che vengono sottoposti a selezione, non i geni.
- e) Le popolazioni non hanno fitness.



Come variano le frequenze genetiche degli alleli in relazione alle fitness dei genotipi?

Nel calcolo bisogna tenere conto anche della penetranza dei geni, cioè di quanto un determinato carattere si manifesti nel fenotipo (è noto che un carattere recessivo allo stato eterozigote resta protetto dalla selezione perché non si esprime nel fenotipo). Indichiamo la penetranza con h , supponendo che sia $=1$ per un gene dominante, $=0$ per un gene recessivo e $=1/2$ per un gene a dominanza incompleta; con s indichiamo il vantaggio selettivo conferito da un allele ad un certo genotipo. Consideriamo i tre genotipi AA , Aa e aa (in questo caso indichiamo con A e a due alleli diversi, senza implicare che siano dominanti o recessivi), alla generazione n le proporzioni relative dei genotipi saranno le seguenti:

Genotipi	AA	Aa	aa
Fitness	$1 + s$	$1 + hs$	1
Frequenza degli zigoti	p^2	$2pq$	q^2
Proporzioni • relative degli adulti	$p^2 * (1+s)$	$2pq * (1+hs)$	q^2

- proporzioni non frequenze perché la somma non è più 1



Così la somma delle proporzioni sarà:

$$T = p_n^2 + s p_n^2 + 2 p_n q_n + 2 h s p_n q_n + q_n^2 = 1 + s (p_n^2 + 2 h p_n q_n)$$

A questo punto la frequenza dell'allele A alla generazione $n+1$ sarà uguale alla sua frequenza tra gli adulti della generazione n , cioè:

$$p_{n+1} = \{2 \times \text{numero di adulti AA} + \text{numero di adulti Aa}\} / 2T$$

(dove T è il numero totale di adulti)

E quindi:

$$p_{n+1} = \{p_n^2(1+s) + p_n q_n(1+hs)\} / \{1 + s(p_n^2 + 2 h p_n q_n)\}$$

Supponendo che il vantaggio selettivo resti costante per un certo numero di generazioni, ed effettuando i calcoli per ogni generazione, è possibile osservare che inevitabilmente un allele che conferisca un vantaggio selettivo anche piccolo è destinato a fissarsi, cioè a sostituire l'altro all'interno della popolazione.



Il flusso genetico tra popolazioni diverse

Le popolazioni generalmente non sono mai completamente isolate; ci sono sempre individui che si spostano dall'una all'altra.

Se le popolazioni tra cui avviene lo scambio hanno frequenze geniche diverse, questo flusso farà variare le frequenze e in generale tenderà a far diminuire le differenze fra le popolazioni.



Le mutazioni

E' evidente che le mutazioni modificano le frequenze genetiche; tuttavia, bisogna considerare che le mutazioni sono molto rare. Di conseguenza, a breve scadenza la modificazione che le mutazioni provocano nella struttura genetica di una popolazione sono trascurabili; sono invece importanti sul lungo periodo, perché in ultima analisi sono l'unica fonte di variabilità genetica, e quindi il loro accumulo nel tempo è responsabile della variabilità genetica delle popolazioni.



La deriva genetica



L'equilibrio di Hardy – Weinberg è rispettato se la popolazione è di grandi dimensioni, in teoria dovrebbe essere addirittura infinita. Se la popolazione è troppo piccola, ci saranno delle **oscillazioni rispetto all'equilibrio di H.W. dovute a fattori puramente casuali**; allo stesso modo, lanciando un dado i diversi numeri tendono ad uscire un numero uguale di volte solo con un numero di lanci elevato. I geni che abbiano frequenze basse in piccole popolazioni possono andare persi semplicemente per fluttuazioni casuali, perché ad esempio i pochi individui che li possiedono possono non riuscire a riprodursi per motivi accidentali. E' importante sottolineare che ciò che importa non sono tanto le dimensioni effettive della popolazione, ma le dimensioni della popolazione riproduttiva, cioè il numero di individui che effettivamente si riproducono, perché solo loro trasmettono i geni alla generazione successiva; non è raro in popolazioni sia animali, sia vegetali che alcuni individui abbiano un numero elevato di discendenti, mentre altri non ne hanno affatto (succede ad esempio, nelle popolazioni ove alcuni maschi dominanti mantengono grossi harem di femmine a spese degli altri maschi che non possono riprodursi). Quindi le dimensioni della popolazione riproduttiva possono essere spesso molto inferiori al numero totale di individui della popolazione, e perciò possono verificarsi fenomeni di deriva genetica. Due casi particolari di questo fenomeno sono il “collo di bottiglia” e l’“effetto del fondatore.”



Collo di bottiglia



Questo caso si osserva in popolazioni che hanno subito una forte riduzione di individui. Di tanto in tanto, in natura, eventi di tipo catastrofico (eruzioni vulcaniche, inondazioni, di recente spesso l'azione dell'uomo etc.) possono distruggere quasi completamente una specie. In tale caso, gli individui sopravvissuti non saranno un campione rappresentativo della popolazione, in quanto conserveranno solo alcuni alleli della popolazione originaria. Anche se successivamente la popolazione dovesse accrescersi di nuovo, essa mostrerà una struttura genetica diversa da quella della popolazione originaria (e generalmente una maggiore uniformità genetica) perché nel momento in cui le dimensioni si sono ridotte, molti alleli sono andati perduti.



Un caso di questo genere è rappresentato dal ghepardo, che ha una bassissima variabilità genetica, tanto che qualsiasi individuo della specie può ricevere un trapianto da un altro individuo senza che ci siano rischi di rigetto. Si ritiene che ciò sia dovuto ad un collo di bottiglia che la specie ha attraversato circa 5000 anni fa.



Effetto del fondatore



L'effetto del fondatore si verifica quando un ambiente fino a quel momento non ancora colonizzato viene raggiunto da pochi individui di una specie, in un caso limite anche solo da una femmina gravida, che fondano una nuova popolazione. Evidentemente, questi pochi individui non potranno portare tutti gli alleli della popolazione originaria, e quindi la nuova popolazione che si sviluppa sarà caratterizzata da frequenze genetiche diverse da quelle della popolazione originaria. In questo modo, probabilmente, hanno avuto origine molte popolazioni di isole piuttosto lontane dalla terraferma.



Gli accoppiamenti non casuali



In popolazioni dove esistono due o più forme fenotipicamente distinte (il fenomeno prende il nome di polimorfismo) e gli individui di una forma tendono ad accoppiarsi di preferenza con individui della stessa forma, rileviamo una variazione delle frequenze di Hardy-Weinberg: in particolare si avrà un aumento degli omozigoti rispetto agli eterozigoti.

Un esempio è dato dalle oche delle nevi (*Anser caerulescens*), di cui esistono due forme (vedi figura), una bianca e una grigia con riflessi azzurri; le oche bianche si accoppiano di preferenza con quelle bianche e le grige con quelle grige. Un caso estremo di questo fenomeno è l'autofecondazione, possibile ad esempio in talune specie di vegetali: in questo caso, il numero di eterozigoti verrà dimezzato ad ogni generazione.

Fine terzo livello