

Alberto M. Simonetta

ELEMENTI DI BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA
(*COSA NE SAPPIAMO*)

**Quando si cerca di isolare qualcosa, si scopre
che ha addentellati in tutto l'universo**

John Muir

A cura di Emilio Insom

INDICE

Prefazione	iii
Parte I	
I – Origine e sviluppo delle principali teorie evoluzioniste.....	3
Parte II	
Premessa	27
II – Prime fasi dell'evoluzione	29
III – Il Cambriano (542-495 Ma).....	59
IV – Ordoviciano, Siluriano, Devoniano	87
L'Ordoviciano	87
Il Siluriano	91
Il Devoniano	96
Le Alghe terrestri.....	102
Le Nematophytales.....	102
I Funghi	103
Comparsa delle piante terrestri	103
Le faune	105
V – Il Carbonifero.....	125
VI – Il Permiano	137
VII – Il Mesozoico.....	145
L'evoluzione nelle terre emerse	151
VIII – Il Cenozoico inferiore	171
Il Paleocene.....	172
L'Eocene.....	177
L'Oligocene	179
IX – Il Cenozoico superiore.....	191
La vita nei mari.....	192
Le biocenosi terrestri	192
Pliocene e Pleistocene	194
Parte III	
Premessa	197
X – Il problema della Specie e quello degli Universali	199

Alcuni problemi di carattere generale e storico	199
Il problema della specie	210
Problemi con il concetto di popolazione	219
XI – I meccanismi evolutivi	223
XII – I fattori ambientali	249
XIII – Alcune considerazioni generali sulla riproduzione e le sue implicazioni evolutive.....	253
XIV – Coevoluzione e il caso particolare dell'evoluzione dei meccanismi di attacco e di difesa.....	261
XV – Competizione	275
XVI – Simbiosi (Simbiosi mutualistiche, commensalismo e parassitismo, cicli biologici).....	281
Le simbiosi mutualistiche in ambienti terrestri	283
Il Parassitismo.....	293
Parassitosi fra piante	297
Parassiti fungini su piante.....	298
Parassiti fungini su animali.....	298
Qualche considerazione generale	298
 Parte IV	
XVII – La morfologia come strumento di ricostruzione filogenetica	315
Embriologia e morfologia.....	323
Conclusione	325
XVIII – La genetica come strumento per lo studio della filogenesi	331
XIX – I dati biogeografici.....	341
Conclusione	343
XX – Le teorie moderne	345
La ricostruzione degli alberi filogenetici e la sistematica formale	350
XXI – Conclusione	357
 Appendice I – Un cenno sull'origine dell'uomo	367
Elenco autori delle figure.....	373
Bibliografia essenziale o consigliata	375
Indice analitico.....	379

Prefazione

Di cosa può trattare, un libro di biologia evoluzionistica? Potenzialmente, di tutto ciò che studiano le scienze della vita, se accettiamo l'asserzione di Theodosius Dobzhansky secondo la quale nulla ha senso in biologia se non alla luce dell'evoluzione. Realisticamente, però, sembra ragionevole restringere l'attenzione a fatti e problemi che non riaffiorano facilmente in altri ambiti disciplinari tradizionali. La scelta operata per questo libro da Alberto Simonetta è tutt'altro che convenzionale – ma non è una sorpresa, per chi ha conosciuto l'Autore.

Alcuni capitoli di biologia evoluzionistica, quelli che ruotano attorno ai geni e ai genomi, nella loro azione così come nel loro divenire, restano un poco nell'ombra, ma su questi argomenti non mancano buoni libri che, peraltro, si spingono raramente a presentare in modo soddisfacente gli altri aspetti dell'evoluzione.

Questo libro, basato sulle lezioni del corso di Evoluzione Biologica tenuto per molti anni dall'Autore agli studenti dell'università di Firenze, rispecchia molto da vicino il contributo personale che Alberto Simonetta ha dato allo studio dell'evoluzione dei viventi.

Con la sua rivisitazione critica delle straordinarie faune fossili delle Burgess Shales, praticamente abbandonato subito dopo la scoperta e prima descrizione da parte di Charles Doolittle Walcott all'inizio dello scorso secolo, Simonetta ha riaperto fin dal 1962 la strada allo studio di forme animali del Cambriano, sulla cui comparsa quasi esplosiva nella documentazione fossile ci si continua a interrogare. Da lì, i suoi interessi per la storia della vita si sono spinti ancora più indietro nel tempo, tra le bizzarre forme viventi della fine del Precambriano, ma anche in avanti, soprattutto nella storia evolutiva dei cordati, affrontandone diversi aspetti con la solidità dell'anatomo comparato attento sia all'insidioso riconoscimento delle omologie, sia al significato funzionale delle strutture.

Queste esperienze e scoperte personali affiorano ripetutamente, nell'ampia sezione del libro che è dedicata al racconto della storia della vita attraverso le ere geologiche. Un aspetto, questo, che nei manuali di biologia evoluzionistica è molto spesso ignorato o, se trattato, è limitato ad un breve capitolo.

Anche nella trattazione di un classico e ineludibile argomento di biologia evoluzionistica, quello della specie, l'Autore ha portato in quest'opera i frutti delle sue esperienze dirette, soprattutto in materia di Mammiferi e di Aracnidi, ma anche le sue profonde conoscenze filosofiche che invitano il lettore a una riflessione critica

sulle posizioni di pensatori che vanno da Aristotele, attraverso il Neoplatonismo, fino la Scolastica e oltre, per riprendere con Linneo e arrivare ai dibattiti attuali.

Un altro fronte caldo, ancor oggi, è quello dei metodi da impiegare nella ricostruzione della filogenesi. A differenza dalla maggior parte dei trattatisti dei nostri giorni, che presentano i metodi della sistematica filogenetica o cladistica senza discuterne i principi, Simonetta è molto esplicito nel sostenere un'opinione fortemente critica al riguardo. Le sue motivazioni, al di là di aspetti tecnici che il lettore può condividere o meno, c'è una motivazione di fondo, che ritengo rappresenti il più importante insegnamento che il lettore (studente o meno che sia) può ricavare da questo libro: l'evoluzione dei viventi è una vicenda storica ricca di episodi contingenti che rendono problematica l'enunciazione di regole generali e piena di parallelismi e convergenze che rendono rischiosa la ricostruzione filogenetica.

Scetticismo, dunque, ma anche una curiosità contagiosa. Il lettore non può fare a meno di avventurarsi, assieme all'Autore, nelle profondità del tempo, nel folto dei rami dell'albero della vita, nella rete inestricabile dei rapporti ecologici tra le specie, sul terreno insidioso della teoria come su quello, più solido, dei documenti che raccontano, per quanto in modo frammentario, la vicenda evolutiva degli esseri viventi, gli scenari degli adattamenti, il divenire delle forme.

In questa avventura, nuovi fatti e nuove interpretazioni emergono ogni giorno dai diversi fronti della ricerca. Stiamo a vedere che cosa i nuovi studi ci diranno, già domani. Fino al momento in cui ci ha lasciato, il 18 gennaio 2021, Alberto Simonetta è stato sempre in prima fila, impaziente di aggiornare le sue già invidiabili conoscenze.

Alessandro Minelli

PARTE PRIMA

I - Origine e sviluppo delle principali teorie evoluzioniste

Anche se ciò ha un interesse sostanzialmente storico, può essere utile vedere brevemente come si sia giunti alla formulazione prima dell'ipotesi generale che gli organismi si siano trasformati nel corso dei tempi e che questi siano stati estremamente lunghi, poi come, una volta accettata la nozione che gli organismi e le biocenosi attuali sono il risultato di un lungo processo evolutivo, si sia sviluppato il dibattito per stabilire con quali modalità si sia realizzato questo processo. Poiché il dibattito su questi ultimi problemi è tuttora in corso (si veda per es., il dissenso fra “neutralisti” e “selezionisti”, fra “gradualisti” e sostenitori degli “equilibri intermittenti” ecc. che sarà affrontato nella Parte IV) ci limiteremo, in questo capitolo, a seguire lo sviluppo delle idee “trasformiste” fin verso gli anni '20 del secolo scorso, mentre le posizioni più moderne verranno discusse contestualmente all'esame delle modalità di evoluzione quali si presentano alla luce dei dati più recenti.

Occorre premettere, per chiarezza, che nella letteratura scientifica fino a Darwin e spesso anche dopo per diversi anni, i due termini evoluzione e trasformazione venivano usati in un senso assai diverso da quello corrente oggi. Infatti fino alla metà dell'800 e oltre il termine “evoluzione” veniva usato esclusivamente nel senso di “sviluppo embrionale”, mentre la possibile modificazione delle specie nel tempo e le ipotesi o teorie proposte per spiegarla venivano indicate come “trasformismo” e “ipotesi e teorie trasformiste”.

Anche se qualcuno ha voluto cercare negli scritti degli antichi l'intuizione di una qualche evoluzione, cioè progressiva trasformazione degli organismi, il concetto di trasformazione degli animali nel tempo fu completamente estraneo al pensiero occidentale fino al 1600. Curiosamente, esso appare per la prima volta negli scritti del gesuita Padre Athanasius Kircher S. J. (1601-1680) ed è concepito come una plausibile risposta all'obbiezione che nell'arca di Noè non ci potevano entrare tutte le specie animali conosciute! Invece, era più o meno comunemente ed esplicitamente ammessa la possibilità della trasformazione nelle piante, già sostenuta da Teofrasto (ca. 371-286 a.C.), che si pensava dovuta sostanzialmente a fenomeni di ibridazione e all'influenza del suolo. Un'idea che, come si vide quando il problema venne affrontato con metodi moderni, non era poi tanto peregrina, già che, effettivamente, la formazione di nuove popolazioni per ibridazione, si vogliono o meno chiamare specie, si verifica effettivamente nelle piante ed è, anzi, relativamente frequente in

taluni gruppi¹.

Il problema della trasformazione o evoluzione degli organismi nel corso delle ere geologiche si pose in maniera ineludibile solamente quando lo studio dei fossili dimostrò in modo inequivocabile che in ere lontane animali e piante erano profondamente diversi dagli attuali. A quel punto, scartata l'idea che i fossili potessero essere prodotti dalle rocce stesse, cioè scherzi di natura, le possibili spiegazioni si riducevano a due: o gli organismi si erano progressivamente trasformati oppure vi dovevano essere state diverse creazioni successive e, una volta scartata la seconda ipotesi, l'idea di evoluzione si imponeva, anche se restavano da spiegarne i meccanismi.

Vediamo dunque per sommi capi quale fu lo sviluppo delle idee sui fossili prima della formulazione delle classiche ipotesi evoluzioniste.

Ben inteso, i fossili erano conosciuti dalla più remota antichità e, in taluni casi, avevano dato origine alla tradizione dell'esistenza di antichi mostri, ormai scomparsi.

Tanto per fare qualche esempio: un cranio e, forse, altri resti di un rinoceronte del Pleistocene scoperti nei dintorni della città austriaca di Klagenfurt vennero interpretati come i resti di un drago, tanto che nel 1590 vi venne eretta una statua che tuttora lo rappresenta (Fig. 1.1A). Pochi anni più tardi Otto von Guericke, noto soprattutto per i suoi esperimenti sul vuoto, disegnò la ricostruzione dello scheletro di un "unicorno" basata su resti di Mammut (Fig. 1.1B) che venne pubblicata in un'opera postuma del Leibniz. I frequenti ritrovamenti in Sicilia di resti di elefanti, sempre del Pleistocene, sono probabilmente all'origine del mito dei cicopi, dato che la grande apertura nasale veniva interpretata come un'unica orbita (anche se il Marchese di Ventimiglia tentò invano di persuadere il padre Kircher che si trattava di resti di elefanti da guerra cartaginesi). Naturalmente simili interpretazioni fantastiche erano giustificate dal fatto che raramente gli scheletri dei vertebrati terrestri si trovano conservati sufficientemente completi e articolati, così da renderne facile il riconoscimento anche prima di un sufficiente sviluppo delle conoscenze anatomico-comparative. Simili errori non erano naturalmente possibili nel caso delle conchiglie o dei pesci, che in taluni giacimenti sono facilmente riconoscibili. Infatti già in epoca greca, sia pure sporadicamente, conchiglie e pesci fossili sono chiaramente ricordati da alcuni autori.

D'altra parte tutti i popoli hanno narrato miti diversi sull'origine del mondo e degli organismi che lo popolano. Era, quindi, naturale che venisse posto il problema dell'origine dei fossili. Questo, d'altronde, doveva essere inquadrato in una teoria generale della Terra. In pratica, a parte proposte che assai più che dottrine filo-

¹ Molto più raramente esso si verifica anche in alcuni gruppi di animali ed è diffusissimo fra i batteri.

sofico-scientifiche possono essere considerate miti, le due soluzioni che ci vengono tramandate dall'antichità e che vennero rimaneggiate nel Medioevo per accordarle al racconto biblico, sono entrambe imperniata in una teoria della Terra di origine milesia. Anassimandro (ca. 620 - 546 a.C.), infatti, supponeva che la Terra fosse in origine interamente coperta dalle acque e che queste si fossero progressivamente ritirate dando luogo alle terre emerse; egli pensava che gli animali e le piante si fossero formati da un fango primordiale e fossero stati originariamente tutti acquatici, successivamente, coll'emergere delle terre, gli animali terrestri si sarebbero spogliati di un loro involucro squamoso e avrebbero colonizzato il nuovo ambiente. Poiché ciò che sappiamo delle opinioni di Anassimandro è sostanzialmente quanto ne riferisce Aristotele e qualche citazione frammentaria, non possiamo sapere se egli avesse una qualche idea delle metamorfosi degli anfibi o di quelle, ad esempio, delle libellule, che potrebbero avergli suggerito la sua ipotesi generale.

Risale alla conoscenza che i Greci ebbero dei fossili, una controversia destinata a durare fino al XVIII secolo. I fossili sono resti di animali e piante trasformati in pietra o sono semplici "pietre figurate" che casualmente somigliano a resti di animali o di piante o, infine, dato che si ammetteva che animali e piante potessero originarsi da materia non vivente, si tratta di organismi in formazione, il cui sviluppo, per le condizioni ambientali sfavorevoli, si è arrestato? Quindi apparivano plausibili due spiegazioni: a) posto che era generalmente ammessa la possibilità, per molti organismi, di originarsi spontaneamente da materiale che noi diremmo oggi "inorganico" o, comunque non vivente, e secondo i concetti di allora da uno o più dei quattro elementi fondamentali, i fossili potevano essere interpretati come abbozzi di organismi generatisi nel fango, ma che questo, solidificandosi in roccia, ne aveva impedito il completo sviluppo fino a divenire vivi; b) si trattava di animali spiaggiati e poi rimasti sepolti e che si erano "pietrificati" per l'azione di una "forza pietrificante" (*vis petrefaciens*) locale. Si badi bene che, considerando lo stato delle conoscenze nell'antichità e che la massima parte dei fossili, facilmente osservabili nel bacino del Mediterraneo e nel vicino Oriente, appartengono a epoche relativamente recenti (Pliocene e Pleistocene) e sono poco diversi dalle specie attuali, entrambe le ipotesi erano ugualmente plausibili e sono, infatti, entrambe avanzate da Teofrasto. L'ipotesi della *vis petrefaciens* è assai prossima alle nostre opinioni attuali, ove alla misteriosa "forza" locale si sostituisca l'insieme delle condizioni tafonomiche (presenza o assenza dell'ossigeno nell'ambiente in cui si deposita il cadavere, tipo di sedimenti ecc.).

Appena un cenno meritano le teorie di Empedocle e semplicemente perché qualcuno ha voluto fare di questo pensatore un anticipatore dell'ipotesi della selezione adattativa. Empedocle sosteneva l'esistenza di una ciclicità nei fenomeni cosmici e terrestri: partendo da un insieme caotico di parti distinte, queste, per una

loro naturale tendenza, si aggregerebbero in strutture sempre più complesse fino a raggiungere l'unità perfetta dello *Sphairos*, la sfera sublime. A questo punto entrerebbe automaticamente in azione una forza disgregatrice che riporterebbe gradualmente al caos originario e così via. In questo quadro originariamente si sarebbe formato un grande assortimento di organi, poi questi si sarebbero uniti fra loro in modo casuale, ma solo quegli assortimenti che erano funzionalmente validi sarebbero sopravvissuti. Tanto le ipotesi di Anassimandro che quelle di Empedocle non appartengono al mondo delle scienze, ma piuttosto fanno parte della grande famiglia dei miti delle origini.

Per trovarci su un terreno più solido, dato che non sappiamo praticamente nulla delle ipotesi degli Atomisti, occorre giungere ad Aristotele ed al suo allievo Teofrasto. Aristotele contempla un mondo statico e immutabile e sarebbe, quindi, quello che oggi chiameremmo un “fissista”, almeno per quanto riguarda gli animali. Teofrasto, invece, ha una visione assai più elastica. Per quanto riguarda le piante (giova ricordare che, mentre il trattato sulle piante di Teofrasto si è conservato, ben poco sappiamo di quello che pensava degli animali) egli ammette senz'altro che si possano formare per ibridazione nuove “specie”, e aveva ragione, dato che, come vedremo, la formazione per ibridazione di nuove forme in molti gruppi di piante è cosa non rara. Secondo Teofrasto, per gli animali sembrerebbe ammissibile un tale processo e, forse, ciò era ammesso anche da Aristotele. In nessun caso, peraltro, gli antichi contemplarono la possibilità di una progressiva trasformazione di piante e animali nel corso di lunghi periodi della storia della Terra, anche se alcuni naturalisti e geografi descrissero brevemente fossili e giacimenti fossiliferi.

Alcuni pensatori cristiani dei primi secoli svilupparono una tesi che vedremo adottata *mutatis mutandis* da diversi evoluzionisti post-darwiniani. Abbozzata da Gregorio di Nyssa (331-396), fu completamente sviluppata da sant'Agostino (353-430), ed essendo stata adottata da san Tommaso d'Aquino (1225-1274), divenne praticamente la posizione ufficiale in ambito cattolico fino almeno al XVIII secolo. In un celebre passo Agostino paragona la creazione “potenziale” nel pensiero di Dio di tutto ciò che sarà, al seme che, potenzialmente genererà l'albero, ma che non è l'albero, dato che questo si svilupperà più tardi e gradualmente. Così, appunto, pensa Agostino, ogni cosa e ogni essere che sono esistiti, esistono o esisteranno, esistevano *in potentia* nella mente di Dio dal momento della creazione, peraltro sono venuti sviluppandosi materialmente solo gradualmente nel tempo mentre, in un altro passo, egli afferma che la descrizione biblica della creazione in sette giorni non va intesa in senso letterale, bensì come attraverso sette periodi di indefinita lunghezza. È evidente che Agostino non pensava affatto a una evoluzione nel senso di un progressivo trasformarsi degli organismi, ma il nocciolo di questa idea lo ritroveremo nel pensiero di evoluzionisti operanti in un quadro di impianto deista.

Il Medioevo ereditò dunque alcune ipotesi circa l'origine dei fossili e si trovò a doverle rendere compatibili col racconto biblico, allora considerato integralmente "parola di Dio". Entrambe le teorie vennero accolte: la teoria basata sull'ipotesi della generazione spontanea non poneva alcuna difficoltà al credente, mentre l'ipotesi della "pietrificazione" poteva essere compatibile col racconto biblico ove si presumesse che gli animali marini che si trovano pietrificati persino sui monti, vi erano giunti in occasione del Diluvio universale (si ricordi che il racconto della Genesi attribuisce alla Terra poche migliaia di anni di esistenza²).

Se consideriamo l'insieme degli autori medievali che hanno detto qualcosa dei fossili, si può dire che la maggioranza degli Italiani, compresi personaggi un po' "inaspettati", come ad esempio Boccaccio, furono a favore dell'ipotesi "diluvianista", che si appoggiava anche all'ammiratissimo Avicenna, il maggiore fra i pochi autori arabi che si occuparono dell'argomento. Nell'Europa centro-settentrionale, invece, prevalgono gli autori che favoriscono l'altra ipotesi.

Quanto al fatto che i fossili si presentassero come pietrificazioni diverse, ciò poteva essere spiegato con l'ipotesi di una *vis petrefaciens*, sostenuta fra l'altro dall'autorità di Avicenna (Ibn Sīnā, 980-1037).

Solo verso la fine del Medioevo l'ipotesi, radicale e giusta, di una grandissima antichità della Terra e di profonde trasformazioni della sua superficie con l'emersione di terre un tempo fondali marini fu avanzata da Leonardo da Vinci (1452 - 1519) nei suoi quaderni e corredata di un'ipotesi (che spiegava i movimenti della crosta terrestre (ipotesi errata che, tuttavia, resta il primo tentativo di una teoria dell'orogenesi). Le idee di Leonardo erano note a Girolamo Fracastoro (1483-1553) che le espresse nel 1517, pur non pubblicandole, così che queste gli furono poi attribuite da Ceruti e Chiocco nel 1622. Leonardo da Vinci pensò effettivamente a tempi lunghissimi ed escluse che i fossili avessero a che fare col diluvio biblico, osservando in particolare come il fatto che si trovano conchiglie giovani cresciute su conchiglie più grandi o conchiglie concresciate con blocchi di roccia che, chiaramente non potevano essere stati trasportati dal moto delle acque, non potesse essere dovuto a un fenomeno al quale si attribuiva una durata di 140 giorni. Il problema dell'età dei fossili, che pure era essenziale premessa alla possibilità di un'ipotesi evolutiva che andasse al di là della semplice modificazione di caratteri relativamente marginali, cominciò a porsi veramente solo verso la metà del '700.

Del resto idee che hanno punti in comune con quelle di Leonardo vennero sostenute da Alessandro degli Alessandri (1461-1523) che pubblicò nel 1522 la tesi che i fossili dimostravano che anticamente la Calabria era stata a lungo coperta dal mare.

² Newton, sulla base di un lungo studio dei testi, concluse che la Creazione era iniziata il 26 Ottobre del 4004 avanti Cristo.

Non staremo a ricordare ulteriormente quegli studiosi che pur prendendo posizioni anche importanti nel dibattito sulla natura dei fossili, non posero il problema della trasformazione delle specie.

Nel '600, in pratica, mentre si continuava più o meno esplicitamente ad ammettere la possibilità della formazione di nuove specie vegetali per ibridazione fra altre specie, almeno alcuni ammettevano tale possibilità anche per certi animali (ad esempio, il nome scientifico della giraffa *Giraffa camelopardalis*, si riferisce appunto all'idea che essa derivasse dall'ibridazione fra un cammello e un leopardo, e molti ritenevano gli armadilli, recentemente scoperti, essersi originati dall'ibridazione fra un riccio e una tartaruga). Tuttavia il primo a proporre una teoria trasformista organica fu il padre gesuita Athanasius Kircher (1601-1680) (Fig. 1.2A) nell'*Arca Noe*. Padre Kircher era uno studioso attento e appassionato delle più diverse discipline e accanto ad alcuni risultati interessanti sostenne anche diversi colossali errori ed è oggi ricordato soprattutto per questi ultimi. Comunque, è interessante seguire i motivi che lo portarono a proporre da un lato una teoria d'avanguardia e dall'altro a sostenere una polemica col Redi nella quale aveva totalmente torto. Padre Kircher partì dall'assunto, ovvio per un gesuita dell'epoca, della verità letterale della Bibbia. Ora, la Bibbia riporta le misure dell'arca di Noè e padre Kircher provò a convertirle secondo i vari sistemi metrici che conosceva e cercò di comprenderne l'architettura, ma dovette rassegnarsi all'idea che, comunque, l'Arca era troppo piccola per farci star dentro una coppia di tutti gli animali conosciuti. Per lasciarne fuori il maggior numero possibile era ovvio escludere tutti gli animali acquatici, ma non bastava. Ammettendo la generazione spontanea, cioè che da materia non vivente potessero originarsi organismi viventi, si potevano escludere un gran numero di bestie, non solo gli insetti ma, con molto ottimismo anche rospi e serpenti – e fu a proposito della generazione spontanea che egli polemizzò con Francesco Redi, le cui eleganti esperienze escludevano, appunto, la generazione spontanea degli animali³. Purtuttavia, anche a credere nella generazione spontanea, l'arca restava troppo piccola! Poco giovavano gli animali di origine ibrida, che potevano essersi formati dopo il Diluvio; certo a non contare le giraffe si guadagnava un bel po' di posto, ma armadilli e simili servivano a poco. A questo punto padre Kircher fece un passo intellettualmente molto coraggioso: decise che nell'Arca ci sarebbero entrate al massimo circa 130 specie di mammiferi, 150 di uccelli ed una trentina di rettili. Questi, lasciata l'Arca, si sarebbero diffusi in tutto il mondo (indipendentemente da una precisa identificazione del monte sul quale si fermò l'Arca, questa si doveva essere incagliata nel Medio Oriente), raggiungendo le isole e i

³ Redi, in realtà non se la sentì di escludere totalmente la possibilità della generazione spontanea dato che, nel caso degli insetti gallecolli non poté compiere esperimenti conclusivi, che riuscirono, invece al Vallisnieri *senior*.

continenti lontani mediante collegamenti temporaneamente emersi (inventò così i “ponti intercontinentali” che hanno dominato la biogeografia fino all'avvento della tettonica delle placche!) e la loro discendenza, adattandosi alle diverse condizioni ambientali o rimasta isolata, si era trasformata dando origine a tutte le specie conosciute. L'ipotesi di padre Kircher poteva turbare qualche teologo molto attaccato a un'interpretazione estremamente letterale dei passi della Genesi relativi alla creazione (Genesi I: 9-13, 20-25; II: 19-20) dove Adamo enumera tutte le specie animali e assegna loro un nome, ma era sufficientemente ortodossa. Peccato che i “creazionisti” odierni, che negano l'evoluzione generalmente proprio in nome della verità letterale della Bibbia, non conoscano il vecchio Gesuita!

Del resto un altro naturalista, questa volta un pastore protestante, John Ray (che in realtà si chiamava Wray) (1627 o 28 – 1705), uno dei maggiori naturalisti del '600, sempre per motivi teologici, ammise un parziale evolucionismo. Come botanico trovava difficoltà ad ammettere che il Padre Eterno, nella sua infinita bontà, avesse creato le piante infestanti e parassite, che non avrebbero trovato posto nel Paradiso Terrestre. Queste “piantacce” dovevano essere degenerate dopo che il peccato originale aveva introdotto il male sulla Terra.

Una preoccupazione simile portò Antonio Vallisnieri *senior* (1661-1730), altro grande naturalista, a inventare, senza accorgersene, il concetto di simbiosi mutualista: infatti, posto che Dio creò tutti gli animali, Adamo doveva essere pieno di una straordinaria quantità di vermi assortiti: tenie, ascaridi ecc.; ora, dato che nel Paradiso terrestre stava benissimo, necessariamente tutta questa popolazione allora non doveva assolutamente essere nociva, anzi doveva giovare al benessere di Adamo, in termini moderni dovevano essere dei “simbionti mutualisti” divenuti poi “parassiti” come effetto collaterale del peccato originale.

Una mera curiosità storica sono le idee di Giulio Cesare Vanini (1585-1619), bruciato come ateo a Tolosa! Vanini, in alcuni libri mistico-scientifico-magici di cui sopravvivono pochissime copie, sostenne esplicitamente che, come le specie di piante, anche le specie animali potevano trasformarsi.

In qualche modo l'ipotesi che le specie animali potessero subire delle trasformazioni doveva affiorare di tanto in tanto, se Leibniz (1646-1716) nella sua *Protogaea* (pubblicata in parte nel 1683 e completamente solo dopo la sua morte), prospetta l'ipotesi di grandi catastrofi geologiche che avrebbero causato ripetuti “Diluvii” e che in occasione di tali catastrofi le specie potessero subire delle trasformazioni e nei *Nouveaux Essais*, pure pubblicati postumi, prospetta l'ipotesi di occasionali trasformazioni delle specie animali e infine scrive: «Alcuni giungono tanto oltre, nelle loro ardite speculazioni, da affermare che nel tempo in cui l'Oceano copriva tutta la Terra, gli attuali animali terrestri vivevano nell'acqua; che più tardi divennero anfibi; infine, che i loro discendenti non furono più capaci di vivere nel

loro ambiente originale. Tuttavia queste idee vanno contro le Sacre Scritture e sarebbe peccaminoso allontanarsi da esse.»

Come si è visto nei paragrafi precedenti, vaghe ipotesi trasformiste erano state più o meno esplicitamente suggerite sporadicamente anche prima, ma non credo sbagliato datare l'inizio di un vero e proprio dibattito generale dalle pubblicazioni di Linneo e di Buffon, soprattutto da quelle di quest'ultimo. Linneo, infatti non pose il problema in modo esplicito, pur se, avendo sostenuto il generale sollevamento, quello che noi diciamo il bradisismo positivo, dell'intera penisola scandinava, aveva implicitamente posto il problema di un fenomeno geologico che non poteva essersi verificato entro i 5.000 anni circa della cronologia biblica. Buffon dal canto suo pose il problema dei tempi proprio all'inizio della sua grande opera. Quali siano stati i motivi profondi che lo avevano portato a credere a quello che ai nostri occhi è un modestissimo aumento dei tempi geologici non è ancora ben chiaro. Potrebbe darsi che essendo stata pubblicata in quegli anni l'ipotesi Kantiana (poi nota come teoria di Kant-Laplace) dell'origine della Terra e del sistema solare per condensazione da una nebulosa spirale, si fosse reso conto che un tale processo non poteva assolutamente essere compatibile col racconto del Genesi e richiedesse tempi lunghi. Comunque egli descrisse una prova sperimentale per stabilire l'età della Terra, prova talmente errata che riesce difficile credere che Buffon stesso l'abbia effettivamente considerata seriamente e non l'abbia piuttosto proposta per persuadere un pubblico di superficiali dilettanti sufficientemente influenti, così da mettersi al riparo dagli attacchi che prevedeva di attirarsi. Buffon disse, infatti di aver fatto produrre nelle sue fonderie delle sfere di metalli diversi, ma di uguale diametro. Avendole poi riscaldate fino a renderle roventi, aveva rilevato il tempo che impiegavano per tornare alla temperatura ambiente. Da ciò aveva calcolato un valore medio dei tempi di raffreddamento. Considerando che era noto il volume approssimativo della Terra, aveva calcolato, dato il rapporto fra il volume delle sue sfere e quello della terra, il tempo necessario perché questa da sfera infuocata giungesse alla temperatura attuale, concludendo per un'età di almeno 74.832 anni. È evidente l'assurdità del procedimento, che non tiene conto dell'effetto del rapporto volume-superficie nei tempi di raffreddamento, dell'eterogeneità della Terra, compreso il suo manto gassoso (del cui spessore e delle cui caratteristiche Buffon non poteva avere alcuna idea), tutti fattori che necessariamente avrebbero influito sui supposti tempi di raffreddamento ecc. In realtà dalle carte di Buffon risulta che egli credeva a tempi notevolmente più lunghi, dell'ordine di 120.000 e forse persino di 1.000.000 di anni ed è quindi possibile che egli fosse conscio del valore nullo del suo “approccio sperimentale” e che lo abbia presentato più che altro per “sperimentare” la reazione che avrebbe provocato una “dimostrazione” della falsità del rac-

conto biblico. Comunque, come previsto, i professori della facoltà teologica di Parigi insorsero contro tali ipotesi blasfeme e Buffon si affrettò a fare un'ambigua dichiarazione per metterli a tacere, salvo a ritornare alla carica qualche anno dopo (1773), ripubblicando come *Histoire de la Terre* il suo precedente saggio, pur con lievi ritocchi. Nuove ire della Sorbona, che venne, tuttavia, placata da un intervento diretto del Re Luigi XVI, che vietò di dare serie noie al più celebre scienziato di Francia.

Durante il '700, mentre venivano compiuti importanti progressi nel campo dell'utilizzazione dei fossili per correlazioni stratigrafiche, grandi progressi fece la sistematica (basti ricordare Linneo e la sua opera); Linneo stesso, pur avendo dapprima affermato con decisione la "fissità" delle specie, a partire dal 1751 pubblicò i suoi primi studi sulla possibile origine ibrida delle piante.

Linneo riconobbe, infatti, un caso di mutazione in una pianta e, sempre per le piante, propose una complessa teoria della speciazione fondata sull'ipotesi che le strutture assili delle piante costituissero la componente femminile e fossero uniche per ciascun genere, mentre esisteva un certo numero di componenti corticali, che avrebbero rappresentato l'elemento maschile e che queste potessero variamente combinarsi con l'elemento femminile, dando origine alle diverse specie. In conclusione Linneo ammetteva che, almeno nelle piante, il "genere", caratterizzato da determinati caratteri, fosse un elemento perenne, e fosse stato creato immutabile da Dio, mentre le "specie" si sarebbero potute creare successivamente e potessero tuttora mutare grazie a diverse ed eventualmente nuove combinazioni con le varie essenze maschili.

Se si ricorda che la mutabilità delle specie vegetali era sempre stata ammessa, la teoria linneana non era un gran passo avanti, ma è interessante soprattutto in quanto esemplifica l'importanza che per Linneo aveva la combinatoria.

Si dice che Buffon, dopo aver sostenuto un'assoluta fissità delle specie, si convertì a un evolucionismo limitato. Ciò è solo parzialmente esatto e la medesima cosa potrebbe dirsi di Linneo.

L'ipotesi di un'origine per ibridazione delle specie animali venne sostenuta anche da Buffon nella seconda parte della sua vita. Peraltro non direi che Buffon possa considerarsi un pioniere di una visione modernamente evolucionista. Egli, infatti, riteneva che originariamente, quando la Terra era sufficientemente calda, si fossero originati i grandi animali moderni e che da alcuni di essi, per ibridazione e degenerazione, si fossero originate altre specie, mentre, via via che la Terra si raffreddava, essa dava origine ad animali sempre più piccoli, più semplici e tendenti a dare origine a numerose specie. Ad esempio: gli elefanti, animali nobili per eccellenza, non avevano subito alcuna speciazione per degenerazione; il cavallo avrebbe dato origine a zebre e asini; i topi, piccoli e tutt'altro che nobili, si sarebbero divisi

in numerosissime specie. A complemento di tale visione Buffon sostenne sempre che ancora oggi, in una Terra ormai fredda e stanca, si originavano continuamente per generazione spontanea gli “infusori”. La teoria di Buffon non si discosta molto da quella di Linneo, semplicemente adattata agli animali⁴.

Se ricordiamo le teorie di padre Kircher, in questi autori non vi è gran che di nuovo o di migliore.

Fra le teorie per noi curiose avanzate nel tardo '700, non possiamo dimenticare quelle di Bonnet, lo scopritore della partenogenesi, che ebbero notevole risonanza tanto che Cuvier le trovava “ammirevoli” e ne fu certamente influenzato. Bonnet, proprio per le sue scoperte nel campo della riproduzione, era un rigoroso “preformista”. Egli riteneva, se vogliamo schematizzare idee assai complesse e in parte riconducibili al neoplatonismo agostiniano, che al momento della creazione della prima femmina di ciascuna specie, Eva compresa, nei suoi organi genitali fossero stati inclusi i “germi”, immensamente piccoli e inclusi l'uno nell'altro, di tutte le successive generazioni⁵. Tuttavia tale germi appartenevano a due categorie diverse: germi “ripetitivi”, per cui i figli erano sostanzialmente simili ai genitori, e “germi di progresso”. Così potevano succedersi centinaia o migliaia di generazioni sempre uguali, ma periodicamente, quando si verificava una “rivoluzione globale” (Bonnet ne supposeva cinque o sei), sincronicamente nasceva una generazione dovuta ai “germi di progresso” che portava a una trasformazione globale di tutti gli organismi in senso migliorativo; nel frattempo, i “germi di restituzione” contenuti in ogni organismo si immagazzinavano o in strutture inorganiche o in altri organismi in attesa del “giorno del Giudizio finale”. Quel giorno i “germi di restituzione” avrebbero fatto compiere un ultimo balzo al processo di perfezionamento dei viventi: ogni specie avrebbe raggiunto una propria perfezione. L'umanità sarebbe divenuta tanto migliore di quella attuale da permetterle di migrare immediatamente in un mondo migliore, mentre gli altri animali come elefanti e scimmie avrebbero talmente sviluppato la loro intelligenza da avere i propri Leibniz e Newton o i castori degli ingegneri come Vauban, e perfino le piante avrebbero acquistato la capacità di camminare! Giova a questo punto ricordare che idee che a noi, a prima vista, parrebbero folli o ridicole, vanno inquadrare nell'insieme delle conoscenze e della cultura della loro epoca, che più o meno necessariamente le condizionava. Le idee di Bonnet si inquadrano nei primi sviluppi della geologia stratigrafica e sono la base sulla quale Cuvier sviluppò le basi dell'anatomia comparata, della paleontologia

⁴ Mi ha sempre incuriosito l'entusiasmo di Buffon per i gradi di nobiltà e di antichità degli animali, dato che lui stesso non era affatto di origini aristocratiche (suo bisnonno era un barbiere-chirurgo) e il titolo di conte lui se lo era comprato.

⁵ Tutti i vari settori della biologia si sono sempre sviluppati interagendo profondamente fra loro e non possiamo qui richiamare, ad esempio, l'evoluzione delle idee sulla riproduzione, nella quale il dibattito fra “preformisti” ed “epigenisti” ebbe tanta parte.

moderna e la sua teoria delle catastrofi naturali conclusive di ciascuna era geologica sulla quale dovremmo soffermarci fra poco.

Altro importantissimo pensatore che viene talvolta ricordato come un protoevoluzionista è Wolfgang von Goethe, il grande poeta tedesco. Uomo “universale”, oltre a produrre una vasta opera letteraria, si impegnò in ricerche di fisica, ricavandone un'errata teoria dei colori; in botanica, nella quale, riprendendo alcune idee più antiche, di fatto sviluppò la cosiddetta “Teoria florale”, giustamente riconoscendo nelle varie parti dei fiori delle foglie più o meno trasformate; in morfologia (termine introdotto appunto da Goethe), formulando, forse non per primo (Oken gli ne contestò la priorità) la famosa “Teoria vertebrale del cranio” che, pur se in larga misura errata, ebbe grande influenza sullo sviluppo dell'anatomia comparata. Non c'è dubbio che Goethe fu un trasformista, ma non nel senso di concepire uno sviluppo graduale delle forme nel tempo, quanto piuttosto nel postulare la realizzazione costante di una grande varietà di materializzazioni di pochi archetipi, francamente non mi è chiaro se concepiti come realtà immateriali, cioè come “idee” platoniche, o come prototipi reali, viventi da qualche parte o almeno vissuti in un recente passato dal quale sono direttamente derivati gli organismi che oggi osserviamo. La sua *Urpflanze*, la “Pianta originaria” vive, dunque, o è vissuta in un qualche luogo della terra?

In parte parallelamente e in parte sotto l'influenza del pensiero goethiano, si sviluppò, soprattutto negli ambienti accademici tedeschi, la *Naturphilosophie*, una scuola di pensiero mistico-filosofico che portò non solo diversi filosofi (ad es. Schelling), ma anche non pochi eminenti naturalisti, a produrre ricerche specifiche di grande valore che posero le basi del successivo sviluppo della classica anatomia comparata tanto animale che vegetale. Talvolta però portò gli stessi autori a produrre voli di fantasia nei quali spesso si mescolano la mistica dei numeri con le teorie medievali o cinquecentesche (spesso di chiara origine paracelsiana) sui parallelismi fra macrocosmo (l'universo) e microcosmo (l'uomo), che possono interessare solamente sotto il profilo dello studio delle motivazioni storiche che hanno indotto uomini di notevole ingegno e talvolta decisamente geniali a percorrere vie intellettuali rivelatesi totalmente sterili.

Tuttavia, come vedremo, quando finalmente la teoria darwiniana rese disponibile uno strumento interpretativo adeguato sia per quanto riguardava i dati morfologici sia per quanto riguardava i dati geologici e paleontologici, l'ambiente dei biologi tedeschi era psicologicamente molto più preparato di quello francese a far proprie le nuove idee.

Curiosamente le prime vere idee evoluzioniste vennero formulate proprio in Francia, dove poi, una volta che le idee evoluzioniste si erano praticamente affermate in Europa, esse fecero molta fatica a essere realmente accettate!

Il primo a proclamare idee apertamente trasformiste in Francia fu il barone Paul-Henri-Dietrich d'Holbach (1723-1789), senza tuttavia proporre alcuna giustificazione. Pressappoco lo stesso si può dire di Benoît de Maillet (1656-1738) il cui volumetto, dove propose un revival delle idee di Anassimandro, fu pubblicato postumo nel 1749 con falso nome (Telliamed, anagramma di "de Maillet").

Scientificamente assai più importanti sono le idee di Pierre Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759), che Federico II di Prussia nominò nel 1746 presidente della nuova Accademia Prussiana delle Scienze. I contributi di Maupertuis in campo scientifico sono assai vari, ma quelli che ci interessano sono limitati a due opere, pubblicate rispettivamente nel 1745 e nel 1751, entrambe apertamente trasformiste, che sono probabilmente le prime opere nelle quali lo studio delle genealogie di famiglie nelle quali si presentavano ripetutamente certe malformazioni (es. polidattilia) e certe caratteristiche nella trasmissione di caratteri negli animali domestici, portarono Maupertuis all'idea, antenata del concetto di gene, che la trasmissione dei caratteri ereditari fosse dovuta a particelle materiali che presentavano una variabilità casuale, i cui effetti erano tuttavia pilotati dalle condizioni ambientali. Egli affermò anche che l'intersterilità, che come d'uso ai suoi tempi, era considerata un criterio caratteristico di separazione delle specie, venisse acquisita gradualmente nel corso delle generazioni. Tuttavia anche in Maupertuis manca un vero accenno a un'evoluzione nel tempo che porti alla sostituzione progressiva delle diverse specie e alla loro trasformazione. In realtà ciò è comprensibile se si considera che lo sviluppo degli studi geologici e paleontologici era in Francia, come in Germania, sensibilmente arretrato rispetto al dibattito che si stava svolgendo in Inghilterra e in Italia.

In Inghilterra la proposta di usare i fossili per stabilire correlazioni temporali fra i diversi strati geologici, la base sulla quale nacque la geologia stratigrafica, risale a Martin Lister (1638-1711) anche se questi negava che i fossili fossero di origine organica e sosteneva che rocce simili, per la loro natura, dovevano produrre fossili simili! Inoltre, il primo manifestarsi della rivoluzione industriale stava portando, già alla metà del '700, a un intensificarsi dell'attività mineraria, specie per quanto riguarda i carboni fossili. In Italia, anche qui favorito dai locali governi alla ricerca di risorse minerarie utilizzabili, il '700 fu un periodo di intense ricerche geominerarie, accompagnate da un serio dibattito scientifico, così che, per esempio: Giuseppe Galeazzi nel 1771, a Bologna, aveva perfettamente apprezzato il fatto che i fossili, che oggi sappiamo pliocenici, delle formazioni argillose emiliane rispecchiano ambienti di mare tropicale, ciò implicava che in passato si fossero verificate profonde trasformazioni climatiche; Serafino Volta, a Pavia, aveva riconosciuto che parte delle specie di pesci conservate nei giacimenti di Bolca rappresentavano specie scomparse; Giovanni Arduino (1714-1795) aveva proposto nel 1759 una suddivi-

sione temporale delle strutture geologiche della Repubblica Veneta in Primarie, Secondarie e Terziarie e aveva riconosciuto che, per esempio, gli stessi giacimenti di Bolca appartenevano a faune terziarie⁶.

In realtà le premesse per lo sviluppo della paleontologia e geologia francesi furono poste dall'inizio della redazione di una carta geologica della Francia affidata a Guettard e a Lavoisier, che rimase interrotta dallo scoppio della rivoluzione. Inoltre, fu altresì importante lo sviluppo edilizio di Parigi e di altre città, con conseguente apertura di molte cave, che portò alla scoperta di moltissimi fossili di varie epoche, che, chiaramente rappresentavano faune scomparse, obbligando quindi a porsi il problema della loro origine.

Sempre a proposito della Francia settecentesca, resta da accennare a Denis Diderot, uno dei mostri sacri dell'illuminismo francese, che in due operette sostenne idee dichiaratamente trasformiste, ma senza portare alcuna argomentazione di un qualche valore scientifico, e infine Jean Baptiste Robinet, che in due opere, pubblicate fra il 1761 ed il 1768 sostenne la tesi della trasformazione delle specie nel tempo, nel senso però che ciascuna specie, avendo avuto inizialmente una struttura estremamente rudimentale, si evolveva gradualmente fino a raggiungere un maggiore o minore grado di perfezione (e, naturalmente, quella che completava il cammino era la specie umana), in altri termini un'ortogenesi nella quale un estremo finalismo si accompagnava a una visione in cui non aveva posto un'evoluzione ramificata.

Una svolta fondamentale, in quanto aprì decisamente il dibattito scientifico sull'evoluzione, si ebbe negli anni della rivoluzione francese. La svolta partì dalla celebre triade di zoologi del Museo di Storia Naturale di Parigi: Lamarck, Geoffroy Saint Hilaire e Cuvier.

Non staremo qui a riassumere le vicende di questi tre personaggi, che pure ebbero notevole importanza nel determinarne le opinioni scientifiche. Varrà qui un brevissimo cenno.

Jean-Baptiste-Pierre-Antoine de Monet, Cavaliere di Lamarck (1744-1829) (Fig. 1.2B), che essendo di ferme convinzioni repubblicane, preferì sempre chiamarsi semplicemente Lamarck, apparteneva a un'antica e povera famiglia della piccola nobiltà. Avviato inizialmente alla carriera ecclesiastica, alla morte del fratello maggiore e del padre passò alla carriera militare. Dopo essersi distinto per il suo valore in battaglia, dovette lasciare l'esercito per ragioni di salute e con una misera pensione. Negli anni successivi, sempre in angustie finanziarie, fece vari mestieri, ma nel frattempo si appassionò alla botanica. I suoi meriti di botanico attrassero

⁶ La suddivisione attualmente usata in Paleozoico, Mesozoico e Cenozoico corrisponde quasi esattamente alla suddivisione in Primario, Secondario e Terziario, che fu generalmente usata fino ai primi del XX secolo.

l'attenzione di Buffon, che gli ottenne alcune sovvenzioni. Avendo cominciato a frequentare il Museo come protetto di Buffon, il successore di questi nella direzione gli fece avere un modesto posto di dimostratore. Nei primi turbolenti momenti della rivoluzione corse il rischio di trovarsi sul lastrico. Fortunatamente, grazie all'abilità di Daubenton, di Lakanal e di Fourcroy, che riuscirono a tirare i giusti fili politici, il Museo si salvò da un virtuale smantellamento, anzi, ebbe un vero e proprio rilancio ed è in questo quadro che nel 1793 Lamarck si trovò proiettato su una cattedra di zoologia, campo del quale non si era mai occupato. Lamarck affrontò i suoi nuovi compiti forte di una lunga esperienza di sistematico botanico e, probabilmente proprio per la sua mancanza di preparazione zoologica, con maggiore elasticità mentale rispetto alla maggior parte degli zoologi francesi. Durante i primi anni del suo insegnamento Lamarck non accennò a ipotesi evoluzioniste, ma, apparentemente quando iniziò lo studio di alcune importanti collezioni di conchiglie fossili, si rese conto che era possibile ordinarne diversi gruppi in sequenze temporali nelle quali erano evidenti progressivi cambiamenti di morfologia. Poi, come risulta dalle note preparatorie del suo corso del 1800 e dal suo *Système des Animaux sans vertèbres*, pubblicato poco dopo, si convinse della realtà dell'evoluzione nel tempo. Le idee del Lamarck sono sviluppate in forma completa nella *Philosophie zoologique*, pubblicata nel 1809. Va premesso che Lamarck fu sempre un sostenitore della generazione spontanea degli "infusori" (e non fu questo il solo campo nel quale chiuse risolutamente occhi e orecchie rifiutando tutte le prove che erano state portate e che dimostravano il contrario, ma egli rifiutò sempre di credere nella "nuova" chimica che si stava sviluppando a partire dalle classiche ricerche di Lavoisier). In sintesi, Lamarck, come Robinet, riteneva che in tutti i viventi vi fosse una capacità e tendenza innata verso un incremento nelle successive generazioni della complessità strutturale, come pure delle dimensioni. La necessità di rispondere agli stimoli ambientali portava d'altro canto a deviazioni nella realizzazione di un "progetto" essenzialmente lineare, specialmente in quegli organi che via via erano funzionalmente più importanti. Se le stesse modificazioni si verificavano in due individui di sesso diverso, la discendenza derivante dal loro accoppiamento avrebbe ereditato gli adattamenti così sviluppati. Analogamente, anche in forza del "principio dell'equilibrio degli organi", principio condiviso anche da Cuvier e da Geoffroy e peraltro abbastanza diffuso all'epoca, per il quale se un organo subiva un particolare sviluppo, altri organi, scarsamente usati, dovevano avere un corrispondente regresso, si potevano spiegare atrofie o altre regressioni in organi che, per le abitudini di vita degli animali, non venivano usati. In realtà, contrariamente a Darwin, Lamarck non portò praticamente quasi alcun dato a sostegno delle sue tesi, che si limitò ad affermare con forza nella sue opere successive. Inizialmente, Lamarck aveva raggruppato gli invertebrati in un piccolo numero di "grandi masse"

indipendenti le une dalle altre, contraddistinte ciascuna da un piano di organizzazione omogeneo (in questo, egli procedeva in modo simile a quanto andava facendo Cuvier nello stesso Museo) e ciascuna derivante da un diverso infusorio, ma successivamente giunse a concepire un rigoroso monofiletismo dell'intero regno animale (Fig. 1.3A).

La tesi di Lamarck ebbe una certa fortuna nella letteratura divulgativa e, probabilmente, ebbe la sua parte nel preparare il grande pubblico all'accettazione delle idee evoluzioniste. Nell'ambiente strettamente scientifico, tuttavia, proprio per la quasi totale mancanza di dati obiettivi che la sostenessero e per le critiche che ebbe da parte di Cuvier e dei suoi allievi, ben pochi si sentirono di sottoscriverla. Lo stesso Geoffroy Saint-Hilaire, che era sempre stato in buoni rapporti con Lamarck e che, quando giunse a vere e proprie conclusioni evoluzioniste, lo lodò apertamente, tuttavia non ne sottoscrisse interamente le conclusioni.

Negli stessi anni nei quali operava Lamarck al Museo, ma assai più giovani di lui, lavoravano al Museo Georges Cuvier (1779-1832) ed Étienne Geoffroy Saint Hilaire (1772- 1844).

Georges Cuvier (da non confondere col fratello Frédéric, personaggio tutto sommato molto modesto, ma che ebbe anche lui cattedra al Museo) apparteneva ad una modesta famiglia protestante della Franca Contea, che allora dipendeva dal granducato del Württemberg. Egli poté completare gli studi grazie a borse di studio. Non solo fu un eminente anatomo-comparato (è anzi considerato uno dei “padri fondatori” dell'anatomia comparata), ma svolse in maniera brillante le più diverse mansioni di alta responsabilità: Presidente dell'Istituto di Francia, Ispettore generale all'Educazione pubblica, Viceministro per i culti non cattolici, Membro del Consiglio di Stato, Presidente del Comitato per gli affari interni, Pari di Francia ecc. Fece carriera passando di promozione in promozione prima con Napoleone, poi con Luigi XVIII e Carlo X e infine con Luigi Filippo. Le sole cariche che rifiutò furono quella di Direttore del Museo di Storia Naturale (per un riguardo al Conte di Lapepède, assai più anziano di lui) e quella di Ministro dell'Interno.

Cuvier dovette risolvere un problema personale: educato a una salda fede protestante, le sue stesse ricerche lo portavano a considerare ere geologiche assai lunghe, anche se ben più brevi di quanto si sia poi stabilito, in evidente contrasto con il racconto biblico. Egli risolse il suo problema prendendo a prestito e modificando la teoria di Bonnet (pure protestante) delle rivoluzioni del globo, delle quali il diluvio biblico sarebbe stata l'ultima, e di un brusco avvicendamento di faune (pur considerando tutto sommato preferibile pensare che le nuove faune che comparivano non fossero opera di nuove creazioni, ma piuttosto animali che erano prima esistiti ed erano sopravvissuti in un qualche rifugio sconosciuto, dal quale, dopo ogni catastrofe, avrebbero ripopolato il mondo). In realtà egli aveva obiettivamente alcune

giustificazioni empiriche per opporsi alle tesi evoluzioniste del collega Lamarck. Infatti, studioso delle faune fossili di vertebrati, osservò giustamente che, mentre non poteva osservare le forme di transizione che, per i Molluschi, avevano colpito il collega, constatava che ciascuna fauna caratteristica era separata dalla precedente e dalla successiva da sedimenti che erano palesemente di natura vulcanica o alluvionale. Egli non sospettò, dunque, che l'avvicendamento che correttamente osservava fosse legato alle particolari condizioni della Francia durante buona parte del Cenozoico. Grazie alla sua immensa influenza scientifica e politica, Cuvier riuscì a saturare le cattedre di Francia di suoi allievi, imprimendo per un secolo alla zoologia francese un'impronta di precisione nella ricerca mentre essa restava un bastione degli antievoluzionisti.

Geoffroy Saint Hilaire apparteneva a una famiglia di lunghe tradizioni scientifiche. I turbini della rivoluzione, durante i quali ebbe modo di mostrare coraggio e disinteressata generosità, permisero a lui, come al suo amico Cuvier (i loro rapporti si raffreddarono diversi anni dopo) di ottenere una cattedra assai presto. Geoffroy era inizialmente favorevole a idee trasformiste di stampo goethiano: molteplici trasformazioni di forme archetipe, che egli tentò di ricondurre a un unico piano organizzativo, quello dei vertebrati, giungendo anche a conclusioni paradossali (sostene che l'esoscheletro segmentale degli artropodi era omologo alle vertebre e che quindi, gli artropodi erano organizzati all'interno delle vertebre, mentre i vertebrati lo erano all'esterno!). Tuttavia la conoscenza che aveva dell'anatomia dei coccodrilli fece sì che quando affrontò lo studio della morfologia di alcuni coccodrilli mesozoici recentemente scoperti (e di questi avremo occasione di riparlare), giunse alla conclusione (errata alla luce delle conoscenze attuali, ma straordinariamente brillante per l'epoca), che queste fossero realmente forme ancestrali ai coccodrilli attuali e fu quindi il primo a sottoscrivere con solidi dati anatomici la tesi della trasformazione nel tempo delle strutture anatomiche. La polemica fra lui e Cuvier che ne seguì fece epoca e, in un certo senso, fu anticipatrice dei dibattiti che seguirono la pubblicazione dell'*Origin of Species*. Complessivamente, l'influenza di Geoffroy fu relativamente modesta. Pur sopravvivendo di una dozzina d'anni a Cuvier, le non rare esagerazioni e speculazioni più o meno campate in aria della sua produzione scientifica più tardiva e il suo pressoché totale insuccesso (rispetto a Cuvier) nel sistemare i propri allievi in posti dai quali potessero esercitare un efficace influsso sull'ambiente scientifico francese, fecero sì che ben pochi ne accettassero le teorie, anche se egli fu effettivamente un pioniere in molti campi della biologia.

Accadde così che nei cinquant'anni intercorrenti fra la definitiva elaborazione delle tesi trasformiste di Lamarck e la pubblicazione dell'*Origin of Species*, il trasformismo lamarckiano riscosse una certa popolarità in pubblicazioni che oggi diremmo "divulgative" o di "scienza popolare".

Ipotesi relative alla funzione della selezione naturale nella trasformazione degli organismi furono avanzate in Inghilterra da Wells, da Prichard, da Lawrence e dal botanico Matthew, ma vennero praticamente ignorate, tanto che Darwin le scoprì dopo aver pubblicato il suo libro. Vaghe idee trasformiste vennero sostenute da Erasmo Darwin, nonno di Charles (il quale sostenne sempre che, pur avendole lette, non gli avevano fatto nessun effetto) e infine in un libro divulgativo, pubblicato anonimo, ma il cui autore, Chambers, era un noto pubblicista. Questo libro, criticatissimo dai naturalisti veri, ebbe un notevole successo di pubblico anche perché si sparse la voce che fosse stato scritto dal Principe Alberto, marito della Regina Vittoria.

Charles Darwin (Fig. 1.2D) nacque nel 1809 da una distinta famiglia di medici e, secondo i progetti del padre, avrebbe dovuto studiare medicina. In realtà fin da ragazzo fu uno studente indisciplinato e mediocre, peraltro appassionato naturalista e cacciatore. Dopo avere frequentato per due anni la scuola medica di Edimburgo con assai poco profitto scolastico, ma frequentando assiduamente l'ambiente dei naturalisti locali, passò a Cambridge dove frequentò ugualmente i naturalisti dell'Università e riuscì a prendere un baccellierato in "Arti" che, se non avesse avuto il colpo di fortuna che lo condusse sulla *Beagle*, lo avrebbe condannato a fare il curato di campagna. Viceversa egli non solo aveva approfittato dei contatti avuti coi naturalisti di Edimburgo e di Cambridge, ma si era conquistato la stima e l'amicizia del Prof. Henslow, botanico. Questi e l'astronomo Peacock avendo saputo che il Capitano Fitz-Roy, comandante della *Beagle*, era stato incaricato dall'Ammiraglio di un'esplorazione delle coste dell'America del Sud e che avrebbe gradito la compagnia di un Gentiluomo che fosse anche un naturalista e che si pagasse tutte le spese, presentarono il giovane Darwin al Capitano, che in base a suoi molto personali criteri lo ritenne adatto. Superate le resistenze di babbo Darwin (si trattava, oltre a tutto, di sborsare complessivamente più di cinquecento sterline, corrispondenti al reddito di due anni di una famiglia medio-borghese) e il merito fu principalmente dello zio Gideon Wedgewood (del quale poi Darwin sposò la figlia), Charles partì per un viaggio durato quasi cinque anni. Al ritorno Darwin era ormai un naturalista pienamente maturo e capace di affrontare i problemi più diversi. Egli stabilì inizialmente la sua reputazione come geologo pubblicando classici studi sulla formazione degli atolli e aveva cominciato a riflettere sulla possibilità della graduale trasformazione della superficie terrestre secondo le teorie attualiste di Lyell già durante il viaggio, ma cominciò a riflettere seriamente alla possibilità di applicare i principi attualisti all'evoluzione dei viventi solo dopo il suo ritorno in patria. Rendendosi pienamente conto di dovere non solo formulare una ipotesi che non prestasse il fianco a facili critiche, ma anche che apparisse il frutto del lavoro di un naturalista di riconosciuta competenza, sviluppò per diversi anni le proprie ricerche in

vari settori (per la zoologia la sua fama fu legata a una monumentale monografia sui Cirripedi), mentre pazientemente accumulava dati a sostegno della sua teoria. Darwin stesso ha narrato come egli abbia potuto superare alcune difficoltà critiche nella formulazione del suo modello dei meccanismi di evoluzione traendo ispirazione dall'opuscolo (1798) dell'economista reverendo Malthus, che esamina le conseguenze del fatto che l'incremento demografico potenziale delle popolazioni (Malthus pensava all'uomo) tende invariabilmente a essere più veloce dell'incremento delle risorse disponibili.

Darwin aveva iniziato già durante il suo viaggio a considerare i problemi posti dalle variazioni geografiche delle faune, ma cominciò a lavorare seriamente alla sua teoria nel 1837, dopo che l'ornitologo Gould, al quale aveva affidato le sue collezioni di uccelli raccolti durante il viaggio della *Beagle*, aveva richiamato la sua attenzione sulle specie endemiche delle Galapagos. Darwin, pur essendosi formato abbastanza rapidamente il quadro generale della sua teoria, si rendeva perfettamente conto che questa, col suo potenziale innovativo e le probabili reazioni che avrebbe provocato negli ambienti religiosi, per poter essere accettata richiedeva il conforto di una massa di dati obiettivi, la cui mancanza pressoché totale aveva screditato tutte le ipotesi precedenti, e in particolare quella di Lamarck. Egli, quindi, pur tenendo abbastanza al corrente delle sue idee i naturalisti con i quali aveva più stretti rapporti e redigendo via via sommari sempre più completi della sua teoria, ancora nel 1857 si riteneva relativamente lontano dal poterne dare una stesura definitiva, anche perché quello che aveva in mente al momento era un'opera mastodontica. Nel frattempo era entrato saltuariamente in rapporto con Alfred Russel Wallace (1823-1913) (Fig. 1.2C), un notevole naturalista che è oggi ricordato soprattutto come uno dei fondatori della zoogeografia. Wallace stava elaborando per suo conto una teoria dell'evoluzione essenzialmente simile a quella di Darwin e, incoraggiato da alcune lodi dello stesso Darwin e di altri importanti naturalisti, preparò una breve nota nella quale sintetizzava le sue idee e la inviò a Darwin per un giudizio e affinché questi la facesse conoscere ad altri importanti naturalisti che la giudicassero prima di inviarla in stampa. Ovviamente, Darwin rimase sconcertato e ne scrisse agli amici Lyell e Hooker, domandandosi se non fosse il caso di far pubblicare il lavoro di Wallace ed eventualmente di considerare ormai il libro che stava scrivendo come un mero supporto delle idee di Wallace. In definitiva il lavoro di Wallace venne letto a una riunione della Linnean Society del 1859 insieme a una precedente lettera di Darwin al botanico americano Asa Gray e a un suo schema del 1844, in cui riassumeva le sue idee e così la teoria venne originariamente presentata come teoria di Darwin-Wallace, anche se, successivamente, Wallace riconobbe sempre i limiti del suo lavoro e si dichiarò semplicemente fortunato per avere avuto idee simili a quelle di Darwin. A questo punto Darwin si affrettò a scrivere il suo capola-

voro, l'*Origin of species*.

Il nucleo fondamentale dell'opera, valido allora come, sostanzialmente, oggi, è la constatazione della variabilità delle popolazioni e all'interno di ciascuna popolazione, variabilità sulla quale opera la selezione naturale, e cioè tutto l'insieme di fattori contingenti che non solo eliminano una elevata percentuale di individui, ma rendono maggiore il successo riproduttivo degli individui che possono sfruttare le risorse del territorio nella maniera migliore e in pari tempo sfuggire alle sue insidie. In tal modo verrebbero gradualmente selezionate quelle caratteristiche che risultano via via le più favorevoli.

Ovviamente l'opera del Darwin tenta di coprire ogni aspetto sia dei processi di selezione, sia del problema della variabilità e delle sue cause; naturalmente, molti aspetti delle spiegazioni proposte da Darwin sono risultati errati. Comunque, come vedremo nei capitoli seguenti, mentre i "darwiniani" si sono sforzati di amalgamare il nucleo essenziale della teoria originale: la funzione della selezione naturale, coi progressi della genetica; le critiche e le alternative via via proposte possono essere raggruppate in un limitato numero di categorie.

Un elemento importante nel successivo evolversi del dibattito sui modelli di evoluzione è stato il problema dell'origine della variabilità all'interno delle popolazioni, variabilità sulla quale opera la selezione naturale. Darwin ammetteva che la variabilità fosse essa stessa, almeno in parte, prodotta dalla reazione dell'organismo agli stimoli ambientali e quindi finì con l'ammettere una certa influenza dei fattori ambientali nel determinare la comparsa di nuovi caratteri (e la scuola neo-darwiniana gliene ha fatto carico, rimproverandogli "concessioni" al lamarckismo).

In realtà, fin dall'apparire dell' *Origin of species* nessuno studioso serio ha posto in dubbio che vi sia stata un'evoluzione degli organismi: la discussione non fu se vi sia stata o no un'evoluzione, bensì come e perché è avvenuta?

In primo luogo non pochi studiosi, sia che fossero di matrice culturale monoteista, sia che fossero strettamente legati ai paradigmi delle scienze tipicamente sperimentali, erano e sono più o meno profondamente disturbati dal forte elemento di casualità dei modelli più tipicamente darwiniani. Sebbene detta a proposito del "Principio d'indeterminazione" della fisica quantistica, la frase di Einstein «Il Vecchio non gioca ai dadi!» è stata, più o meno esplicitamente, una preoccupazione degli evolucionisti legati alla tradizione religiosa Ebraico-Cristiana: come conciliare la fede in una "Provvidenza" che tutto vede, prevede e provvede con un modello di evoluzione nel quale il caso abbia un parte preponderante (confesso che ignoro se ci siano o ci siano stati studiosi islamici dell'evoluzione, i pochi lavori paleontologici di studiosi islamici che conosco sono di tipo strettamente stratigrafico). Ovviamente per chi sia legato a una tradizione politeista l'ipotesi che gli Dei giochino

ai dadi col mondo o che vi sia un Fato sostanzialmente cieco, non pone problemi. Pertanto l'alternativa proposta, dai tempi di Mivart a Teilhard du Chardin ecc., è stata, fondamentalmente, il modello agostiniano di un disegno divino che, utilizzando strumenti complessi, si dispiega nel tempo. Come avremo modo di osservare quando esamineremo l'evoluzione delle simbiosi e del parassitismo, molti studiosi di questi fenomeni (es. Delpino, contemporaneo di Darwin col quale fu in cordiali rapporti epistolari) si sono trovati in difficoltà ad accettare l'idea che il gioco variabilità-selezione fosse sufficiente a spiegare l'origine di simbiosi particolarmente complesse.

Ugualmente a disagio con l'elemento stocastico (o, meglio, semi-stocastico) del modello darwiniano si sono trovati studiosi di formazione strettamente positivista e sperimentalista. Il mondo dell'evoluzione darwiniana è sostanzialmente un mondo “senza leggi” al quale non si può applicare integralmente il “paradigma” delle scienze sperimentali. Non che esperimenti non siano possibili, e ne vedremo, ma ciò che è avvenuto in natura da quando la vita è apparsa sulla Terra è stata una sequenza unica e irripetibile, è stato cioè un fenomeno storico. Non per nulla oggi sono soprattutto i fisici, gli astronomi e i biochimici piuttosto che i biologi a essere convinti della probabilità che esistano organismi viventi in qualche altro pianeta di qualche altro sistema solare. Il loro ragionamento è il seguente: ormai conosciamo l'esistenza di decine di stelle accompagnate da pianeti esattamente come il Sole. I pianeti extrasolari finora conosciuti sono pianeti molto grandi sui quali non sussistono certo le condizioni necessarie per la “vita” come la concepiamo attualmente, tuttavia ciò è dovuto ai mezzi tecnici finora disponibili per la scoperta di pianeti e si deve, quindi, presumere che fra le migliaia di pianeti che devono esistere e ruotare attorno a stelle della nostra e di altre galassie è presumibile che ne esistano parecchi con una storia e condizioni simili a quelle della nostra Terra, quindi è probabile che almeno su qualcuno si siano ripetuti più o meno i fenomeni che hanno condotto sulla Terra alla comparsa dei primi organismi.

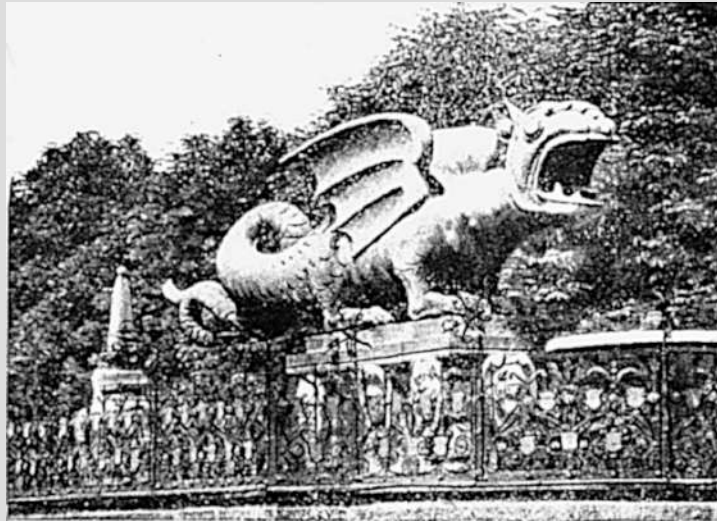
Naturalmente è un ragionamento plausibile e, quindi, se mai verremo in possesso di dati positivi sulla presenza di organismi in altri sistemi solari, ciò non sarà una sorpresa. Tuttavia, se la statistica mi dice che esiste una precisa probabilità che si realizzi il sorteggio di una certa sequenza, la stessa statistica mi insegna che, quale che sia il ritardo nell'estrazione di certi numeri o di una data sequenza, la probabilità che questa si verifichi resta invariata e ugualmente bassa nel tempo (fallacia di Montecarlo), inoltre le distanze siderali sono tali da rendere praticamente impossibile ricevere un segnale preciso e verificarlo.

Un secondo gruppo di critici hanno mosso obiezioni legate al problema dei tempi necessari ad un'evoluzione “gradualista” secondo il modello darwiniano. Alcuni hanno sostenuto una distinzione fra macro- e microevoluzione, dato che, se-

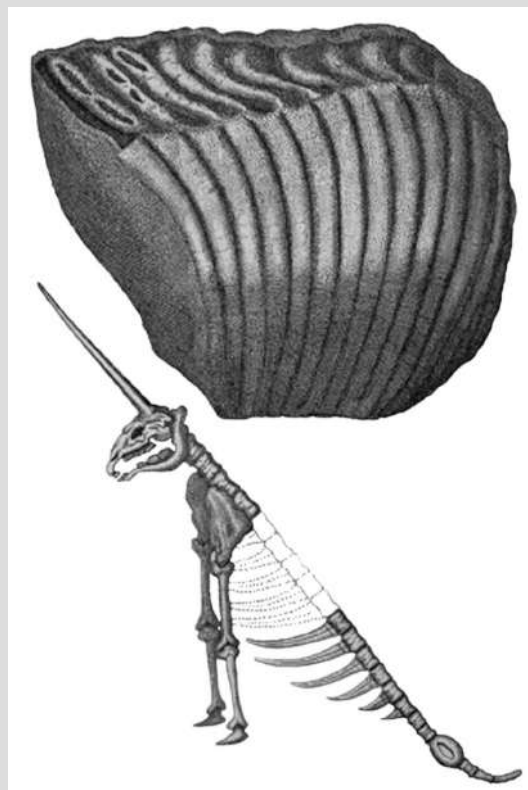
condo loro, il sommarsi graduale di piccole varianti può bensì portare alla differenziazione di popolazioni, ma non potrebbe spiegare i maggiori fenomeni adattativi, ad esempio l'evoluzione delle penne a partire dalle squame, anche perché gli stadi intermedi ipotizzati sembrerebbero tutt'altro che funzionalmente validi: sarebbero, cioè, disadattativi. Sono stati quindi proposti vari modelli, da quelli francamente saltazionisti a quelli, del genere "equilibri intermittenti", che presumono brevi periodi di instabilità e di rapida evoluzione, alternati con periodi nei quali la selezione naturale gioca un ruolo sostanzialmente stabilizzante. Infine, non poche discussioni ha provocato il problema dei "pre-adattamenti", l'acquisizione, cioè, di strutture o funzioni sulle quali la selezione non ha potuto giocare, ma che, sviluppatesi (e qui abbiamo avuto modelli diversi) fino a un punto critico, a partire da questo momento sarebbero divenuti oggetto di una selezione fortemente efficace.

Per rispondere a uno o più di questi problemi sono state via via proposte ipotesi evolutive diverse e vedremo a suo luogo pregi e difetti di quelle che attualmente hanno maggior seguito.

Ciò che è da sottolineare, non tanto da noi, già che in Italia di anti-evoluzionisti ce ne sono così pochi da poter essere tranquillamente ignorati, ma che in paesi come gli Stati Uniti hanno una certa rilevanza, è che l'argomento da essi generalmente invocato: «gli evoluzionisti propongono spiegazioni diverse dell'evoluzione e leticano fra loro, quindi l'evoluzione non è provata». Questo è un pseudoragionamento fatto o per crassa ignoranza o in malafede. Io posso facilmente constatare che un'automobile cammina; altra cosa è capire come ne funzionano il motore, i comandi ecc. L'evoluzione si constata, se poi vi sia un'unica spiegazione generale sui meccanismi di quanto è avvenuto o avviene o se, putacaso, ai diversi momenti o ai diversi gruppi di organismi si applichino modelli diversi, è tutt'altro problema.



A



B

Figura 1.1 – **A)** Statua del drago di Klagenfurt. – **B)** Disegno dell'unicorno di Otto von Guericke pubblicato da Leibniz nella sua *Protogea* nel 1749 affiancato dal molare disegnato dallo stesso Leibniz (molare appartenente a un mammut).

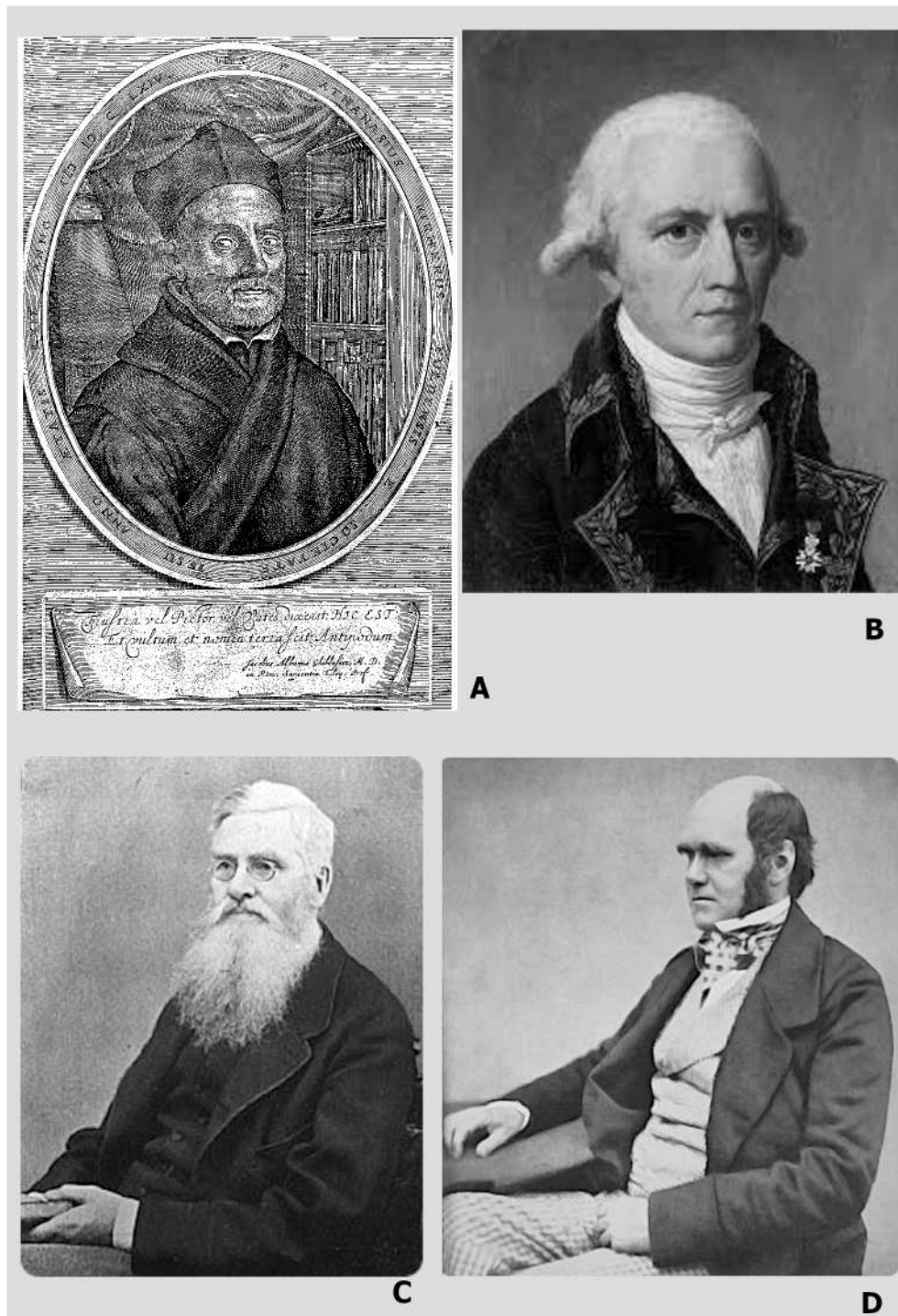
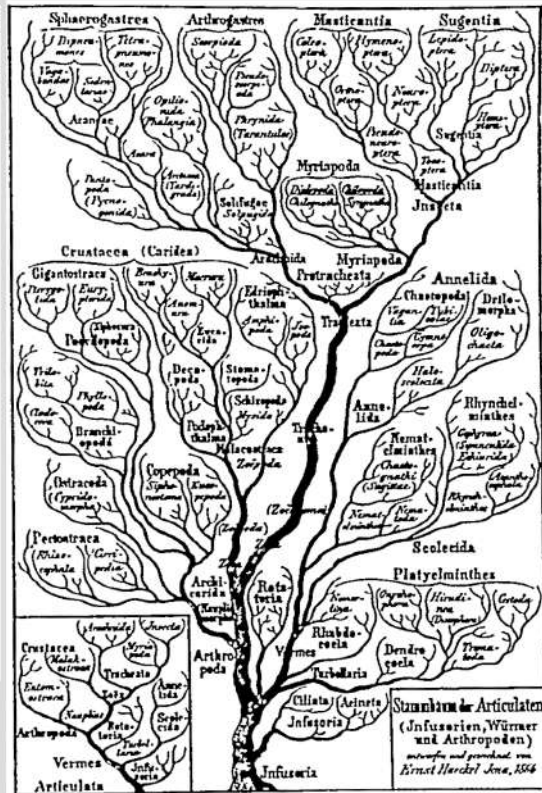


Figura 1.2 – **A)** Padre Athanasius Kircher S.J., il primo a proporre un'ipotesi organica che può dirsi evolutivista; **B)** J.-B. Monet de Lamarck; **C)** Alfred Russel Wallace; **D)** Charles Darwin.

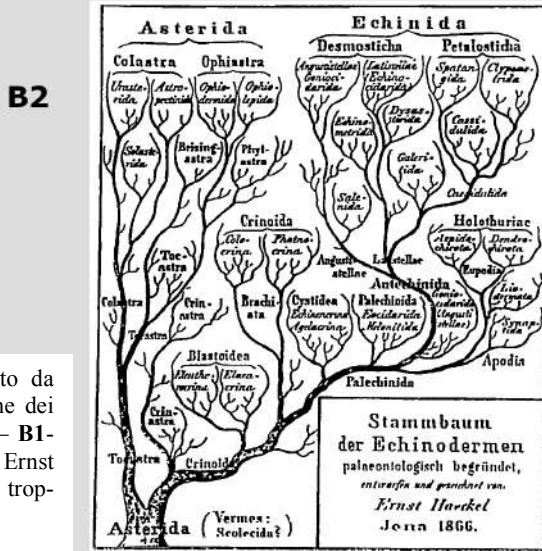
TABLEAU
Servant à montrer l'origine des différents animaux.



A



B1



B2

Figura 1.3 – A) Diagramma pubblicato da Lamarck che sintetizza la sua concezione dei rapporti fra i principali gruppi animali. – B1-B2) Alberi genealogici costruiti da Ernst Haeckel (appassionato darwinista, anche troppo per Darwin).

PARTE II

Premessa

Prima di iniziare a trattare delle vicende dell'evoluzione è necessaria un'avvertenza: inevitabilmente, nella nostra esposizione dovremo fare riferimento a categorie tassonomiche, ricorderemo, cioè specie, generi, famiglie, classi, ecc. coll'evidente sottinteso che si tratta di raggruppamenti più o meno ampi di organismi collegabili fra loro in un albero filogenetico attraverso un antenato comune più o meno lontano. Tuttavia, nelle pagine seguenti, con i vari termini, sia che siano riferiti a determinate specie, generi o altro, sia che siano affermazioni più generiche (tipo «la fine dell'Ordoviciano è caratterizzata dall'estinzione di numerosi generi e famiglie»), ci si riferirà a quelli che sono i raggruppamenti sistematici attualmente più accreditati o che, personalmente, mi sembrano preferibili, dato che sul reale significato delle varie categorie tassonomiche torneremo in modo esauriente nella terza parte di questo testo (generi e categorie superiori sono comunemente considerate “classi” nel senso della logica formale, mentre il dibattito sulla natura della “specie” e delle categorie sottospecifiche è tutt'altro che risolto).

II - Prime fasi dell'evoluzione

È ormai abituale nei testi che trattano in generale dell'evoluzione degli organismi, dedicare ampio spazio all'evoluzione prebiotica, cioè alla formazione, prima che si possa parlare di “vita”, di molti tipi di molecole organiche anche assai complesse che poi, combinandosi e associandosi in modo opportuno, possono aver dato origine a quegli “oggetti” che, per primi, possano dirsi organismi viventi, in quanto capaci di un metabolismo, di moltiplicarsi ecc., insomma di comportarsi da organismi viventi veri e propri.

È ovvio che si tratta di un problema fondamentale e appassionante, tuttavia lo tratteremo molto sommariamente, per diverse ragioni. In primo luogo, sebbene da quando Darwin propose l'ipotesi che i primi organismi viventi si fossero originati in una qualche raccolta d'acqua relativamente calda in un ambiente tropicale grazie alla presenza di un adatto insieme di molecole proteiche (naturalmente, senza poter proporre alcuna ipotesi circa il come si sarebbero formate le molecole organiche e i meccanismi che avrebbero potuto portare alla loro “giusta” aggregazione), la biochimica ha fatto immensi progressi, tuttavia la gran mole di dati raccolta è ancora lontana dal permettere di disegnare un quadro sufficientemente esauriente per consentire delle ipotesi realmente complete e soddisfacenti. In secondo luogo, un esame abbastanza approfondito dello stato attuale degli studi e delle ipotesi proposte (che non sono poche) richiederebbe di addentrarci in un campo vasto e in costante evoluzione ai limiti più avanzati della biofisica e della biochimica. Cercheremo, quindi, di limitarci a qualche cenno essenziale per far comprendere al lettore quale sia la complessità del problema, prima di passare a esaminare la storia del nostro pianeta.

Fin dai classici esperimenti di Miller (1959) che, facendo scoccare delle scariche elettriche in un'atmosfera artificiale di composizione simile a quella che si riteneva fosse presente sulla Terra prima della comparsa degli organismi viventi, ottenne la sintesi di molecole organiche, i progressi della biochimica e della biologia molecolare hanno potuto dimostrare non solo la possibilità di formazione nell'ambiente prebiotico di diverse molecole organiche, aminoacidi inclusi, ma anche la possibilità di una loro ordinata combinazione fino alla formazione di polipeptidi anche notevolmente complessi, di acidi grassi e di altre componenti essen-

ziali dei viventi, ma non di acidi nucleici, almeno finora. Lo studio dei meteoriti e delle comete ha invece permesso di constatare che, effettivamente, nello spazio si sono formati molti tipi di molecole organiche che potrebbero essere considerate i “mattoni” essenziali per la sintesi di un organismo vivente. D'altra parte, moltissime molecole, in particolare quelle organiche più complesse, possono presentare assetti strutturali, cioè una diversa distribuzione spaziale dei loro atomi o gruppi atomici, a seconda delle condizioni fisiche in cui si trovano. In particolare, le molecole filamentose formano normalmente delle specie di gomitoli che possono essere organizzati in modi assai diversi e passare dall'uno all'altro assetto con notevole facilità. Poiché, d'altronde, è la regola che queste grandi molecole presentino alla loro “superficie” gruppi elettricamente attivi, gruppi idrofili o idrofobi ecc. esse tenderanno a posizionarsi le une rispetto alle altre in modo variamente ordinato (membrane, granuli ecc.), ordinamenti, comunque, tendenzialmente instabili. Forze deboli danno origine a legami del tipo “legami di Van der Waals” ecc. D'altra parte l'acqua da un lato e l'ossigeno dall'altro sono dotati di diverse qualità eccezionali, per le quali l'acqua stessa non si comporta nelle reazioni biologiche come un semplice solvente, ma vi svolge una parte attiva, che potremmo dire “fluttuante”. In altri termini, tutte le reazioni biologiche a livello cellulare avvengono in un mezzo acquoso nel quale, continuamente, una piccolissima frazione delle molecole d'acqua si trova in forma dissociata. Insomma, date le condizioni del nostro pianeta prima della comparsa della vita sulla Terra, appare evidente che, formandosi spontaneamente molecole organiche molto complesse, queste, in un ambiente che sappiamo anossico, tendevano a accumularsi in microsistemi relativamente ordinati, sebbene costantemente instabili.

D'altra parte, lo studio dei virus ci ha fatto conoscere delle strutture che hanno alcune caratteristiche funzionali e strutturali (fra l'altro, il fatto che contengono al loro interno dei geni) degli organismi viventi⁷ e hanno permesso di constatare come questi, se dissociati nelle loro componenti, separando le frazioni proteiche dalle molecole degli acidi nucleici, le singole frazioni non esplicano alcuna attività, mentre se vengono poste nuovamente in presenza le une delle altre in soluzione, immediatamente si riassociano riprendendo esattamente la struttura e la funzionalità iniziale, ciò che conferma la notevole capacità di autoordinamento di certi complessi molecolari.

Per molti anni, i biologi molecolari che studiavano il problema dell'origine della vita si sono trovati di fronte a un problema che appariva insolubile: non esiste vita senza proteine e, mentre la formazione di diversi aminoacidi e anche di polipeptidi

⁷ I virus manifestano la loro attività solo se possono penetrare in un organismo vivente. Esplicano le loro funzioni con meccanismi radicalmente diversi da quelli di un tipico vivente, ciò fa escludere che, almeno quelli attuali, possano rappresentare in qualche modo gli organismi primordiali.

è possibile attraverso meccanismi chimico-fisici (essi si sono certamente formati non solo sulla Terra, ma generalmente nel cosmo), il loro “montaggio” per formare anche le più semplici proteine richiede oggi tassativamente la presenza di enzimi, essi stessi proteine; d'altra parte, la sintesi stessa del DNA (acido desossiribonucleico), il portatore della quasi totalità dell'informazione genetica nella quasi totalità dei viventi, è possibile solamente in presenza dell'enzima DNA-sintetasi. In altri termini, il montaggio dei nucleotidi per formare il proto-filamento contenente, *in nuce*, il più elementare codice genetico richiede la presenza di un enzima, che deve essere sintetizzato a partire dall'informazione contenuta nel DNA. Questa evidente circolarità appariva come una difficoltà tale da far giudicare la possibilità della formazione puramente casuale di una prima molecola di DNA, un evento avente probabilità praticamente zero e, quindi, presumibilmente unico. La difficoltà, secondo l'opinione oggi corrente fra gli specialisti, è stata superata dalla scoperta che se il DNA richiede appunto questo complesso sistema di replicazione, l'RNA (acido ribonucleico) è capace di svolgere entrambe le funzioni, di programma e di enzima. Attualmente, perciò, si ritiene comunemente che il nostro “mondo a DNA” sia stato preceduto da un “mondo di organismi a RNA”.

Resta, comunque, il problema del come possa essersi formato l'RNA, anche se oggi sappiamo che alcune molecole proteinoidee che potrebbero essere state presenti nel cosiddetto “brodo primordiale” hanno limitate potenzialità come catalizzatori e potrebbero essere entrate in gioco nella sintesi delle prime molecole di RNA.

A ogni modo si deve dire che, se è vero che sono stati compiuti importanti progressi nel campo delle ipotesi circa l'origine dei primi organismi viventi, si può ritenere che le condizioni esistenti sulla Terra quando sono comparsi i primi organismi erano tali da favorire la formazione di sistemi complessi e instabili attraverso cui passava costantemente un flusso energetico. Comunque, siamo ancora lontani da una precisa soluzione del problema.

Ritornando alla formazione della Terra e, da ciò, alle condizioni di vita dei primi organismi, il sommario che segue riflette le ipotesi attualmente più accreditate, ma, è bene sottolinearlo, non vi è accordo unanime.

Il Sole e i pianeti del sistema solare si ritiene che si siano formati per progressiva aggregazione di una nube di polveri cosmiche che avrebbero formato degli sciami di planetesimi, piccoli frammenti che per successive collisioni si sono accresciuti e col crescere della massa aumentava anche la loro gravità attirando ulteriori planetesimi⁸. L'inizio della formazione del sistema solare e del nostro pianeta deve essere collocato a circa 4,6 miliardi di anni fa (Hadeano: 4.6-3.9 Ga⁹); alcune

⁸ L'attuale fascia degli asteroidi si ritiene che rappresenti un tentativo fallito di formare un grosso pianeta.

⁹ 1 Ga = 1 miliardo di anni fa.

indicazioni tratte dallo studio di meteoriti indicherebbero una data di 4,56 miliardi di anni or sono per l'inizio della condensazione delle polveri.

Quando la Terra ebbe raggiunto approssimativamente le dimensioni attuali della Luna, dovevano essere presenti tanto sulla Terra che nei planetesimi che precipitavano su di essa acqua, metano, ammoniaca, anidride solforosa e anidride carbonica. Naturalmente, l'aggregazione dei planetesimi non si svolgeva presumibilmente attorno a un unico nucleo, di conseguenza si ebbe un periodo durante il quale precipitavano sulla Terra in formazione, con notevole frequenza, meteoriti di grandissime dimensioni. Infatti, la fase di accrezione della Terra fu assai rapida e questo bombardamento di meteoriti, che in una prima fase erano progressivamente più grandi, non solo accresceva rapidamente la massa della Terra, ma produceva anche una gran quantità di calore e quindi la Terra si trovava permanentemente con i suoi strati più superficiali in uno stato di fusione, mentre la pressione interna andava crescendo con la massa e quindi si venivano a creare progressivamente le condizioni attuali della massa subcrostale. L'atmosfera che si formava era particolarmente densa, con un alto contenuto di CO₂, vapor acqueo e gas vulcanici, mentre era necessariamente priva di ossigeno, che doveva essere tutto fissato sotto forma di ossidi.

Progressivamente il bombardamento continuò con meteoriti più piccoli anche se pur sempre di dimensioni assai maggiori di quelle della stragrande maggioranza dei meteoriti che precipitano attualmente sulla Terra. Tuttavia fu in questa fase che, secondo molti studiosi, la Terra fu colpita da un immenso meteorite o piuttosto da un pianeta, probabilmente di massa simile a quella attuale di Marte, chiamato Theia. Questo impatto da un lato avrebbe proiettato nello spazio una certa percentuale della massa della Terra e dell'investitore, massa che andò a formare la Luna, dall'altro avrebbe dispersa parte dell'atmosfera primordiale, che, come si è detto, doveva essere estremamente densa, permettendo che l'atmosfera residua potesse sviluppare l'attuale dinamica generale. Infine portò all'inclinazione dell'asse di rotazione della Terra e deve averne causato praticamente la totale fusione, facilitando la redistribuzione nel suo seno dei diversi elementi. L'attuale calore interno della Terra sarebbe, in buona parte, calore residuo di questo mostruoso impatto e in parte dovuto al decadimento degli elementi radioattivi a lunga vita contenuti nei minerali presenti nel mantello e nella crosta (calore radiogenico).

Circa 600 Ma (1 Ma= 1 milione di anni) dopo l'inizio della formazione del sistema solare, e cioè a circa 3.9 Ga le frazioni sialiche¹⁰ della Terra cominciarono ad avere una certa stabilità. A 3.8 Ga risalgono le più antiche rocce sedimentarie e le prime formazioni striate (*banded iron*), che indicano la presenza di un'atmosfera

¹⁰ Lo strato più superficiale del mantello terrestre, formato sostanzialmente da silicati di alluminio, è chiamato Sial.

almeno debolmente ossidante. A questo punto, i meccanismi noti per la formazione di composti organici a peso molecolare elevato dovevano avere notevolmente arricchito i mari di composti organici (il cosiddetto “brodo primordiale”), la cui composizione risultava abbastanza stabile proprio in virtù dell’assenza di ossigeno. Potrebbe darsi, quindi, che le formazioni striate ci indichino precisamente la comparsa di organismi, il cui metabolismo liberava ossigeno. D’altra parte è evidente che, se è vero che i processi metabolici di demolizione di molecole ad alto peso molecolare sono i più semplici che possano consentire a un organismo di liberare l’energia necessaria allo svolgimento delle sue funzioni, è chiaro che in tali condizioni tutto il “brodo primordiale” sarebbe stato rapidamente metabolizzato e gli organismi sarebbero “morti di fame”, e ciò non è avvenuto.

Finalmente verso i 3.5 Ga troviamo quasi simultaneamente le prime tracce di superfici emerse, le prime evaporiti solfatiche, che potrebbero essere legate all’esistenza di solfobatteri, i primi fossili filamentosi e i primi stromatoliti. Tuttavia inizialmente le terre emerse si pensa che fossero distribuite in piccoli blocchi e che i primi veri e propri continenti si siano formati verso i 3.2 Ga di anni fa, più o meno simultaneamente a una diversificazione dei Proteobatteri. In effetti, a quell’epoca il gradiente termico della Terra era nettamente più alto di ora e, quindi, la crosta terrestre era più sottile, con la conseguenza che i rilievi erano modesti e le aree emerse si presentavano piuttosto frammentate in piccoli cratoni.

Come si è detto (tralasciamo qui le ipotesi via via formulate, gli esperimenti fatti e in corso per determinare le possibili modalità della formazione delle prime cellule batteriche), Darwin aveva avanzato l’ipotesi, geniale per le conoscenze dell’epoca, di una prima aggregazione di molecole proteiche in qualche piccolo bacino tropicale; oggi prevale l’idea che i primi organismi viventi siano stati dei chemiobatteri¹¹ formati in corrispondenza di sorgenti termali sottomarine, non mancano però i sostenitori di una possibile origine extraterrestre dei primi organismi comparsi sulla Terra.

Circa quest’ultima ipotesi spenderò poche parole: come si è accennato, è certo che su o nei meteoriti che cadono sulla Terra si possono trovare composti organici anche complessi e che potrebbero rappresentare il materiale base per la sintesi degli organismi viventi. Alcuni rari meteoriti sono certamente provenienti da Marte, altri

¹¹ Il termine “chemiobatteri” non si riferisce a un insieme tassonomico, esso indica semplicemente batteri che dipendono, per produrre l’energia necessaria alle loro funzioni, da reazioni chimiche che non comportano ossidazioni e produzione di CO₂. Comunque, mentre si discute se gli Archei (la quasi totalità dei chemiobatteri termofili) siano effettivamente stati i primi organismi viventi e, comunque, si esclude che tali siano stati quelli attualmente viventi, appare più fondata l’ipotesi che un qualche Archeo possa essere all’origine della cellula eucariote, avendo assunto come simbionti i batteri che hanno dato origine ai mitocondri e ai plastidi.

sono apparentemente residui di comete o asteroidi. Poiché sembra che in un lontano passato le condizioni ambientali su Marte fossero simili a quelle sulla Terra, se non addirittura più favorevoli, in questi anni la caccia a tracce di organismi extraterrestri, viventi o fossili, è diventata assai attiva. È bene, comunque, sottolineare che l'ipotesi dell'origine extraterrestre dei primi organismi viventi sposta semplicemente il problema del *dove* si è originata la vita, e lascia al punto di prima quello del *come*.

Ricordiamo incidentalmente che i virus conosciuti non possono essere considerati organismi viventi, sebbene siano costituiti, nella loro fase di dispersione, da una porzione centrale formata da un breve tratto di RNA o di DNA rivestita da un guscio proteico, il capsido. Infatti, quando il virus penetra in un altro organismo si spoglia del capsido, la sua sequenza nucleotidica si inserisce in un cromosoma dell'organismo ospite e questo comincia a sintetizzare nuovi corpi virali anziché i suoi normali componenti, o almeno in aggiunta a questi. Il virus, dunque, non si riproduce come ogni organismo vivente, ma induce l'organismo parassitato a produrre copie del virus stesso. D'altra parte, lo studio dei virus ci ha mostrato che qualora, con appropriati procedimenti, le proteine del capsido vengano separate dalla frazione di acido nucleico, nessuna delle due componenti è in condizione di "infettare" da sola le normali vittime del virus, mentre se vengono nuovamente poste in presenza l'una dell'altra si riaggregano spontaneamente ricomponendo esattamente la struttura del virus originario e riacquistandone tutte le proprietà.

I virus, quindi, ci mostrano un esempio evidente della capacità di autoaggregazione ordinata di molecole molto complesse ed eterogenee. Inoltre, i virus si sono dimostrati essenziali nel permettere lo spostamento di piccole frazioni di genoma, i *trasposoni*, non solo da un individuo all'altro di una stessa popolazione, ma anche fra organismi fra loro lontanissimi dal punto di vista evolutivo, come fra insetti e mammiferi, una specie di ibridazione parziale che ha certamente grande importanza nei frequenti scambi di materiale genetico fra specie diverse di batteri, scambi che hanno un ruolo importante nell'adattabilità dei batteri stessi (ad esempio nella acquisizione delle resistenza agli antibiotici), ma che, verosimilmente, possono avere avuto un ruolo non trascurabile nell'evoluzione in generale.

Tornando all'origine della vita e alle prime fasi di evoluzione, le sorgenti termali sottomarine indubbiamente offrono condizioni favorevoli sia per quanto riguarda le disponibilità energetiche sia per la disponibilità di composti che consentono il funzionamento di metabolismi anaerobi, cioè una vita in assenza o quasi di ossigeno libero che, se non del tutto assente, era di certo estremamente scarso nell'atmosfera e quindi anche nei mari archeani. Solamente l'acquisizione della capacità di fotosintesi permise il passaggio degli stipiti batterici (che determinarono la formazione delle prime stromatoliti e che oggi sono rappresentate dai cianobatte-

ri) a un metabolismo che, fissando l'anidride carbonica, liberava ossigeno che così veniva accumulandosi lentamente nell'atmosfera e nelle acque, permettendo, a sua volta, il passaggio alla respirazione aerobia.

In sintesi i problemi delle prime tappe fondamentali dell'evoluzione degli organismi sono sostanzialmente i seguenti:

- In primo luogo come possano essersi formate le prime cellule batteriche per l'ordinata aggregazione di complessi organici ad alto peso molecolare naturalmente tendenti a formare aggregati ordinati, ma che per potersi definire viventi devono anche interagire in modo ordinato e riprodursi.
- Il secondo problema è costituito appunto dal come possa essere stata tempestivamente acquisita la capacità di fotosintesi, senza la quale non può essere catturata e usata l'energia solare per la nuova sintesi di molecole complesse. In assenza di fotosintesi, i primitivi organismi a metabolismo anaerobio avrebbero esaurito in tempi relativamente brevi la riserva energetica costituita dalle molecole organiche formatesi precedentemente per pure cause fisiche locali. Infine resta da vedere se la separazione fra nucleo e citoplasma, così importante nella fisiologia cellulare, possa essersi realmente effettuata secondo i modelli proposti.
- Per quanto riguarda il passaggio dalla struttura batterica a quella eucariote, cioè ai protisti e agli organismi più complessi, vi è oggi un generale consenso, anche se con diversi distinguo, sul come, quando e quante volte la tipica cellula eucariote, la "vera" cellula, si sia realizzata per il passaggio e l'integrazione, nel metabolismo della cellula procariote inglobante, di batteri diversi che si sarebbero trasformati nei mitocondri, nei flagelli e, negli organismi fotosintetici, nei plastidi (Fig. 2.1A-B).

Effettivamente, anche se è molto dubbio che si tratti di organismi primitivi¹², conosciamo dei protozoi, che, almeno temporaneamente, in date condizioni ambientali, non hanno mitocondri e la funzione di questi è svolta invece da tipici batteri simbiotici (ad es. in *Pelomyxa palustris*). Ugualmente si conosce il caso di protozoi che, pur dotati di flagelli, sono rivestiti in modo ordinato da due tipi di spirochete che si muovono in maniera coordinata e hanno una funzione essenziale, corrispondente a quella di ciglia o flagelli, nella mobilità del protozoo.

Mentre i mari archeani erano stati, presumibilmente fino a questo momento, nettamente più caldi degli oceani attuali, la formazione di grandi masse continentali totalmente deserte (la colonizzazione delle terre emerse ebbe inizio assai più tardi,

¹² In realtà i protisti regolarmente o occasionalmente privi di mitocondri, come pure quelli che usano come mezzo di propulsione il movimento coordinato di spirochete aderenti alla loro membrana sono generalmente ritenuti protisti altamente specializzati e derivati da forme normali con mitocondri e flagelli o ciglia. Tuttavia essi possono darci un'idea del come possa essere avvenuta l'evoluzione originale degli organuli cellulari.

verso la fine del Siluriano) potrebbe essere stata determinante nel mutare radicalmente le condizioni climatiche e di sedimentazione. Infatti, pur essendo la luminosità del Sole sensibilmente inferiore a quella attuale, le escursioni termiche stagionali e giornaliere all'interno delle grandi masse continentali dovevano essere fortissime e verso i 2,9 Ga troviamo nei sedimenti continentali le tracce della glaciazione di Pangola. È possibile che un'estesa glaciazione delle terre emerse abbia influito nel favorire una maggiore estensione delle terre emerse stesse, abbassando sensibilmente il livello dei mari.

Sempre restando nel campo delle ipotesi plausibili sulle prime fasi della vita batterica sulla Terra, di poco, si fa per dire, precedente la glaciazione di Pangola, vi sarebbe stata un'importante radiazione nei Proteobatteri, mentre l'inclusione di batteri entro altri batteri con la loro evoluzione in mitocondri, della quale si è detto, sarebbe avvenuta subito dopo tale glaciazione, più o meno simultaneamente a un'imponente frammentazione delle terre emerse.

Attualmente l'ipotesi più seguita è che i primi organismi fossero dei batteri ipertermofili localizzati nelle sorgenti calde sottomarine (alcuni ipertermofili viventi possono sopportare temperature che raggiungono i 110 °C) e a essi si attribuisce una possibile esistenza (naturalmente non esiste alcun fossile a documentarla) intorno ai 3.7 Ga. Comunque i primi batteri fossili conosciuti risalgono a circa 3.5 Ga e si tratta di colonie batteriche filamentose e delle prime stromatoliti.

In effetti in questi anni si è accumulata una gran quantità di dati relativamente alle strutture cellulari, alla genetica e alle vie metaboliche di un buon numero di batteri e di organismi eucarioti unicellulari. Questi hanno permesso di formulare diverse ipotesi plausibili. Peraltro, non pochi degli organismi che potrebbero presentare caratteri estremamente primitivi nella loro struttura (anche a livello molecolare o nelle loro vie metaboliche) sono dei parassiti o dei simbionti o in qualche caso dei saprobii la cui esistenza è obbligatoriamente legata a quella di altri organismi che certamente sono tutt'altro che primitivi. Quindi, ci si è chiesti quando sia il caso di riconoscere che talune strutture o la loro mancanza siano caratteri realmente ereditati direttamente da forme arcaiche oppure si tratti del risultato di semplificazioni strutturali o fisiologiche legate alla loro biologia di organismi parassiti, simbionti o saprobii.

Gli Archaea o archeobatteri, come si è detto, sono tutti termofili e anaerobii, alcuni sono chemioautorofi, altri chemioeterotrofi. Fra questi organismi, gli autotrofi sono in maggioranza. Comunque, secondo le ipotesi attualmente più accreditate, gli Archei viventi, pur testimoniando di vie metaboliche che possono essere state effettivamente presenti nei primi organismi cellulari, non comprendono antenati diretti dei più tipici batteri attuali.

Per ora, quindi, ci accontenteremo di indicare una traccia cronologica degli eventi sufficientemente accertati.

Si può, dunque, considerare certo che verso i 2.8-2.7 Ga era già presente una fotosintesi ossigenica (in precedenza, come ancor oggi per i solfobatteri e alcuni altri gruppi, la fotosintesi non porta all'emissione di ossigeno, bensì di acido solfidrico che, combinandosi coll'acqua, dà origine ad acido solforico, che prontamente produce dei solfati). La presenza delle cosiddette formazioni striate di ossidi di ferro (*banded iron formations* o anche BIF) e la contemporanea rarità di minerali facilmente ossidabili, quali pirite e uranite, nei sedimenti databili fra i 2.5 e 1.8 Ga indica che a questo punto l'atmosfera era almeno debolmente ossidante, vi era, cioè dell'ossigeno libero e questo, sebbene scarso, era necessariamente il prodotto della fotosintesi.

D'altra parte, come si è detto, le prime indicazioni circa la presenza di cellule eucariote sono più recenti ed è quindi probabile che inizialmente la fotosintesi fosse dovuta soprattutto alle grandi strutture stromatolitiche, cui successivamente si aggiunse l'eterogeneo gruppo di alghe unicellulari planctoniche, gli acritarchi. È quindi possibile che durante l'ultima grande glaciazione precambriana, detta glaciazione Varangica¹³, la drastica riduzione degli organismi fotosintetici si sia anche accompagnata a una riduzione della, comunque debole, tensione di ossigeno atmosferico.

Per moltissimi anni l'apparente mancanza di fossili precambriani è stata spiegata semplicemente con la presumibile distruzione di ogni traccia di vita a causa delle profonde trasformazioni che avrebbero subito le rocce in oltre cinque o seicento milioni di anni o, in alternativa, a una “esplosione” di forme di vita alla base del Cambriano. In realtà, da parecchio tempo, almeno dal 1954, sezioni sottili di rocce precambriane hanno rivelato l'esistenza di fossili di batteri ed è stato definitivamente confermato, dallo studio dei rari esempi tuttora viventi, che le stromatoliti che caratterizzano vaste formazioni precambriane sono dovute all'attività di procarioti fotosintetici riferibili almeno per la maggior parte alle Cyanophyta. Le formazioni viventi di Stromatoliti vivono in particolarissimi ambienti iper-salmastri dell'Australia, della California e di poche altre località. Esse costituiscono oggi delle formazioni alte al massimo qualche decina di centimetri, contro gli oltre trenta metri di altezza delle più grandi Stromatoliti precambriane (Fig. 2.2A-B). Tuttavia ci hanno permesso di comprendere la struttura e il funzionamento di tali formazioni, nelle quali si alternano sottili cuscini batterici e strati di deposito calcareo. Lo strato calcareo non è, tuttavia, secreto dai batteri, ma si tratta o di granelli finissimi che

¹³ Recentemente si è constatato che la glaciazione Varangica è, in realtà un insieme di fasi glaciali alternate a brevi fasi interglaciali; l'ultima fase glaciale prende il nome di glaciazione Mariniana, terminata circa 620 Ma.

aderiscono alla superficie del tappeto batterico e vi si cementano, oppure di calcare che precipita sui filamenti durante il periodico processo di prosciugamento caratteristico degli ambienti intertidali o nelle lagune salmastre tropicali. I batteri stessi, d'altra parte, durante tali periodi sospendono praticamente le loro attività biologiche. Quando lo strato calcareo raggiunge un certo spessore, la formazione batterica sottostante muore, ma alcuni filamenti batterici che attraversano lo strato calcareo danno origine a un nuovo tappeto batterico, sul quale inizia a depositarsi un nuovo strato calcareo e così via, dando origine alla tipica struttura stratificata delle stromatoliti.

Le stromatoliti più antiche risalgono all'Archeano medio (ca. 3.0-3.5 Ga) diventando abbondanti e a distribuzione pressoché mondiale solamente col Precambriano inferiore¹⁴ a partire dai 2,3 – 2,2 Ga (Rifeano). Varie ipotesi sono state formulate per spiegare il fenomeno: tenore di ossigeno libero e di anidride carbonica troppo bassi, mancanza di grandi masse continentali con insufficiente sviluppo dei profili costieri che consentono la formazione di correnti capaci di trasportare verso la superficie composti chimici essenziali per lo sviluppo di organismi, che vivevano in acque relativamente basse, ma si tratta di pure ipotesi. Più o meno nel medesimo tempo in cui si diffondono le stromatoliti, cominciano ad apparire sporadiche indicazioni di depositi glaciali e divengono abbondanti le cosiddette formazioni striate. A quanto sappiamo, comunque, le stromatoliti devono essere considerate sostanzialmente come caratteristiche di ambienti intertidali o subtidali tropicali ovvero di ambienti ipersalini, come certe lagune.

I procarioti comunemente riferiti come flore batteriche di Gunflint, dal nome della prima formazione nella quale sono stati scoperti, hanno circa 1,9 miliardi di anni. In questo caso abbiamo un notevole assortimento di forme: filamentose, sferoidali, stellate ecc., non poche almeno superficialmente simili a forme oggi viventi e riferibili anch'esse prevalentemente a Cianofite.

Le prime cellule eucariote sembrano apparire in rocce che hanno meno di 1,9 miliardi di anni. Qualche cautela è d'obbligo in quanto ciò che si è conservato nei fossili finora conosciuti è sostanzialmente il contorno di queste cellule, generalmente globulari. Ora, mentre è estremamente raro che dei procarioti abbiano dimensioni superiori ai 20 μm (e la quasi totalità dei fossili precedentemente ricordati si aggira intorno ai 10 μm), le cellule aventi un diametro di più di 60 μm sono sempre cellule eucariote. Sono, pertanto, sostanzialmente le dimensioni di questi fossili a permetterne l'identificazione come eucarioti. Giova, tuttavia, ricordare che in diversi gruppi di metazoi viventi le cellule di molti o di tutti i tessuti sono assai piccole.

¹⁴ L'Archeano è spesso incluso nel Precambriano come la sua fase iniziale.

Si deve ancora una volta sottolineare che le condizioni ambientali nelle quali si è originata la vita sulla Terra¹⁵ erano radicalmente diverse da quelle attuali.

Mentre la luminosità del sole gradualmente cresceva, la velocità di rotazione della Terra diminuiva sensibilmente, pur rimanendo nettamente più alta dell'attuale. La velocità di rotazione della Terra è stata costantemente frenata dal movimento delle maree, a sua volta sostanzialmente legato all'attrazione della massa lunare. Infatti, la Luna era in origine assai più vicina alla Terra e se ne è allontanata gradualmente; quindi, dobbiamo immaginarci maree molto, molto più forti di quelle odierne.

D'altra parte, se il primo motore delle maree è la gravità lunare, la rotazione terrestre e l'inclinazione del suo asse sono responsabili della direzione di massima in cui scorrono le maree, queste sono, comunque, enormemente influenzate dalla distribuzione delle terre emerse; non vi è quindi motivo per pensare che il fenomeno "marea" si sia modificato ovunque nello stesso modo e con un ritmo costante nel corso della storia della vita sulla Terra.

Si deve anche tener presente che le terre emerse nel mondo precedente il Devoniano e anche in parte, come vedremo, per un certo tempo successivo, erano totalmente prive di vegetazione e quindi soggette a un'erosione estremamente rapida e a escursioni termiche assai più violente di quelle odierne.

Poco dopo la comparsa delle prime tracce di organismi eucarioti compaiono e si differenziano gli Acritarchi, forme cistiche di alghe unicellulari dalle svariatissime forme (Fig. 2.2C). A quanto sembra gli Acritarchi non sono un gruppo sistematico naturale, ma, conoscendo solo la struttura esterna delle loro cisti, la loro sistematica è di necessità puramente convenzionale.

Gli Acritarchi compaiono circa 1,4 miliardi di anni fa e la loro varietà si accresce progressivamente raggiungendo un massimo circa 650 milioni di anni fa. Essi sembrano essere stati particolarmente diversificati negli ambienti marini temperati o caldi. Torneremo più avanti sul problema dell'origine dei Metazoi e delle Metafitte, argomenti dibattuti e che sono, comunque, indipendenti fra loro.

Sono state descritte tracce dell'esistenza di animali che risalgono forse a 700-800 milioni di anni or sono, cioè precedono di parecchio la grande glaciazione Varangica. Si tratta, tuttavia, non dei resti degli animali stessi, ma di tracce lasciate

¹⁵ È argomento di dibattito se si debba ritenere che i primi organismi viventi si siano originati sulla Terra o non vi siano giunti trasportati attraverso gli spazi siderali da qualche altro astro. Che in talune condizioni ambientali che si sono verificate tanto sulla Terra che, presumibilmente, su altri corpi celesti si formino molecole organiche anche abbastanza complesse è ormai certo e che taluni organismi possano resistere a condizioni estreme quali quelle che si verificherebbero nel caso del loro trasporto, per es. da parte di meteoriti è assai discusso, ma sembra che non possa essere escluso. Tuttavia anche l'ipotesi di una colonizzazione della Terra da parte di proto-organismi extra-terrestri, non sposta sostanzialmente il nostro problema.

nei sedimenti: solchi, impronte di tubi scavati nel sedimento molle, buchi o tane. Molti di quelli noti a partire dal Cambriano hanno disposizioni caratteristiche e, in quanto "icnofossili", cioè tracce fossilizzate di organismi, hanno anche una propria nomenclatura e sistematica, naturalmente convenzionali (Fig. 2.3A-B). Si deve notare che la complessità e regolarità di queste tracce aumentano a partire dall'Ediacariano. Tuttavia si deve sottolineare che non tutti gli specialisti sono d'accordo nel ritenere che le tracce segnalate per il periodo precedente la glaciazione Varangica siano effettivamente di origine animale e, personalmente, sono incline ad accettare i loro dubbi.

A mio parere, a proposito di queste tracce, non sono stati sufficientemente considerati alcuni problemi di morfologia funzionale e perciò vi dedicherò un breve paragrafo.

Per poter lasciare un'impronta nel substrato tale da dar luogo a un icnofossile paragonabile e uno qualsiasi di quelli noti, il substrato stesso doveva avere una certa consistenza: un sedimento semiliquido attraverso cui passi un qualsiasi oggetto non può mantenerne l'impronta, ma una parte degli icnofossili sono impronte di gallerie e tane. Perché un animale possa scavare una galleria nella melma, come è dimostrato dalla meccanica della locomozione degli animali attuali (Anellidi, Enteropeusti, Priapulidi ecc.), gli animali devono poter compiere con almeno una parte del proprio organismo un moto peristaltico, cioè allungarsi, assottigliandosi, penetrando nel substrato, e poi accorciarsi e allargarsi, così da ancorarsi e trascinare in avanti il rimanente del corpo; in alternativa, sono necessari dei parapodi o delle zampe, sempre al fine di aprirsi la via nel substrato e di ancorarsi. Queste funzioni essenziali sono possibili solamente se l'organismo è dotato di un sistema muscolare abbastanza complesso, deve infatti necessariamente possedere almeno in un tratto del proprio corpo, dei muscoli retrattori e/o dei muscoli circolari oppure dorso-ventrali o latero-laterali, nonché una o più cavità del corpo piene di liquido, che possano funzionare come scheletro idrostatico. Infine, è necessario un tegumento abbastanza robusto per resistere sia all'abrasione eventualmente esercitata dal substrato, sia alla forte pressione interna che si verifica durante la turgescenza di almeno parte del corpo, quando la muscolatura si contrae. In sintesi, per poter lasciare degli icnofossili, gli organismi devono aver raggiunto un grado di complessità notevole, il che mi sembra abbastanza improbabile in epoca così antica.

Come si è detto, circa 650 milioni di anni fa si verificò la violentissima crisi termica alla quale si è già accennato (glaciazione Varangica) che coincide con la scomparsa di circa il 70% delle specie di Acritarchi e una corrispondente diminuzione delle Stromatoliti. Il fatto che le specie scomparse all'inizio della crisi non riappaiono nel successivo Ediacariano, ma vengono piuttosto sostituite da una nuova radiazione, indica che le specie scomparse devono essersi realmente estinte.

Dunque, circa 650 milioni di anni fa compaiono evidenti tracce di ghiacciai nei sedimenti continentali di Groenlandia, Canada, Scandinavia, Russia, Cina e Australia, in terre, cioè, che le misurazioni paleomagnetiche ci dicono essersi allora trovate molto vicine all'equatore. Anche se l'immagine della *Snowball Earth*, la Terra "palla di neve" inizialmente proposta, cioè una Terra interamente coperta dalla glaciazione, è certamente un'esagerazione e molte aree oceaniche devono essere rimaste libere dai ghiacci, comunque si è certamente trattato del massimo fenomeno glaciale verificatosi nella storia della Terra¹⁶. Questa fase glaciale, la glaciazione Varangica più volte ricordata, e così anche la più familiare fase glaciale pleistocenica, si svolsero come una serie di intense pulsazioni glaciali intervallate da brevi interglaciali. Una spiegazione esauriente del meccanismo che può avere determinato la o le glaciazioni precambriane non è stata data, ma è molto verosimile che il circolo vizioso determinatosi altre volte: raffreddamento → aumento dei ghiacciai → abbassamento del livello dei mari ed estensione delle aree continentali → forte escursione termica entro le masse continentali con tendenza al raffreddamento, aggravata dal fatto che, mancando la copertura vegetale il fenomeno era più accentuato → ulteriore estensione dei ghiacciai continentali e abbassamento del livello del mare e così via, abbia avuto la sua parte. Altri fattori che possono avere alimentato il processo possono essere stati un'aumentata albedo (la luce riflessa dalla Terra nello spazio), dato che nevai e ghiacciai sono ottime superfici riflettenti, ed eventualmente un aumento nel ritmo di alterazione delle rocce scoperte, giacché molta CO₂ viene fissata durante i fenomeni di alterazione superficiale.

Questa grande glaciazione ebbe, tuttavia una durata abbastanza breve e lasciò presto spazio al Precambriano superiore (Ediacariano).

Acritarchi e stromatoliti mostrano durante tutta la fase postglaciale del tardo Precambriano una certa ripresa, con la comparsa di un buon numero di nuove specie, pur non raggiungendo più l'importanza che avevano avuto nella fase di espansione precedente. Abbiamo ora una discreta conoscenza, almeno per certi ambienti, di un buon numero di nuovi organismi macroscopici e quindi la ripresa solo parziale degli acritarchi e delle stromatoliti è, verosimilmente, da imputare al fatto che la comparsa di questi nuovi e più complessi organismi aumentava le varie forme di competizione alle quali essi potevano essere soggetti.

Come ho detto, i primi metazoi certi appaiono durante l'Ediacariano, ultimo periodo del Precambriano¹⁷. Allo stato attuale delle conoscenze, i primi organismi

¹⁶ Il problema è tuttora controverso, ma per un biologo sarebbe inspiegabile come possano essere sopravvissuti degli organismi se tutte le acque superficiali si fossero congelate: sarebbero venuti a mancare gli scambi gassosi alla superficie delle acque, ci sarebbe stata una drastica riduzione della penetrazione della luce, con conseguente crollo della fotosintesi ecc.

¹⁷ Come vedremo, il passaggio fra protozoi e metazoi è probabile che sia avvenuto per evoluzione da grandi specie di protozoi coloniali.

post-Mariniani (circa 620 Ma) che conosciamo provengono da un giacimento cinese di poco posteriore alla fine della glaciazione Mariniana, che è ricchissimo di embrioni di metazoi¹⁸. Questi sono organismi fosfatizzati e conservati in modo così perfetto che, con tecniche adatte, è stato possibile identificare i nuclei delle cellule di embrioni a quattro cellule e, forse, riconoscere fasi di gastrulazione e di formazione del mesoderma. Una parte degli embrioni presenta strutture spirali, non corrispondenti però alle disposizioni tipiche delle cellule negli embrioni moderni in segmentazione spirale, mentre per alcuni è stato proposto che si tratti delle fasi a T e a rombo della classica segmentazione dei Nematodi (anche se le immagini presentate su questi embrioni mi hanno lasciato un po' dubbioso). È stato perciò sostenuto che fossero presenti organismi triblastici e di elevata complessità strutturale già cinque o sei milioni di anni dopo la fine dell'ultima grande glaciazione e dall'inizio dell'Ediacarano (= Vendiano).

Con l'Ediacarano (o Vendiano, come preferiscono chiamarlo diversi studiosi) troviamo una notevole fauna che comprende anche organismi di grandi dimensioni.

In grande maggioranza, gli organismi conosciuti sono così diversi da quelli successivi che Seilacher ne aveva proposto l'inclusione in un "regno" Vendobionti, ritenendo che anche i più grandi, che superano largamente il metro di lunghezza, non avessero dei veri tessuti, ma che si trattasse piuttosto di organismi sinciziali sostenuti da una robusta impalcatura, qualcosa di paragonabile a quella dei Xenophyphora viventi, generalmente considerati come dei grandi protozoi (Foraminiferi).

Per approfondire questa questione, sono necessarie alcune considerazioni preliminari. In primo luogo, le faune del tipo di quelle di Ediacara sono oggi conosciute praticamente da tutti i continenti e devono avere avuto, quindi, un'amplissima diffusione, tuttavia esse sono sempre associate a un habitat particolare: un fondale formato da un sedimento sabbioso a grana abbastanza grossa (purtroppo), che era ricoperto da un tappeto di batteri dei quali si nutrivano sicuramente almeno alcune delle specie di metazoi presenti. La conoscenza delle faune ediacariane sta sviluppandosi rapidamente e ha portato recentemente a non poche sorprese, che implicano una profonda revisione delle idee correnti. Infatti, mentre le forme discoidali (*Kaisalia*, *Ediacaria*, ecc.), che erano state considerate meduse o forme a esse affini, risultano essere, almeno in parte, i dischi di ancoraggio al substrato delle forme frondose, tipo *Rangea* (Fig. 2.2DI), e vi sono dubbi sull'interpretazione dei fossili che erano stati avvicinati agli anemoni di mare, così che la presenza di Celenterati nei giacimenti siliciclastici Ediacariani appare quanto meno dubbia, sono presenti

¹⁸ Tale è l'opinione dei loro descrittori, peraltro non pochi studiosi, in considerazione dell'architettura di questi organismi, negano recisamente che possa trattarsi di embrioni di metazoi e ritengono che si tratti di fasi vegetative di Clorococcali, alghe verdi estremamente primitive, capaci, in circostanze ambientali sfavorevoli, di incistarsi precisamente con un rivestimento del tipo degli Acritarchi e che, incistate, possono resistere per tempi molto lunghi.

con certezza, anche se molto rari, un artropodo tipico, molto simile ad alcune forme di trilobitomorfi del tardo Cambriano inferiore e del Cambriano medio, un mollusco estremamente primitivo (*Kimberella*) (Fig. 2.6) e un organismo sacciforme con la parete sostenuta da spicole organiche ottoradiate (*Fedomia michaili*), che deve essere considerato una spugna o, comunque, un organismo affine ai Poriferi. Infine, è stato da tempo descritto, sulla base di materiale frammentario dell’Africa del Sud, al quale si è recentemente aggiunto del materiale russo, un organismo che potrebbe essere riferito a Tunicati (avendo esaminato il materiale, personalmente ho molti dubbi su tale attribuzione).

Le faune ediacariane conservate nei giacimenti siliciclastici più classici vedono una larga prevalenza di forme che possono essere provvisoriamente raggruppate in due gruppi principali: le forme “frondose” e le forme mobili e piatte. Le forme frondose (es. *Rangea*) sono costituite da una specie di foglia a due o (in alcune specie) tre lembi, su una pagina dei quali sono allineate in grande quantità di qualcosa che somiglia a file ordinate e serrate di teche, che non si sa che cosa contenessero. La maggioranza delle specie conservate aveva dimensioni moderate (2-10 centimetri), ma non mancano esemplari molto grandi, che superavano largamente il metro di lunghezza. La “pagina” della “foglia” è suddivisa in due metà simmetriche, ma le file di “teche” da un lato sono sfasate rispetto a quelle del lato opposto, così che la loro simmetria risulta scalettata. Questi organismi, a prima vista, sembrano somigliare a dei Pennatulacei e alcuni studiosi li hanno considerati senz’altro dei Celererati. In realtà, esistono molte differenze fondamentali fra questi organismi e i Pennatulacei viventi. In primo luogo, in alcune specie abbiamo un corpo fondamentalmente formato da tre lembi sui quali sono inserite le serie di “zooidi” ordinate in doppie file scalettate. In altri casi abbiamo una struttura a due sole facce, su una delle quali stanno gli “zooidi”. Ora, noi non sappiamo affatto quale fosse la struttura degli “zooidi”; inoltre, nelle Pennatule, con le quali sono stati confrontati i nostri organismi, dal rachide della colonia, come in una penna, sporgono le catene dei singoli zooidi, mentre nelle forme ediacariane gli “zooidi” sono disposti gli uni giustapposti agli altri su di una lamina continua!

Un cenno particolare merita un piccolo esemplare completo di *Hiemalora* (che pure era stata considerata una medusa) che ho avuto occasione di esaminare a Mosca e in cui si vede chiaramente, attaccato al disco con un peduncolo abbastanza lungo, un corpo a forma di piramide rovesciata, apparentemente a quattro spigoli, dai quali partono altrettante “braccia”, che si dividono dicotomicamente. Un esemplare, apparentemente dello stesso genere, ma grande, presenta uno stelo spesso circa 1,5 cm e lungo, molto probabilmente fino alla base della fronda o del calice, circa 15 cm. Questo stelo è compatto e presenta un asse fibrillare (o sono sottolis-

simi tubi?) con fibrille dello spessore di un capello, e una cortex granulata. Non si vede cavità celomica.

Accanto alle forme frondose si trovano normalmente delle forme striscianti (e di questo si può essere sicuri per le tracce che seguono alcuni degli esemplari conservati). Si tratta di organismi, alcuni quasi discoidali, altri estremamente allungati e sottili. Tutti questi animali (*Andiva*, *Vendia*, *Yorgia*, *Dickinsonia*, *Spriggina* ecc.) hanno in comune la caratteristica di possedere un rivestimento dorsale formato, salvo eventualmente all'estremità anteriore, da un numero più o meno grande di segmenti dorsali semirigidi, allineati ai due lati dell'asse antero-posteriore e alternati, destro e sinistro, con sfasamento di un mezzo segmento (pochi ad es. in *Vendia*, centinaia in alcune *Dickinsonia*), appunto come nelle forme frondose già ricordate. Le parti molli sono poco conosciute, ma in diversi casi si constata che un lembo di tessuto molle può estendersi al di fuori della, chiamiamola così, corazza dorsale e ciò, a seconda degli organismi, o tutto attorno all'animale o solamente attorno alla regione marginale anteriore. In qualche caso si osserva che sottostante a ciascun segmento dorsale, esiste un sottile tubo, che potrebbe essere un cieco intestinale o una cavità celomica o forse qualcos'altro ancora. Infine, in un paio di casi, è stata osservata una struttura ramificata che potrebbe essere un apparato digerente.

Da un lato, le dimensioni di molti di questi animali, dall'altro le esigenze degli scambi metabolici dei tessuti rendono presumibile che questi organismi avessero raggiunta una complessità strutturale comparabile a quella dei Platelmini e Nemeritini attuali.

Non c'è dubbio che alcuni generi (*Dickinsonia*, *Andiva* ecc.) erano capaci di spostarsi strisciando, mentre *Yorgia* ci ha lasciato un esempio splendido di traccia che dimostra come questo organismo si spostasse sollevandosi dal substrato per posarsi nuovamente un poco più avanti (e come facesse non è affatto chiaro) (Fig. 2.4).

Come si è detto, sono stati descritti svariati organismi discoidali che erano stati considerati celenterati, ma che, in diversi casi sono risultati essere i dischi di ancoraggio di forme frondose più o meno simili a generi già ricordati (*Hiemalora*, *Rangaea*, *Charnia*) (Fig. 2.2D). Alcuni di essi, tuttavia, sembrano ricordare degli anemoni di mare e in un caso (*Nemiana*) è chiaro che essi stavano parzialmente sepolti nel substrato. Comunque, occorre molta cautela nel valutare le affinità di questi organismi; infatti, alcuni "generi" come *Albumares* e *Anafesta*, che sembrano avere una notevole somiglianza con le meduse, presentavano, molto probabilmente internamente, degli organi (gonadi? ghiandole?) disposte con una simmetria triradiata!

Ora, una simmetria di ordine tre è totalmente sconosciuta non solo nei Celenterati di epoche successive, ma in tutti i metazoi successivi, mentre è tipica di vari organismi Vendiani: oltre ai due generi appena nominati. Tipicissimo è *Tribrachi-*

dium sigillum (Fig. 2.5A), un animale discoidale, bentonico, la cui superficie dorsale era costituita da un sistema di solchi, certamente ciliati, lungo i quali venivano catturate le particelle alimentari e che confluivano in tre aperture boccali che servivano appunto tre canali intestinali ramificati indipendenti. Orbene: una simmetria triradiata, come vedremo, è diffusa nei Petalonamidi e si trova in forme più o meno affini a *Rangea*. D'altra parte, la simmetria bilaterale scalettata che abbiamo ricordato essere diffusa sia fra gli organismi ediacariani sia mobili che fissi, esiste attualmente solo negli anfiossi (cefalocordati: *Branchiostoma*, *Asymmetron*,) e se ne trovano tracce nella segmentazione del tronco di alcune lamprede ed è abbastanza comune nelle piante, sia nelle fronde di alcune alghe, sia nella disposizione dei rami, delle foglie, della nervatura delle foglie o nella loro lobatura o suddivisione. In molti casi, fra le piante, essa si presenta come una derivazione da una disposizione lungo una spirale, che, a sua volta, non raramente presenta le caratteristiche di una spirale archimedeica. Ci si potrebbe domandare se la simmetria triradiale non dovrebbe essere considerata una forma di simmetria primitiva, dalla quale sarebbero potute derivare sia le simmetrie bilaterali che quelle tetramere ecc. successive.

Una seconda biocenosi è caratterizzata da forme evidentemente fisse (*Ernietta*, Petalonamidi) (Fig. 2.5B). che sono organismi abbastanza grandi (anche qualche decina di centimetri), ma che hanno una struttura, per quanto osservabile, così strana, rispetto a tutti gli organismi conosciuti, che, in realtà, ci sono ancora molti dubbi sulla loro effettiva morfologia. Le difficoltà dipendono anche dal fatto che si tratta generalmente di fossili di sostituzione, in cui il sedimento che ha sostituito le strutture organiche è piuttosto grossolano e, quindi, non consente un esame sufficientemente dettagliato degli organismi stessi. Infine, diffusissime sono le formazioni a stromatoliti, ma queste sono praticamente prive di altri fossili, e ciò si spiega con le caratteristiche delle stromatoliti attuali, che producono sostanze tossiche per quasi tutti gli altri organismi. Nulla ci è noto di moltissime altre biocenosi che pure devono essere esistite: ambienti di scogliera, ambienti intertidali ecc. che, presumibilmente, avevano biocenosi proprie.

Inoltre vi sono alcune forme, contenute in lunghe e sottili teche fondamentalmente coniche (*Vendoconularia*, *Calyptrina* ecc.) che, pur non presentando la caratteristica simmetria dei Conularidi, potrebbero avere con essi qualche affinità.

Assai importante è il fatto, al quale si è accennato, che almeno un genere abbastanza diffuso in queste faune (*Kimberella quadrata*) è da considerare un Mollusco.

Mentre la presenza di organismi strutturalmente più semplici quali i Celenterati non solo non sarebbe sorprendente, ma sarebbe precisamente ciò che tradizionalmente ci si poteva attendere come primi metazoi (e, viceversa, si è detto come oggi risulta dubbia l'attribuzione ai Celenterati delle specie che tali erano state giudicate), invece la presenza di un mollusco ha notevoli e complesse implicazioni. *Kim-*

berella quadrata (Fig. 2.6) è un mollusco estremamente primitivo, dotato di una conchiglia puramente organica, quindi corrispondente al periostraco delle conchiglie dei molluschi tipici. Gli ctenidi del solco pallio-pedale sono rappresentati da un sottile lembo continuo che poteva essere espanso o retratto, vi erano, infine, un piede che in alcuni casi ha lasciato evidenti tracce sul substrato e una muscolatura segmentale che doveva essere molto simile a quella dei Monoplacofori viventi. L'animale si nutriva rastrellando, per così dire, il tappeto di batteri con un organo estroflessibile terminante con un paio di punte, come è dimostrato dal ventaglio di sottili solchi nel substrato che si trova immediatamente davanti ad alcuni esemplari di *Kimberella*. Radule a due denti sono oggi note nei Caudofoveati, abitualmente considerati come una particolare classe di Molluschi (fino a non molti anni or sono venivano riuniti ai Solenogastri come Aplacofori) o, comunque, come un taxon affine ai Molluschi.

La presenza di un Mollusco nell'Ediacariano implica che la radiazione dei Trocoforati (insieme dei phyla caratterizzati da una larva del tipo trocofora: Molluschi, Annelidi, Brachiopodi ecc.) debba risalire a un periodo alquanto (poco o molto non possiamo dire) precedente le faune ediacariane conosciute. Se, d'altronde, ammettiamo, il che è quanto meno plausibile, che la distinzione fra “Protostomi” e “Deuterostomi” (Echinodermi, Enteropneusti, Cordati, ai quali vanno aggiunti almeno i Conodonti) precede, almeno per quanto concerne i phyla più caratteristici, la radiazione dei Protostomi, ne consegue che tutta la radiazione fondamentale dei metazoi si deve essere verificata nell'arco di tempo relativamente breve fra l'ultima grande glaciazione precambriana e il momento in cui vissero le faune ediacariane che conosciamo: circa 50-70 milioni di anni. Identico è il significato della presenza di un Artropodo.

Comunque, niente esplosione cambriana, anche se la formazione di nuovi rami nella genealogia dei metazoi, rami ai quali noi riconosciamo il rango di phyla, potrebbe essere continuata a lungo (personalmente sono convinto che alcuni taxa che abitualmente consideriamo del rango di Phyla si sono differenziati effettivamente nel Cambriano o, forse, più tardi)¹⁹.

Poiché, come vedremo, la fase iniziale del Cambriano (Tommotiano) presenta caratteristiche faunistiche profondamente diverse da quelle del precedente Ediacariano, è tuttavia probabile che la transizione fra Precambriano e Cambriano sia stata caratterizzata da una fase di rapida radiazione di molti phyla e da una altrettanto rapida rarefazione e in larga misura estinzione delle faune precedenti.

¹⁹ Come vedremo, il giacimento carbonifero di Mazon Creek ci ha dato, accanto a organismi facilmente inquadrabili in phyla moderni, anche diversi generi stranissimi e che appaiono unici e completamente isolati.

Dobbiamo perciò concludere che la radiazione dei Metazoi deve risalire a un periodo compreso fra la fine della glaciazione Varangica e quella dell'Ediacariano. La documentazione paleontologica dei rappresentanti di tutti i phyla che sembrano comparire all'inizio del Cambriano deve perciò spiegarsi presumendo che i loro primi rappresentanti vivessero in biocenosi che non sono rappresentate nella documentazione fossile oggi disponibile. Infatti è evidente, tanto per fare un paio di esempi, come in ambienti di scogliera il moto ondoso distrugga o smembra tutti i cadaveri degli organismi non forniti di gusci mineralizzati particolarmente robusti, mentre in ambienti oceanici gli organismi planctonici o nectonici si disintegrano prima di poter raggiungere il fondale ed esservi seppelliti. Con ciò, ripeto, non voglio dire che tutti i taxa oggi considerati del rango di Phyla si siano originati nel Precambriano: per molti manca ogni documentazione fossile e la data attribuibile alla loro separazione può venir dedotta (con le necessarie riserve, sulle quali torneremo, in merito alle datazioni su base molecolare o genetica) in via indiretta. Tuttavia sembra ormai certo che, come ho detto, la cosiddetta “esplosione cambriana” non si è mai verificata e che, invece, si è avuta una radiazione dei metazoi, e forse delle piante e dei funghi²⁰ che si è scaglionata durante i circa 70 milioni di anni intercorsi fra l'ultima grande glaciazione precambriana e l'inizio del Cambriano, pur potendo essersi protratta anche nel Cambriano.

Per quanto riguarda la radiazione delle piante, comprese le unicellulari, e dei funghi, i dati sono in massima parte indiretti, derivanti, cioè dalle stime ricavate con metodi molecolari o genetici. Essi sono, quindi da considerare, per ora, provvisori, dato che in questi ultimi anni si è avuta una rapida acquisizione di nuovi dati, ma anche un vivace dibattito sulla validità dei diversi metodi di valutazione dei dati stessi. Vi sono, comunque, un certo numero di fossili datati intorno a 1,3 miliardi di anni che sono stati generalmente interpretati come impronte carboniose di alghe multicellulari.

Un altro fatto che deve essere sottolineato prima di concludere queste brevi considerazioni sul Precambriano, è la totale assenza, almeno per quanto noto fino a oggi, di tracce (cosiddette “cruziane”) identificabili con sicurezza con quelle di artropodi. Ciò è tanto più strano, dato che sono stati descritti alcuni esemplari sicuramente di epoca ediacariana e altrettanto sicuramente attribuibili ad Artropodi simili a Trilobiti, ma con terga non mineralizzati, ben noti, anche se rari, per il Cambriano inferiore.

²⁰ Recentemente Steeve Bonneville e il suo team (Università di Bruxelles), grazie a nuove tecniche di scansione molecolare, hanno scoperto la presenza di chitina nei resti fossilizzati di funghi microscopici che sembrano aver formato “reti” o ramificazioni simili al micelio in uno scisto dolomitico del supergruppo Mbuji-Mayi nella Repubblica Democratica del Congo risalente a ca. 715-810 milioni di anni fa, e attualmente conservate nel Museo africano di Tervuren in Belgio.

Occorre notare, infine, che sembra difficile ammettere che i primi metazoi fossero forme molto piccole, più o meno simili alle larve degli animali attuali: la vecchia tesi di Haeckel, seguita in certa misura da molti zoologi dopo di lui e che ritroviamo in modo più o meno esplicito anche in molti libri di testo. Infatti, tutti gli animali ediacariani che conosciamo sono forme bentoniche e, come tali, dipendevano inevitabilmente per la loro dispersione da uova o larve planctoniche. Che dispersione dovesse esserci è pressoché inevitabile: tutti gli ambienti sono più o meno instabili e, di conseguenza, la sopravvivenza a lungo termine di qualunque specie, che ne occupi uno qualsiasi, dipende o/e dalla sua capacità di adattarsi evolvendosi *in loco* in modo da mantenere una *fitness* sufficiente, o dalla possibilità di colonizzare via via gli ambienti adatti che si rendano disponibili. Ora, gli organismi bentonici che conosciamo sono fissi oppure hanno una mobilità limitatissima, la loro morfologia parla chiaro. Pertanto, la loro dispersione doveva necessariamente dipendere dalla possibilità di produrre un grandissimo numero di larve o di uova che potessero essere trasportate e disperse dalle correnti marine e dal moto ondoso (non dimentichiamo, infatti, che tutte le larve “natanti” degli animali attuali hanno pochissime possibilità di spostamento attivo; le loro bande ciliate o gli altri organi di locomozione dei quali dispongono, sono capaci di mantenerle in sospensione nelle correnti o poco più). Tali larve, se presentano la separazione fra linea somatica e germinale, possiedono una sola o pochissime cellule della linea germinale, pur potendo queste essersi differenziate molto precocemente ²¹.

D'altra parte, salvo nel caso di fecondazione interna (quanto mai inverosimile nel Precambriano), per potere avere successo la riproduzione dipende dalla possibilità di immettere nell'ambiente un immenso numero di gameti, il che comporta o che i genitori abbiano delle grosse gonadi e, quindi, essi stessi devono essere relativamente grandi, o che siano organismi coloniali, nei quali ciascun individuo contribuisce con pochi gameti, ma l'intera colonia raggiunge una massa sufficiente a consentire un'adeguata produzione di gameti, o, infine, che si tratti di organismi che vivono concentrati in sciame funzionanti, di fatto, come colonie. Nel caso di animali relativamente grandi è necessaria una struttura abbastanza complessa con organi e tessuti abbastanza differenziati (come minimo, un livello organizzativo paragonabile a una spugna), ovvero un considerevole livello di complessità comportamentale che garantisca la coesione delle popolazioni. Le uova, o meglio gli zigoti in segmentazione (se tali sono) che ci sono stati restituiti dal giacimento cinese già ricordato dimostrano sia che già allora esisteva una certa varietà nelle modalità di

²¹ Il ben noto caso estremo si verifica nei Nematodi, nei quali la cellula capostipite della linea germinale si differenzia alla seconda divisione mitotica dello zigote. Si deve però ricordare che non in tutti i phyla animali è presente la separazione fra linea somatica e linea germinale e che tale separazione manca, comunque, nei vegetali.

segmentazione degli zigoti, sia che essi erano presenti in grande numero nell'ambiente. Se, infine, consideriamo che la coesione dei tessuti e degli organi nei metazoi (per le piante e i funghi il problema non è stato sufficientemente approfondito) dipendono dalla presenza del collagene o di molecole simili, come la resina²², e che queste possono essere sintetizzate solo in presenza di ossigeno, ma questo era scarso nell'atmosfera precambriana), sembra probabile che i primi metazoi siano stati ricchi di endo- o esosimbionti fotosintetici, capaci di creare all'interno degli organismi, che quindi dovevano essere semitrasparenti, quel microambiente ossidante, indispensabile per la sintesi del collagene e di molecole simili.

In definitiva, dobbiamo riconoscere che le modalità della transizione fra gli organismi unicellulari e gli animali molto probabilmente sono rappresentate solo in parte dalle fasi di sviluppo di organismi attuali e che gli organismi stessi, già abbastanza presto nell'Ediacariano, dovevano avere raggiunto sia un notevole grado di complessità strutturale che di ciclo biologico.

In conclusione, la fase di transizione fra organizzazione unicellulare e tissulare è verosimile che sia stata costituita da protozoi coloniali con un grado di complessità strutturale analoga a quella di certe volvocali, che costituiscono colonie di migliaia di cellule collegate fra loro da delicati ponti intercellulari, con una netta differenziazione fra cellule somatiche e cellule riproduttrici.

Oltre un secolo fa fu suggerito che i Coanoflagellati siano il phylum di protozoi più affine ai Metazoi o a questi, addirittura, abbiano dato origine. Effettivamente, le cellule dei Coanoflagellati sono virtualmente identiche ai coanociti delle camere flagellate delle spugne e tutte le ricerche successive, comprese quelle biochimiche e molecolari, hanno confermato l'affinità fra coanoflagellati e spugne, tanto che alcuni studiosi hanno addirittura sostenuto che i coanoflagellati, che sono per lo più coloniali, siano, in realtà, spugne estremamente semplificate. Dato, peraltro, che cellule a collaretto, quali quelle dei coanoflagellati e delle spugne, non esistono in alcun altro phylum dei metazoi, fermo restando che i coanoflagellati sono i protozoi più affini ai metazoi, è possibile che i metazoi, tranne le spugne, derivino da un gruppo di protozoi coloniali diverso, pure affine ai coanoflagellati, che si è estinto senza lasciare traccia.

Infine, tenendo conto del fatto che i viventi, durante la glaciazione, possono essere sopravvissuti solo in aree rifugio frammentate con condizioni ambientali necessariamente più o meno e ci dovevano essere molteplici centri di radiazione evolutiva.

²² Proteina simile alla gomma (elastoproteina) che si trova nei legamenti degli insetti, ad esempio nella cerniera elastica alare di *Schistocerca* (Orthoptera).

Volendo riassumere la cronologia degli eventi ricordati in questo capitolo può valere il seguente schema (**Ga**, miliardi d'anni; **Ma**, milioni d'anni):

ARCHEANO (3,8-2,5 Ga)

- 4,0** le rocce più antiche.
- 3,9** stabilizzazione della tectonosfera²³.
- 3,5** le più antiche superfici emerse e i più antichi stromatoliti (fossili di colonie batteriche filamentose), prime evaporiti solfatiche, possibile presenza di solfobatteri, ma scarsa riduzione dei solfati, batteri anaerobii. Si deve ricordare che tutte le formazioni a stromatoliti precambriane sono associate a formazioni a rocce verdi, formate in un ambiente geologicamente instabile con attivi fenomeni vulcanici.
- 3,465** batteri fossili della formazione di Apex Chert in Australia. Probabile presenza di batteri metanogeni e forse di procarioti foto-autotrofici.
- 3,2** prime formazioni continentali; atmosfera debolmente riducente e probabile inizio della produzione di ossigeno da parte dei cianobatteri.
- >3,0** diversificazione dei proteobatteri.
- 2,9** glaciazione di Pangola.
- 2,8** probabile origine dei mitocondri?
- >2,7** frammentazione della crosta continentale, rimangono solo frammenti dei precedenti continenti di meno di 1.000 chilometri di larghezza.
- 2,8-2,7** prime indicazioni certe dell'esistenza di fotosintesi.
- 2,7** prime indicazioni dell'esistenza di eucarioti, nel medesimo tempo rapido accrescimento delle masse continentali e prime piattaforme carbonatiche. La luminosità del sole è circa del 18% inferiore all'attuale.
- 2,8-2,2** grandi spostamenti tettonici con grandi aggregazioni in placche continentali nei primi 200 milioni di anni, seguiti da un periodo di quiete. Durante questo periodo si osservano indizi di forti fenomeni erosivi nelle terre emerse.

PROTEROZOICO (2,5-0,545 Ga)

- 2,5-2,0** grandi depositi di ferro a bande; atmosfera debolmente ossidante.
- 2,45-2,20** nuova glaciazione che, per quanto riguarda alcune regioni del Canada, è detta Uroniana.
- 2,3** forte aumento dei depositi di solfati, nel medesimo periodo depositi uraniferi idrotermali con Halenite e conglomerati Oro-Pirite-Uranite, che indicano un basso tenore di ossigeno atmosferico. Sempre in questo periodo, possibile comparsa dei cloroplasti.
- 2,2-2,07** rapido incremento dell'ossigeno atmosferico.

²³ La parte della Terra sopra il punto di bilanciamento isostatico, che è implicata nell'attività tettonica.

- 2,1** abbondanti fossili di batteri.
- 2,0** prime alghe macroscopiche (*Gryphania*); il tenore di ossigeno atmosferico raggiunge livelli discretamente alti.
- 1,5** primi Acritarchi.
- 0,85** rapido declino delle stromatoliti.
- 0,8-0,6** grande glaciazione Varangica (e conseguenti estinzioni di massa?) e forte declino della bioproduttività globale. La glaciazione Varangica oggi si ritiene che sia una serie di rapide glaciazioni e brevi interglaciali, l'ultima fase glaciale prende il nome di Mariniano.
- 0,65** ulteriore incremento nel tenore di ossigeno atmosferico.
- 0,60** rapida e forte diffusione delle biocenosi vendiane o ediacariane, come si preferisce chiamarle.
- 0,542** inizio del Cambriano con sostituzione abbastanza rapida e quasi totale delle faune.

La fauna “tipo Ediacara” è sostituita gradualmente da quella Cambriana pre-tommotiana fra 545 Ma (puro Ediacara) e 540 Ma ,quando i tipici ediacariani sono quasi completamente scomparsi. Comunque, già nell'Ediacarano esistevano degli organismi con gusci mineralizzati (tipica *Cloudina*).

Un'ultima annotazione è necessaria. le misurazioni paleomagnetiche sembrano indicare per tutto il Neoproterozoico e ancora nel Cambriano una grande mobilità delle piattaforme continentali che, almeno in certi casi, sembrano aver ruotato di ben 90 gradi, oppure che vi sia stato un sensibile spostamento dei poli magnetici.

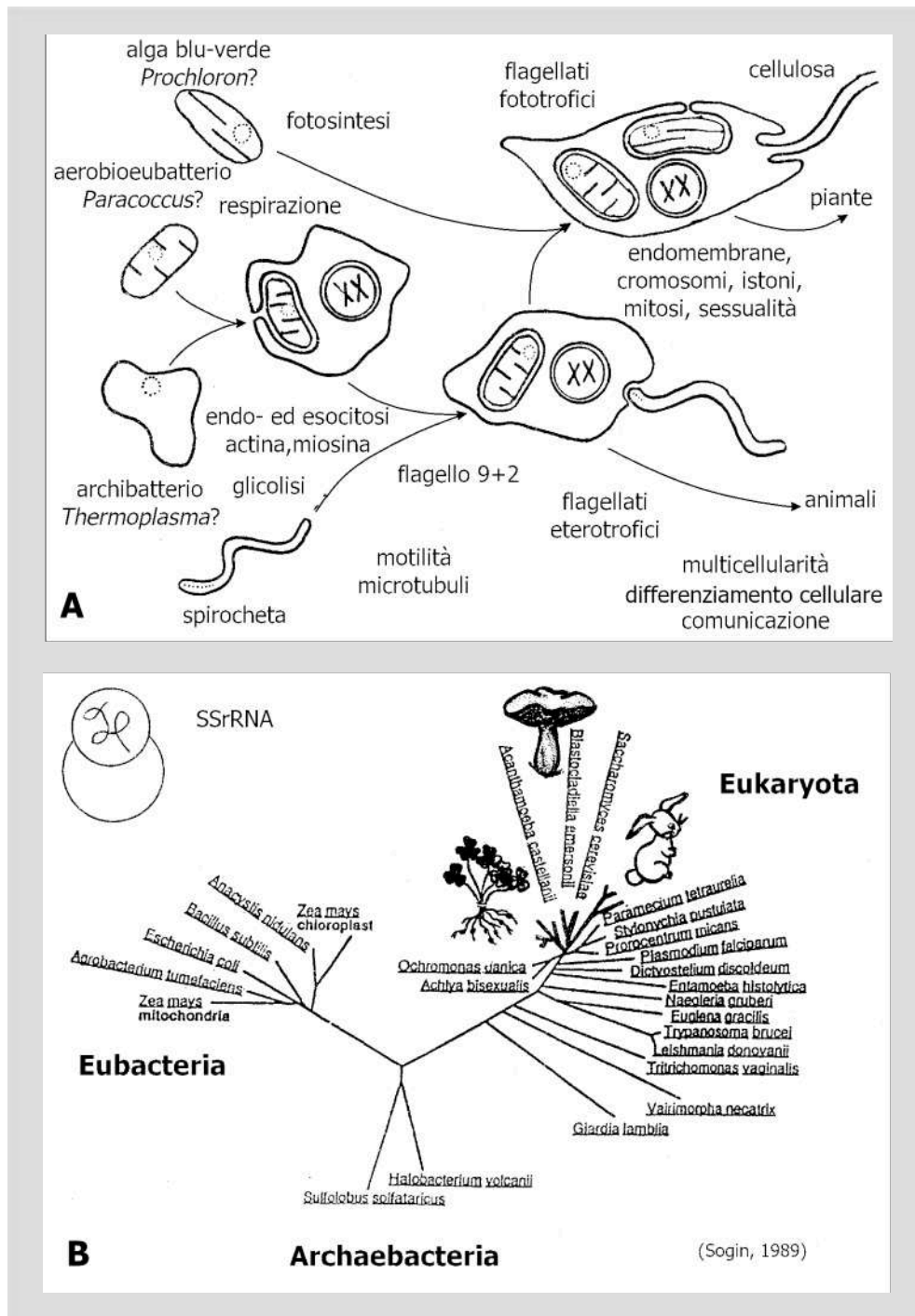


Figura 2.1 – A, B) Schemi relativi all'origine della motilità cellulare e alle relazioni filetiche fra i maggiori gruppi tassonomici.

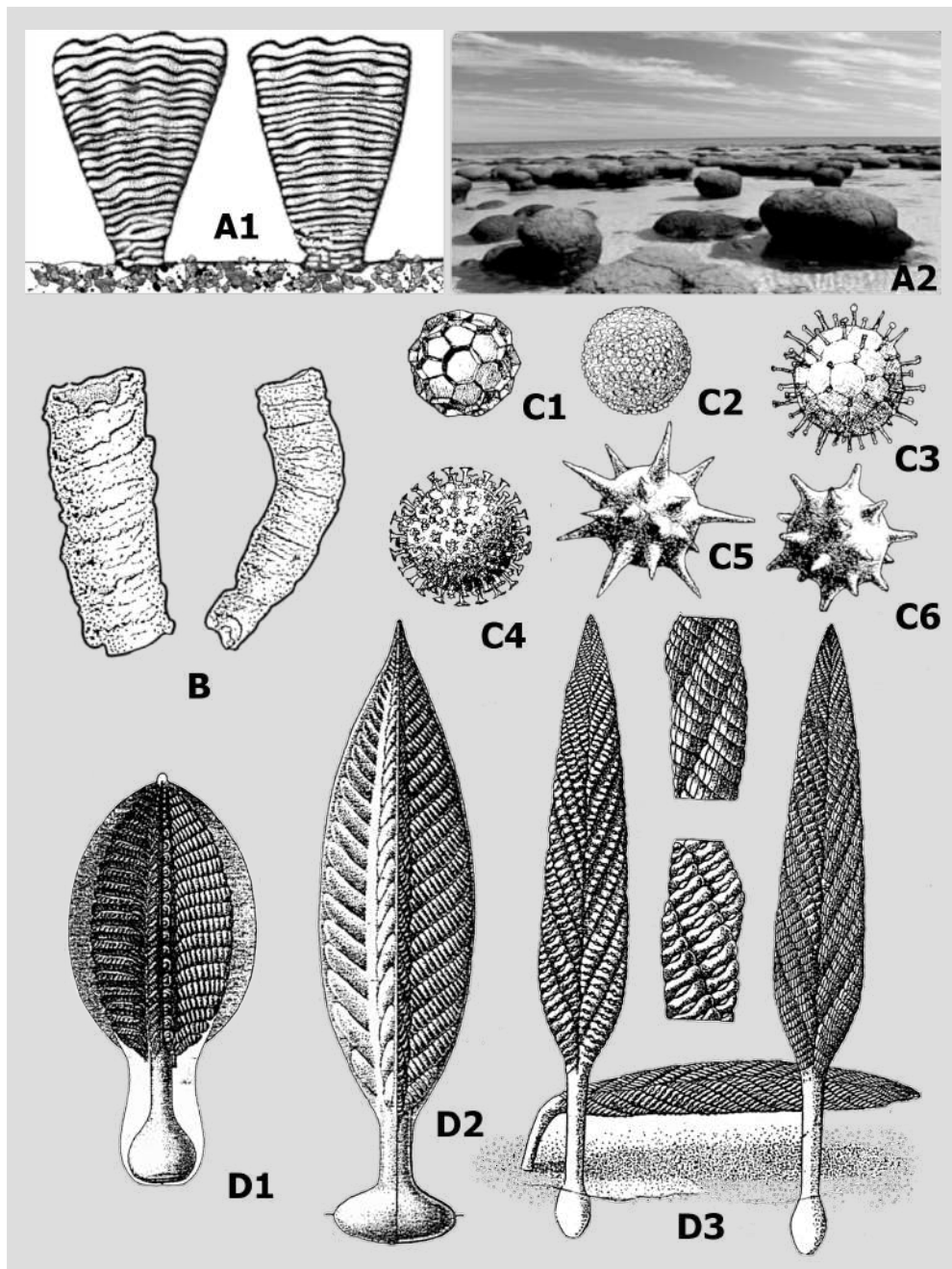


Figura 2.2 – **A1**) Probabile aspetto delle stromatoliti cambriane a confronto con quelle odierne (**A2**) di dimensioni ben più modeste (es. Baia degli Squali in Australia). – **B**) *Clou-dinia*. – **C**) Acritarchi (organismi unicellulari del Precambriano e del Cambriano): **C1**) *Cymatiosphaera*, **C2**) *Acrum*, **C3**) *Revinotesta*, **C4**) *Sklagia*, **C5**) *Celtiberium*, **C6**) *Goniosphendium*. – **D**) Vendozoi: **D1**) *Rangea*, **D2**) *Charniodiscus*, **D3**) *Charnia*.

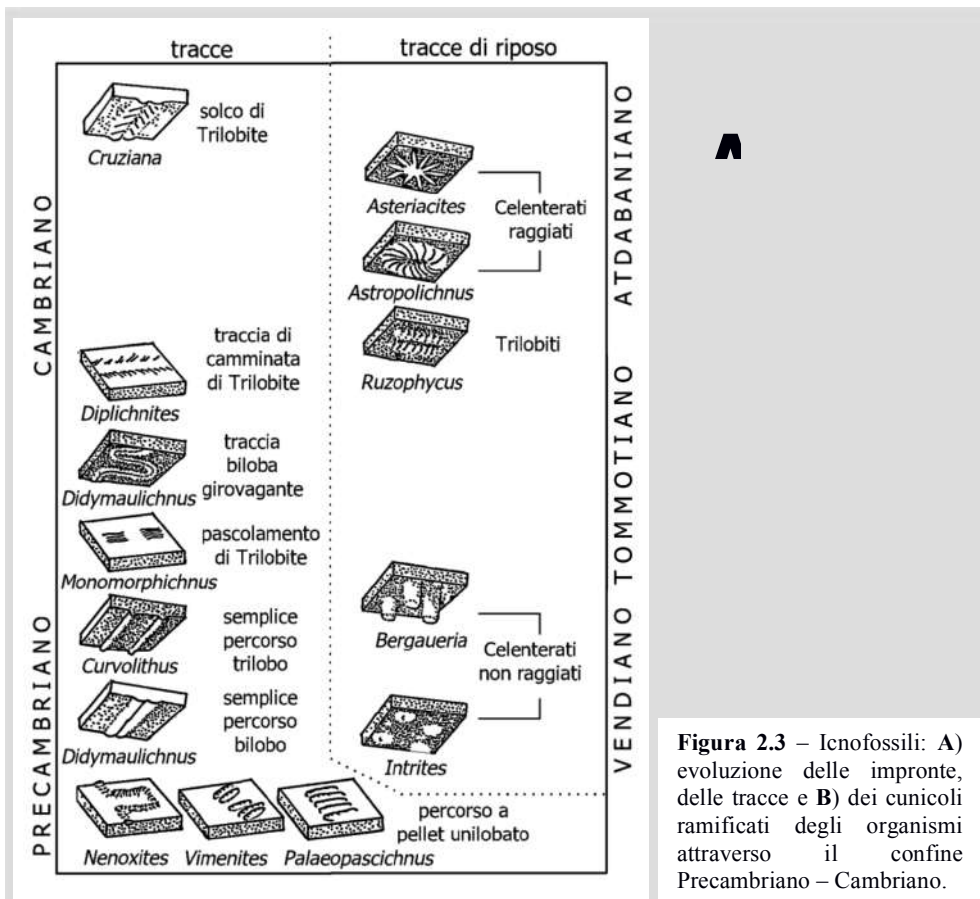
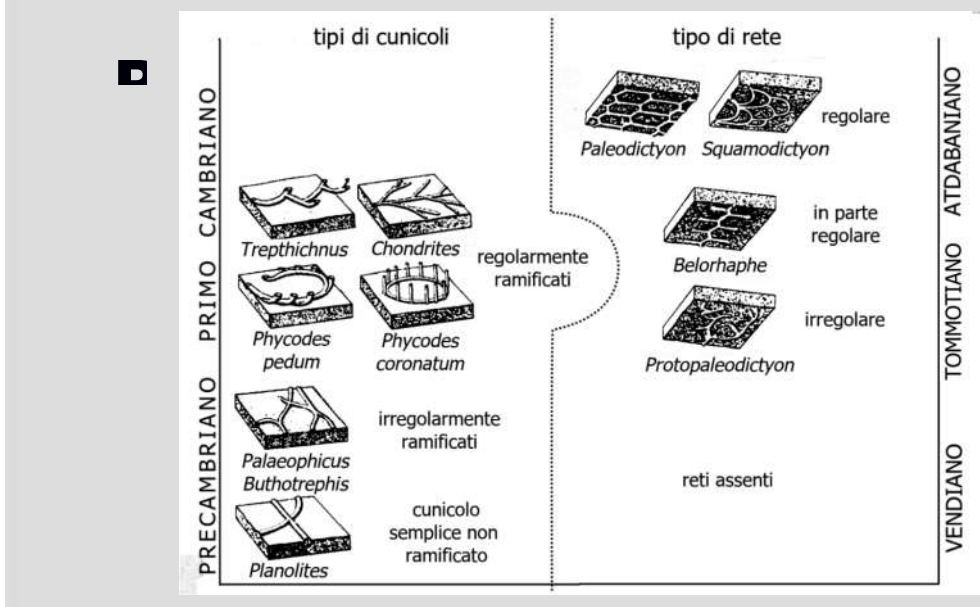


Figura 2.3 – Icnofossili: A) evoluzione delle impronte, delle tracce e **B)** dei cunicoli ramificati degli organismi attraverso il confine Precambriano – Cambriano.



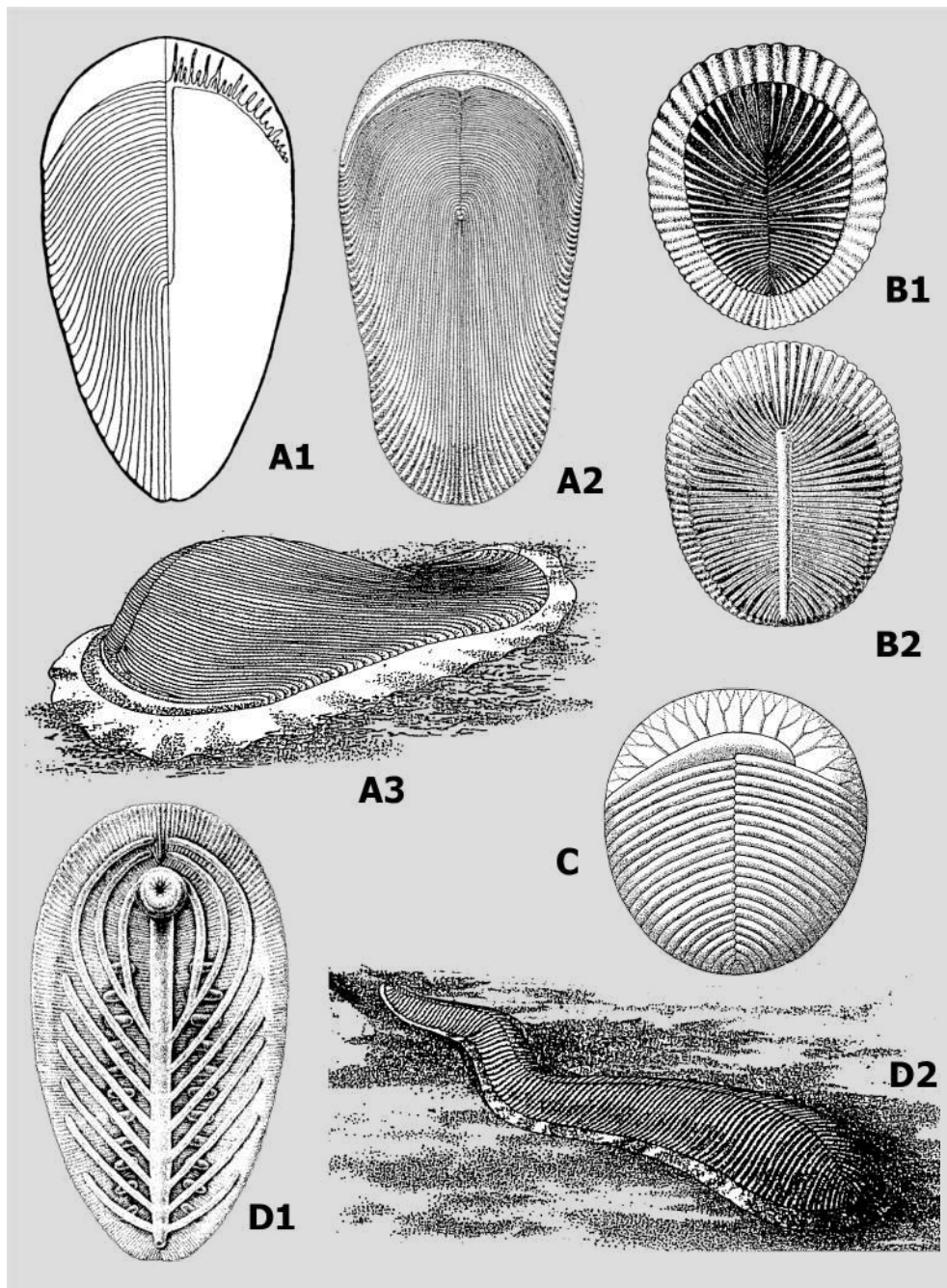
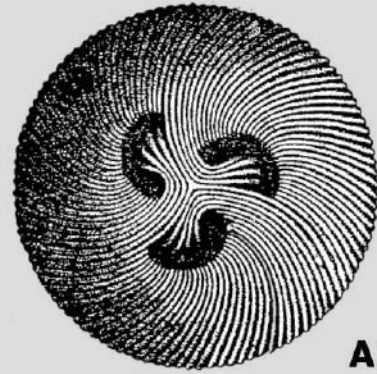


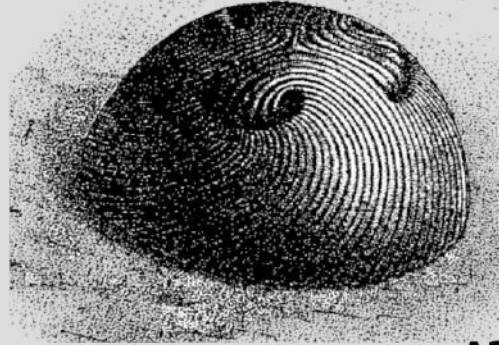
Figura 2.4 -- Protoarticulata: **A)** *Andiva*, vista ventrale (**A1**), dorsale (**A2**) e ricostruzione (**A3**). **B)** *Dickinsonia costata*, vista dorsale (**B1**) e ventrale (**B2**). **C)** *Yorgia*, vista dorsale. **D)** *Dicksoniana lissa*, vista ventrale (**D1**) e ricostruzione (**D2**).



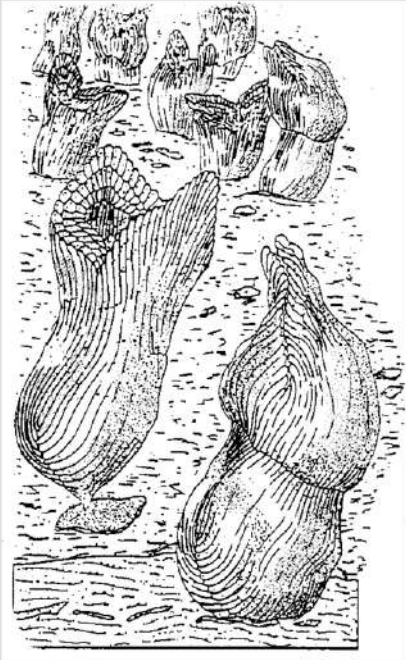
A1



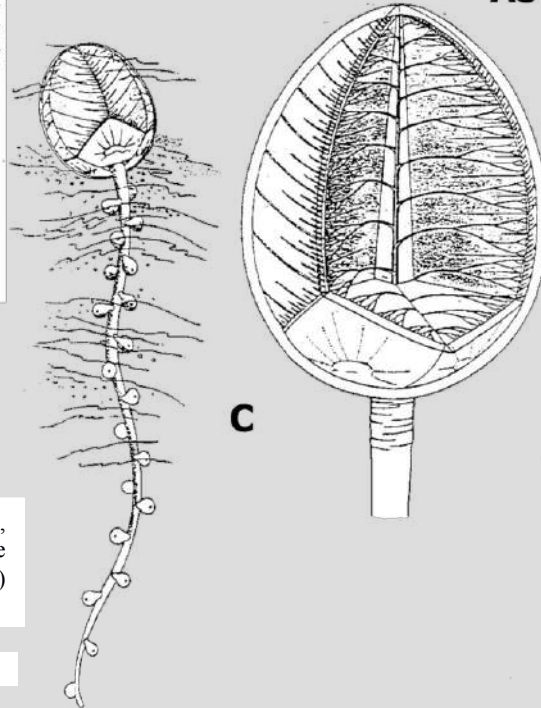
A2



A3



B



C

Figura 2.5 – Vendozoi: *Tribrachidium*, vista ventrale (A1) e dorsale (A2) e ricostruzione (A3); B) *Ernietta*; C) *Vaniogyus* e particolare.

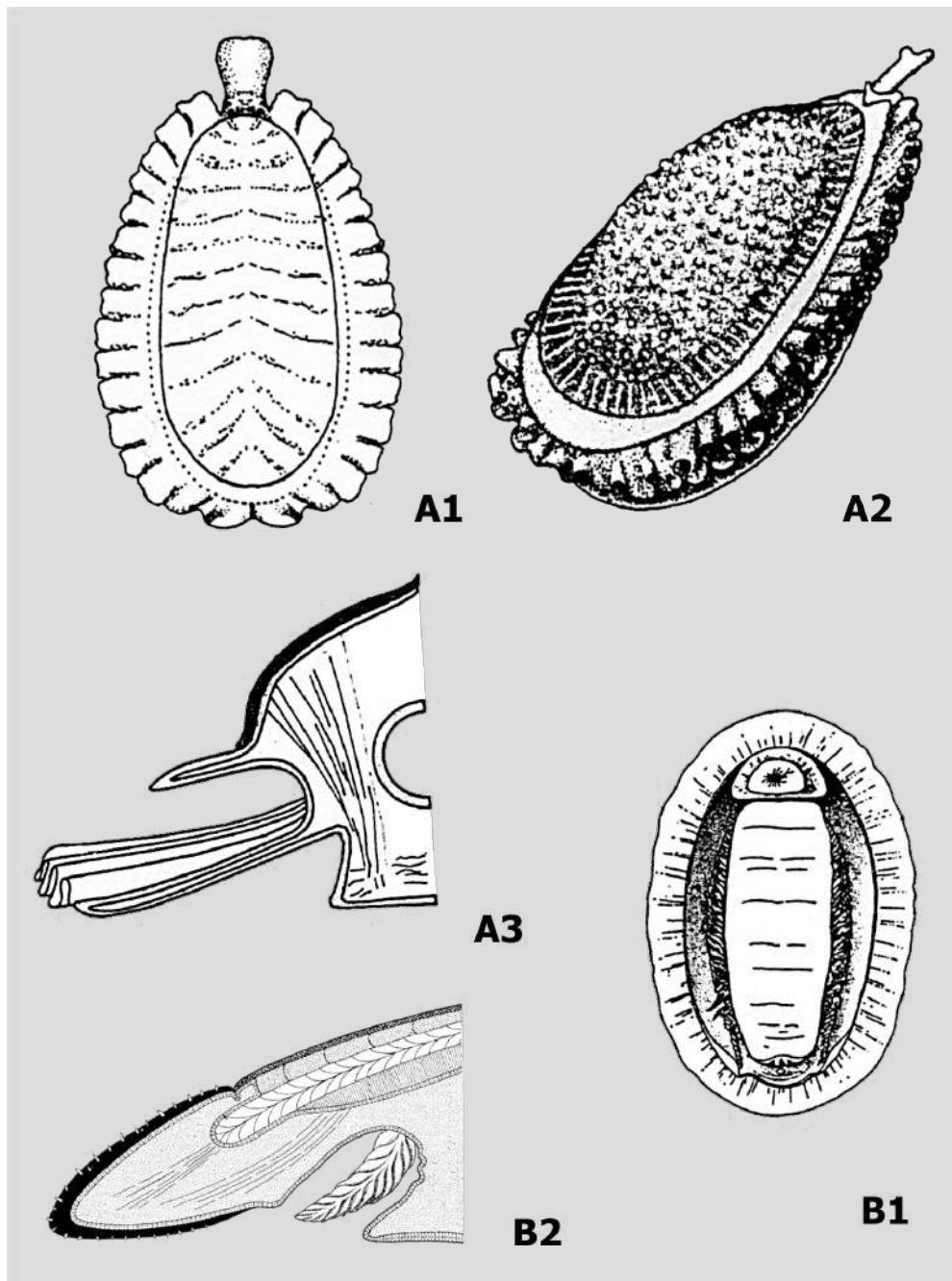
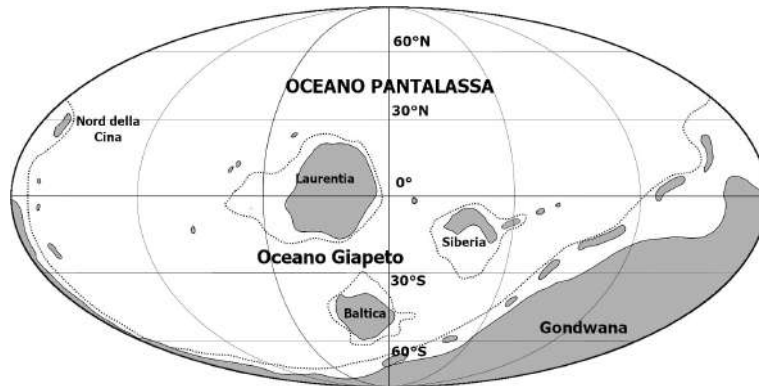


Figura 2.6 – *Kimberella quadrata*, (A1) ricostruzione in vista ventrale e (A2) in vista dorso-obliqua, (A3) sezione schematica. (B1) *Chiton* vivente (Mollusca, Placophora) con cui è confrontata *Kimberella*, (B2) sezione semi-schematica attraverso la cavità palleale di *Chiton*.

III - Il Cambriano (542-495 milioni di anni fa)



Posizione delle terre emerse durante il Cambriano.

Se vogliamo immaginarci il mondo del Cambriano dobbiamo pensare a un mondo ancora radicalmente diverso da quello che conosciamo.

Ancora per tutto il Cambriano (circa 50 milioni di anni; 542-495 Ma) e il successivo Ordoviciano (495-440 Ma) le terre emerse sono totalmente prive di vita (ben inteso, non possiamo escludere che queste cominciasse a essere colonizzate da batteri e “funghi” in senso lato o, magari, anche da qualcosa di simile ai licheni). Pertanto i fenomeni erosivi dovevano essere fortissimi e anche le alterazioni meteoriche delle rocce dovevano avere caratteristiche alquanto diverse dalle attuali, vista la diversità della composizione dell'atmosfera, che era ancora assai povera di ossigeno. D'altra parte, mentre la luminosità del Sole era ancora sensibilmente inferiore a quell'attuale, la maggiore vicinanza della Luna e la maggiore velocità di rotazione della Terra provocavano necessariamente escursioni di marea assai più forti delle attuali, pur tenendo conto della diversa distribuzione delle terre emerse (a questo proposito, il Cambriano è un periodo di frammentazione del complesso che si era formato dall'unione della massima parte delle terre emerse nel periodo precedente). Dirò, quando parleremo della colonizzazione delle terre emerse, che ritengo che l'esistenza di un'amplissima fascia intertidale, con i suoi accumuli di detriti organici di ogni sorta, deve aver rappresentato l'ambiente di elezione che ha

permesso più tardi l'evoluzione degli animali a respirazione aerea e, verosimilmente, delle piante terrestri.

Comunque, la prima fase del Cambriano, il Tommotiano, è un periodo assai oscuro: per ora almeno non abbiamo giacimenti che ci abbiano conservato faune comparabili a quelle dell'Ediacariano. In realtà, il Tommotiano potrebbe essere considerato anche una fase precedente il Cambriano propriamente detto, infatti le località fossilifere tommotiane sono numerose e i fossili abbondanti e molto variati, ma si tratta invariabilmente di microfossili o quanto meno di fossili che non raggiungono i due millimetri di grandezza (Fig. 3.1). Da rilevare che quasi tutte le *facies* tommotiane note sono invariabilmente associate a piattaforme carbonatiche: ambienti marini estremamente superficiali e presumibilmente ipersalini, il che può spiegare la presenza di soli organismi molto piccoli. I fossili tommotiani provenienti da *facies* diverse sono molto più grandi, ma sono tutti conservati molto male.

Alcuni fossili tommotiani sono stati identificati come i gusci, forse di fasi larvali, di molluschi e di qualche altro phylum documentato in epoche successive, ma in massima parte si tratta di scleriti isolati che dovevano far parte di complessi più o meno grandi, armature comparabili a quelle dei successivi Halkieriidi, Wivaxiidi ecc. o armature boccali più o meno del genere di quelle dei Conodonti. Fra i fossili tommotiani noti figurano gli scleriti di *Microdictyon* (Fig. 3.6C), di cui è noto l'animale completo per il Cambriano medio e che è un Lobopodo (affine agli Onicofori attuali).

L'evidente presenza di organismi che dovevano essere dotati di un rivestimento di scleriti spesso spinosi e calcificati giustifica l'ipotesi che già a questo stadio dovessero essersi evoluti dei predatori. Del resto, nei successivi giacimenti del Cambriano inferiore predatori anche di grandi dimensioni sono relativamente numerosi e variati. Peraltro la comparsa di parti mineralizzate in molti organismi cambriani può avere anche spiegazioni diverse da quella, molto finalistica, della difesa dai predatori; infatti, sono stati indicati differenti meccanismi biochimici che, in date condizioni ambientali, possono aver determinato la mineralizzazione di certi tessuti in diversi organismi. È possibile e forse probabile che i processi di mineralizzazione si siano inizialmente determinati per puri fattori di equilibri biochimici, ma che i vantaggi meccanici e di difesa necessariamente conseguenti all'aumento di rigidità e di resistenza degli elementi mineralizzati abbiano automaticamente dato origine a diversi fattori di selezione iniziando un meccanismo di *feedback* che premiava la formazione di scheletri, rivestimenti e gusci mineralizzati.

Conviene, a questo punto, sottolineare ancora una volta che, se avremo ben poco da dire sulle “alghe” in senso lato e sui funghi, tanto in questo capitolo che nei successivi, ciò dipende dal fatto che ben poco ci dicono i fossili, compresi quelli delle alghe incrostanti. La natura stessa dei talli fa sì che non solo i fossili siano ra-

ri, ma, nella migliore delle ipotesi, si sono conservate le spore o il contorno delle fronde. Per quanto riguarda le Alghe, quindi, le loro relazioni filogenetiche devono sostanzialmente essere dedotte dallo studio di quelle viventi e dovremo vedere nella seconda parte di questo scritto come si possa procedere.

Col Cambriano inferiore compaiono, in ambienti che i dati paleogeografici ci indicano come di mari tropicali, le prime “scogliere” di origine biologica che non possiamo certo chiamare coralline, dato che coralli e madrepora non esistevano ancora, e troviamo fin dal Tommotiano, spicole di spugne, fin da principio o quasi rappresentate tanto da spicole silicee che calcaree, anche se queste ultime sono molto più rare. Alcuni *Lagerstätte*²⁴ cambriani ci hanno lasciato qualche spugna sufficientemente intatta, ma si tratta di esemplari rari e che non rappresentano sicuramente tutta la gamma delle spugne presenti nei mari cambriani. Comunque, le “scogliere di origine biologica” del Cambriano inferiore sono sostanzialmente delle modeste strutture a cuscino che raramente misurano più di qualche metro di estensione, anche se possono essere abbastanza numerose in località adatte. Esse sono sostanzialmente formate da Archeociatidi, curiosi organismi il cui scheletro, fondamentalmente di forma conica, era formato da una doppia parete costituita da un mosaico di placchette calcaree sostenute da pilastri congiungenti le due pareti e perforato da numerosissimi pori (Fig. 3.2A). Non pochi autori hanno considerato gli Archeociatidi come affini ai Poriferi, ma questa ipotesi ha sollevato anche non poche obiezioni, infatti le cavità interne degli Archeociatidi sembrano troppo grandi per essere compatibili con un sistema funzionale di camere flagellate e lo scheletro non è costituito da spicole, ma da calcare granulare. Un secondo componente importante di queste formazioni è costituito dalle alghe calcaree.

Nel Cambriano medio compaiono i primi Policheti certi (Fig. 3.2C), ma si deve notare che sono privi del tipico apparato boccale, i primi scolecodonti²⁵ si trovano, infatti, nell'Ordoviciano (le altre classi di Anellidi sono documentate molto più tardi: i primi Oligocheti sono carboniferi, gli Irudinei sono noti solo a partire dal Giurassico e, infine, è descritto un possibile Echiuride del Carbonifero).

Presenti nel Tommotiano, ma adeguatamente noti solo per il Cambriano propriamente detto, sono i Celoscleritofori, un gruppo di affinità totalmente oscure. Animali dal corpo più o meno allungato, possedevano una superficie ventrale almeno funzionalmente simile alla suola strisciante dei molluschi. La loro superficie dorsale era ricoperta da numerose spine più o meno lunghe, ma cave. Scleriti di questo tipo sono estremamente abbondanti e diffusi nei giacimenti tommotiani e

²⁴ Con questo termine, ormai di uso internazionale, si intende un giacimento fossilifero che sia rappresentativo di tutta o almeno di buona parte della fauna e flora che era presente al momento della sua formazione.

²⁵ Mascelle a struttura chitinosa degli Anellidi Policheti.

sempre per il Tommotiano sono noti rarissimi esemplari completi di *Halkieria* (Fig. 3.2D1a-b), un animale allungato che, oltre alle numerosissime minute spine, possedeva dorsalmente due placche, una anteriore e una posteriore. *Wiwaxia*, invece, appartiene al Cambriano medio della Burgess Shale, è più rotondeggiante e possedeva solamente spine dorsali di due misure, comunque assai grandi per le dimensioni dell'animale (Fig. 3.2D2).

Un altro gruppo che appare dominante nel Cambriano inferiore è quello dei Trilobiti (Figg. 3.4-3.5), rappresentati in questo periodo prevalentemente dagli Olenelidi (Figg. 3.4B1-B5), pur essendo presenti anche alcuni altri ordini, fra i quali gli Agnostidi, che sono attualmente considerati animali planctonici²⁶. Erano comunque presenti anche un gran numero di altri artropodi, strutturalmente primitivi ma già assai variati come struttura, che, a differenza dei Trilobiti, non avevano parti dell'esoscheletro calcificate e, quindi, hanno potuto conservarsi solo in particolarissime condizioni tafonomiche. Le prime notizie su questi importanti componenti delle faune cambriane risalgono sostanzialmente alla scoperta da parte di Walcott nel 1912 del celeberrimo giacimento della Burgess Shale, che è del Cambriano medio, ma in questi ultimi decenni, soprattutto in Cina, sono stati scoperti eccellenti giacimenti del tardo Cambriano inferiore che ci hanno fatto conoscere un buon numero di forme alquanto più primitive, spesso chiaramente legate a quelle del Cambriano medio. E non si tratta solo di Artropodi: sono presenti diversi Lobopodi (Figg. 3.6-3.7), fra i quali anche una forma sedentaria o semisedentaria già molto specializzata (*Facivermis*) (Fig. 3.6D), che viveva abitualmente infossata nel fondo, ancorata da file di uncini diretti in avanti situati all'estremità posteriore lievemente rigonfia del corpo. Questo animale doveva essere un microfago, che catturava le sue prede grazie alle frange di peli delle quattro paia di appendici disposte subito dietro della bocca.

È oggi evidente che, in realtà, già nel Cambriano inferiore le faune erano molto più variate di quanto non si pensasse ancora una cinquantina di anni fa. Anche la maggior parte dei diversi phyla attualmente viventi sono già presenti (come i Brachiopodi), peraltro rappresentati solo da specie di piccole dimensioni), mentre per altri phyla la loro assenza può dipendere semplicemente o dalla difficoltà di fossilizzazione (ad esempio i Platelmini, che sono praticamente sconosciuti perfino nelle faune fossili cenozoiche) o dal fatto che vivevano in ambienti che non consentivano la conservazione di fossili ben riconoscibili (ambienti di scogliera, dove sono praticamente sconosciuti).

²⁶ Pur essendo stati fatti importanti progressi nella conoscenza della morfologia degli Agnostidi, non sono del tutto persuaso che si tratti effettivamente di un gruppo planctonico. In particolare trovo molto curiosa, per artropodi planctonici, la mancanza di occhi composti.

Due gruppi tassonomicamente problematici del Paleozoico e probabilmente da considerare come phyla, sono gli Ioliti e i Conularidi. Gli Ioliti (Fig.3.9C), lofoforati che oggi sono considerati affini ai Brachiopodi, se non appartenenti a questo gruppo, sono organismi dotati di un guscio o conchiglia calcificata a due valve: una grande, assai allungata, leggermente ricurva e a sezione sostanzialmente triangolare, con due strette facce piane e la terza convessa. La valva maggiore doveva ospitare quasi l'intero animale. L'altra valva è assai più piccola e funzionava da "opercolo". Sulla faccia interna di questo opercolo sporge una specie di cresta interna, che qui chiamerò "brachidio" per la sua corrispondenza, almeno topografica e funzionale, con il brachidio dei Brachiopodi. È evidente che su questa struttura dovevano inserirsi i muscoli adduttori della valva opercolare. Peraltro, in alcuni giacimenti, come nella Burgess Shale, nei quali si sono conservate almeno parzialmente anche delle strutture interamente organiche, in diversi esemplari si osserva che sul brachidio o vicino a esso erano anche inserite due lunghe e sottili strutture terminanti a punta e che erano evidentemente costituite da un materiale organico flessibile, chiamate "elenii" (*helens*), così che potevano probabilmente essere retratte nella conchiglia, anche se è stato osservato che esse erano così lunghe che una completa retrazione appare problematica.

La conchiglia degli Ioliti è perforata da minutissimi pori che, almeno superficialmente, ricordano i pori delle conchiglie dei Brachiopodi e, da recenti osservazioni su esemplari perfettamente conservati, sembra che fossero molto probabilmente filtratori; inoltre, nei rari casi in cui si sono conservate tracce degli organi interni, l'intestino pare fosse piegato a U, suggerendo che si trattasse di animali sedentari che vivevano più o meno sepolti nel substrato. Tuttavia, se è vero che un intestino piegato a U è caratteristico di moltissimi organismi sedentari, non è tuttavia esclusivo di questi: anche organismi nectonici rivestiti da una conchiglia, come i Nautili, hanno un intestino convoluto, ma che schematicamente è disposto a U. Infine, è assai curioso che nella Burgess Shale, che ci ha conservato tracce di parti molli di organismi delicatissimi, come alghe e svariati animali e dei loro organi interni, quasi nulla ci resta del corpo degli Ioliti, tranne queste "braccia" o "elenii" presenti in pochi casi, ciò farebbe pensare che in realtà gli Ioliti fossero animali plancto-nectonici dai tessuti delicatissimi e che andavano prontamente in disfacimento, così che solo in qualche caso essi arrivavano a essere sepolti dal sedimento asfittico quando ancora gli elenii, evidentemente alquanto più robusti, erano ancora conservati in posizione. Personalmente penso, ma senza alcun elemento concreto a sostegno di questa ipotesi, che gli elenii dovessero sostenere un qualche tipo di sottile lamina di tessuto che funzionasse per la cattura di microplancton. L'ipotesi che gli Ioliti siano un particolare gruppo di Pteropodi (Molluschi opisthobranchi), avanzata in diversi testi, sia pure con riserva, mi sembra totalmente infondata. Gli Ioliti

sono relativamente abbondanti in diversi giacimenti Cambriani, a partire dal Cambriano inferiore, ma sopravvissero, sia pure rari, fino alla grande estinzione permiana.

I Conularidi (Fig. 3.2B3) sono anch'essi un gruppo di affinità oscure. Oggi sono considerati cnidari (Cnidaria: Conulata) forse affini alle stauromeduse. Si tratta di organismi rivestiti da una "conchiglia" formata da quattro facce sostanzialmente triangolari, molto allungate, che veniva chiusa da quattro valve, ugualmente triangolari che non erano articolate alle rispettive facce, ma in continuità con esse e che richiudevano la conchiglia grazie alla flessibilità del tratto di giunzione fra le due parti. Sul lato interno di ciascuna faccia della conchiglia vi è un rilievo che, presumibilmente, doveva fornire l'inserzione a una muscolatura più o meno complessa. Negli individui giovanili all'apice della conchiglia si trova un disco adesivo che doveva fissarla al substrato, ma che successivamente si rompeva e l'adulto conduceva vita libera.

In definitiva, negli ultimi cinquant'anni la scoperta di un buon numero di località nelle quali particolari condizioni di fossilizzazione hanno consentito la conservazione di moltissimi animali privi di strutture mineralizzate e di alcune alghe, ha permesso di delineare un quadro delle biocenosi cambriane assai diverso da quello tradizionale. In realtà, alcuni di questi giacimenti (ad es. la già ricordata "Burgess Shale") erano noti fin dai primi anni del secolo scorso, ma il loro studio era stato largamente trascurato.

Oggi conosciamo non solo una grande varietà di Artropodi che certamente avevano legami filogenetici assai remoti coi trilobiti e che, almeno alcuni, erano prossimi all'origine di quelli che possiamo considerare come "crostacei" stando alla definizione tradizionale del gruppo, altri ai "chelicerati", altri ancora rappresentano linee evolutive che non hanno alcuna affinità apparente coi i gruppi viventi (Figg. 3.10; 3.11; 3.12). Personalmente, ritengo che in realtà, l'insieme degli artropodi del tardo Cambriano inferiore e del Cambriano medio indichi che le classi tradizionali viventi di questo phylum siano tutte polifiletiche, cioè artificiali. Il Cambriano medio ci ha inoltre rivelato indubbi Policheti, Molluschi (Monoplacofori e Bellerofontidi, molto rari i bivalvi), esemplari appartenenti al phylum Agmata²⁷, vi sono anche Brachiopodi (Figg. 3.8; 3.9), una sorprendente varietà di Priapulidi (Fig. 3.14) e di Lobopodi (Figg. 3.6; 3.7), nonché specie probabilmente affini agli Endoprocti e non poche che apparentemente non hanno alcuna relazione con forme viventi (gli Halkieriidi, Wiwaxiidi, Dinocaridi, ecc.). Molto bizzarri appaiono essere gli Ctenoforesi cambriani (Fig. 3.13A-C), che avevano un numero di file di palette oscillanti

²⁷ Nel Cambriano medio sono presenti i Salterellidae (= Volborthellidae) a conchiglia conica e leggermente ricurva, settata formata da lamine angolate composte da granuli di quarzo o carbonato di calcio cementati insieme e provenienti dall'ambiente.

assai superiore alle otto caratteristiche degli Ctenofori viventi (Fig. 3.13D-F). Ben poco sappiamo dei Celenterati, sia mobili che sedentari (Fig. 3.2B1-B3).

I mari cambriani ospitavano predatori di grandi dimensioni. Si conoscono, infatti, diverse specie di Dinocaridi (o Anomalocaridi) (Fig. 3.7B-D), animali estremamente curiosi che uniscono alcune caratteristiche degli Artropodi, quali un paio di appendici articolate che servivano alla cattura delle prede (molto verosimilmente Trilobiti), e che in alcune specie avevano zampe parzialmente articolate (Fig. 3.7C) abbastanza simili a quelle degli artropodi, mentre in altre troviamo delle delicate lamine che dovevano funzionare come delle pinne (Fig. 3.7B-D). La bocca, invece, è di un tipo che non ha corrispondenti in tutto il regno animale: una fila circolare di placchette (Fig. 3.7B1), chiaramente protrusibili, terminanti con uno o più dentelli, che serviva per strappare pezzi degli organismi catturati, mentre più internamente vi sono tre lamine dentellate che servivano a tritare il cibo. Gli esemplari meglio conservati e pressoché completi raggiungono dimensioni di una trentina di centimetri, ma si trovano pezzi isolati assai più grandi che fanno supporre animali di oltre un metro di lunghezza o, forse, persino di due metri.

Un altro curiosissimo predatore, lungo tuttavia solo una decina di centimetri, è *Opabinia* (Fig. 3.7A), altro animale con una notevole somiglianza con gli artropodi, che aveva ben cinque grandi occhi composti! Non è ancora chiara la struttura delle appendici, ma doveva catturare le sue prede mediante una specie di lunga proboscide flessibile terminante in una pinza dentata, che era impiantata in mezzo alla regione frontale, del tutto indipendente dalla bocca, posta più in basso e rivolta all'indietro.

Del resto, anche i trilobiti non scherzavano come dimensioni: se la maggioranza non superava una quindicina di centimetri e moltissimi erano nettamente più piccoli, se ne conosce almeno una specie che supera il metro!

Diversi Echinodermi, sia fissi che mobili, sono stati descritti per il Cambriano, ma occorre dire che *Eldonia*, del Cambriano medio, che è stata da diversi autori attribuita addirittura agli Oloturoidei, non è un Echinoderma e le sue affinità sistematiche sono oggi del tutto controverse.

Alcuni dei gruppi enigmatici caratteristici delle faune ediacariane sopravvissero, se pure estremamente rari, almeno fino al Cambriano medio: *Skania* e *Thaumaptilon* sono da considerare rispettivamente affini ai precambriani *Parvancorina* e a forme simili a *Charniodiscus*, *Rangea* ecc.

Un insieme di animali del tutto misteriosi è costituito da organismi tra cui *Cloudina* (Fig. 2.2B) già presente nell'Ediacariano, di cui conosciamo solamente le conchiglie, coniche o tubolari e sempre molto allungate, alcune di queste sono concamerate e ciò potrebbe indicare che l'animale era planctonico. Secondo la Wood (2019), in base a osservazioni condotte in Namibia nel 1972, *Cloudina* aveva di-

verse fasi di crescita: si poteva attaccare ai sedimenti morbidi del fondo marino o ancorarsi ad accumuli stratificati di cianobatteri. Inoltre, i singoli esemplari potevano cementarsi tra loro dando luogo a strutture simili a barriere (*reef*).

Infine, fin dal tardo Cambriano inferiore sono noti alcuni cordati con caratteristiche più vicine a quelle dei vertebrati di quanto non siano gli anfiossi viventi (Fig. 3.16E), altri, tuttora meno studiati, di posizione più oscura rispetto ai Cordati successivi e, infine, i Conodonti (Protoconodonti nel Cambriano inferiore), la cui appartenenza ai Cordati è ormai certa. I Conodonti (Fig. 3.16D) erano, infatti, animali dal corpo molto allungato e tipicamente a muscolatura metamerica, così da somigliare superficialmente agli attuali Ciclostomi. L'interno della bocca e, presumibilmente, le strutture branchiali erano armate da una complessa armatura di denticoli di fosfato di calcio, strutturalmente simili a denti. È molto probabile che i Conodonti siano effettivamente un gruppo affine e parallelo ai Vertebrati e che in entrambi i gruppi lo sviluppo dell'apparato masticatore sia partito dalle strutture di sostegno dell'apparato branchiale di alcuni dei cordati del Cambriano inferiore²⁸.

Dato l'interesse che hanno per noi i Vertebrati, questi nostri possibili antenati meritano un cenno.

Dal Cambriano inferiore ci vengono: *Yunnanozoon* (la cui anatomia è, peraltro, ancora abbastanza controversa, sebbene non ci siano dubbi che esso possedeva una fila di fessure branchiali, ciascuna sostenuta da una struttura a ferro di cavallo e denticolata) e se, come penso, *Haikouella* è un sinonimo di *Yunnanozoon* (Fig. 3.16C), allora la sua morfologia è assai più chiara e questa si presenta per molti aspetti intermedia fra quella degli Anfiossi e quella degli Agnati; analogo è il caso di *Cathaimyrus*, purtroppo noto per un solo esemplare, che potrebbe essere sinonimo del meglio conosciuto *Haikouichthys* e forse anche di *Myllokunmingia*, che si presenta come una specie notevolmente più affine ai vertebrati di quanto non siano i Cefalocordati viventi (Anfiossi ecc.). *Myllokunmingia* potrebbe essere molto affine a *Metaspriggina*, del Cambriano medio, (Fig. 3.16B). Quest'ultimo aveva indubbiamente l'aspetto di un pesce, pur non avendo una pinna caudale sviluppata: all'estremità anteriore del capo vi erano, molto vicini, le narici e gli occhi; c'era una serie di fessure branchiali sostenute da due barre disposte a “ < “; la muscolatura metamerica era come quella dei vertebrati, salvo che i miomeri destro e sinistro sono scalettati fra loro di mezzo miomero, disposizione comune nelle strutture degli organismi edicariani e conservata tuttora nell'anfiosso. Vi era uno scheletro cranico, ma la ricostruzione nella Fig. 3.16B1-B2 è ancora quella proposta da Simonetta & Insom (1993) sulla base dei due soli esemplari allora conosciuti. Successivamente, Conway Morris e Caron (2014), sebbene abbiano potuto esaminare oltre

²⁸ Non escluderei che i ciclostomi (lamprede, ecc.) viventi, siano realmente piuttosto affini ai Conodonti.

100 nuovi esemplari ricavandone preziose precisazioni circa organi di senso, branchie e muscolatura, non ci hanno dato una nuova ricostruzione dello scheletro cefalico. Un buon numero di esemplari sono conosciuti per *Pikaia* (Fig. 3.16A). Lo studio che ne ha fatto da Conway Morris ha dimostrato che, sebbene sia un cordato, *Pikaia* non ha alcuna relazione filetica diretta con i Vertebrati. È comunque interessante che, benché rari in confronto ai fossili di altri phyla, come Artropodi, Brachiopodi ecc. non c'è dubbio che i Cordati, fra i quali alcune specie che potrebbero essere ancestrali ai Vertebrati, siano piuttosto variati e diffusi a partire almeno dal tardo Cambriano inferiore.

In sintesi, si può dire che è giustificato ritenere che almeno la maggior parte dei phyla animali fossero già ben differenziati nel Cambriano inferiore.

Un evento importante, durante il Cambriano, è costituito dalla transizione fra il Cambriano medio e superiore, transizione caratterizzata da una crisi di estinzioni che colpiscono in modo molto pesante i Trilobiti (fra questi ultimi scomparvero tutti gli Olenellidi, che erano il gruppo morfologicamente più primitivo) e gli Archeociatidi, dei quali si è già detto. Conseguenza dell'estinzione degli Archeociatidi è la virtuale scomparsa dal Cambriano medio fino all'Ordoviciano medio di formazioni, per così dire “di barriera”, dato che gli elementi che sopravvissero all'estinzione degli Archeociati formavano solo entità incrostanti trascurabili.

Comunque le estinzioni che caratterizzarono la transizione fra Cambriano medio e superiore, a giudicare dagli insiemi faunistici meglio conservati, devono aver colpito relativamente pochi grandi gruppi e, nel contempo, aver favorito una rapidissima espansione e differenziazione delle specie superstiti o di gruppi relativamente rari e indifferenziati che hanno prontamente invaso gli ambienti lasciati liberi dalle popolazioni che si estinguevano, ma che trovarono anche condizioni che ne favorivano una forte radiazione adattativa. Nella terza parte del nostro testo, vedremo quali sono alcuni dei meccanismi possibili che possono determinare questi fenomeni.

Gli ultimi 20 milioni di anni circa del Cambriano superiore sono caratterizzati da tre fasi di brusca estinzione di quasi tutte le specie di Trilobiti e di molti Brachiopodi e Conodonti. Nelle località meglio studiate, un sottile strato di sedimenti (1-2 cm) caratterizza ciascuna fase di estinzione e la separa dalla successiva fase di ripresa. Durante la transizione, che l'esiguità dei sedimenti implica essere stata molto breve, forse di appena un migliaio d'anni, tutte le specie precedentemente presenti, tranne una o due, scompaiono e nella fase successiva vengono gradualmente sostituite da altre che, in buona parte, appaiono essere dei colonizzatori. È da notare che le località dove questi episodi sono stati particolarmente studiati corrispondono a mari poco profondi e che, almeno nel caso della transizione fra Cam-

briano e Ordoviciano, vi sono indicazioni di una rapida regressione marina, regressione che sembra associata a fenomeni di glaciazione.

La transizione fra Cambriano e Ordoviciano, per quanto riguarda i taxa meglio noti per avere strutture mineralizzate che si sono conservate in abbondanza e con un'amplissima diffusione, è caratterizzata da un elevatissimo tasso di estinzioni, pur se non catastrofico come quello terminale del Permiano che caratterizza la fine del Paleozoico.

Prima di lasciare il Cambriano sarà opportuno riprendere brevemente i problemi riguardanti alghe e funghi, così che potremo praticamente trascurarli nei capitoli successivi.

Come si è già detto, i fossili quasi sempre ci dicono ben poco su struttura, cicli riproduttivi ecc. di questi organismi, così che le ricostruzioni filogenetiche sono quasi interamente basate su quanto si conosce delle forme viventi.

Per il Cambriano e l'Ordoviciano non si conoscono fossili riferibili ai funghi, anche se la loro presenza è presumibile ed è stato anche suggerito che simbiosi fra funghi e piante siano state condizione necessaria per il passaggio delle piante all'ambiente subaereo.

Di fatto le prime indicazioni certe della presenza di funghi sono del Carbonifero superiore, quando tutte le classi attualmente viventi sono certamente presenti.

Per quanto riguarda le Alghe, anche se è quanto mai verosimile che durante il Precambriano vi sia stato non solo un differenziamento, ma anche si sia realizzato il passaggio alla multicellularità, è solo col Cambriano che si trovano indubbi fossili di una notevole varietà di Alghe. È appena il caso di ricordare come la multicellularità dei vegetali, in cui le cellule adiacenti sono unite da plasmodesmi, si accompagni all'esistenza di meiosi e riproduzione sessuata, che si doveva essere evoluta prima del raggiungimento della multicellularità. I fossili meglio rappresentati durante il Cambriano sono le cosiddette alghe incrostanti, in realtà un insieme di specie appartenenti alle Cianofite, alle Rodofite e alle Clorofite, accomunate solamente dalla capacità di precipitare il carbonato di calcio e formare stromatoliti o depositi calcarei entro i quali restano racchiusi i tessuti dell'alga man mano che questa si sviluppa.

Per quanto riguarda le Cianofite, che abbiamo visto essere le principali artefici delle formazioni stromatolitiche precambriane, la più antica non legata agli stromatoliti è *Gloeocapsamorpha* consistente in colonie irregolari immerse in una matrice gelatinosa e i fossili più antichi risalgono all'Ordoviciano, ma che appare diffusa soprattutto nel Siluriano. Sembra molto probabile che le Cianofite avessero raggiunto il massimo grado di biodiversità nel Cambriano o, al più tardi nel Devoniano inferiore, dopo di che esse sembrano conservarsi pressoché immutate fino ai giorni nostri.

Le Rodofite (Alghe rosse) sono generalmente ben conservate e quelle capaci di precipitare il carbonato di calcio ci hanno lasciato una documentazione ininterrotta dal Cambriano ai giorni nostri. Alcuni gruppi, come le Solenoporacee, Corallinacee e Gymnocodiacee hanno tessuti praticamente inclusi in una matrice calcarea. Anche nel caso delle Rodofite sembra che si possa dire che la loro diversificazione era conclusa o quasi alla fine del Cambriano.

Le Clorofite (Alghe verdi) sono documentate con certezza fin dal Cambriano. Almeno sotto il profilo morfologico i fossili cambriani praticamente non differiscono dalle forme attuali. È fra le Clorofite che generalmente si ritiene che debbano essersi originate le piante terrestri. A questo riguardo sono stati particolarmente studiati i generi *Parka* e *Pachythea* poiché sembrerebbe che la loro superficie fosse cutinizzata, nel qual caso questa sarebbe una forte indicazione dell'adattamento di queste alghe alla vita in ambiente sub-aereo.

Un cenno meritano “istricosfere” e “coccoliti”. Molti organismi unicellulari producono involucri o scheletri più o meno resistenti (chi ha fatto l'esame di zoologia, per es. ricorderà i Foraminiferi e i Radiolari). Gli zigoti di diverse Clorofite (alghe verdi) d'acqua dolce come *Chlamydomonas* hanno un involucro robusto che costituisce una forma di resistenza, la *zigospora*, dotata di una complessa ornamentazione. Si tratta, chiaramente, di un adattamento che permette allo zigote di resistere al disseccamento di specchi d'acqua temporanei e ne favorisce la dispersione; questi involucri sono noti con sicurezza a partire dal Giurassico, ma strutture praticamente identiche sono descritte, anche se rare fino al Mesozoico, a partire dal Paleozoico inferiore, col nome di “istricosfere”. Del resto le istricosfere potrebbero anche essere le cisti di Dinoflagellati, e ciò è molto probabile per le istricosfere che si trovano in sedimenti marini.

I coccoliti sono strutture calcaree microscopiche che si formano nell'involucro gelatinoso di certe Crisofite marine. Essi possono essere tanto abbondanti da caratterizzare certi sedimenti e sono ben noti a partire dal Mesozoico superiore, pur essendo stati osservati anche in sedimenti molto più antichi.

Le Crisofite, del resto, offrono un'interessante alternativa nei loro rivestimenti: mentre le Coccolitoforidacee hanno un involucro gelatinoso contenente coccoliti calcarei, le Diatomee (Bacillariophyceae) hanno una parete silicea formata da due valve. È interessante che anche le diatomee non sono mai state segnalate prima del Mesozoico medio-superiore. Le relazioni filogenetiche delle Crisofite con le altre Alghe restano uno dei problemi della paleobotanica.

Resterebbero le Alghe brune (Phaeophyta), ma anche in questo caso siamo praticamente al buio dato che la loro morfologia esterna, in fossili che sono semplici impronte carboniose, non permette di distinguerle da diverse alghe rosse e anche da Alghe verdi.

Sostanzialmente possiamo concludere che almeno fin dal Cambriano superiore la flora algale marina aveva raggiunto un assetto sostanzialmente corrispondente all'attuale.

Resta infine da ricordare che i foraminiferi (protozoi dotati di complessi scheletri calcarei) sono ben rappresentati fin dal tardo Precambriano e appartengono a questo phylum i Fusulinidi, che, appunto nel Cambriano, produssero anche specie giganti lunghe diversi centimetri (e non tutte a forma di fuso, come vorrebbe il nome).

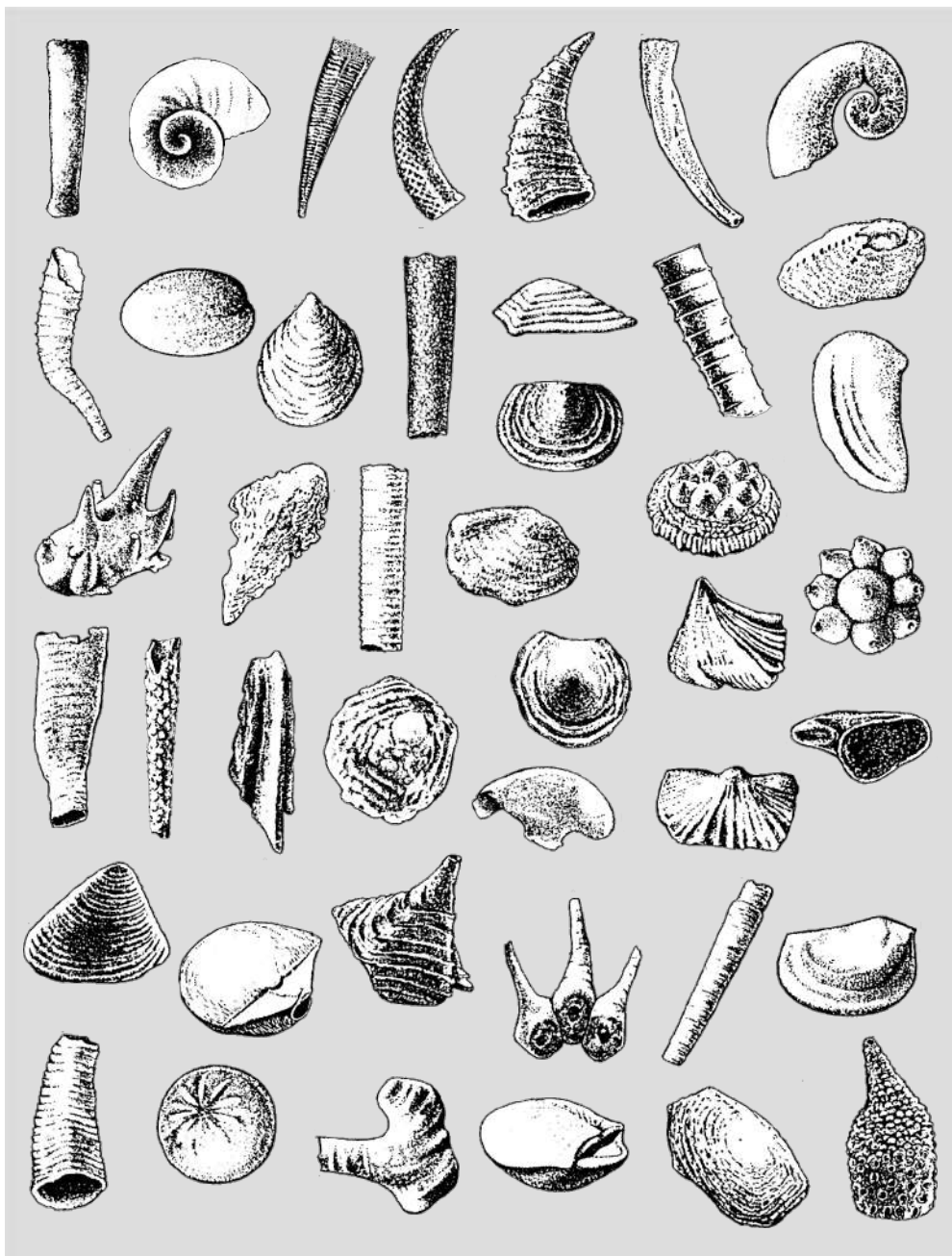


Figura 3.1 – Esempio della grande varietà di microfossili presenti nel Cambriano.

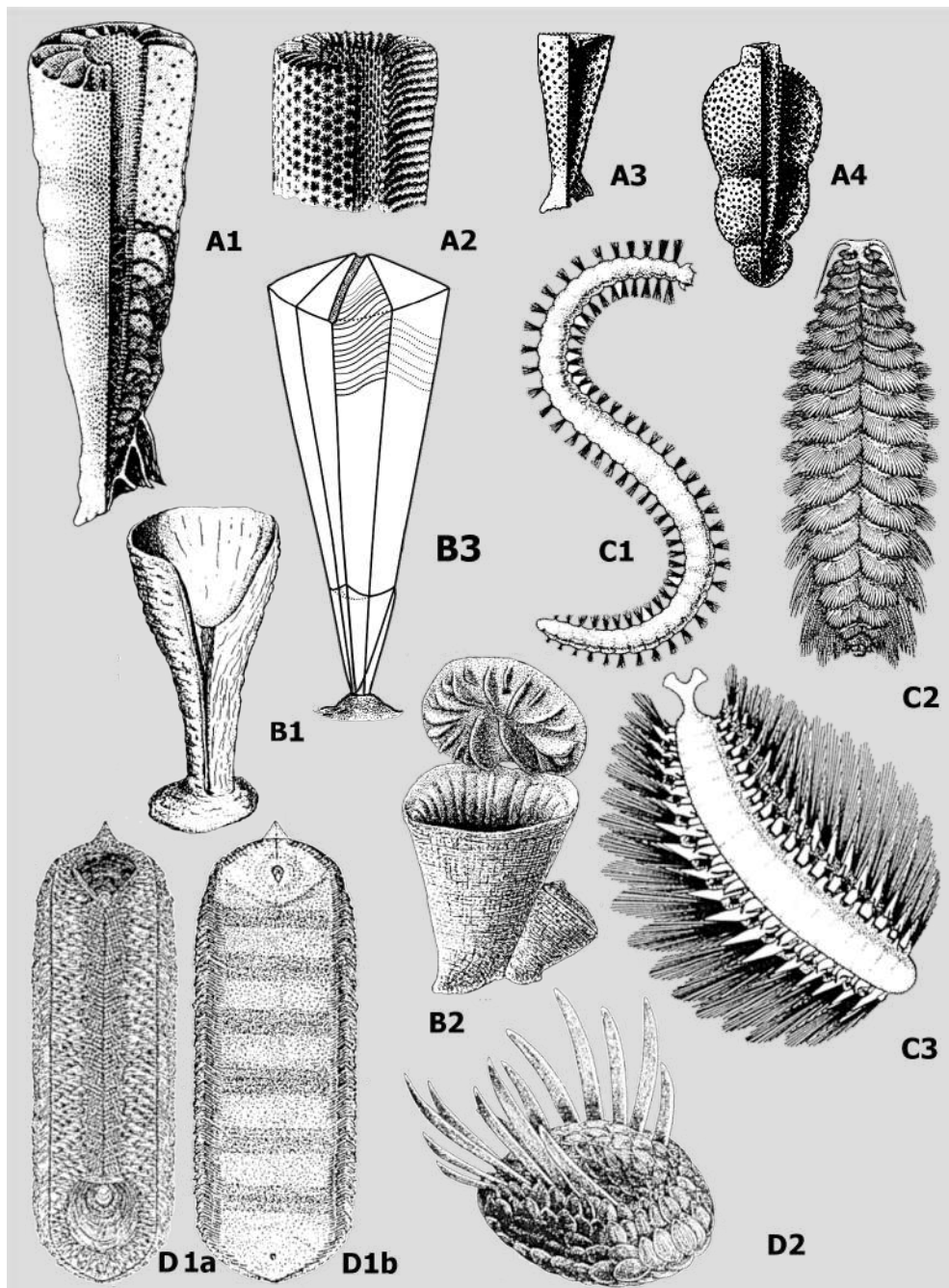


Figura 3.2 – A) Archeociatidi: A1) *Anthomorpha*, A2) *Syringocnema*, A3) *Archaeolytus*, A4) *Capsulocyathus*. – B) Celenterati: B1) *Cothonion sympomatum*, B2) *Hydroconus mirabilis*, B3) schema di un Conularide. – C) Anellidi Policheti: C1) *Stephanoscolex*, C2) *Candia spinosa*, C3) *Insolicoryphax*. – D) Celoscleritofori: *Halkieria evangelista* (D1a) vista dorsale, (D1b) vista ventrale, D2) *Wiwaxia*.

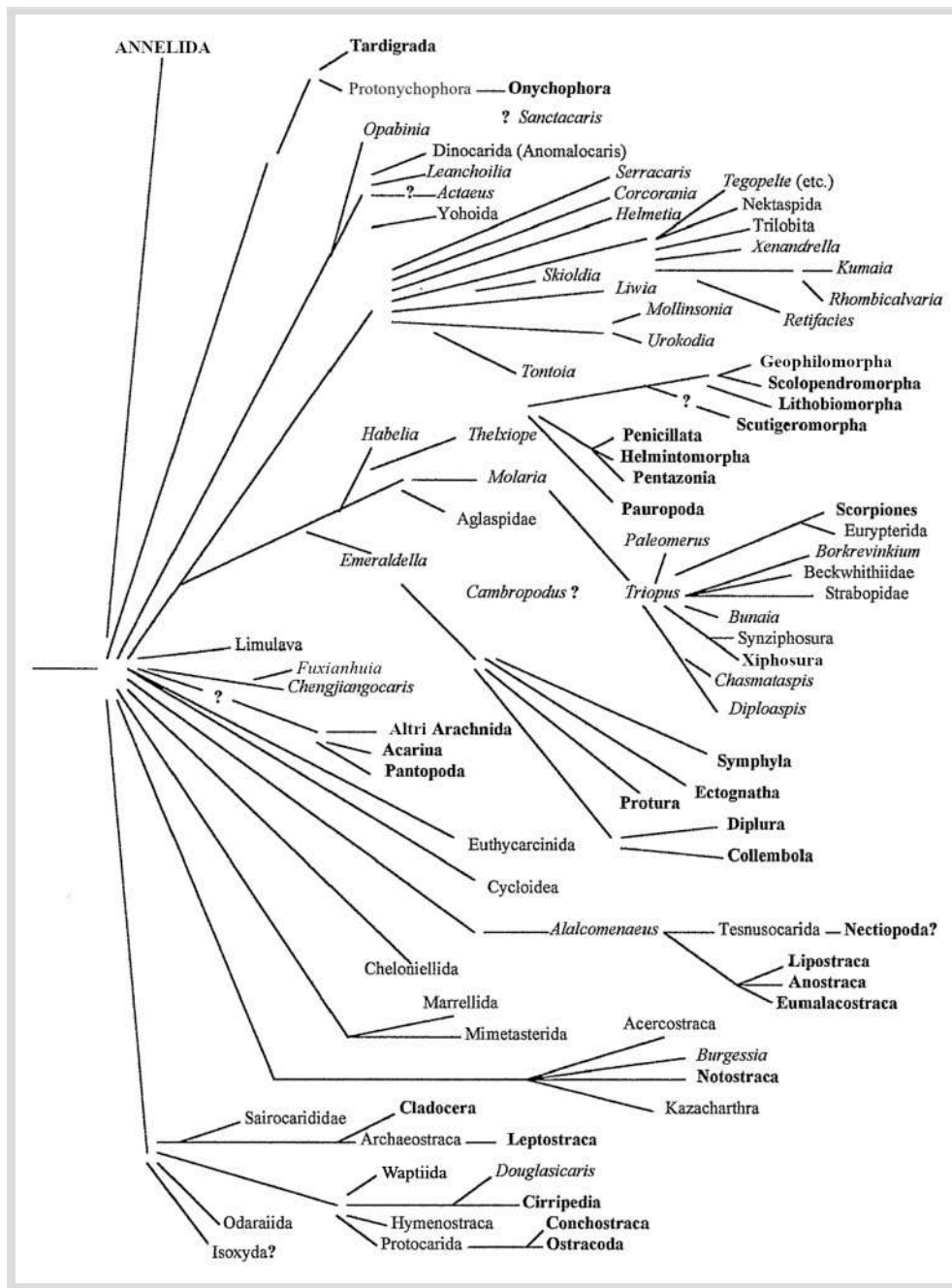


Figura 3.3 – Schema delle probabili relazioni tra gruppi di Artropodi.

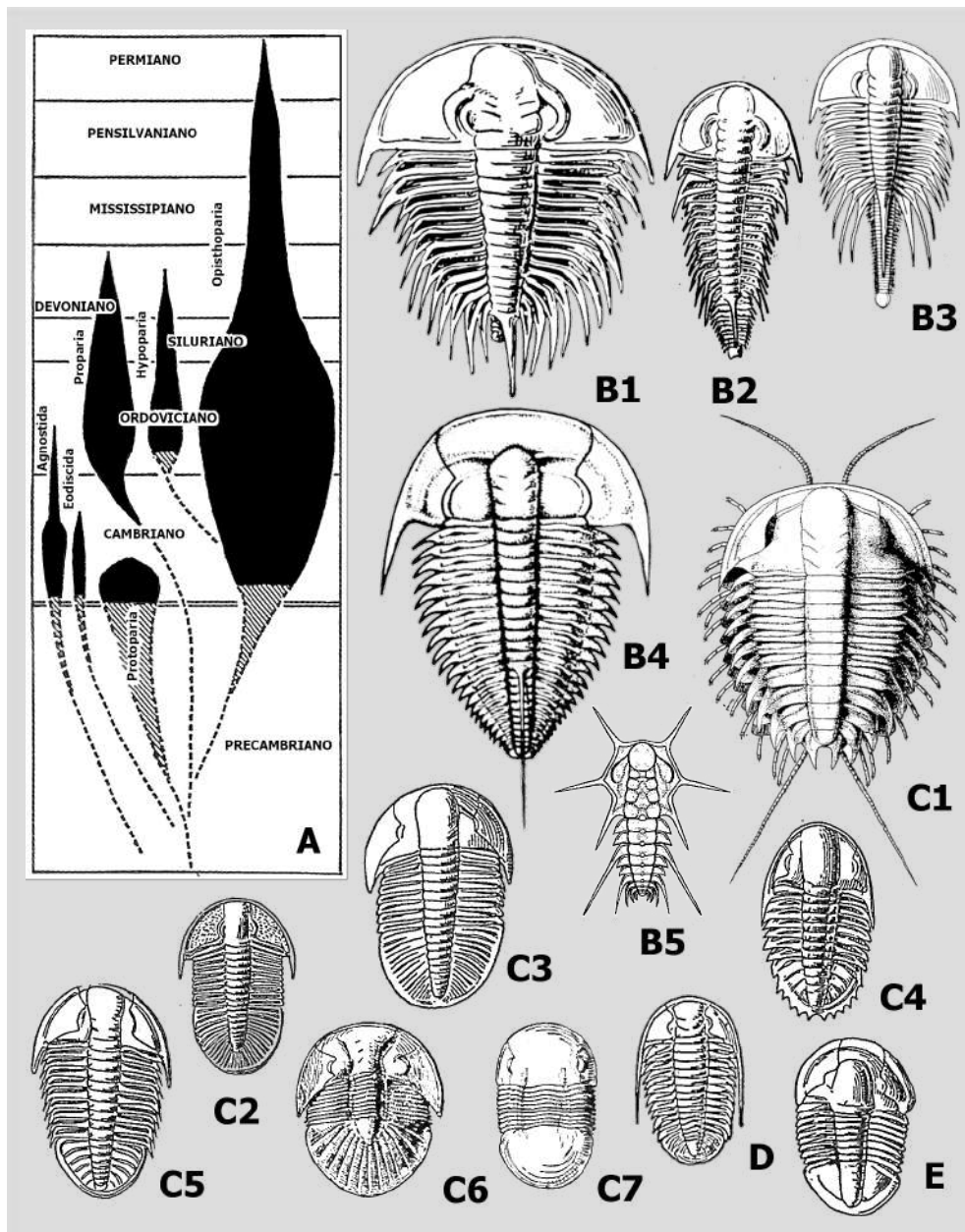


Figura 3.4 – Trilobiti: **A**) Distribuzione cronologica delle Trilobiti nel Paleozoico. **B**) Redlichiida, Olenellidae: **B1**) *Olenellus thompsoni*, **B2**) *O. vermontanus*, **B3**) *Paedeumias*, **B4**) *Lermontovia grandis*, **B5**) *Olenelloides armatus*. **C**) Corynexochida: **C1**) *Olenoides serratus*, **C2**) *Orria* (Dolichometopidae), **C3**) *Ogygopsis* (Ogygopsidae), **C4**) *Kootenia* (Dinesidae), **C5**) *Bathyriscus* (Dorypygidae), **C6**) *Eobronteus* (Styginiidae), **C7**) *Illaeus* (Illaenidae). **D**) Asaphida: *Saukia* (Saukiidae). **E**) Ptychopariida: *Asaphiscus* (Asaphiscidae). [B1-B5, C1-C5, E: Cambriano; C6-C7: Ordoviciano; D: Cambriano-Ordoviciano].

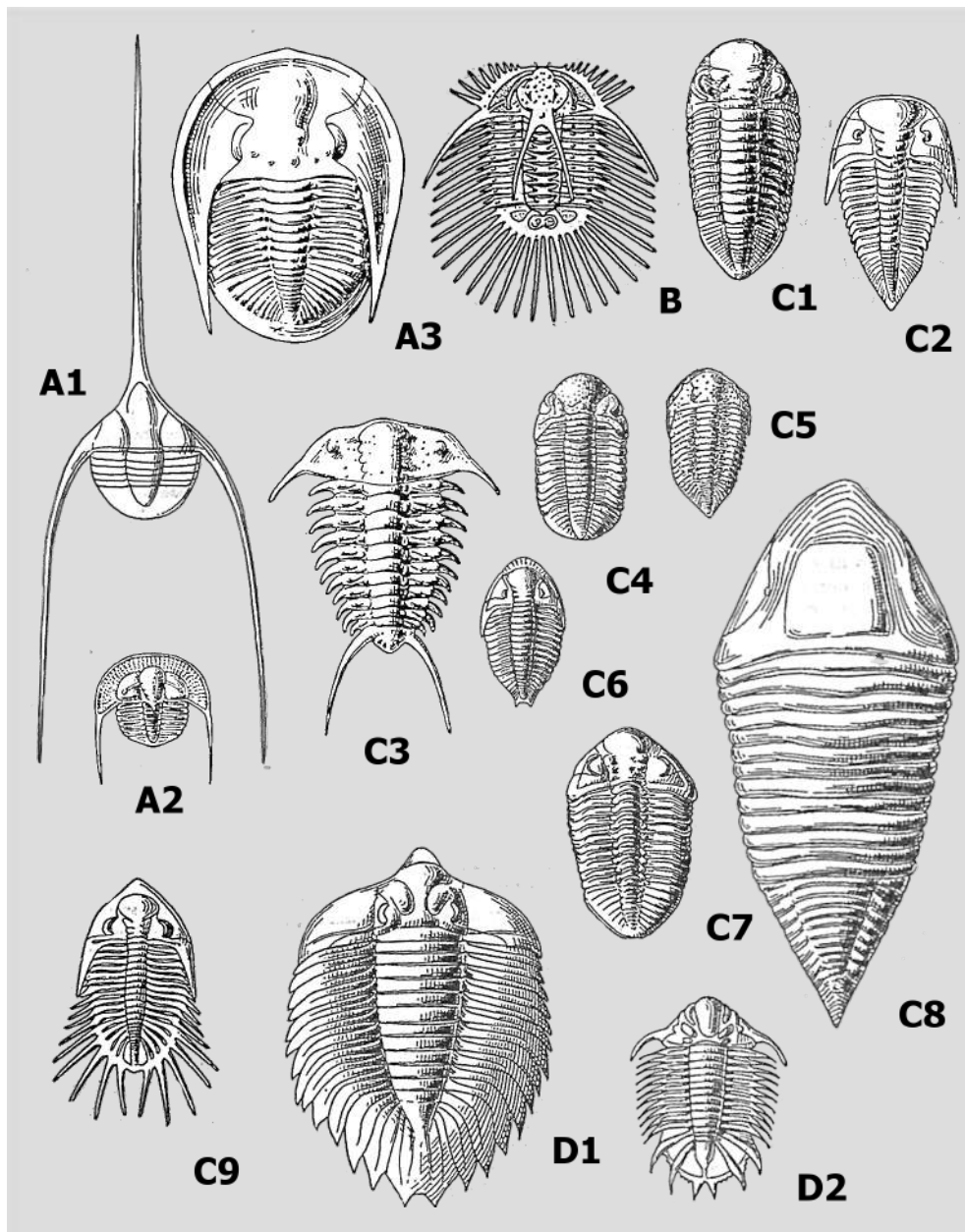


Figura 3.5 – Trilobiti: Asaphida: **A1** *Ampix* (Raphidiophoridae), **A2** *Reedolithus* (Trinucleidae), **A3** *Basilietta* (Asaphidae). **B** Odontopleurida: *Radiaspis* (Odontopleuridae). **C** Phacopida: **C1** *Calliops* (Pterygomtopidae), **C2** *Achatella* (Pterygomtopidae), **C3** *Ceraurus* (Cheiruridae), **C4** *Phacops* (Phacopidae), **C5** *Euclinurus* (Euclinuridae), **C6** *Odontocephalus* (Dalmanitidae), **C7** *Anchiopsis* (Dalmanitidae), **C8** *Trimerus* (Homalonotidae), **C9** *Asteropyge* (Acastidae). **D** Lichida: **D1** *Arctinurus* (Lichidae), **D2** *Lichas* (Lichidae). [A1-A3; C1-C3: Ordoviciano; B, C4-C5; D1-D2: Ordoviciano-Devoniano; C6: Cambriano-Devoniano; C7, C9: Devoniano; C8: Siluriano-Devoniano].

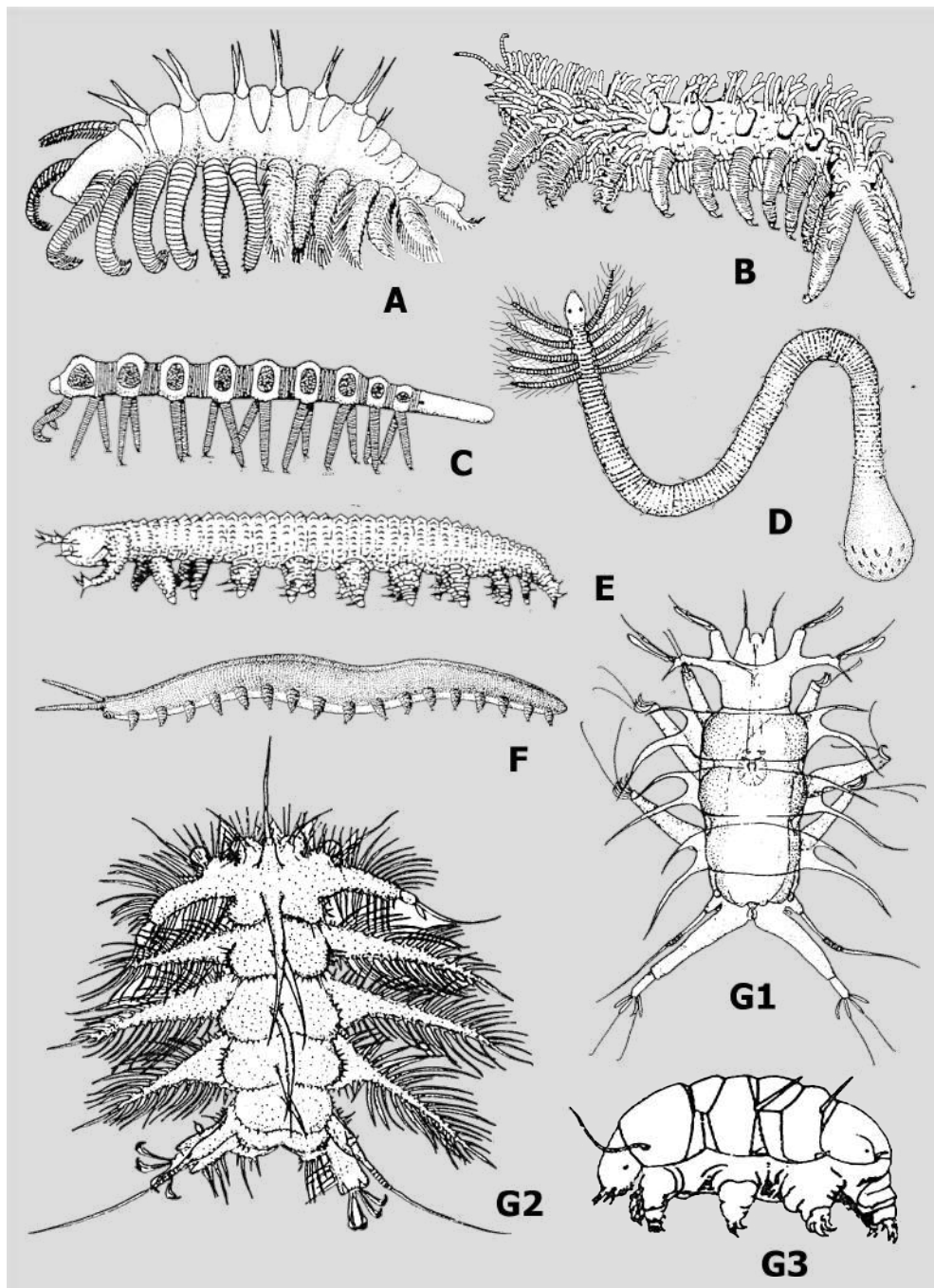


Figura 3.6 – Alcuni lobopodi fossili: A) animale della Burgess Shale raffigurato da Collins; B) *Onychodictyon*; C) *Microdictyon*; D) *Facivermis*; E) *Aysheaia*, confrontati con alcuni lobopodi odierni: F) *Peripatus* (Onychophora) e G) Tardigradi: G1) *Parastygarctus*, G2) *Neostygarctus*, G3) *Echiniscus*.

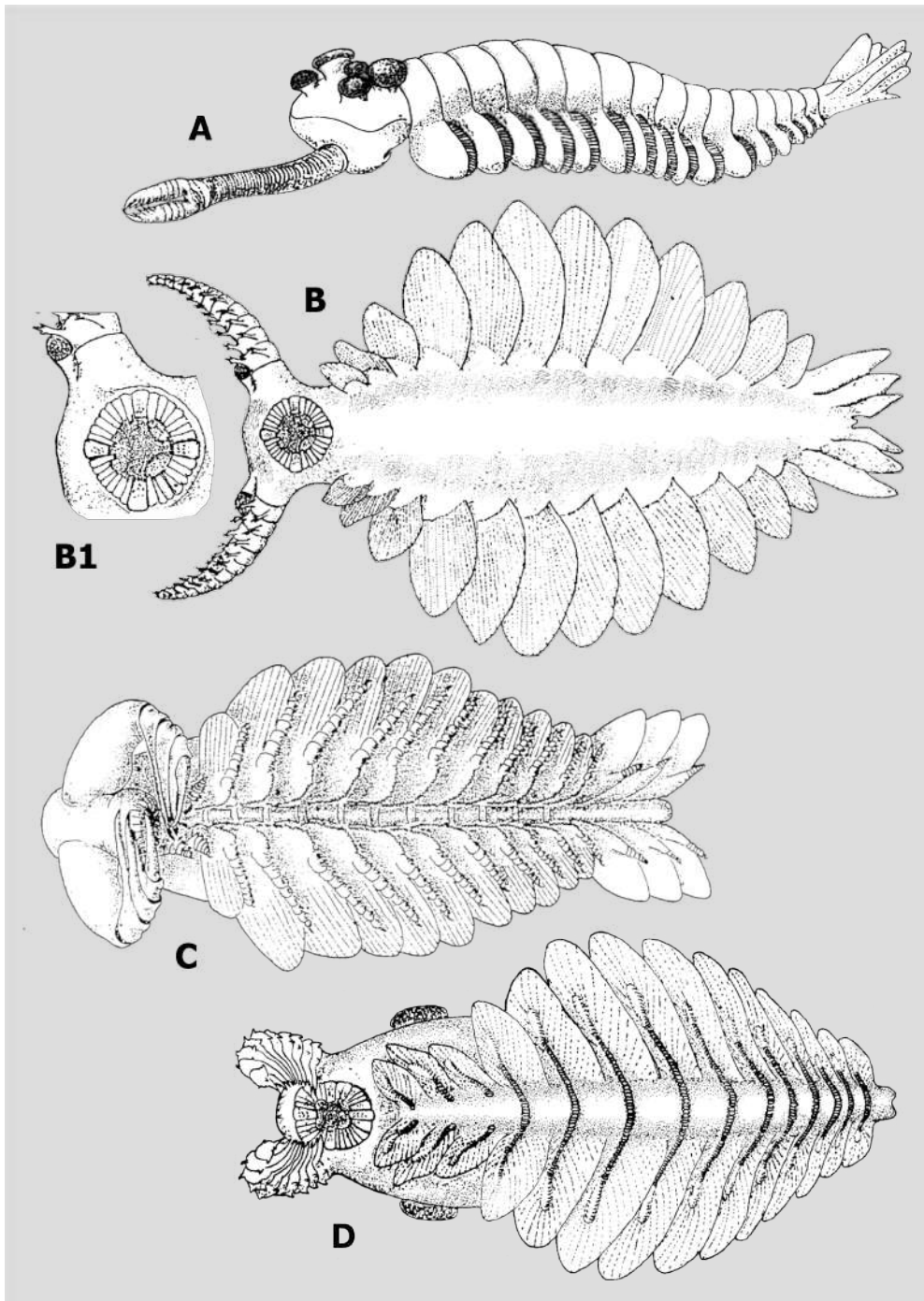


Figura 3.7 – Lobopodia fossili: **A)** *Opabinia* (Opabiniidae), **B)** *Anomalocaris* e **B1)** particolare della bocca, **C)** *Parapeytoia*, **D)** *Peytoia*. [B, C, D Radiodonta: Anomalocarididae].

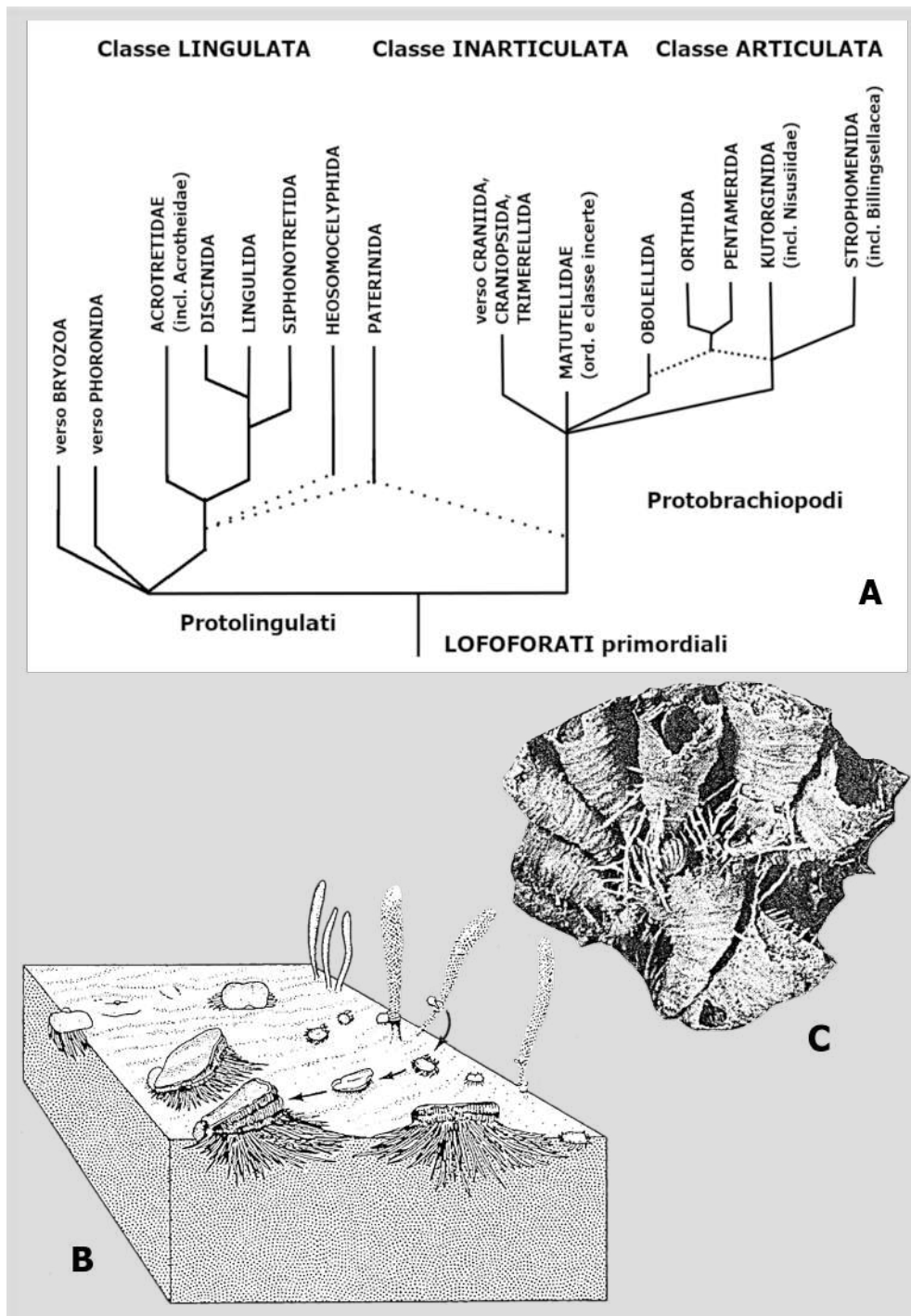


Figura 3.8 – Brachiopodi: **A)** Filogenesi Brachiopodi. **B)** Habitat a brachiopodi Productidi del Carbonifero. **C)** Productidi: *Cyclacantharia*.

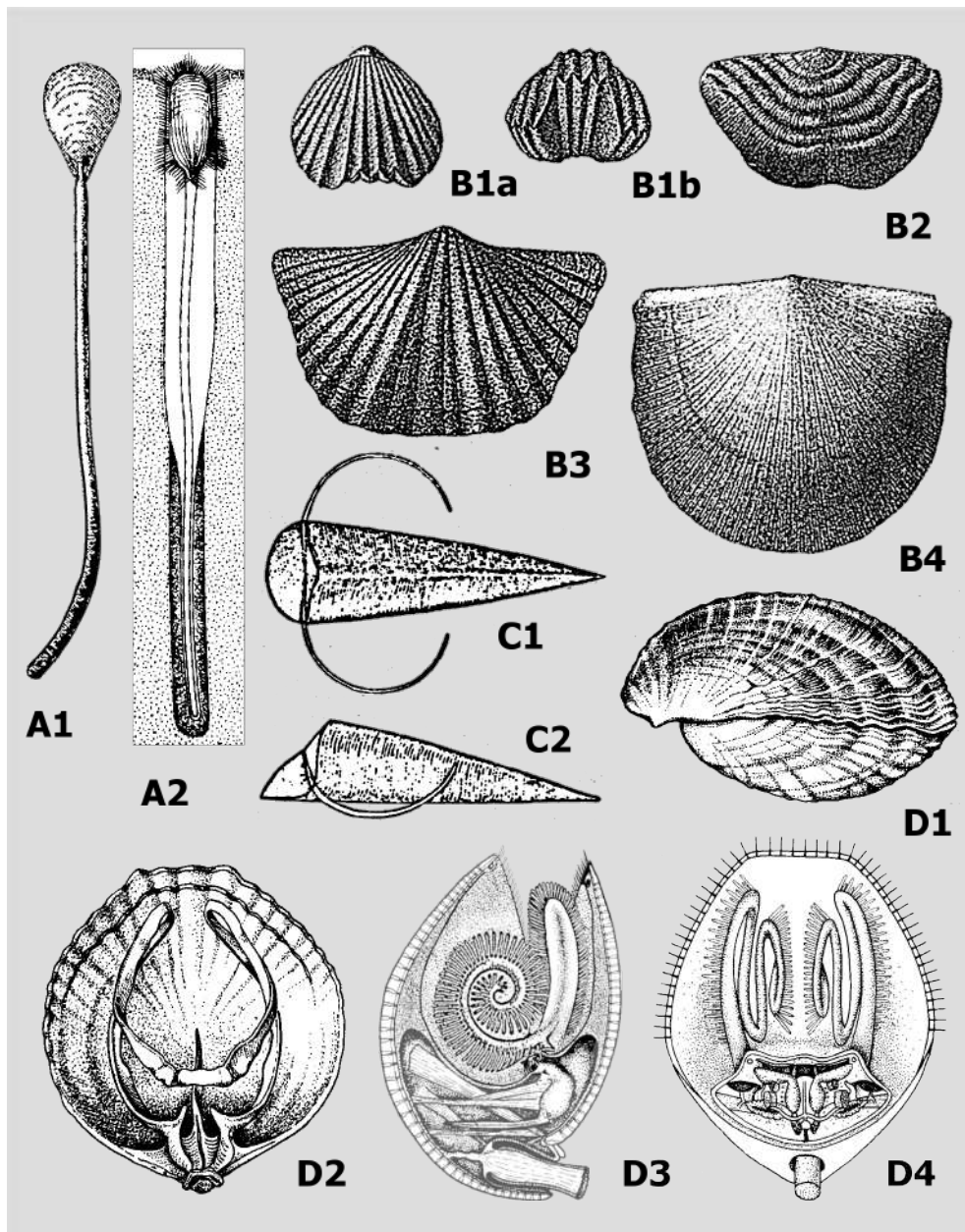


Figura 3.9 – Brachiopodi inarticolati: **A**) Lingulata: (**A1**) *Lingulepis* [Cambriano] confrontato con l'odierno (**A2**) *Lingula anatifera*. **B1-B4**) Alcuni brachiopodi dell'Ordoviciano (periodo più ricco di brachiopodi rispetto al Cambriano); **B1a-B1b**) valva ventrale e dorsale di *Rhynchonella* (Rhynchonellidae). **C**) *Hyolitha*: viste dorsale (**C1**) e laterale (**C2**) con i due caratteristici processi arcuati detti eleni (*helens*). **D**) Esempio di brachiopode articolato vivente *Magellaria*; (**D1**) vista laterale; (**D2**) vista interna della valva dorsale con il brachidio che sostiene il lofoforo; (**D3**) anatomia interna in vista laterale e (**D4**) in vista dorsale dopo la rimozione della valva dorsale.

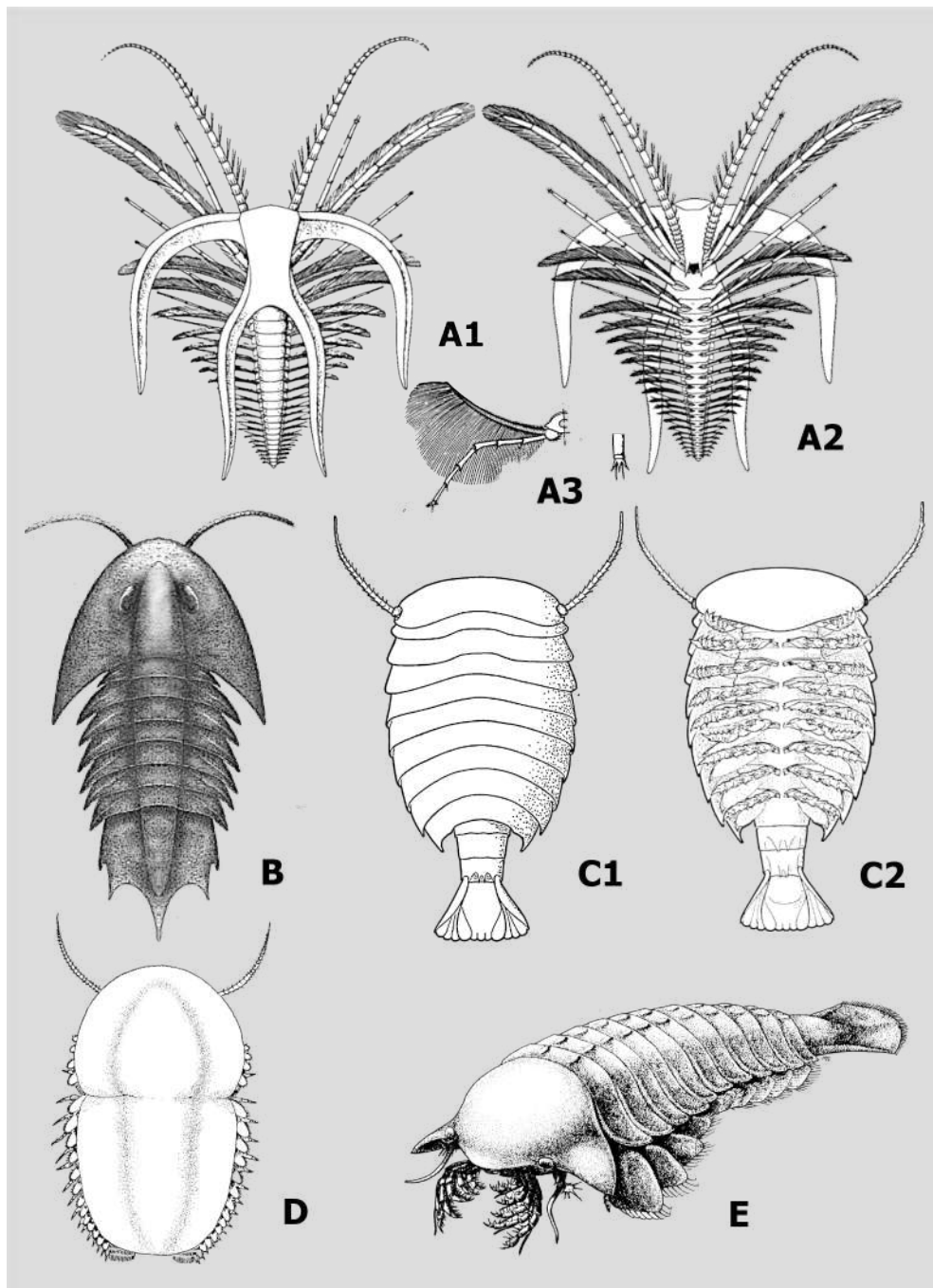


Figura 3.10 – Artropodi del Cambriano medio: **A)** *Marrella spendens* (Marrellomorpha): vista dorsale (**A1**), ventrale (**A2**) e particolare zampa (**A3**); **B)** *Sinoburius lunaris* (Xanderellida). **C)** *Sidneyia inexpectans* (Sidneyidae): vista dorsale (**C1**) e ventrale (**C2**). **D)** *Naraoia compacta* (Nektaspida). **E)** *Sanctacaris uncata* (Chelicerata).

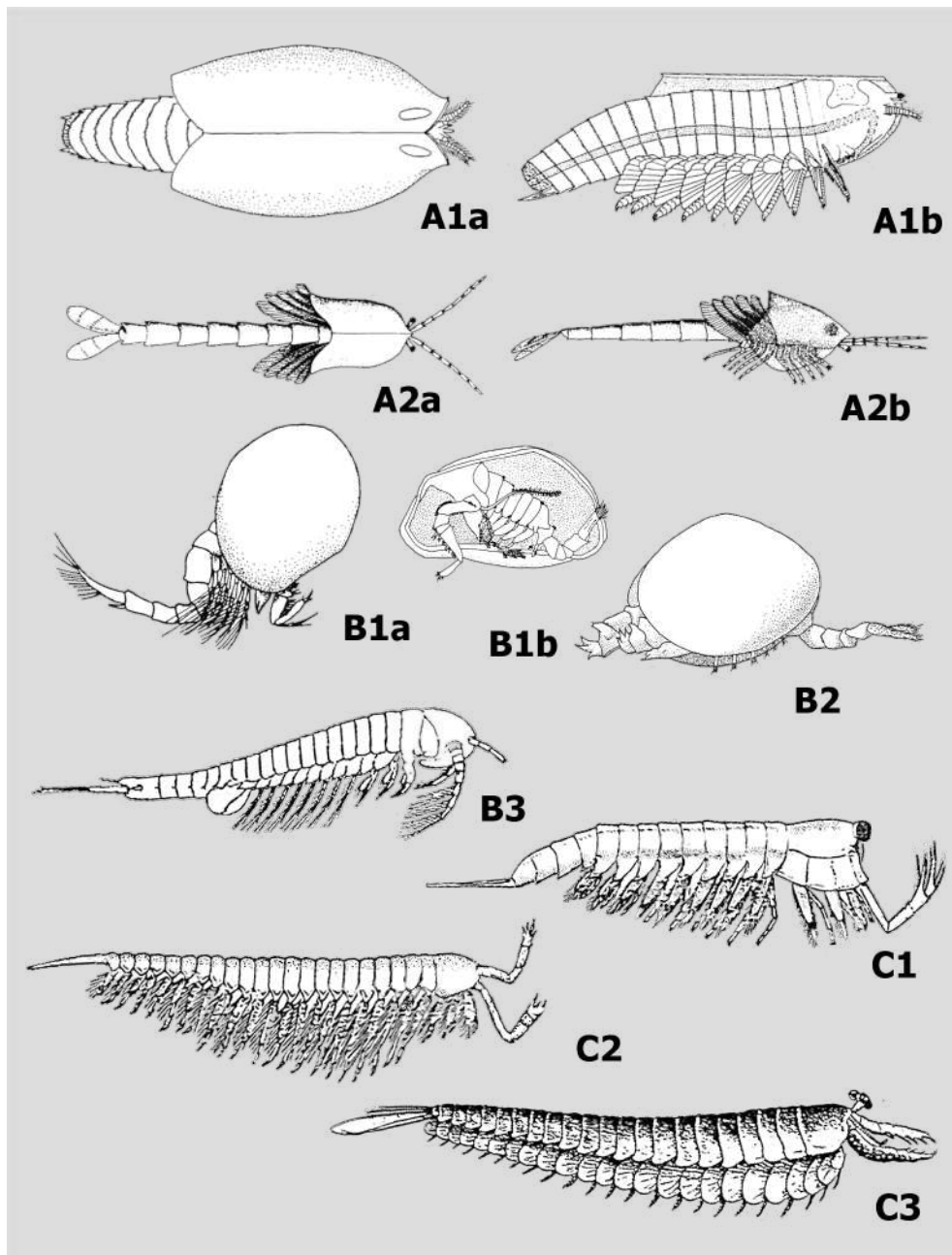


Figura 3.11 - A) Crustacea: **A1)** *Canadaspis perfecta* (Canadaspidida); **A2)** *Waptia* (Waptiida); **B1-B2)** Maxillopoda viventi: **B1a-B1b)** *Synagoga*; **B2)** *Ascothorax*. **B3)** *Lepidocaris rhyniensis* (Branchiopoda). **C)** Megacheira: **C1)** *Yohoia tenuis* (Yohoida); **C2)** *Jainfengia multisegmentalis*; **C3)** *Fortiforceps foliosa* (Fortiforcipida). [A1-A2: Cambriano; B3, C: Devoniano].

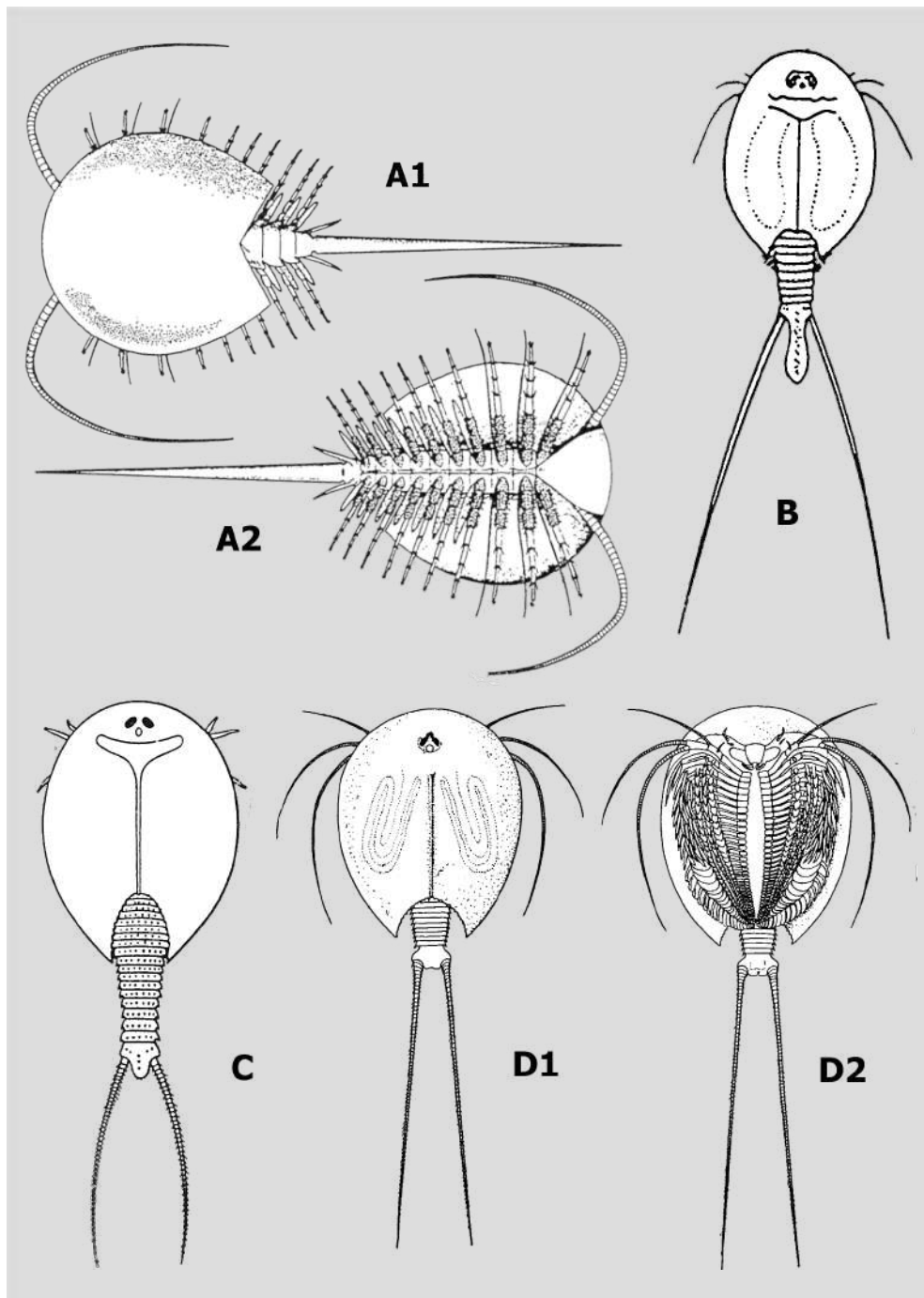


Figura 3.12 - A) *Burgessia bella*: vista dorsale (A1) e ventrale (A2) [Cambriano] un non crostaceo anche se ricorda gli attuali Notostraci (Crustacea); B) *Lepidurus apus*; C) *Lepidurus* sp.; D) *Triops cancriformis*: vista dorsale (D1) e ventrale (D2).

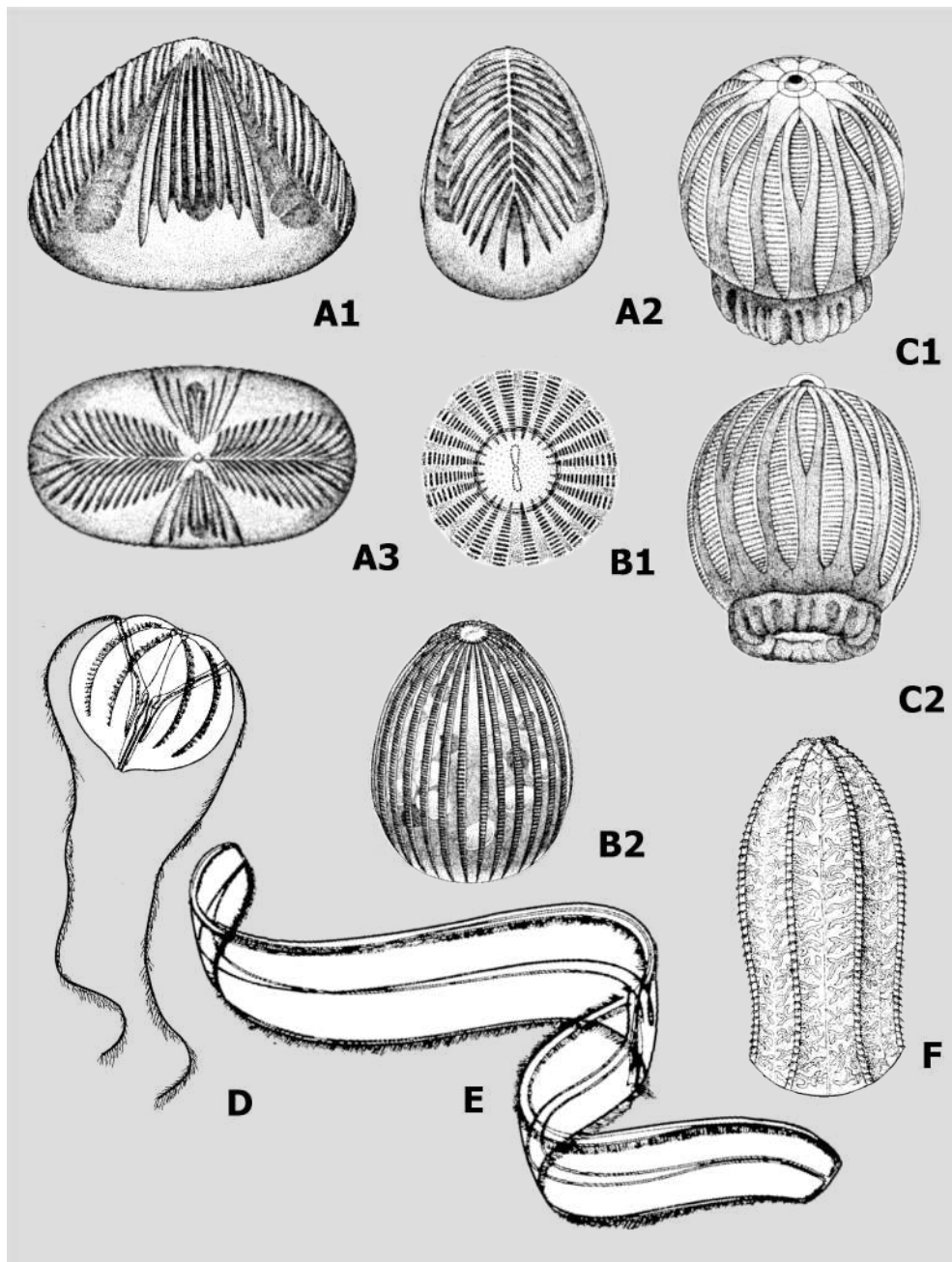


Figura 3.13 – Ctenofori del Cambriano: **A)** *Fasciculus vesanus* (Fasciculidae), (**A1-A2**) viste laterali e (**A3**) aborale; **B)** *Xanioascus canadensis* (Xanioascidae): vista aborale (**B1**) e laterale (**B2**); **C)** *Ctenorhabdotus capulus* (Ctenorhabdotidae): vista latero-aborale (**C1**), latero-orale (**C2**) [A-C da Conwey Morris & Collins]. Ctenofori viventi: **D)** *Pleurobrachia* (Pleurobrachiidae) [da Heyman], **E)** *Cestum veneris* (Cestidae) [da Krempt], **F)** *Beroe ovata* (Beroidae) [da Colosi].

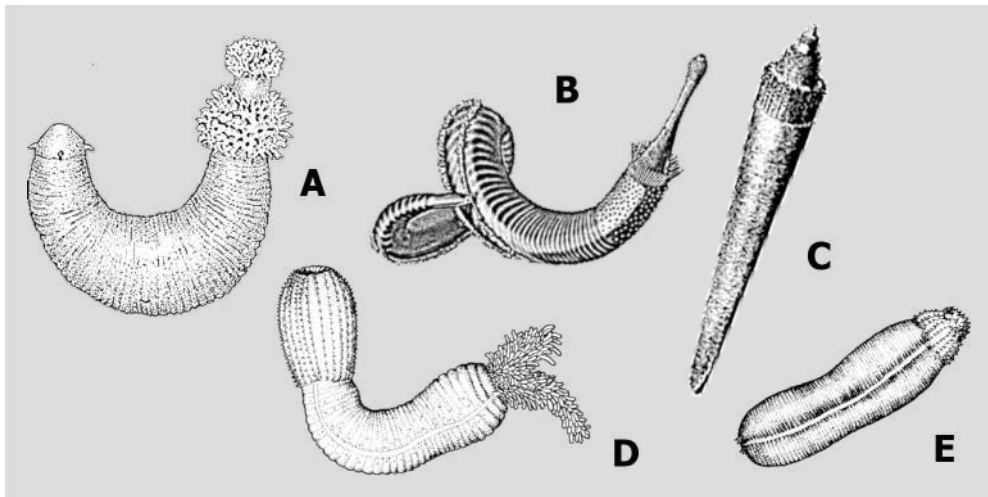


Figura 3.14 – Priapulidi del Cambriano: **A)** *Ottoia prolifica*; **B)** *Louisella pedunculata*; **C)** *Selkirkia willoughbyi*. Confrontati con alcuni Priapulidi viventi: **D)** *Priapuloides bicaudatus*; **E)** *Halicryptus spinulosus*.

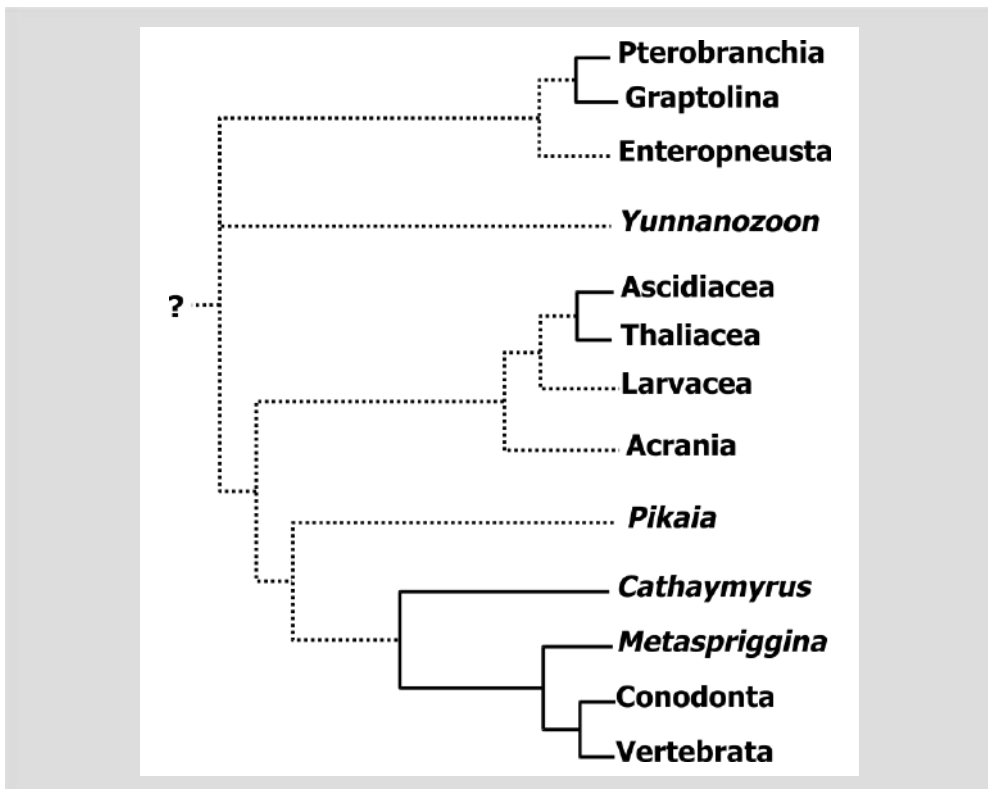


Figura 3.15 – Schema delle possibili relazioni filetiche tra Protochordata e Chordata. [Comunque, è

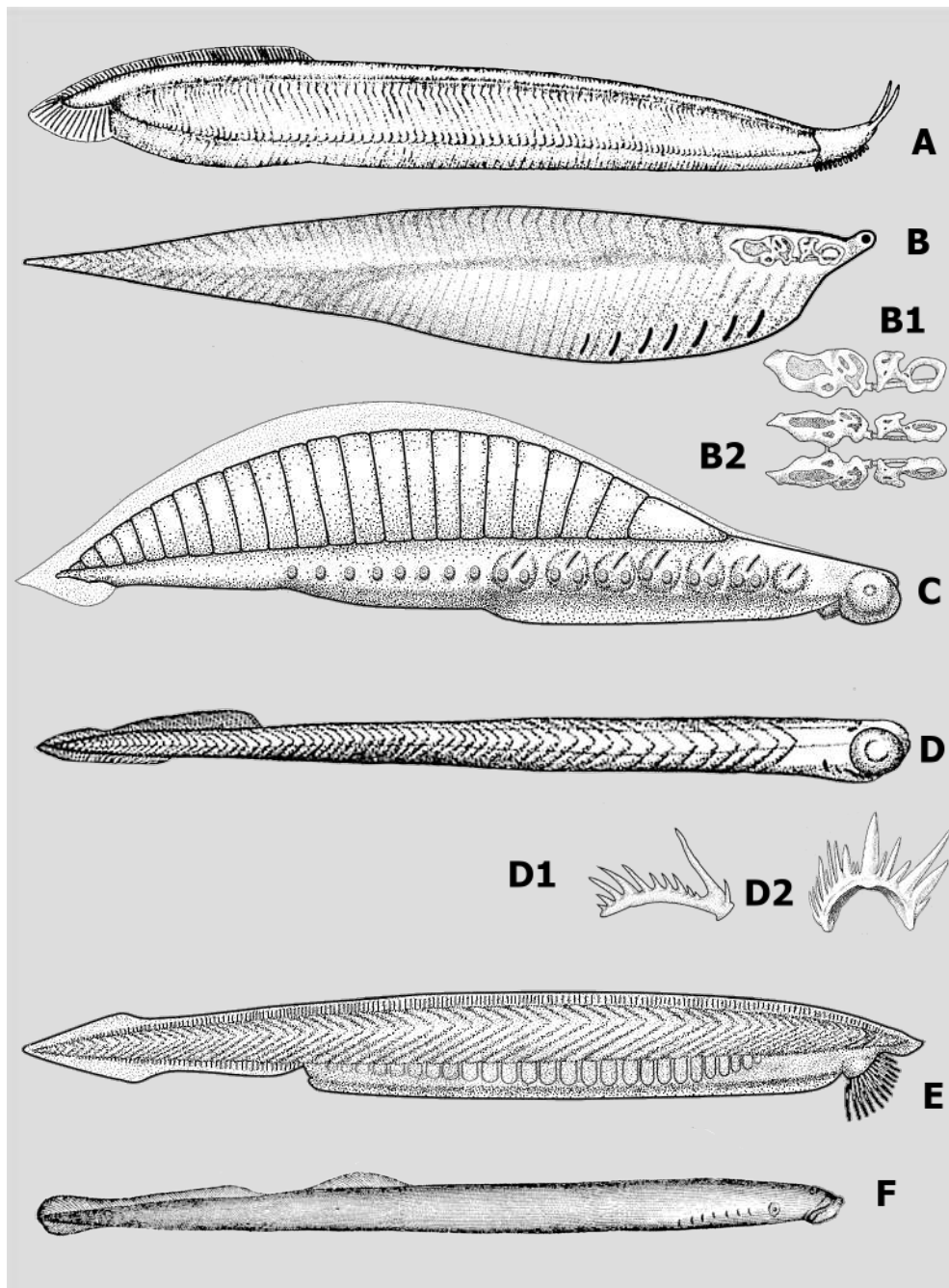
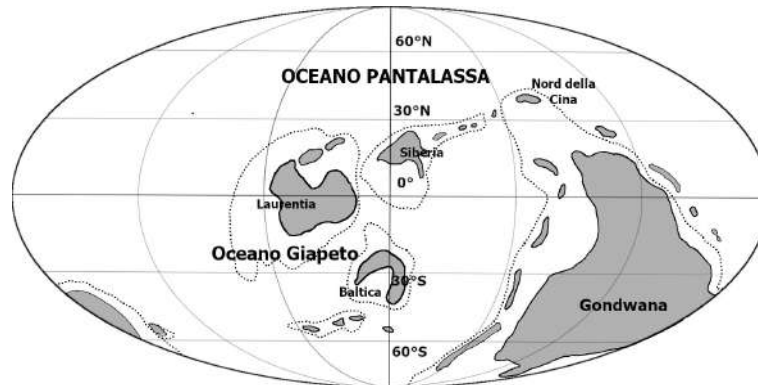


Figura 3.16 – Chordata fossili: **A)** *Pikaia gracilens*; **B)** *Metaspriggina walcotti*: cranio in vista laterale (**B1**) e in vista dorsale (**B2**). **C)** *Yunnanozoon lividum*. **D)** Conodonta; denti (**D1-D2**). – Chordata viventi: **E)** *Branchiostoma lanceolatum* (Amphioxiphormes). **F)** *Lampetra fluviatilis* (Cephalaspidomorphi). [A-C: Cambriano; D: Ordoviciano -Triassico].

IV – Ordoviciano, Siluriano, Devoniano

L'Ordoviciano (505-438 Ma)



Posizione delle terre emerse durante l'Ordoviciano e zone del Gondwana da cui si origineranno:
1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4 India, 5. Antartide, 6. Australia.

Nel considerare le condizioni ambientali generali alla transizione fra Cambriano e Ordoviciano si deve ricordare che le rocce superficiali, prima di cedere all'erosione, vengono generalmente alterate e che questa è spesso una carbonatazione, così che in estese aree desertiche potrebbe avvenire una notevole fissazione di CO₂, determinando un "effetto serra" alla rovescia che avrebbe, se non determinato, comunque aggravato la glaciazione che segnò la fine dell'Ordoviciano.

Nell'Ordoviciano si ebbe inizialmente una rapida ripresa delle faune, ma non solo si affermarono specie, generi e famiglie diverse dalle precedenti, ma anche quello che potremmo chiamare il "profilo della fauna" mutò profondamente.

Tipicamente Ordoviciani sono i Turrilepadidi (*Machaeridia*) (Fig. 4.1A-C), animali enigmatici, lunghi, stretti e coperti da scleriti in file longitudinali embricate. Avevano un piede "tipo mollusco" e alcuni erano molto piatti, mentre altri erano quasi interamente chiusi pressoché a tubo e apparentemente con piede sul tipo di quello dei Solenogastri.

Gli Artropodi non trilobiti sono poco conosciuti e non possiamo, quindi, darne un giudizio; mentre i Trilobiti ebbero una netta ripresa limitata ai soli Olenidi, gli

altri ordini sopravvissuti alle estinzioni cambriane proseguirono nella loro decadenza. Comunque i Trilobiti nel loro complesso non raggiunsero più l'abbondanza e varietà del Cambriano, decadenza che si concluse con la loro estinzione alla fine del Permiano. Da notare che, a differenza dei Trilobiti cambriani, quasi tutti quelli ordoviciani e successivi (Figg. 3.4C6, C7, D; 3.5A1-A3, C1-C3) erano capaci di arrotolarsi, proteggendo così le appendici e le superfici ventrali non calcificate.

I Brachiopodi (Figg. 3.8; 3.9) invece, specialmente gli Articolati, ebbero una grossa fioritura tanto da essere i fossili più abbondanti di questo periodo.

I Briozoi compaiono nell'Ordoviciano inferiore e hanno una radiazione esplosiva; nel complesso gli ordini sono così ripartiti: classe Stenolemati divisa in 5 ordini, tutti estinti tra Permiano superiore e Trias tranne uno tuttora vivente; i Gimnolemati sono pure presenti con almeno un ordine che si continua fino a oggi dall'Ordoviciano superiore, mentre il secondo ordine vivente è noto solo a partire dal Giurassico superiore; infine i Filactolemati, molto probabilmente per la mancanza di un rivestimento calcificato e il loro habitat nelle acque dolci, non hanno lasciato fossili. I Briozoi si affermarono nell'Ordoviciano come i principali elementi costruttori, specialmente nelle prime fasi del loro sviluppo, di quelle che sarebbero l'equivalente delle attuali barriere coralline. In tale funzione essi sono associati alle spugne, specialmente a quelle note come Stromatoporidi, che oggi sappiamo essere strette parenti di alcune forme relitte come i rari Faretronidi (che non rientrano nelle classiche suddivisioni scolastiche dei Poriferi).

Altri importanti elementi delle “scogliere organogene” ordoviciane sono i Tabulati come *Favosites* (Fig. 4.1D), che comparvero e raggiunsero un grande sviluppo nel Siluriano, fino a tutto il Paleozoico, un gruppo estinto di celenterati che avevano una somiglianza superficiale con gli attuali coralli a canne d'organo. Pure Celenterati tipici di questo periodo sono i Rugosi (Fig. 4.1F, G), coloniali come *Cyathophyllum hexagonum* o solitari come *Cyathoxonia cornucopiae* e *Calceola sandalina*. Questi Celenterati differiscono dagli Antozoi attuali per la loro simmetria di ordine quattro (anziché sei, come nelle forme post-paleozoiche) e pertanto vengono raggruppati come Tetracoralli. Si deve comunque sottolineare che quelle che abbiamo indicato come “scogliere organogene” (*reef*), generalmente di origine biotica, sono in realtà delle formazioni a cuscino dell'estensione di pochi metri e più o meno diffusamente sparse sul fondo marino.

Gli Echinodermi, che già nel Cambriano si erano differenziati in vari ordini (Figg. 4.2; 4.3), ebbero nell'Ordoviciano una spettacolare radiazione, suddividendosi in numerose classi (la loro sistematica è tuttora oggetto di controversie) delle quali alcune sono strettamente limitate all'Ordoviciano, altre sopravvissero nei successivi Siluriano e Devoniano, ma fra le forme fisse solo i Crinoidei e i Blastoidei continuarono a espandersi. I Blastoidei, come vedremo, finirono per estinguersi

con la grande crisi finale del Permiano, mentre i Crinoidei sopravvissero e sono ancora rappresentati da circa 700 specie. Gli echinodermi mobili: Asteroidei, Ofiurioidei ed Echinoidei fanno anch'essi la loro comparsa nell'Ordoviciano, ma si diffondono e si differenziano molto lentamente.

Fra i Molluschi (Figg. 4.4; 4.7), mentre Monoplacofori, Bellerofontidi e Gasteropodi, sebbene presenti, non sono generalmente abbondanti, fanno la loro comparsa anche i Placofori, che tuttavia restano un gruppo raro per tutta la loro storia (in tutto le specie fossili descritte sono un centinaio) e ciò è verosimilmente dovuto al fatto che essi devono essere rimasti sempre strettamente legati all'ambiente intertidale di scogliera dei mari temperato-caldi, in cui, alla morte dell'animale, le loro piastre si disperdevano e venivano distrutte con grande facilità. Una notevole radiazione presentano i molluschi bivalvi, che comprendono anche diverse fra le non molte forme di animali ordoviciani adattate a vivere sepolte o quasi nei sedimenti (Fig. 4.4A-B).

Come si è già detto, merita ricordare la comparsa, nell'Ordoviciano, dei Vertebrati (o, per essere precisi, dei loro resti ossei), poiché, viste le strutture presenti nei Cordati cambriani, non si può certo escludere che, a parte per la mineralizzazione dello scheletro, l'organizzazione tipica dei vertebrati fosse stata già raggiunta in precedenza. Ben inteso, abbiamo una conoscenza molto incompleta di questi animali, presenti nell'Ordoviciano inferiore e medio, e curiosamente mai ritrovati finora nell'Ordoviciano superiore, mentre ricompaiono abbondanti nel Siluriano. Come diremo fra poco, è possibile che ciò sia dovuto a fattori climatici: le estinzioni dell'Ordoviciano terminale sono verosimilmente dovute ai fenomeni di glaciazione ed è possibile che questi abbiano colpito anche gli Ostracodermi, che avrebbero trovato rifugio in ambienti tropicali relitti, finora non identificati. Tra poco, esaminando l'evoluzione delle faune siluriane e devoniane, vedremo quali potrebbero essere state le ragioni dell'acquisizione del loro pesante scheletro dermico.

Per quanto riguarda il necton e il plancton, formati prevalentemente da organismi difficilmente fossilizzabili, le nostre conoscenze sono scarse.

Sono abbondanti e raggiungono la massima varietà i Graptoliti, organismi coloniali, che formavano generalmente colonie galleggianti (Fig. 4.8E-I) o sessili (Fig. 4.8A-D, J-L), i cui zooidi erano alloggiati in teche di natura organica. Per i Graptoliti vi furono lunghe discussioni circa le loro affinità, dato che ci rimangono solamente le impalcature delle loro teche. A lungo è stato sospettato che essi potessero essere affini agli attuali Pterobranchi, sospetto definitivamente confermato dalla scoperta di una specie bentonica vivente, scoperta che, sfortunatamente, resta tuttora limitata a un unico campione, e che presenta caratteri intermedi fra quelli degli pterobranchi e dei graptoliti tipici (*Cephalodiscus graptolitoides*). Anche per i

Graptoliti l'apogeo della diffusione e diversità corrisponde all'Ordoviciano e al Siluriano.

Ugualmente diffusi e svariati furono nell'Ordoviciano i Conodonti; peraltro, come si è detto, salvo rarissimi casi, i fossili sono limitati a dentelli isolati o, nei casi più fortunati, agli insiemi più o meno completi delle loro armature faringee.

La crisi finale dell'Ordoviciano decimò tanto i Graptoliti che i Conodonti e il plancton vegetale che doveva essere stato assai abbondante, come è documentato dall'abbondanza e varietà degli Acritarchi, ebbe anch'esso a soffrire. Inoltre, ci fu l'improvvisa estinzione di moltissimi taxa: scomparvero circa un terzo delle famiglie dei Brachiopodi, che abbiamo detto essere stati gli animali più abbondanti durante questo periodo; scomparvero anche molti Conodonti, Trilobiti e Briozoi, nonché la maggior parte degli altri organismi costruttori di scogliere di origine organogena.

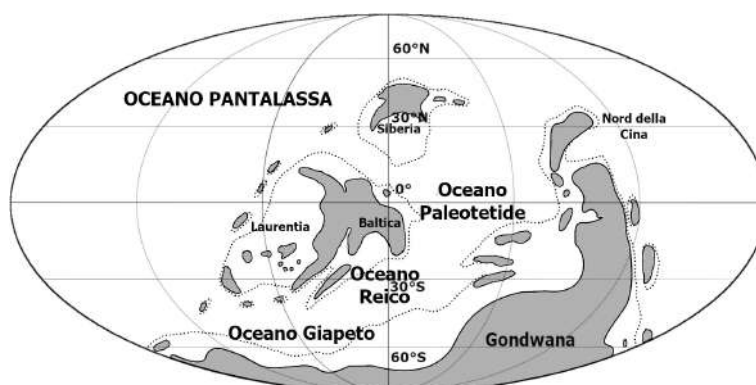
In sintesi, dunque, conosciamo biocenosi bentoniche ricche e variate, anzi, se vogliamo considerare la loro composizione in termini di classi tassonomiche formali, anche più varie di quelle successive, che si può presumere che esistessero o fossero addirittura documentate per il precedente Cambriano. Finora si è detto sostanzialmente di quella che era la fauna bentonica, e ciò perché, mentre le Alghe *sensu lato* sono estremamente rare come fossili e, comunque, quasi mai consentono di precisarne la posizione sistematica, quelli che potremmo chiamare *necton* e *plancton* ci sono quasi sconosciuti. Complessivamente è stato stimato che la crisi finale dell'Ordoviciano sia stata tale da essere superata (per quanto riguarda la fauna marina) solamente dalla grande crisi che pose termine al Paleozoico.

Una spiegazione possibile della crisi che chiuse l'Ordoviciano sembra data dalla scoperta, fatta una quarantina di anni fa, di evidenti tracce di glaciazioni continentali nel Sahara, allora parte del supercontinente Gondwana e i dati paleomagnetici ci dicono che verso la fine dell'Ordoviciano la parte centrale del Gondwana si trovava in corrispondenza del Polo Sud. Considerando quindi che questa enorme massa continentale era totalmente priva di vegetazione²⁹, vi erano le condizioni migliori per una grandiosa glaciazione che non può non essersi ripercossa sull'intero equilibrio termico delle acque e delle correnti marine e sul regime dei venti e delle precipitazioni. Poiché, d'altra parte, i più recenti modelli climatologici mostrano come, contrariamente a quanto si pensava ancora quando io ero studente, una volta innescatosi un processo di raffreddamento o di riscaldamento globale, questo può procedere con grande rapidità; è plausibile pensare che le estinzioni ordoviciane siano dovute al fatto che, per i molti organismi adatti a condizioni temperate o tropicali, semplicemente non ci sia stato il tempo di adattarsi. Se si considera, infatti, come

²⁹ In realtà vi sono alcuni elementi per supporre che vi fosse già un inizio di colonizzazione di ambienti terrestri o semiterrestri da parte di funghi e organismi fotosintetici, se ne parlerà più oltre.

molti dei gruppi bentonici colpiti fossero organismi che si nutrivano di microplankton e come questo, anche oggi, possa subire drastiche variazioni di produttività anche a fronte di variazioni di temperatura di pochi gradi, è probabile che si sia verificato uno sconvolgimento nelle catene alimentari. Pertanto hanno potuto sopravvivere solo gli organismi a) che erano già diffusi in zone di acque relativamente fredde, b) quelli che presentavano la massima efficienza per la cattura del microplankton e c) quelli che erano relativamente indipendenti, per le loro catene trofiche o per la riproduzione, dai gruppi che subivano le maggiori perdite. È anche verosimile che a una forte glaciazione continentale che bloccava immense quantità d'acqua sia corrisposto un abbassamento generalizzato dei mari epicontinentali, con conseguente riduzione e frammentazione dell'habitat di molte specie. Comunque, i calcari dell'Ordoviciano finale sono assai scarsi e sappiamo che la formazione di calcari è caratteristicamente legata a condizioni marine tropicali o subtropicali.

Il Siluriano (438-408 Ma)



Posizione delle terre emerse durante il Siluriano e zone del Gondwana da cui si origineranno: 1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4 India, 5. Antartide, 6. Australia.

Durante il Siluriano, naturalmente, si ebbe una ripresa della biodiversità. Sostanzialmente, le estinzioni della fine dell'Ordoviciano avevano riguardato livelli tassonomici quali famiglie, generi e, naturalmente, specie e solo in pochi casi interi ordini, la radiazione siluriana non introdusse novità importanti nel quadro della fauna in generale.

Mentre le glaciazioni Ordoviciane si erano accompagnate a diffuse regressioni marine, il miglioramento delle temperature durante il Siluriano, e ancor più nel Devoniano, si accompagnò a estese trasgressioni e, quindi, abbondano le biocenosi di mari poco profondi e molte terre emerse dovevano essere circondate, specialmente

nelle zone vicine agli sbocchi dei fiumi, da estese formazioni lagunari. Le escursioni di marea erano ancora nettamente maggiori rispetto alle attuali e vi dovevano essere frequenti situazioni nelle quali, accanto a estese zone palustri alimentate dalle piene stagionali dei fiumi e caratterizzate da acque dolci, si passava gradualmente alle lagune salmastre o addirittura ipersaline. Come diremo più oltre, è verosimile che questa situazione abbia giocato un ruolo importante nell'evoluzione di diversi gruppi di organismi.

Una caratteristica notevole diffusa nei mari siluriani è l'affermarsi di importanti scogliere che convenzionalmente diciamo coralline; queste, tuttavia, differiscono dalle scogliere ordoviciane per essere dominate dagli Stromatoporidi e dai Tabulati, mentre Briozoi e Rugosi vi hanno una parte modesta. È interessante il fatto, studiato peraltro solo in alcune formazioni, che lo sviluppo di tali "scogliere" è caratterizzato da una ben definita successione nelle biocenosi: inizialmente il fondale era colonizzato da echinodermi fissi (Crinoidi ecc.) (Fig. 4.2F), che iniziavano a stabilizzare il fondale stesso; successivamente iniziava una colonizzazione essenzialmente di Briozoi e Stromatoporidi; il terzo stadio vedeva la massima complessità della biocenosi, durante la quale avevano un ruolo rilevante anche i Tabulati e i Rugosi e si aggiungevano vari tipi di spugne, mentre perdevano importanza i Briozoi; seguiva, infine uno stadio terminale interamente dominato dagli Stromatoporidi. Queste scogliere di origine biotica sono assai più estese delle precedenti ordoviciane: esse possono raggiungere l'altezza di circa cinque metri ed estendersi, in qualche caso, per oltre tre chilometri. Le cavità e gli anfratti di queste scogliere ospitavano una notevole varietà di organismi: Brachiopodi, Molluschi bivalvi, Gasteropodi, Crinoidi, Briozoi ecc.

Nel Siluriano, accanto a una notevole varietà di Trilobiti troviamo che, se molti dei più comuni artropodi non trilobiti del Cambriano si sono apparentemente estinti senza lasciare discendenza, diversi si sono ulteriormente evoluti ed alcuni hanno raggiunto un grado di specializzazione che li ha fatti tradizionalmente includere fra i Crostacei e, anzi, alcune famiglie sono state addirittura considerate Malacostraci. Personalmente penso che, considerata la varietà degli Artropodi cambriani, le classi tradizionali successive, e in particolare i Crostacei, rappresentino un insieme polifiletico. D'altra parte fra Siluriano e Devoniano compaiono anche degli Artropodi (Fig. 4.9) che, in realtà, è molto difficile immaginare come possano derivare da uno dei generi cambriani conosciuti.

Sempre nel Siluriano abbiamo una notevole varietà di Euripteridi (come *Parastylurus ornatus*, *Mixopterus kiaeri*, Fig. 4.9D-E). Forse da qualche piccolo euripteride derivano, verso la fine del Siluriano, i primi scorpioni (Paleoscorpioni, ad es. *Palaeophonon nunciis*, Fig. 4.9J), scorpioni che rimasero strettamente acquatici (*Waeringoscorpio haefteri* del basso Devoniano, Fig. 4.9E) o al più capaci di vita

anfibia (*Parioscorpio venator*)³⁰. Fu solo, infatti, durante il Carbonifero che si affermarono gradualmente gli scorpioni terrestri, anche se qualche forma acquatica sopravvisse fino alla fine del Permiano.

Infine i mari Siluriani sono riccamente popolati di una notevole varietà di Agnati (Fig. 4.10). Si è detto come l'Ordoviciano ci abbia lasciato solo materiale molto frammentario di Vertebrati, il Siluriano, invece, è veramente l'epoca degli Agnati, suddivisi in vari ordini. Si tratta generalmente di “pesci” di dimensioni modeste, sui 10-20 centimetri, ma non mancano specie più grandi. Non è qui il caso di soffermarci in una discussione sulla morfologia dei vari ordini di Agnati siluriani, basterà ricordare come particolarmente importante la morfologia delle cavità nasali. Abbiamo, infatti, Agnati “monorini” con una sola apertura e cavità nasale impari e mediana, e “diplorini” con cavità nasali pari. Il sistema delle cavità nasali si organizza a partire dai placodi olfattivi e, come vedremo fra poco, l'importanza dei placodi nello sviluppo ed evoluzione sia di organi di senso fondamentali che dello scheletro è certamente grande. Allo stato attuale delle conoscenze, sembra che si debba ritenere che gli attuali Ciclostomi derivino da qualche “monorino” Siluriano o, forse più probabilmente, da un “protovertebrato” in cui le strutture scheletriche mineralizzate fossero ancora assai poco sviluppate come per esempio nel raro *Jamoytius* (Fig. 4.10C), mentre tutti gli gnatostomi dovrebbero derivare, invece, da un qualche “diplorino”³¹.

Quello che importa rilevare in funzione di varie considerazioni evolutive che dovremo fare di tempo in tempo, è che in questi animali avevamo generalmente (ma non, ad esempio, in *Jamoytius*, come si è detto) un forte sviluppo dello scheletro dermico e un rivestimento osseo delle cartilagini che sostenevano le pareti delle cavità branchiali e della cavità boccale, mentre l'endoscheletro propriamente detto restava cartilagineo. Ora è ben noto come lo scheletro di tutti i vertebrati abbia tre componenti: la prima, comunemente indicata appunto come scheletro dermico, che si forma per ossificazione diretta nel connettivo embrionale o post-embrionale sottocutaneo; la seconda, generalmente nota come scheletro assiale, che si forma in cartilagine, ed eventualmente in un secondo tempo si ossifica, e che deriva in defi-

³⁰ Nello scorpione fossile *Parioscorpio venator* della Brandon Bridge Formation (primo Siluriano, ca. 437.5–436.5 Ma) nel Wisconsin, USA, i sistemi circolatorio, respiratorio e digestivo sono sostanzialmente indistinguibile da quelli degli odierni scorpioni terrestri.

³¹ Se è indubbio che le differenze fra Petromizontidi e Mixinoidi sono assai profonde, la proposta, di diversi zoologi basata su analisi cladistiche di considerare i due ordini totalmente indipendenti e proporre i Conodonti come più affini ai Petromizonti, non mi convince affatto; oltre a tutto conosciamo un unico Petromizonte paleozoico e in modo incompleto. I conodonti conosciuti sono, a parte l'armatura bucco-faringea, privi di strutture mineralizzate come nel caso dei Ciclostomi viventi, e questi ultimi, talvolta, presentano residui della simmetria “scalettata” presente in tanti organismi precambriani e negli anfiossi viventi. Tuttavia anche i dati che suggeriscono una derivazione dei Ciclostomi da Agnati ordoviciani o siluriani vicini agli Ostracodermi *sensu lato* sono ugualmente importanti.

nitiva dagli sclerotomi dei somiti, formando non solo la colonna vertebrale e buona parte delle appendici pari, ma anche la porzione del neurocranio che si sviluppa caudalmente alla tasca di Rathke, il diverticolo della faringe che dà origine alla porzione anteriore dell'ipofisi; infine il cosiddetto "scheletro branchiale" che pure normalmente si forma in cartilagine a partire dagli abbozzi delle trabecole e delle cartilagini branchiali e che deriva dalla porzione pre-ipofisaria delle creste neurali. La porzione distale dello scheletro degli arti dei tetrapodi si forma da cartilagini omologhe a una delle componenti dei raggi delle pinne pari dei Crossopterigi. Il sistema nervoso, d'altro canto, si origina in massima parte dal tubo e dalle creste neurali, pur essendovi un'altra componente derivante dai placodi, ispessimenti dell'ectoderma che danno origine agli organi di senso della linea laterale, all'organo stato-acustico, all'epitelio olfattivo e al cristallino. È, d'altra parte, accertato che le cellule dei placodi sono cellule neuroectodermiche che si originano lungo la linea di sutura che chiude il tubo neurale e poi migrano ventralmente. Recenti studi tendono a suggerire una stretta interazione fra lo sviluppo dei placodi e ossificazioni dermiche. Sembra, infatti, che si debba ritenere che dai placodi derivino non solo le cellule sensorie degli organi di senso cui si è accennato, ma anche degli osteoblasti e che le ossificazioni che hanno inizio a partire da tali cellule funzionino da induttori per l'ossificazione dell'intero scheletro dermico, che potrebbe essere interamente derivato, comprese le squame e i raggi delle pinne (e, quindi, lo scheletro delle dita dei tetrapodi) da cellule neuroectodermiche. Occorre, infine, osservare che durante le prime fasi del loro sviluppo i placodi sono estremamente simili ai germi delle creste dentarie destinati a dare origine allo smalto dei denti. Inoltre, le placche ossee dello scheletro degli Ostracodermi, come le squame cosmoidi dei più primitivi Osteitti, contengono numerosi "odontodi", abbozzi di denti, che progressivamente si sviluppano fino a sbucare attraverso l'epitelio.

In conclusione, oggi si deve considerare come molto probabile che l'intero scheletro dermico dei vertebrati sia di origine neuroectodermica e che il suo sviluppo sia stato strettamente legato all'evoluzione dei vari organi di senso e dell'apparato masticatore, infatti, entrambe le strutture avevano bisogno di protezione e di basi meccanicamente stabili. La bocca degli Agnati siluriani era spesso dotata, lungo il margine ventrale, di placchette ossee mobili che potevano chiuderla e forse, in certi casi, potevano permettere all'animale di afferrare o strappare piccole parti di cibo.

Gli Ostracodermi siluriani costituiscono un ben caratterizzato insieme di forme endemiche delle acque circostanti il Gondwana e tipiche del Siluriano inferiore e medio, che scompaiono completamente nel Siluriano superiore per ricomparire nella stessa area nel Devoniano inferiore. Il Siluriano superiore, invece, è caratterizzato da un insieme di generi appartenenti a famiglie diverse e strettamente legati al

paleocontinente “Laurenzia-Baltica-Siberia” o meglio “continente delle arenarie rosse”. Molti Ostracodermi (Fig. 4.10*D, E*) avevano una coda eterocerca inversa, il cui movimento doveva tendere a spingere l'animale verso il basso; altri avevano almeno la regione cefalo-branchiale larga e piuttosto appiattita e racchiusa in una corazza rigida (Fig. 4.10*F*). Complessivamente, la maggior parte di essi dovevano essere animali di fondo, anche se non abbiamo elementi per giudicare quale dovesse essere il loro regime alimentare. La prima ipotesi formulata è stata che la corazzatura abbia rappresentato una risposta adattativa all'esistenza di predatori. È una risposta che è stata data a proposito di tutte le armature mineralizzate: terga delle Trilobiti, conchiglie varie ecc. Ora, mentre i meccanismi di chiusura delle conchiglie o la capacità di avvolgersi di quasi tutte le Trilobiti post-cambriane rappresentano certo un efficace meccanismo di difesa, non dobbiamo però dimenticare che molte Trilobiti cambriane non erano affatto capaci di arrotolarsi, sebbene fossero presenti i predatori che in qualche caso hanno proprio lasciato tracce di loro attacchi sullo scheletro delle Trilobiti.

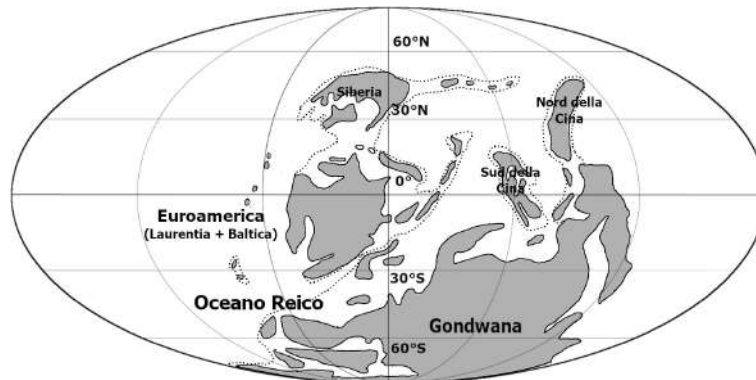
Infine, verso la fine del Siluriano compaiono i primi vertebrati gnatostomi: Placodermi (Fig. 4.11*A-C*) e Acantodi (Fig. 4.11*D-E*). Potremmo porci il quesito: come mai non solo gli Ostracodermi, ma anche Placodermi e Acantodi, come pure, un po' più tardi, Dipnoi (Fig. 4.12*I-O*) e Crossopterigi (Fig. 4.12*H*), hanno un'ossificazione scarsa o nulla delle parti scheletriche di origine cartilaginea, e quindi hanno inizialmente ossificazioni assiali relativamente scarse? Naturalmente non è possibile alcuna certezza, ma, dato che sono state formulate alcune ipotesi, ne parleremo brevemente.

Come vedremo nella seconda parte di questo libro, la difesa contro i predatori può basarsi su strategie adattative diverse: sviluppo di una possibilità di difesa attiva, strutture sociali o coloniali, aumento della velocità e distanza di fuga, aumento della manovrabilità, utilizzazione di ambienti criptici, difese chimiche ecc. D'altra parte, i predatori marini siluriani, per quanto ne sappiamo, erano sostanzialmente Cefalopodi e l'ipotesi, per esempio di Romer, che lo sviluppo di una difesa corazzata fosse mirata, per così dire, verso gli Euripteridi, attribuendo ai vertebrati un'origine nelle acque dolci o salmastre, si deve considerare ora abbandonata, data la varietà di cordati marini Cambriani conosciuti e il fatto che, in realtà, i resti di Euripteridi e di Vertebrati, pur essendo piuttosto caratteristici di ambienti marini poco profondi e di ambienti lagunari, non sembra che siano affatto presenti nelle proporzioni che ci si attenderebbero qualora i due gruppi fossero effettivamente legati da un rapporto preda-predatore.

Piuttosto, si potrebbero considerare esigenze meccaniche: la resistenza del mezzo acquoso e la necessità di un adeguato supporto per gli organi di senso, necessariamente concentrati all'estremità anteriore del corpo, specialmente il sistema della

linea laterale, tipicamente molto ben sviluppato tanto negli Ostracodermi che nei Placodermi e negli altri gnatostomi e generalmente accolto in canali prevalentemente inclusi entro le ossa dermiche; infine, la meccanica fondamentale del nuoto nei “pesci” in senso lato. Tutto ciò rende vantaggiosa una sufficiente rigidità superficiale della regione anteriore e nel contempo, la flessibilità della coda. Naturalmente, la difesa che uno scheletro dermico poteva offrire, era certamente un vantaggio aggiuntivo.

Il Devoniano (408-360 Ma)



Posizione delle terre emerse durante il Devoniano e zone del Gondwana da cui si origineranno:
1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4 India, 5. Antartide, 6. Australia.

Poiché il Devoniano è il periodo durante il quale sono per la prima volta documentati con certezza piante e animali terrestri (o, piuttosto, semiterrestri; alcuni reperti di piante semiterrestri risalgono in realtà al Siluriano finale) è utile porre alcune premesse.

Vediamo, innanzitutto quali erano le condizioni generali degli ambienti terrestri all’inizio del Devoniano.

Anche se ne è stata probabilmente esagerata l'importanza, il tenore d'ossigeno nell'atmosfera, almeno a partire dal Devoniano, deve aver permesso la formazione dello strato di ozono e di conseguenza una certa riduzione nella quantità di raggi UV che raggiungevano la superficie delle terre emerse, un fattore certamente favorevole alla colonizzazione degli ambienti terrestri. D'altra parte la presenza di batteri e tallofite (non dimentichiamo che i licheni sono simbiosi fra alghe e funghi e sono molto spesso organismi pionieri) è probabile che abbia modificato, almeno localmente, le condizioni del suolo, rendendo più facile la colonizzazione da parte di macrofite e animali.

Si deve ritenere che i sistemi fluviali e lacuali, le acque dolci, fossero molto poveri in componenti minerali anteriormente alla formazione di estese aree di vegetazione con le conseguenti alterazioni chimiche delle rocce superficiali.

Mancando estese coperture di macrofite, è probabile che, almeno fino al Devoniano, le proprietà chimiche e fisiche delle superfici emerse fossero sensibilmente diverse dalle attuali. Infatti la CO₂ che si forma durante la decomposizione del materiale vegetale favorisce la liberazione di cationi monovalenti e bivalenti a partire dai silicati e dai carbonati e quindi accelera l'erosione superficiale delle rocce. Pertanto i suoli devono essere stati poveri di sostanze nutritive, in particolare sembra che vi fosse scarsa disponibilità di potassio. In assenza di sostanze organiche nel suolo, doveva essere impossibile la fissazione dell'azoto da parte dei batteri. Complessivamente la disponibilità di azoto combinato doveva essere molto scarsa e limitata a quanto poteva affluire con le piogge. A sua volta, la limitazione delle alterazioni chimiche delle rocce contribuiva a ridurre la formazione di argille, infatti nei sedimenti pre-devoniani predominano largamente le sabbie e i ciottoli.

In assenza di piante che potessero funzionare da frangivento e le cui radici stabilizzassero i suoli, l'erosione doveva essere rapida e dovevano formarsi quasi esclusivamente suoli sabbiosi e sassosi con scarsa capacità di trattenere l'acqua. L'assenza di suoli ricchi di materiali organici e la scarsità di argille dovevano anche impedire la conservazione di ioni essenziali. La mancanza di sedimenti consolidati doveva influenzare lo scorrimento delle acque. I corsi d'acqua dovevano essere prevalentemente incassati, con scarsi meandri e, quindi, privi o quasi di strutture capaci di trattenere le acque. In sintesi, la massima parte degli ambienti terrestri doveva essere povera di risorse nutritive, instabile sotto il profilo fisico e soggetta a violente fluttuazioni di temperatura e di disponibilità di acqua. Potevano fare eccezione delle bassure alluvionali e lacustri con substrati a grana fine e suoli capaci di trattenere acqua e sostanze nutritive.

Per quanto riguarda gli ambienti marini e costieri, mentre le glaciazioni ordoviciane si erano accompagnate a diffuse regressioni marine, il miglioramento delle temperature durante il Siluriano, e ancor più nel Devoniano, si accompagnò a estese trasgressioni e, quindi, favorì la formazione di abbondanti biocenosi nei mari poco profondi; inoltre, molte terre emerse dovevano essere circondate, specialmente nelle zone vicine agli sbocchi dei fiumi, da estese formazioni lagunari. Le escursioni di marea erano nettamente maggiori rispetto alle attuali e vi dovevano essere frequenti situazioni nelle quali, accanto a estese zone palustri alimentate dalle piene stagionali dei fiumi e caratterizzate da acque dolci, si passava gradualmente alle lagune salmastre o addirittura ipersaline. Come diremo più oltre, è verosimile che questa situazione abbia giocato un ruolo importante nell'evoluzione di diversi gruppi di organismi. Le acque costiere devoniane videro anche la formazione di

grandiose strutture coralline (ben inteso, si tratta di strutture costituite sostanzialmente da Tabulati e Stromatoporidi) che raggiunsero uno sviluppo realmente impressionante: in Australia una grande barriera è stata esposta dall'erosione per una lunghezza di circa 350 km. Queste barriere, in certi punti, raggiungono un'altezza di 300 metri! La fauna associata a queste barriere è estremamente varia: Conodonti, Placodermi, altri tipi di pesci gnatostomi, Ammoniti ecc.

Un fatto curioso e tuttora oggetto di interpretazioni controverse è che circa sette milioni di anni prima della fine del Devoniano, queste barriere coralline, apparentemente morirono all'improvviso e il loro posto fu preso in alcune zone e su scala minore, da una brusca e netta ripresa delle Stromatoliti, che erano quasi scomparse fin dal Cambriano!

Non tutti i gruppi sistematici furono colpiti da brusche estinzioni. I Brachiopodi, per esempio, subirono una grave falcidie, ma la loro diminuzione fu graduale e durò alcuni milioni di anni.

Quali siano state le cause delle estinzioni devoniane non sappiamo, anche se sono state avanzate varie ipotesi. Indipendentemente da quelle che possono essere state le cause ambientali generali, è evidente che la crisi che colpì le biocenosi marine, in modo graduale o rapido a seconda delle loro componenti, deve essere riconducibile, in ultima analisi, a una diminuzione della produttività del plancton, specialmente del microplancton. Certamente, nelle diverse biocenosi ciascuna delle sue componenti avrà reagito in modo diverso alle circostanze sfavorevoli che si stavano determinando, o con un brusco crollo del popolamento, una volta raggiunto localmente un livello critico per un dato fattore (come la temperatura dell'acqua) o con una lenta rarefazione, magari alternata a brevi riprese. In tal modo, la rete della catene alimentari veniva colpita più o meno gravemente nelle sue diverse maglie. Certo è che alla fine del Devoniano le biocenosi marine risultavano tutte notevolmente impoverite.

Il Devoniano costituisce un momento fondamentale nell'evoluzione di molti grandi taxa e degli stessi ecosistemi. Infatti, è durante il Devoniano che compaiono a) le prime piante terrestri ben riconoscibili, che poi subiscono una rapida differenziazione e specializzazione, b) i primi animali a respirazione aerea e i vertebrati gnatostomi che sostituiscono quasi completamente gli Agnati e c) i primi Tetrapodi, alla fine del periodo.

Vediamo brevemente alcuni aspetti delle vicende del Devoniano negli ambienti d'acqua dolce e terrestri.

È verosimile che il primo sviluppo delle piante terrestri sia stato favorito precisamente dalle stesse circostanze che consentirono l'emergenza dei primi animali a respirazione aerea. Le nostre informazioni riguardano soprattutto la Laurasia, che si trovava in una fascia climatica favorevole, ma è verosimile che anche nel Gondwa-

na la situazione fosse simile, anche se questo continente si trovava complessivamente in una fascia climatica fredda.

Il progressivo aumento della luminosità del sole aveva certamente favorito la fotosintesi e, quindi, accelerato l'aumento del tenore di ossigeno atmosferico; d'altra parte, la durata dei giorni era ancora sensibilmente più breve dell'attuale e, unitamente alla relativa vicinanza della Luna, doveva provocare escursioni di marea assai superiori a quelle attuali. Rimanendo praticamente nude tutte le terre non soggette a regolari e frequenti inondazioni (le piante terrestri del Devoniano inferiore non hanno realmente radici strutturalmente corrispondenti a quelle della massima parte delle piante attuali, anche se, in certi gruppi che nel Devoniano superiore avevano raggiunto le dimensioni di grandi alberi, esistevano delle imponenti strutture di sostegno), il regime dei corsi d'acqua doveva essere estremamente irregolare e determinare tanto una rapida erosione dei pendii che un corrispondente accumulo di sedimenti in vaste aree lagunari e di delta. Qui l'ampia fascia intertidale doveva essere ricca di accumuli di materiali organici di origine marina, un habitat che presenta due caratteristiche estremamente importanti per consentire la colonizzazione delle terre emerse: non solo era estremamente ricco di materiali potenzialmente nutritivi sia per vegetali che per animali, ma conservava anche sempre un certo grado di umidità, essenziale per organismi che avessero una scarsa o nulla resistenza al disseccamento.

D'altra parte, almeno in tutte le terre che erano soggette a un alternarsi di stagioni umide e asciutte il regime dei fiumi e il livello di laghi e stagni doveva essere assai variabile.

L'origine delle piante terrestri deve risalire agli inizi del Devoniano, o più probabilmente alla fine del Siluriano, e deve essere stata pressoché contemporanea a quella delle prime faune a respirazione aerea, anche se probabilmente i primi animali "terrestri" dovevano essere o predatori o necrofagi, che utilizzavano gli organismi marini spiaggiati nella fascia intertidale.

Molto istruttiva risulta, per esempio, la composizione della biocenosi di una località della fase finale del Devoniano inferiore della Germania, naturalmente non possiamo sapere se tutti gli organismi che vi si trovano vivessero contemporaneamente in quei luoghi o se alcuni fossero stati trasportati in un secondo tempo da zone non lontane. La flora comprende un fungo, due macroalghe, almeno nove piante vascolari e almeno quattro specie di spore, mentre la fauna comprende alcuni generi di anellidi marini (il materiale non ne ha consentito l'identificazione precisa), otto bivalvi e un gasteropodo, due brachiopodi, un tentaculitide³², 12 Euripte-

³² Le Tentaculiti sono un gruppo di affinità oscure, un piccolo gruppo di specie che in mancanza di elementi concreti di giudizio vengono convenzionalmente riunite coi Conularidi e qualche altra famiglia di affinità oscure in un phylum a se stante.

ridi, un Casmataspidide (due gruppi dei quali dovremo parlare più oltre), due Merostomi, due Scorpioni, quattro "Aracnidi" (in realtà Antracomarti), un Artropleuride (famiglia che molti non sapendone che fare collocano nei Miriapodi), un "crostaceo" ostracode e 12 Vertebrati equamente ripartiti fra Agnati e Placodermi.

Tenendo conto che gli Scorpioni fino alla metà del Carbonifero sono tutti chiaramente acquatici e che gli Euripteridi sono ugualmente animali tipicamente di ambienti lagunari o estuarini (alcune specie sicuramente avevano costumi anfibi, cioè erano animali che almeno occasionalmente camminavano e probabilmente si nutrivano sulle spiagge), è evidente che ci troviamo quindi di fronte a un ambiente fondamentalmente acquatico, che doveva avere limiti abbastanza indefiniti coperti da una vegetazione semiterrestre e abitati da alcuni artropodi che potevano essere detritivori o predatori o necrofagi.

Poiché lo sviluppo degli animali terrestri, dopo una prima fase che potrebbe aver utilizzato le caratteristiche e le risorse dell'ambiente intertidale, ha ovviamente come condizione preliminare la presenza di "produttori", cioè di piante, ritengo opportuno introdurre qui l'origine delle piante terrestri.

Occorre, però, fare una premessa: in questi ultimi anni le conoscenze relative alla morfologia delle piante terrestri e semiterrestri devoniane e delle piante fossili in genere hanno fatto grandissimi progressi; tuttavia l'interpretazione filogenetica dei nuovi dati acquisiti è stata prevalentemente condotta da studiosi che hanno usato come criteri guida principi cladistici. Ora, come vedremo nella seconda parte del nostro corso, personalmente avanzo molte riserve sulla validità generale di tali principi e, d'altra parte, non essendo un botanico, non mi sentirei assolutamente di esprimere un giudizio sui criteri di valutazione dei caratteri utilizzati dai vari studiosi. D'ora in avanti, pertanto, nell'indicare le grandi linee evolutive delle piante, nella scelta dei diagrammi filogenetici usati ecc., mi trovo nella necessità di seguire, per così dire, passivamente, quelle che sembrano opinioni largamente accreditate.

Gli organismi terrestri in senso lato hanno la necessità di risolvere alcuni problemi e le soluzioni adottate sono abbastanza diverse, ma tutte rispondono a talune esigenze generali e, caso mai, la molteplicità delle soluzioni è un importante argomento per ritenere che il passaggio alla vita subaerea sia stato realizzato indipendentemente da diversi organismi. È anche plausibile ritenere che l'adattamento alla vita in ambiente subaereo di dati organismi sia stata la premessa necessaria per consentire ad altri l'invasione delle terre emerse.

Le esigenze più importanti che gli organismi dovevano risolvere per poter sopravvivere con successo in ambiente subaereo erano i problemi legati alla respirazione, a evitare il disseccamento e a quelli relativi alla statica.

Per quanto riguarda la respirazione, l'ambiente subaereo già nell'Ordoviciano aveva una pressione di ossigeno assai superiore a quella che può verificarsi nelle acque, di per sé una condizione favorevole ad attivi scambi respiratori, a patto di evitare il disseccamento delle superfici respiratorie stesse. Gli organismi acquatici, evidentemente, non hanno il problema di evitare il disseccamento e, pertanto, devono risolvere solo il problema del rapporto tra le superfici respiratorie e la massa dell'organismo, dato che l'ossigeno disciolto diffonde attraverso la superficie esterna dell'animale verso l'interno dell'organismo e la CO₂, sempre attraverso le medesime superfici, deve disperdersi nell'ambiente, così anche per le altre sostanze necessarie al metabolismo che devono raggiungere tutte le cellule dell'organismo stesso o essere allontanate da questo come cataboliti. Il problema dello scambio dei gas disciolti si risolve in due modi: o l'intera cute dell'organismo è estremamente sottile e l'epitelio esterno non è protetto da un qualche rivestimento che limiti gli scambi gassosi (cuticole varie, placche mineralizzate, secreti, ecc.), o solo una parte dell'epidermide dell'organismo è specializzata per gli scambi gassosi, mentre altre parti si differenziano per altre funzioni. Parallelamente, il problema dell'assorbimento delle altre sostanze necessarie (nutrienti) può avvenire attraverso la medesima superficie esterna, qualora le sostanze stesse si trovino in soluzione nell'ambiente, o esiste una superficie specializzata, destinata all'elaborazione dei nutrienti fino a renderli assorbibili e adatta all'assorbimento stesso (intestino degli animali, apparati radicali delle piante terrestri). Il trasporto dei gas disciolti fino ai singoli tessuti (o da questi) e dei nutrienti a partire dalla superficie assorbente, viene parallelamente risolto in due modi: o mediante la semplice diffusione, un processo necessariamente lento e che richiede, quindi, che le distanze da percorrere siano molto brevi, o mediante uno o più sistemi di cavità (celomi, apparati circolatori, sistemi lacunari) piene di un liquido, meglio se circolante, attraverso il quale gas disciolti e nutrienti possono liberamente diffondersi fino a raggiungere le singole cellule o, quanto meno, portare gas e nutrienti vicini alle cellule che devono raggiungere, così da permetterne un'efficace diffusione e, viceversa, consentire la rapida eliminazione dei cataboliti.

Le Alghe, in linea di massima, hanno fronde laminari e non hanno superfici specializzate: l'assorbimento di gas e di nutrienti e l'espulsione del CO₂ avvengono attraverso l'intera superficie.

Per gli animali la soluzione più semplice (a parte il caso di animali estremamente piccoli) è, tipicamente, quella dei Platelminti: un corpo estremamente appiattito la cui intera superficie, o almeno la faccia dorsale, funziona come scambiatore di gas, mentre l'intestino finemente ramificato giunge praticamente a contatto con tutti i tessuti e, infine, sono presenti in gran numero gli apparati escretori. L'alternativa di disporre di superfici specializzate per le varie funzioni e di un sistema di cavità

destinato a permettere la diffusione di gas e nutrienti ed eventualmente il trasporto dei cataboliti agli organi escretori, ha avuto un ben maggiore successo. Infatti, Artropodi, Molluschi ecc. sono dotati di strutture diversificate per le varie funzioni, in particolare hanno organi forniti di delicate superfici di scambio per l'assorbimento e l'espulsione dei gas disciolti. Il passaggio all'ambiente subaereo comporta, nel caso degli animali, quello che potremmo chiamare il riciclaggio delle superfici respiratorie o che a queste erano già legate, mentre per le piante è necessario realizzare un sistema per il trasporto dei nutrienti e dell'acqua, che possono (salvo casi eccezionali) provenire solo dal suolo umido. In particolare, l'acqua deve assicurare il mantenimento del turgore delle cellule, dell'organizzazione e della funzionalità cellulare e lo scambio gassoso attraverso ambienti speciali nei quali si mantenga un alto livello di umidità; infine, è necessario assicurare all'organismo la solidità necessaria per mantenersi eretto. Vedremo un breve sommario degli avvenimenti nelle prossime pagine.

Le Alge terrestri

Ricordo semplicemente che anche oggi esistono alghe terrestri, naturalmente vincolate ad ambienti particolari, ma che in talune piccole specie presentano tuttavia una netta differenziazione in una parte a sviluppo orizzontale e che svolge le funzioni di assorbimento e presenta alcune propaggini che funzionano da rizoidi, mentre possiedono alcune sottili parti erette, principalmente responsabili della fotosintesi.

È poi verosimile, anche se non ne abbiamo prova, che vi sia stata una precoce comparsa dei licheni.

Le Nematophytales

Taluni tipi di tetradi (spore) presenti nei sedimenti dell'Ordoviciano superiore e presenti durante tutto il Siluriano e il Devoniano inferiore sono regolarmente associati a frammenti di cuticole con una superficie reticolata assai diversa da quella prodotta dalle piante vascolari. Ammettendo che le cuticole vegetali abbiano fondamentalmente la funzione di controllare l'evaporazione, queste dimostrerebbero l'esistenza di piante terrestri fin dall'Ordoviciano. In qualche caso, nel Siluriano queste cuticole sono state trovate in associazione con fasci di tubi che ricordano un po' le tracheidi delle tracheofite. Gli organismi dai quali provengono questi frammenti, per i quali è stato proposto un phylum Nematophytales, potrebbero essere effettivamente stati le prime piante terrestri o semiterrestri.

I Funghi

Diciamo in via preliminare che non esamineremo qui l'origine dei Funghi, che erano certamente presenti nel Devoniano medio, come s'è detto, ma ne sappiamo per ora troppo poco per poterne trattare qui. A parte il problema delle origini, si può dire che ife e spore di Ascomiceti terrestri sono state segnalate nel Siluriano e thyrrioteche³³ (= tiriotechi o periteci) tipiche delle tuttora viventi Xylariaceae³⁴ sono state trovate nel Devoniano inferiore. Più genericamente funghi si trovano nella celebre Rhynie Chert che è una delle località più studiate del Devoniano inferiore. Comunque gli specialisti stanno rivoluzionando la sistematica tanto dei funghi che delle alghe.

Comparsa delle piante terrestri.

Fra le spore conosciute dell'Ordoviciano ve ne sono di assai simili a quelle associate alle prime piante semiterrestri conosciute del Devoniano inferiore. Tuttavia sembra verosimile che le piante che le produssero fossero in realtà acquatiche. Alcuni frammenti siluriani potrebbero essere anch'essi riferibili a piante terrestri, ma, anche in questo caso, il materiale è talmente frammentario che sembra opportuno non pronunciarsi sulla loro ecologia.

Briofite e Tracheofite, le prime adatte a sopportare forti variazioni nel tenore di acqua nei tessuti e le seconde dotate di migliori sistemi di conduzione e capaci di regolare il loro tenore interno di acqua, devono essersi evolute pressoché contemporaneamente, anche se il primo muschio conosciuto con sicurezza, *Muscites*, è Carbonifero e la prima Epatica, *Palavicinites*, è del Devoniano superiore. Esistono, tuttavia alcuni generi del Devoniano inferiore che possiedono almeno alcuni caratteri dei taxa successivi: *Sporogonites* del Devoniano inferiore ha alcuni caratteri di un muschio con assi fertili non ramificati, stomi subito al di sotto dello sporangio; *Tortilicaulis*, invece, come dice il nome possiede un asse attorcigliato e ramificato.

Appartiene al Siluriano medio-superiore *Baragwanathia longifolia*, che è rappresentata da fossili compressi, raccolti in sedimenti di origine marina, mentre frammenti simili sono stati trovati nel Siluriano inferiore. Questa potrebbe avere

³³ Teritecio o peritecio è un ascoma (corpo fruttifero dei funghi Ascomiceti) caratterizzato da una apertura apicale detto ostiolo, attraverso il quale le ascospore giunte a maturazione vengono rilasciate in sequenza e non simultaneamente. Ha spesso forma di un fiasco o di una sfera e si trova ad esempio nei funghi dei generi *Xylaria* (Xylariaceae) e *Nectria* (Nectriaceae).

³⁴ Le Xylariaceae, o funghi della punteggiatura nera, sono principalmente tropicali e si trovano principalmente sulla superficie delle foglie o dello stelo. Manca un vero micelio o è così poco appariscente da sfuggire all'osservazione. L'aspetto della tiriotechi (periteci) appiattiti, circolari e solitamente anneriti sulla foglia ha portato al termine popolare "fly specks".

qualche somiglianza alle Licopodiali, ma il materiale non consente un esame appropriato dei tessuti che permetta una valutazione realmente attendibile dei caratteri di questa pianta.

Comunque le prime piante che ebbero un portamento eretto non avevano radici, né foglie né sistemi vascolari. Sostanzialmente erano degli steli la cui porzione sotterranea o strisciante sul fondo degli specchi d'acqua svolgeva sia una funzione di ancoraggio, sia quella di assorbire acqua e sali minerali disciolti. Il tessuto di conduzione fece la sua prima comparsa prima delle radici e delle foglie, tuttavia è stato sostenuto, per motivi che a questo stadio del nostro studio non ci interessano, che le tracheidi siano state "inventate" nelle piante almeno due volte. In effetti, se si raggruppano le piante del Devoniano inferiore sulla base di diversi altri caratteri, ne risultano due gruppi fondamentali, ma all'interno di ciascuno di essi alcuni generi possiedono tracheidi e altri no. Tutte le piante devoniane producevano spore e generalmente i sistematici attribuiscono grande importanza nelle ricostruzioni filogenetiche alla posizione, al modo di deiscenza ecc. degli sporangi.

Le piante "terrestri" del Devoniano inferiore erano piccole e, fundamentalmente striscianti, mentre la fotosintesi doveva essere svolta soprattutto a livello della parte eretta e aerea. In ogni caso la diversificazione delle piante terrestri fu molto rapida e, mentre il tessuto assiale, in piante del Devoniano inferiore, era una struttura sottile che occupava solo una piccola parte centrale dello stelo, così che la pianta era necessariamente debole dal punto di vista meccanico e scarsamente efficiente per quanto riguarda il trasporto dei liquidi, nel tardo Devoniano molte piante avevano raggiunto un grado di sviluppo delle strutture assiali che consentiva loro di raggiungere un vero portamento arboreo. La maggioranza di queste piante appartengono alle Licopodiali e si estinsero alla fine del Paleozoico, mentre sopravvissero fino ai giorni nostri forme piccole e relativamente primitive, come le Selaginelle. La Figura 4.13 permette di apprezzare la varietà di aspetto e di portamento di diverse piante devoniane e di notare la complessità dei loro rapporti filogenetici.

Comunque occorre ricordare che la vita dei paleontologi sarebbe facile se non ci fossero regolarmente degli organismi che sfidano tutti i criteri di classificazione.

Alcune delle piante per così dire "paradossali" sono addirittura comuni nelle formazioni di certi periodi e la loro struttura e, a volte, il loro modo di riprodursi sono discretamente noti, ma costituiscono un insieme così contraddittorio da sfidare, almeno per ora, qualsiasi interpretazione filogenetica. Un caso del genere è *Protosalvinia*, abbastanza frequente in certi giacimenti devoniani. Altri tipici esempi sono i generi *Nematothallus* e *Prototaxites* (che può raggiungere un metro di diametro e due di altezza).

Le faune.

Nella fauna marina e lagunare vi è uno spettacolare sviluppo dei Chelicerati. Da un lato abbiamo la comparsa di rari esemplari di diverse specie di Picnogonidi, francamente marine, ma si ha una vera e propria esplosione evolutiva di un gruppo già presente nel Siluriano e destinato a estinguersi nel Permiano: gli Euripteridi³⁵. Si tratta di chelicerati di forme assai varie, alcuni nuotatori (sagoma appiattita e idrodinamica, ultimo paio di zampe del prosoma a paletta, probabile mobilità delle zampe addominali che sembrano lamine sternali che possono essere state usate anche per il nuoto), altri con lunghe zampe, camminatori che, giudicando dalle tracce che hanno lasciato, almeno occasionalmente visitavano le spiagge (Fig. 4.9D, E).

Questi animali sono tutti strettamente legati ad ambienti lagunari o deltizi e, se generalmente hanno dimensioni di qualche decina di centimetri, non mancano specie giganti delle quali alcune potevano raggiungere i due metri di lunghezza. In generale, a parte i cheliceri, che sono generalmente piuttosto piccoli, non hanno appendici adatte ad afferrare delle prede. Io penso che fossero soprattutto dei necrofagi, anche se alcuni, in particolare fra gli Stilonuridi, hanno tutto l'aspetto di veri predatori. È possibile, anche se non molto probabile, che fra le prede principali degli euripteridi vi fossero i vertebrati, ma occorre ricordare che il giacimento del quale abbiamo più sopra ricordato la composizione non è del tutto tipico del Devoniano inferiore proprio perché, pur essendo chiaramente un deposito lagunare, vi figurano tanto Euripteridi che Vertebrati in quantità pressoché equivalenti e, cioè assai diverse da quelle tipiche di un rapporto prede-predatori. Prosegue, parallelamente, l'evoluzione degli scorpioni, sempre acquatici, generalmente di piccole dimensioni, ma con eccezioni come *Brontoscorpio*, che raggiungeva il metro di lunghezza!

Il Devoniano vede anche la comparsa di un gruppo di Cefalopodi destinato ad avere un immenso successo durante il resto del Paleozoico e buona parte del Mesozoico, per poi decadere e finalmente sparire nella grande estinzione che chiude il Mesozoico, cioè le Ammoniti; un gruppo di Cefalopodi a conchiglia spiralata³⁶ e derivati da Nautiloidi a conchiglia diritta o leggermente curva. Le principali caratteristiche delle Ammoniti (Fig. 4.5) sono costituite da una conchiglia estremamente

³⁵ Sono stati attribuiti agli Euripteridi fossili risalenti al Cambriano e Ordoviciano; almeno per quelli Cambriani ho dei fieri dubbi sulla validità dell'attribuzione, pur se alcuni, per es. *Emeraldella*, presentano alcuni caratteri, come le valve anali, assolutamente caratteristiche degli Euripteridi, ma che si accompagnano, per esempio, a lunghe antenne e alla mancanza di cheliceri. In definitiva mi sembra probabile che il differenziamento della linea filetica che conduce agli Euripteridi (come quelle che conducono agli Xifosuri e agli Scorpioni) sia iniziata nel Cambriano, ma giunta a compimento solo nell'Ordoviciano superiore.

³⁶ In realtà alcuni generi altamente specializzati hanno una conchiglia apparentemente avvolta in modo irregolare o semisrotolata.

sottile, ma anche molto robusta, in quanto i setti che separano le diverse concamezzazioni sono estremamente numerosi e, nel corso della loro evoluzione, progressivamente sempre più pieghettati, così da rappresentare un eccellente sostegno per la parte superficiale della conchiglia, che può quindi assottigliarsi senza perdere nulla della propria robustezza; questo notevole alleggerimento risultò vantaggioso poiché favorì il nuoto attivo in questi animali. Sotto il profilo meccanico, questo indirizzo evolutivo è favorito dalla migrazione del sifuncolo nella regione dorsale della spirale. Al momento del loro apogeo nel Mesozoico, le ammoniti comprendono una gamma di dimensioni che vanno dai pochi centimetri a oltre un metro di diametro. È interessante rilevare come, dopo aver dato origine alle Ammoniti, i Nautiloidi continuano a esistere con un limitato numero di specie e sopravvivono tuttora con 4 specie.³⁷

I Vertebrati, d'altra parte, vedono durante il Devoniano una relativa diminuzione degli Ostracodermi, con brusca scomparsa alla transizione fra Devoniano e Carbonifero; la grande radiazione e la ugualmente brusca quasi completa estinzione dei Placodermi alla fine del Devoniano; una diffusione nel Devoniano inferiore di Crossopterigi e Dipnoi, seguita da un inizio di contrazione per entrambi e, infine, nel Devoniano superiore, l'inizio della diffusione dei Condroitti (Fig. 4.11*F-M*) e degli Actinopterigi (Fig. 4.12). Verso la fine del Devoniano, cominciano a farsi più rari gli Acantodi. Infine, proprio nel Devoniano terminale, si constata la comparsa degli Anfibi.

Sarebbe forse possibile una riflessione sui fattori ambientali che possono aver favorito questa sequenza di avvenimenti. Due sono i fattori da considerare: in primo luogo, la sostanziale identità di struttura delle ossa dermiche e delle squame di Ostracodermi, Placodermi, Crossopterigi e Dipnoi devoniani, e sono chiaramente derivate da queste tanto le squame “ganoidi” dei Polipteriformi africani attualmente viventi (noti solo a partire dall'Eocene) e degli Actinopterigi più primitivi che le squame placoidi dei Condroitti. Indipendentemente delle dimensioni, grandi placche o squame relativamente piccole, il piano d'organizzazione è sempre quello di una matrice ossea particolare entro la quale si formano uno o più denticoli, gli odontodi (nel caso delle squame singole degli Ostracodermi, dei Placodermi e degli Acantodi abbiamo un grande odontode che occupa tutta la superficie della squama e si avvicina molto alla squama placoidi dei Condroitti), che nelle forme più primitive, via via che si sviluppano, assumono sempre più la struttura di veri e propri denti fino a ricoprirsene di smalto e a sporgere dalla lamina ossea, in corrispondenza delle ossa che delimitano l'arco boccale e delle ossa dermiche che rivestono le cartilagini degli archi branchiali; il risultato è precisamente la formazione delle arcate

³⁷ A quanto sembra i Nautiloidi sarebbero un raggruppamento artificiale, in quanto in parte derivati da primitivi Ellesmeroceroidi e in parte da più tardivi Oncoceroidi.

dentarie o addirittura di tutte le ossa di rivestimento (nei Condritti abbiamo un solo odontode per squama). Peraltro, mentre le arcate dentarie non si formano negli Ostracodermi, in molti Placodermi non vi sono denti, mentre il margine boccale delle ossa che delimitano la bocca si trasforma in un osso eburneo tagliente.

Almeno in un caso è stata osservata con sicurezza in un Placoderma la presenza di uno o due “polmoni”. Polmoni, con la doppia funzione di apparato respiratorio ausiliare e di controllo dell’equilibrio idrostatico (sono omologhi della vescica natatoria, che da essi chiaramente deriva, e possono svolgerne la funzione) si trovano nei Dipnoi (Fig. 4.12J-M), nei Polipteriformi (Fig. 4.12F) e dovevano necessariamente essere presenti nei Crossopterigi, anche se nel solo genere vivente, il marino *Latimeria* (Fig. 4.12I), il polmone è rappresentato da un organo carico di grasso e non funzionante, mentre certamente da Crossopterigi ripidisti derivano gli Anfibi e, quindi, in essi i polmoni dovevano essere presenti e funzionali.

Mentre la struttura fondamentale del rivestimento osseo (e non solo questa) depone a favore di un’origine monofiletica di tutti i vertebrati gnatosomi (verosimilmente da un qualche Ostracoderma diplorino), si deve considerare quanto abbiamo osservato circa le condizioni ambientali all’inizio del Devoniano: terre emerse sostanzialmente prive di vegetazione e soggette a forte e rapida erosione, corsi d’acqua poverissimi di nutrienti e a carattere torrentizio o, quanto meno, soggetti a forti sbalzi di regime mentre, in corrispondenza delle foci dei fiumi, l’accumulo rapido di sedimenti favoriva la formazione di aree deltizie e di lagune, peraltro fortemente soggette a grandi sbalzi di livello delle acque in funzione della scarsa capacità di ritenuta da parte delle terre emerse. In queste condizioni e con un clima tropicale o subtropicale, le acque delle aree deltizie e lagunari dovevano essere spesso asfittiche, pertanto era necessario che i pesci che vi vivevano fossero in condizione di utilizzare quando necessario una respirazione aerea. Oggi diverse specie di Teleostei tropicali adattati a vivere in corsi d’acqua temporanei o comunque soggetti a periodici episodi di disseccamento hanno sviluppato due tipi di adattamenti: o depongono uova resistenti al disseccamento e che, quando torna l’acqua, schiudono con grande rapidità e gli avannotti raggiungono la maturità nell’arco anche di solo una decina di giorni, o presentano speciali modificazioni della camera branchiale che consentono la respirazione aerea. Alcuni di questi pesci sono capaci di spostarsi sulla terra ferma alla ricerca di qualche residuo specchio d’acqua. È proprio in questo tipo di ambienti che sopravvivono gli ultimi Dipnoi. Complessivamente dobbiamo considerare che gli ambienti che abbiamo descritti sono anche ambienti dove la turbolenza delle acque è sempre scarsa, e, quindi, favorevoli per pesci le cui qualità di stabilità e manovrabilità erano inizialmente piuttosto basse. Studi particolarmente esaurienti sono stati compiuti sui giacimenti scozzesi e delle isole Orcadi particolarmente ricchi in “pesci” in senso lato, eccezionalmente con-

servati, e hanno confermato che questi giacimenti fossiliferi si sono formati in un grandissimo lago o in un sistema di laghi tropicali alimentati da fiumi provenienti da un entroterra montuoso e soggetto a forti oscillazioni di livello, con zone di acque asfittiche.

I Condroitti sembrano rappresentare un ramo, probabilmente derivato dagli Acantodi (Fig. 4.11D-E) in ambiente marino, dove, da un lato, non si ponevano problemi di disseccamento o di acque asfittiche e, dall'altro, il problema dell'equilibrio archimedeo poteva essere risolto diversamente (di fatto, specialmente per lo scheletro interamente cartilagineo e, quindi, molto meno "pesante" dello scheletro osseo, essi hanno, per unità di volume, un peso specifico praticamente uguale a quello dell'acqua marina, e, del resto, molti teleostei che hanno perduta la vescica natatoria possiedono uno scheletro estremamente alleggerito).

Gli Actinopterigi, la cui origine è molto dubbia, a quanto sembra colonizzarono parallelamente tanto le acque marine che le acque dolci, che, con il notevole sviluppo della vegetazione terrestre alla fine del Devoniano, stavano diventando più ospitali.

Anche i Crossopterigi, secondariamente, penetrarono in ambienti marini con i Celacantiformi, ma rimasero sempre una componente del tutto secondaria della fauna marina e sono oggi rappresentati da solo due specie.

Mentre i Crossopterigi sono sostanzialmente dei predatori su prede mobili (indicativi il tipo di dentatura, l'evoluzione verso forme fortemente idrodinamiche ecc.), i Dipnoi appaiono specializzarsi precocemente per un'alimentazione fondata sul benthos (molluschi, anellidi ecc.).

I Placodermi (Fig. 4.11A-C), pur essendo un gruppo abbastanza eterogeneo, hanno generalmente in comune non solo una completa ossificazione di origine dermica del rivestimento del capo e della regione branchiale (rivestimento, peraltro, i cui elementi non sono precisamente omologabili a quelli caratteristici degli altri gnatostomi), ma, generalmente, presentano anche un rigido rivestimento osseo che partendo da quella che potremmo chiamare regione scapolare è formato sostanzialmente da due scudi: uno latero-dorsale e uno ventrale, rigidamente articolati fra di loro e, viceversa collegati da un'articolazione mobile con la regione cranica, come in *Dunkleosteus* (Fig. 4.11B).

Mentre i Placodermi si estinsero quasi interamente alla fine del Devoniano e i pochi superstiti scomparvero nelle primissime fasi del Carbonifero, gli Acantodi, che nel Devoniano medio rappresentano una modesta ma significativa parte della fauna ittica, sono quasi scomparsi alla fine di questo periodo, anche se qualche specie è ancora presente nel Permiano inferiore e ve ne sono state anche alcune specie marine.

Gli Actinopterigi, dopo un modesto inizio nel tardo Siluriano, acquistano progressivamente importanza, mentre un po' più tardi compaiono i Condroitti, la cui radiazione appare essere stata assai rapida.

Come si è detto, appartengono alla fase finale del Devoniano i primi Anfibi conosciuti: gli Ittiostegali. In realtà, questi animali dovevano essere ancora fondamentalmente acquatici, anche se a respirazione sostanzialmente aerea. Dico sostanzialmente, in quanto non sappiamo in quale misura il loro corpo fosse coperto di squame. Infatti, mentre sappiamo che nei più tardivi Labirintodonti la superficie ventrale del corpo era ricoperta di squame, sappiamo anche che la cute degli anfibi attuali, generalmente sottile e sempre umida, gioca un'importante funzione negli scambi respiratori, tanto che alcune specie hanno addirittura perduto i polmoni e "respirano" esclusivamente attraverso la pelle. È comunque evidente che almeno le specie di Ittiostegali conosciute erano troppo grosse (alcuni esemplari superano il metro di lunghezza) per poter fare a meno dei polmoni. Gli Ittiostegali (Fig. 4.13) si differenziano nettamente dai Labirintodonti più tardivi in quanto a) la coda conservava una pinna caudale sostenuta da raggi ossei come nei pesci; b) le zampe, pur avvicinandosi di molto nella struttura della loro parte prossimale a quella dei successivi Labirintodonti terrestri, ne differivano abbastanza profondamente nella porzione distale dove le dita, a seconda della specie e degli arti anteriori o posteriori, erano sei, sette o otto, anche se alcune erano molto ridotte e collegate in modo da funzionare come un dito singolo; c) infine, almeno in *Ichthyostega* esisteva un piccolo rudimento dell'opercolo tipico dei pesci ossei. Evidentemente animali come questi dovevano passare la massima parte del tempo in acqua e salire sulla terra ferma quando proprio non ne potevano fare a meno. Sulle trasformazioni anatomiche degli Ittiostegali e dei loro discendenti, i Labirintodonti classici, dovremo ritornare nella terza parte di questo lavoro, dato che forniscono prove eleganti degli adattamenti morfo-funzionali e del come deve esserne fatto lo studio.

Nel Devoniano superiore la fauna delle terre emerse sembra essere stata ancora troppo povera per poter nutrire adeguatamente dei predatori grossi e massicci, come gli Ittiostegali.

La fauna terrestre devoniana si arricchì rapidamente di Artropodi, anche se, per quanto noto, prevalentemente di rappresentanti dei due eterogenei, anche se tradizionali, gruppi degli Aracnidi (sono, infatti noti per il Devoniano inferiore, non solo Antracomarti e Trigonotarbi, ma anche Amblipigi e Araneidi, anche se in modo frammentario) e dei miriapodi (Chilopodi); infine sono noti dal Devoniano inferiore i primi Collemboli. Tradizionalmente i Collemboli sono considerati Insetti appartenenti agli Apterigoti entognati nonostante la tesi che in realtà gli Entognati

non abbiano nulla a che fare coi "veri" Insetti, gli Ectognati, a parte la tagmosi³⁸, che potrebbe essere benissimo una convergenza puramente casuale³⁹.

La Fauna di invertebrati terrestri del Devoniano superiore è nota in modo troppo parziale per poterne giudicare l'evoluzione, anche se è presumibile che essa si sia sviluppata parallelamente alla crescita e al differenziamento della vegetazione.

In sintesi, alla fine del Devoniano gli ecosistemi marini, lagunari e lacuali, pur popolati quasi interamente da specie notevolmente diverse dalle attuali, avevano raggiunto un grado di complessità strettamente comparabile a quella dei corrispondenti ecosistemi dei nostri giorni; viceversa sulle terre emerse avevamo bensì una vegetazione rivierasca lussureggiante e persino delle foreste in ambienti relativamente lontani dagli specchi d'acqua perenni, ma la vegetazione terrestre, dato il livello strutturale e i modi di riproduzione (che nella fase di riproduzione gamica richiedevano ancora che i gameti si trovassero in ambiente acquatico) poteva occupare solo le zone più pianeggianti e soggette o a regolari piogge abbondanti o a periodiche inondazioni.

Naturalmente, accanto ai grandi alberi vi erano numerose piante di dimensioni medie o piccole, ma si deve sottolineare che queste non erano assolutamente piante erbacee: ancora per centinaia di milioni di anni il mondo doveva restare senza erbe.

³⁸ Tagmosi: ripartizione del numero di segmenti nelle diverse regioni del corpo.

³⁹ Sebbene la monofilia degli Entognatha sia stata contestata per molti anni, recenti dati molecolari forniscono supporto a questo gruppo che può essere trattato come una classe all'interno degli Hexapoda e di pari rango agli Insetti.

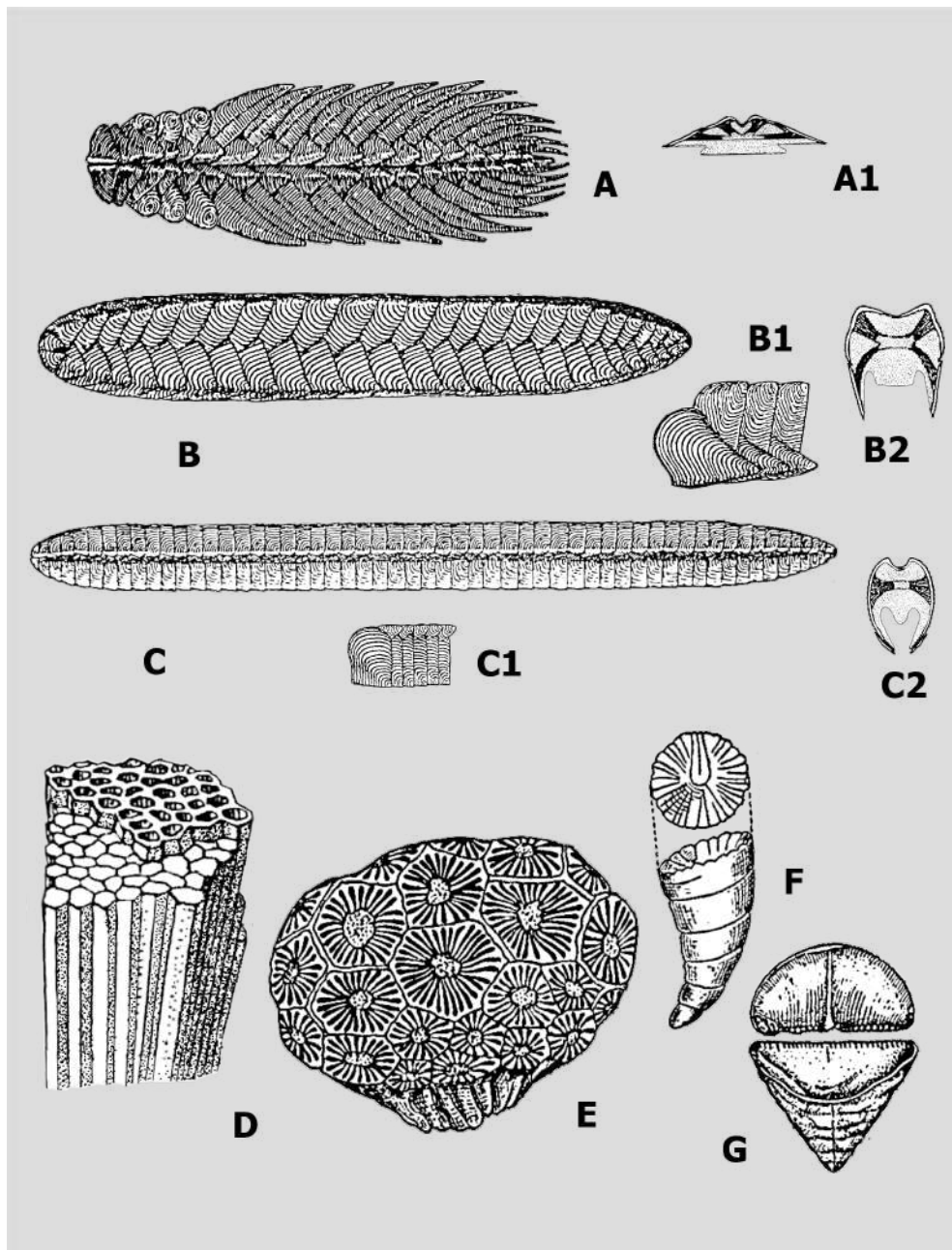


Figura 4.1 – Anellidi: Machaeridia [primo Ordoviciano-Carbonifero]: **A)** *Plumulites* (Plumulitidae); **A1)** sez. trasversale. **B)** *Turrilepas* (Turrilepadidae); **B1)** scleriti dorsali embricati; **B2)** sez. trasversale. **C)** *Aulakolepos* (Lepidocoleidae); **C1)** scleriti dorsali embricati; **C2)** sez. trasversale. (da Dzick, 1986). – Cnidari Antozoi: **B)** Esempio di Tabulati: *Favosites* [Ordoviciano-Permiano]. **E)** *Cyathophyllum hexagonum*. **F)** *Cyathoxonia cornucopiae*. **G)** *Calceola sandalina*. [D, E costruttori di scogliere organogene] [E, G: Devoniano; F: Carbonifero].

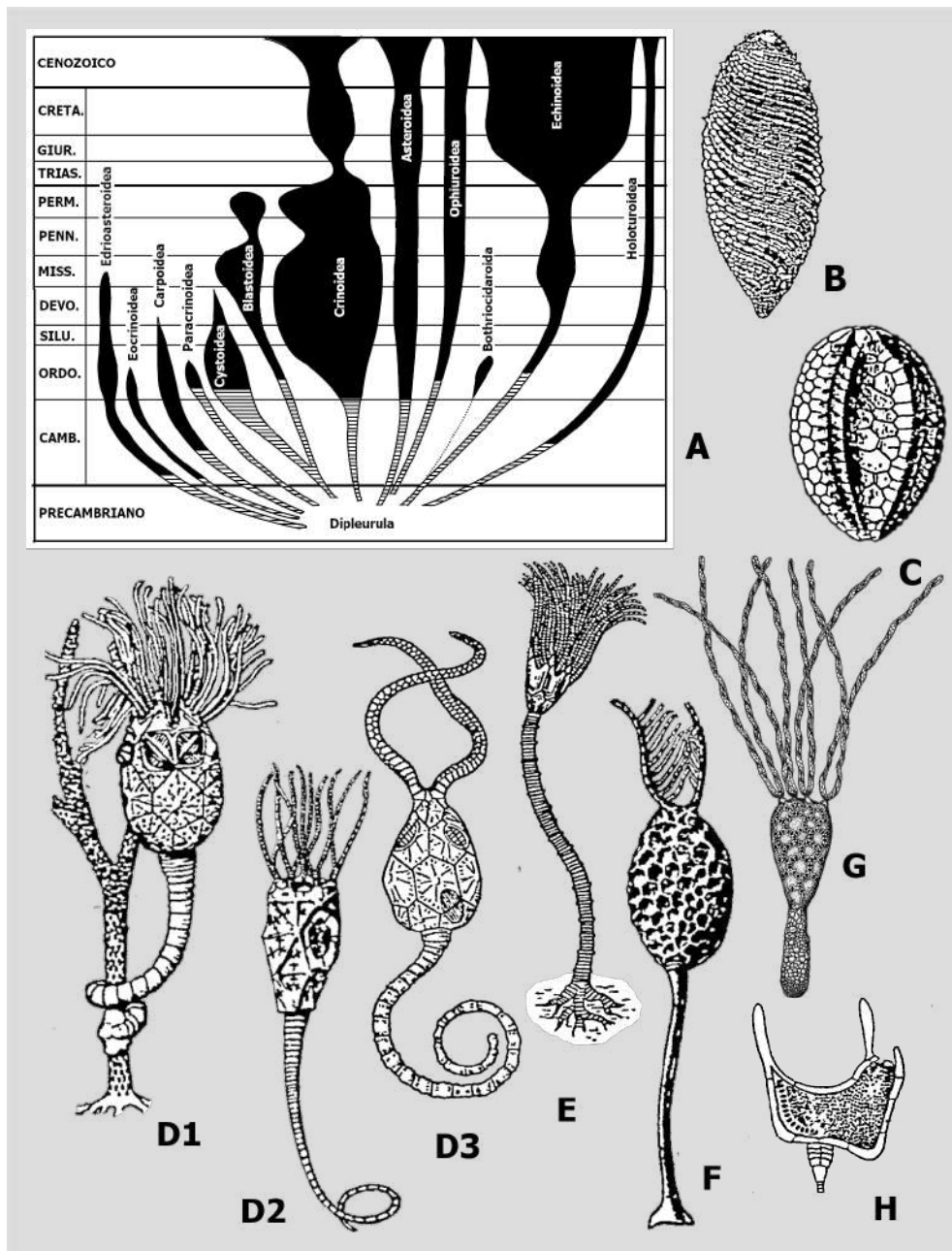


Figura 4.2 – Echinodermi: **A)** Distribuzione cronologica degli Echinodermi. **B)** *Helicoplacus* (Helicoplacoidea). **C)** *Pteroblastus* (Diplorita). **D)** Rhombifera: **D1)** *Lepidocystites* [Cambriano-Ordoviciano], **D2)** *Macrocytella*, **D3)** *Pleurocytites*. **E)** *Orophocrinus fusiformis* (Blastoidea). **F)** *Comarocystites* (Paracrinoidea). **G)** *Gogia spiralis* (Eocrinoidea). **H)** *Cothurnocystis* (Homostelea). [B, G: Cambriano; D1: Cambriano-Ordoviciano; D2-D3, F, H: Ordoviciano; E: Devoniano-Carbonifero; C: Permiano].

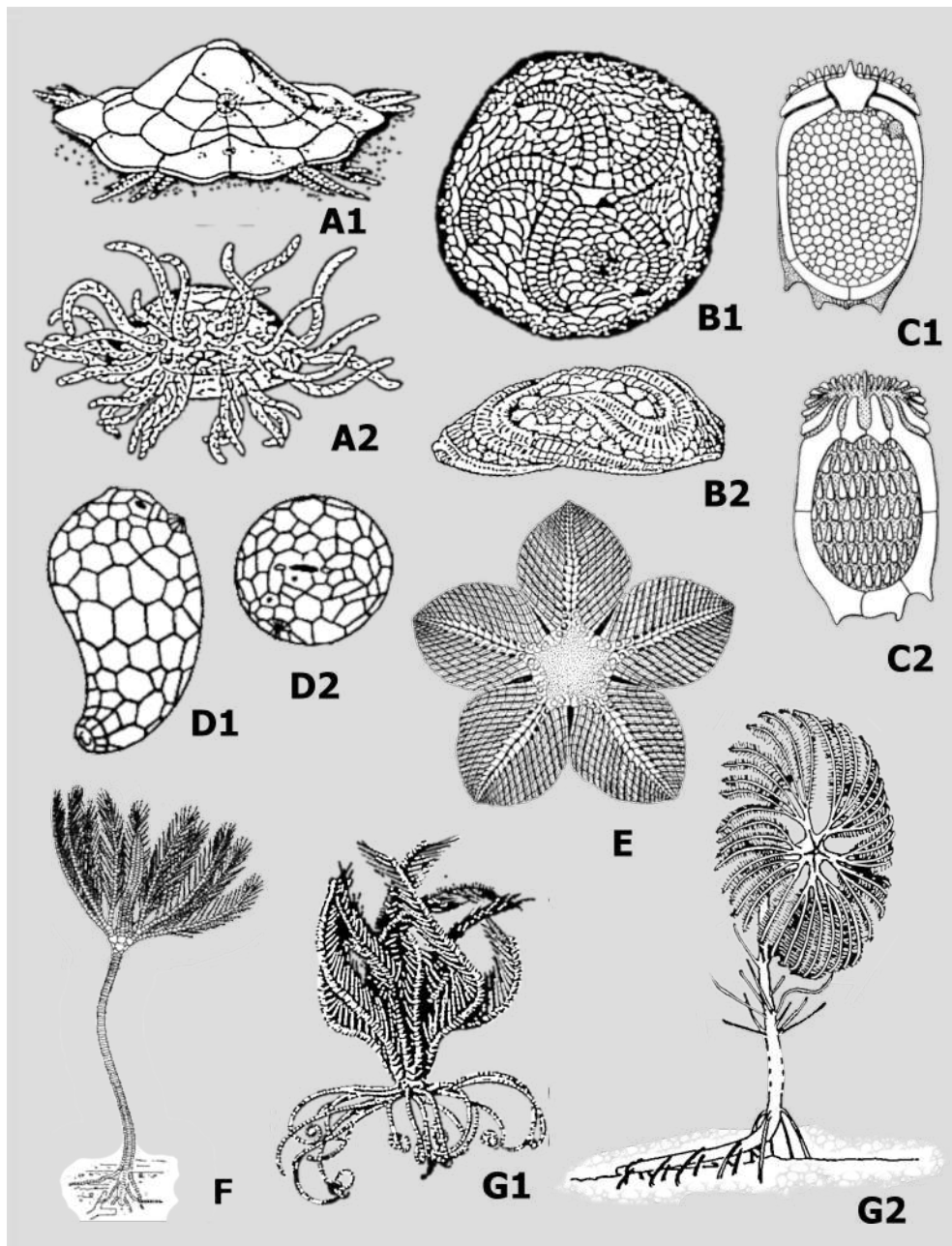


Figura 4.3 – Echinodermi: **A)** Ophiocystoidea: **A1)** *Volchovia*, **A2)** *Sollasina*. **B)** *Edrioaster* (Edrioasteroidea): vista dorsale (**B1**) e laterale (**B2**). **C)** *Ctenocystis utahensis* (Ctenocystoidea): vista dorsale (**C1**) e ventrale (**C2**). **D)** *Aristocystis* (Diplorita): vista laterale (**D1**) e del polo orale (**D2**). **E)** *Villenbrunaster thoralis* (Somasteroidea). **F)** *Dictenocrinus decadactylus* (Crinoidea). **G)** Crinoidea viventi: **G1)** *Antedon*, **G2)** *Geocrinus asterias*. – [C: Cambriano medio; E: Cambriano sup.-Ordoviciano inf.; A1, B: Ordoviciano; D, F) Siluriano; A2) Siluriano-Devoniano].

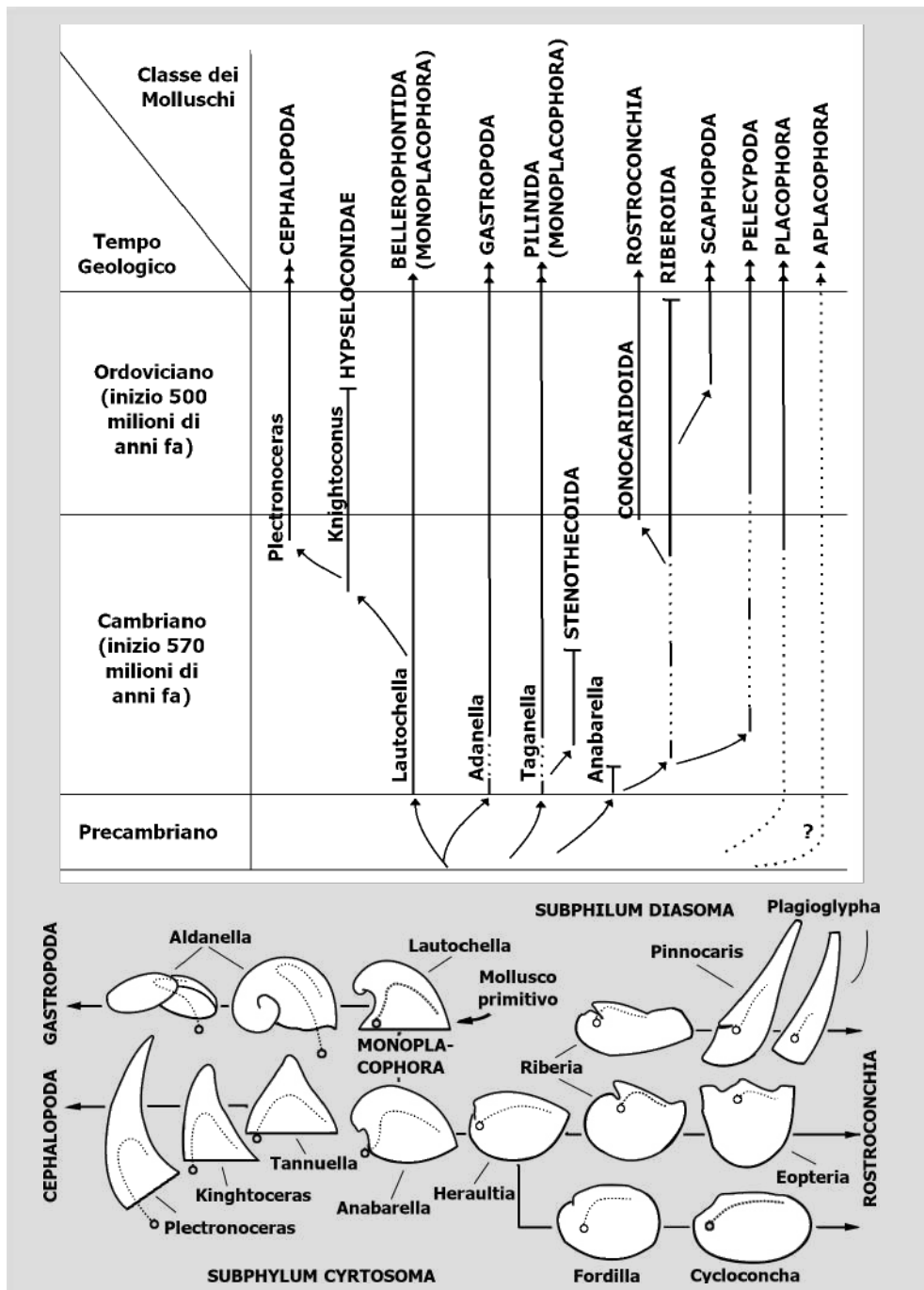


Figura 4.4 – A) Distribuzione cronologica dei Molluschi (i tratti continui indicano le fasi documentate; per il periodo Ordoviciano la doppia freccia indica che la classe è ancora vivente, il trattino orizzontale indica che si è estinta). **B)** Schema della possibile origine dei molluschi univalvi e bivalvi: il cerchietto indica la bocca e il tratto punteggiato l'intestino.

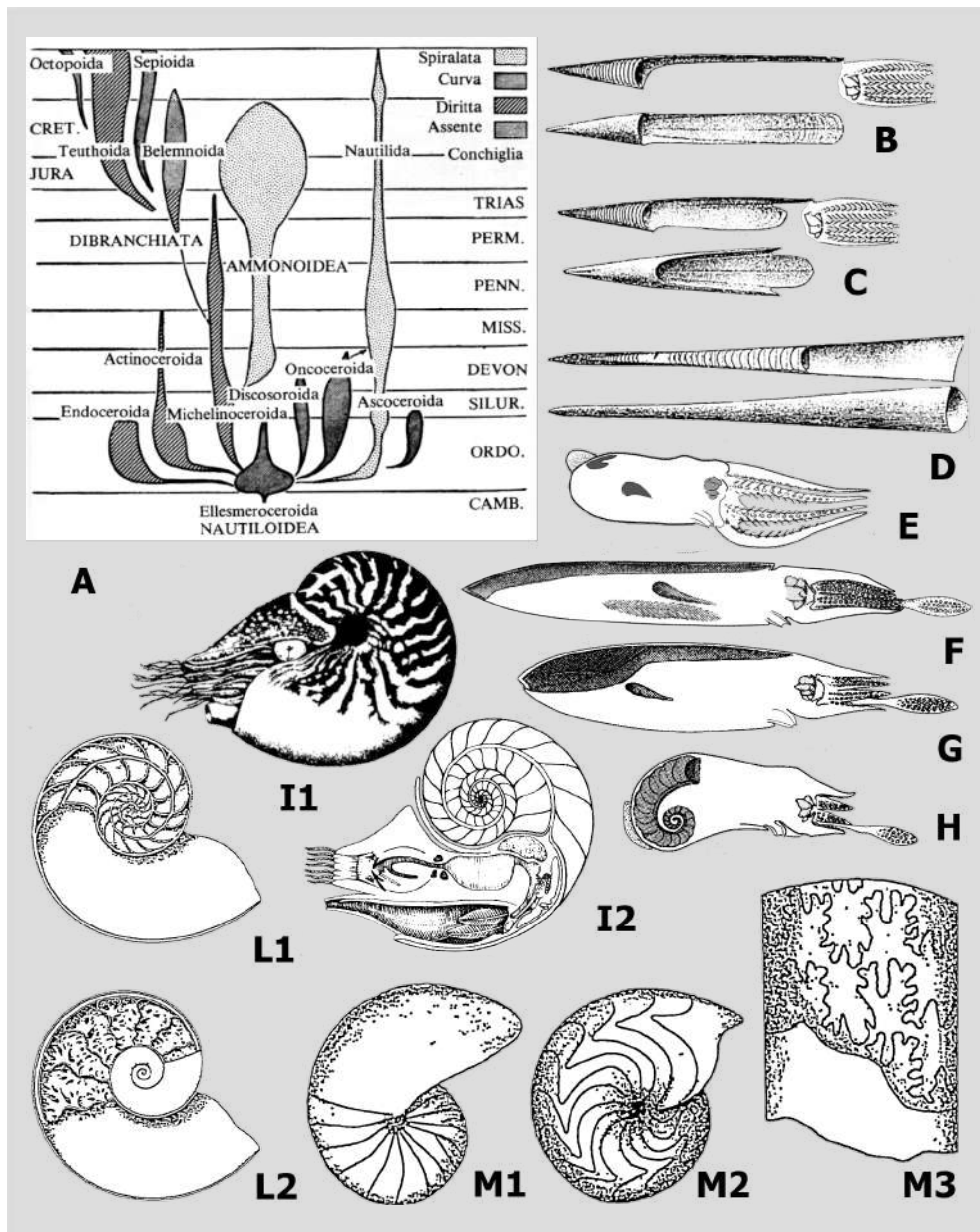


Figura 4.5 – Mollusci: Cefalopodi: **A)** Distribuzione cronologica. **B)** *Chondroteuthis* (Belemnoteuthidae). **C)** *Phragmoteuthis* (Phragmoteuthidae). **D)** *Aulacoceras* (Aulacoceratidae). **E)** *Palaeoctopus* (Palaeoctopidae). **F)** *Loligosepia* (Loligosepiidae). **G)** *Belosepia* (Sepiidae). **H)** *Spirula* (Spirulidae). – Nautiloidea: **I)** *Nautilus* (Nautilidae) vista laterale e organizzazione interna (**I2**). **L)** struttura interna della conchiglia di un *Nautilus* (**L1**) e di una ammonite (**L2**). **M)** Differenze nella struttura delle conchiglie di *Nautilus undulatus* con suture semplici (**M1**); di *Muensteroceras rotarius* ammonite con suture angolari (**M2**) e *Baculites* con suture complesse (**M3**). – [B: Giurassico; C, F: Triassico-Giurassico; D: Triassico; E, M1, M3: Cretaceo; M2: Carbonifero; G: Terziario (Eocene) H: Quaternario (vivente)].

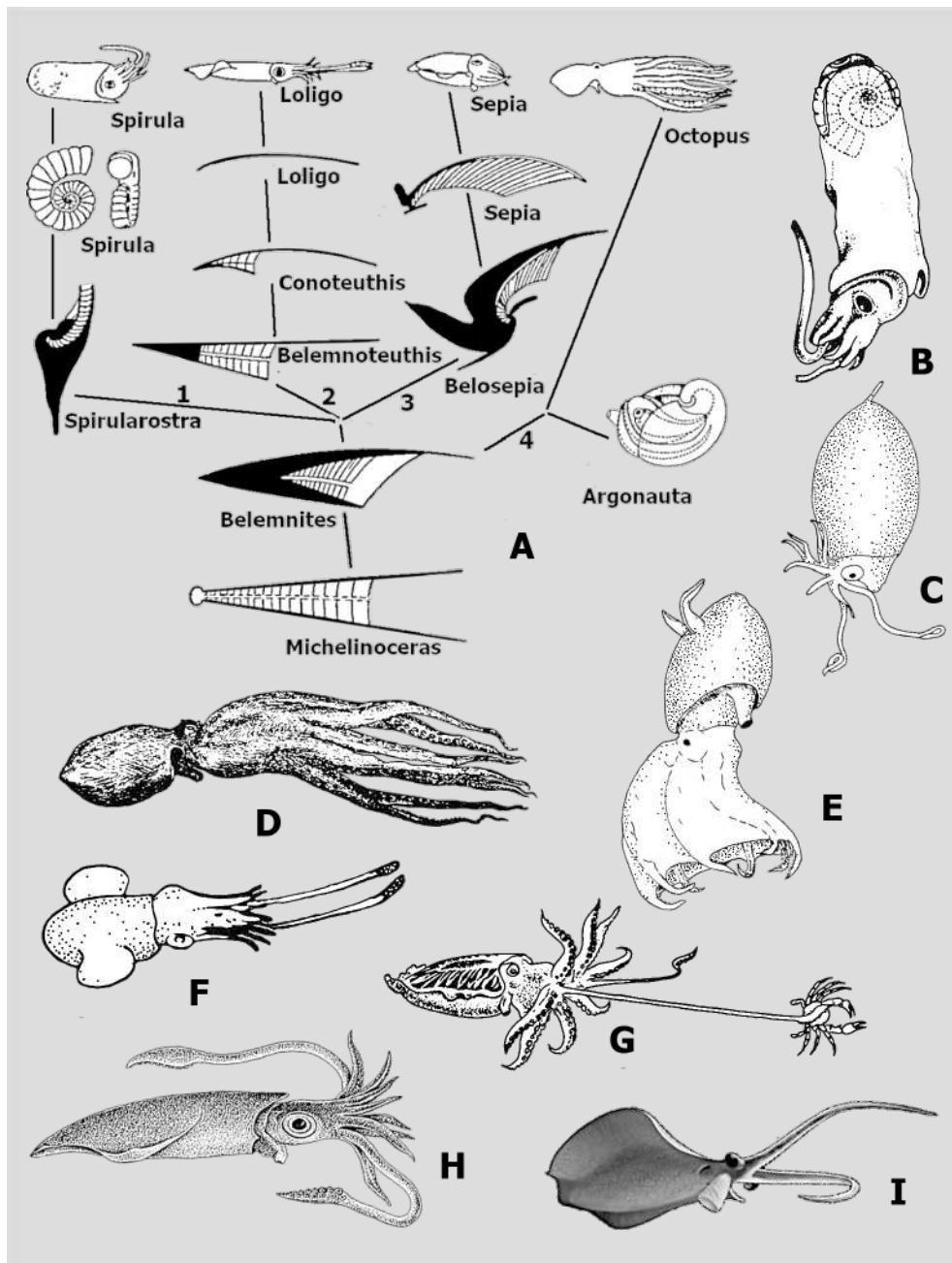


Figura 4.6 – Molluschi: Cefalopodi: **A)** Evoluzione della conchiglia dei Cefalopodi: **(1)** la conchiglia ha mantenuto il fragmocono, **(2)** è ridotta al solo periostraco, **(3)** sono presenti rostro e fragmocono, **(4)** conchiglia assente. **B)** *Spirula* (unico genere vivente di dibranchiato con fragmocono spirulato). **C)** *Helicobranchia pfeifferi*. **D)** *Octopus*. **E)** *Vampyroteuthis infernalis*. **F)** *Sepiella owstoni*. **G)** *Sepia officinalis*. **H)** *Loligo vulgaris*. **I)** *Nectocaris*.

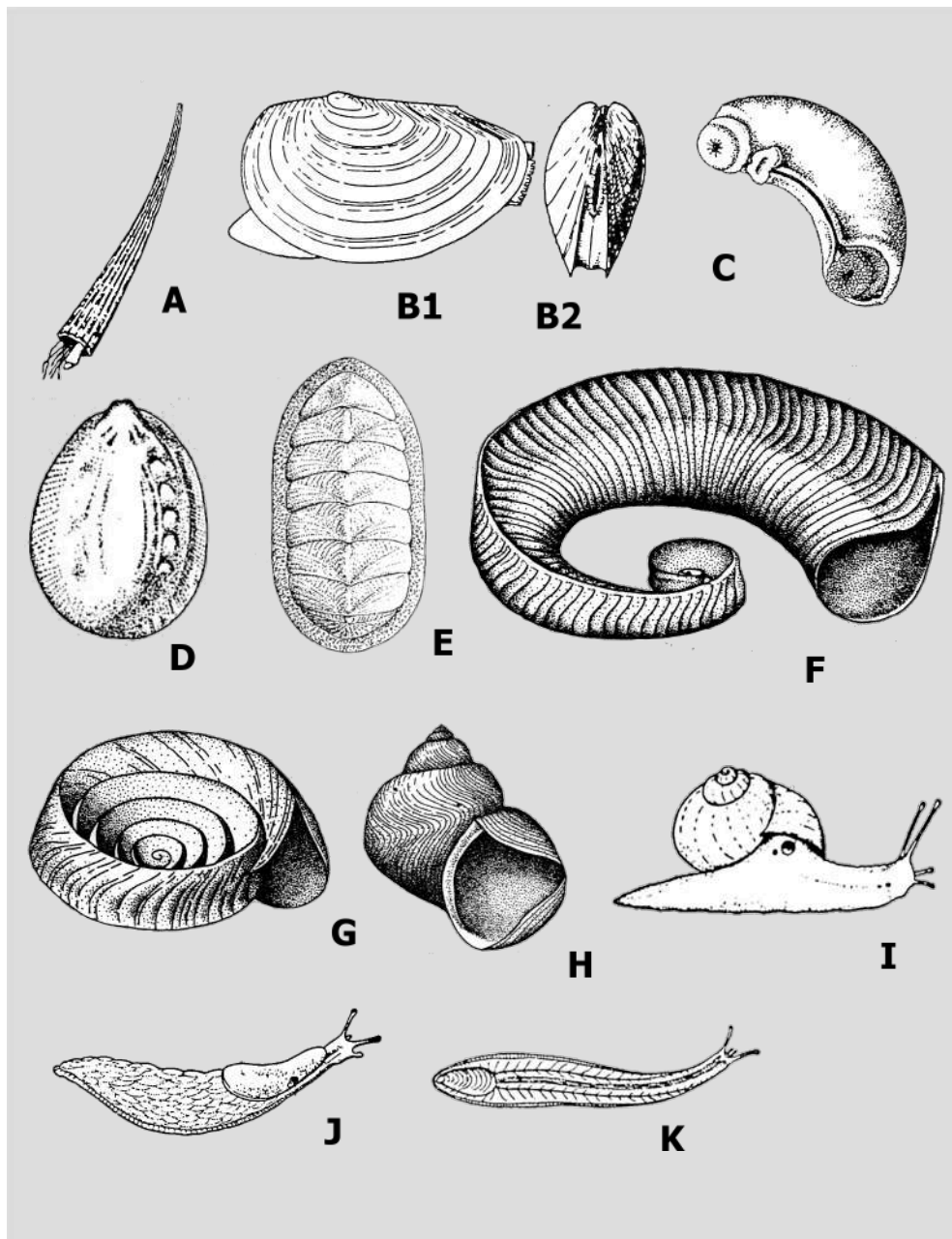


Figura 4.7 – Molluschi: **A**) Scafopode. **B**) Esempio di un bivalve nelle due viste: **(B1)** dalla valva sinistra e **(B2)** dal sifone. Aplacofori: **C**) *Neomenia* (Neomeniidae). – Monoplacophora: **D**) *Biopulvina*. Polyplacophora: **E**) *Chiton*. Gasteropodi fossili: **F**) *Lecanospira*; **G**) *Ecculiomphalus*; **H**) *Sinuopea*. Gasteropodi viventi: **I**) *Helix*; **J**), *Arion*, **K**) *Testacella*. [A: Ordoviciano-Recente; F-H: Ordoviciano].

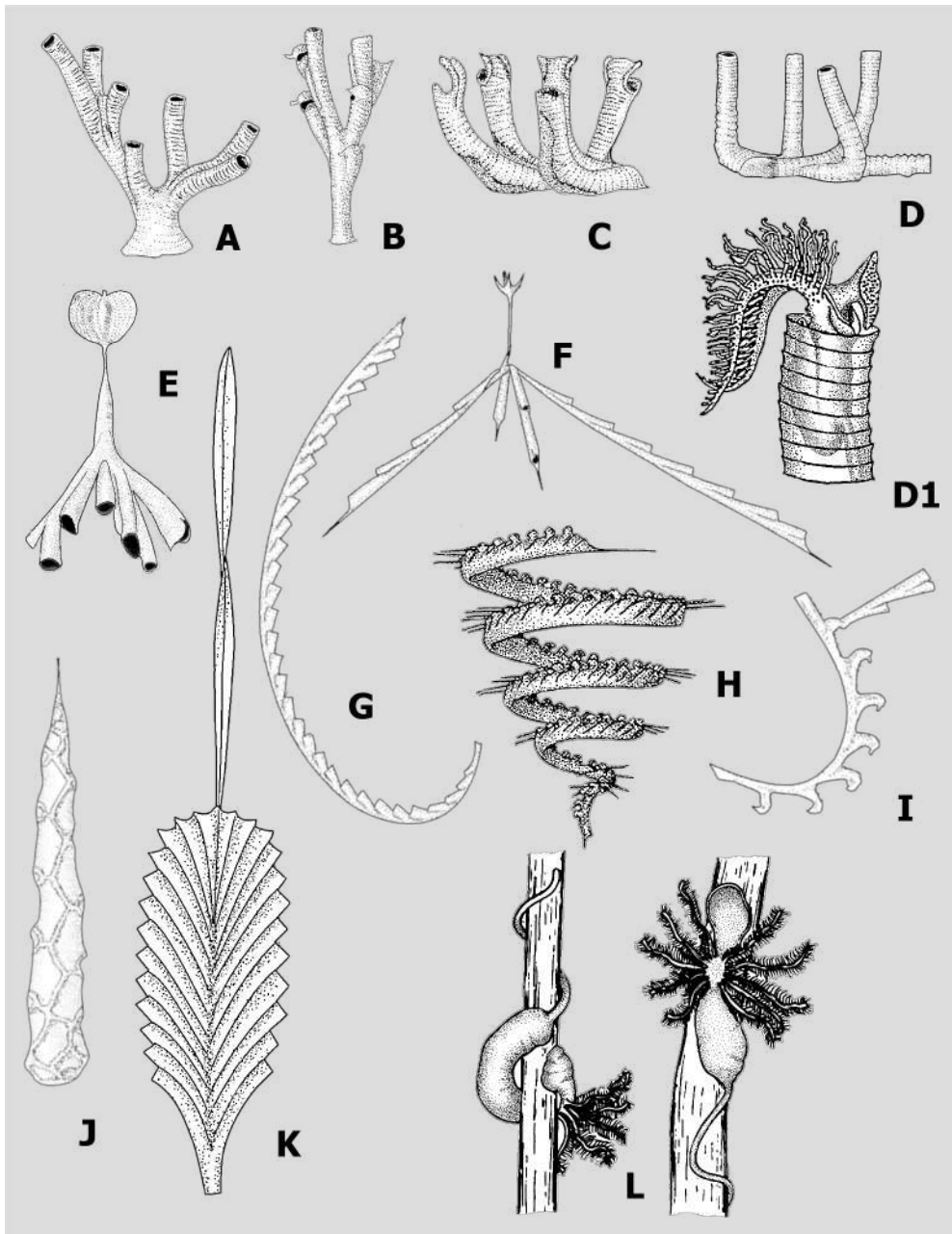


Figura 4.8 – Graptoliti: Hemichordata: Pterobranchia: **A)** *Dendrotubus*. **B)** *Dendrograptus*. **C)** *Epigraptus*. **D)** *Rhabdopleura* colonia, individuo isolato (**D1**). **E)** *Rhabdinopora*. **F)** *Linograptus*. **G)** *Bohemograptus*. **H)** *Cyrtograptus*. **I)** *Spirograptus*. **J)** *Holoretiolites*. **K)** *Petalograptus*. **L)** *Cephalodiscus* uscito dal cencio, che striscia usando l'epistomio. – [A: Ordoviciano-Siluriano; B,C, E: Ordoviciano; D: Cambriano Recente; F-K: Siluriano]

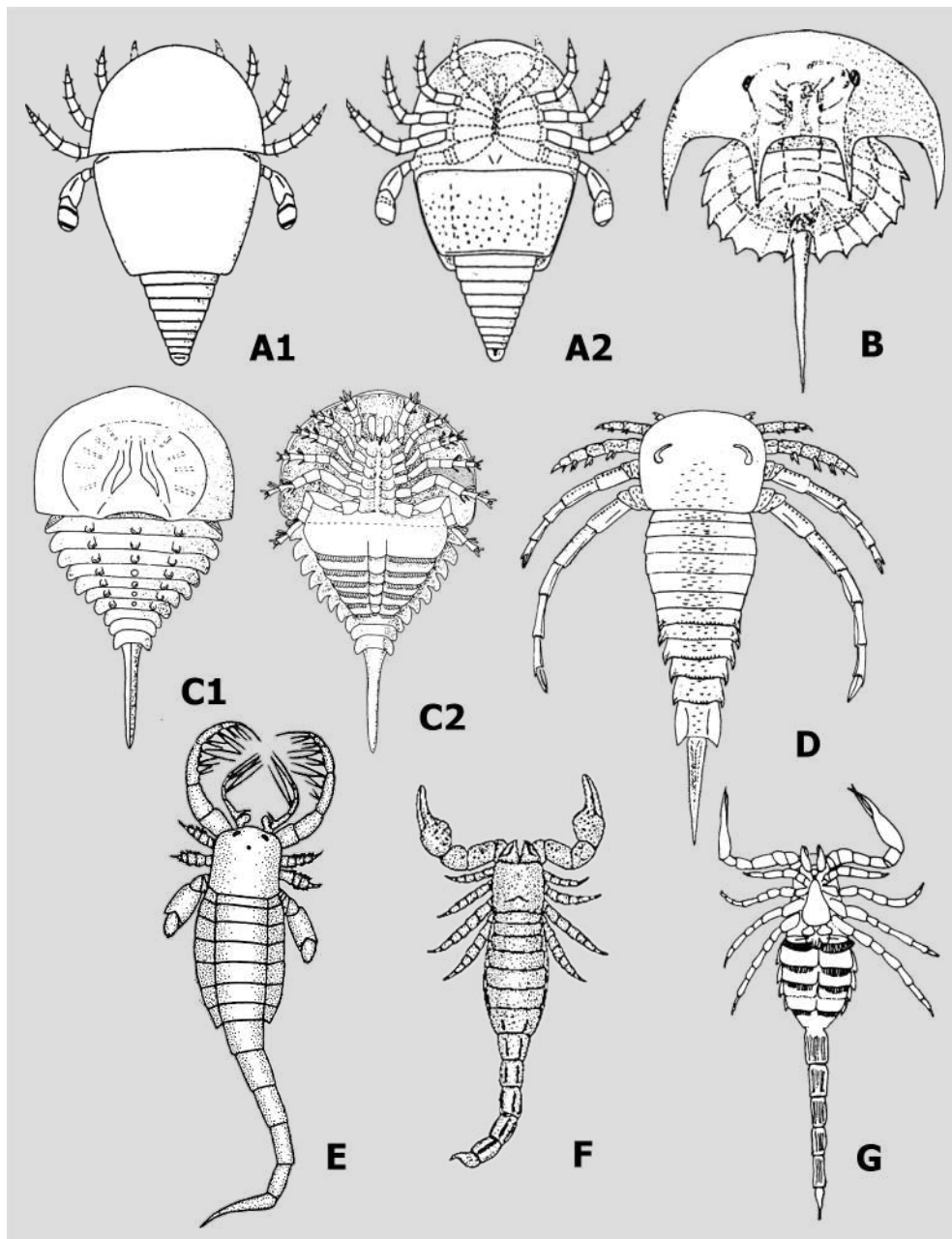


Figura 4.9 – Chelicerati: **A**) *Diploaspis* (Xiphosura: Diploaspidae), vista dorsale (**A1**) e ventrale (**A2**). **B**) *Euproops danae* (Xiphosura: Balinuridae). **C**) *Weinbergina opitzi* (Euchelicerata: Weinberginidae), vista dorsale (**C1**) e ventrale (**C2**). **D**) *Parastylonorus ornatus* (Eurypterida). **E**) *Mixopterus kiaeri* (Eurypterida). **F**) *Palaeophonus nunciatus* (Aracnida: Palaeophonidae). **G**) *Waeringoscorpio hefteri* (Aracnida: Proscorpiidae) – [A, C: Devoniano; D-E: Siluriano; F-G: Siluriano-Carbonifero B: Devoniano] [NT - i disegni non sono in proporzione].

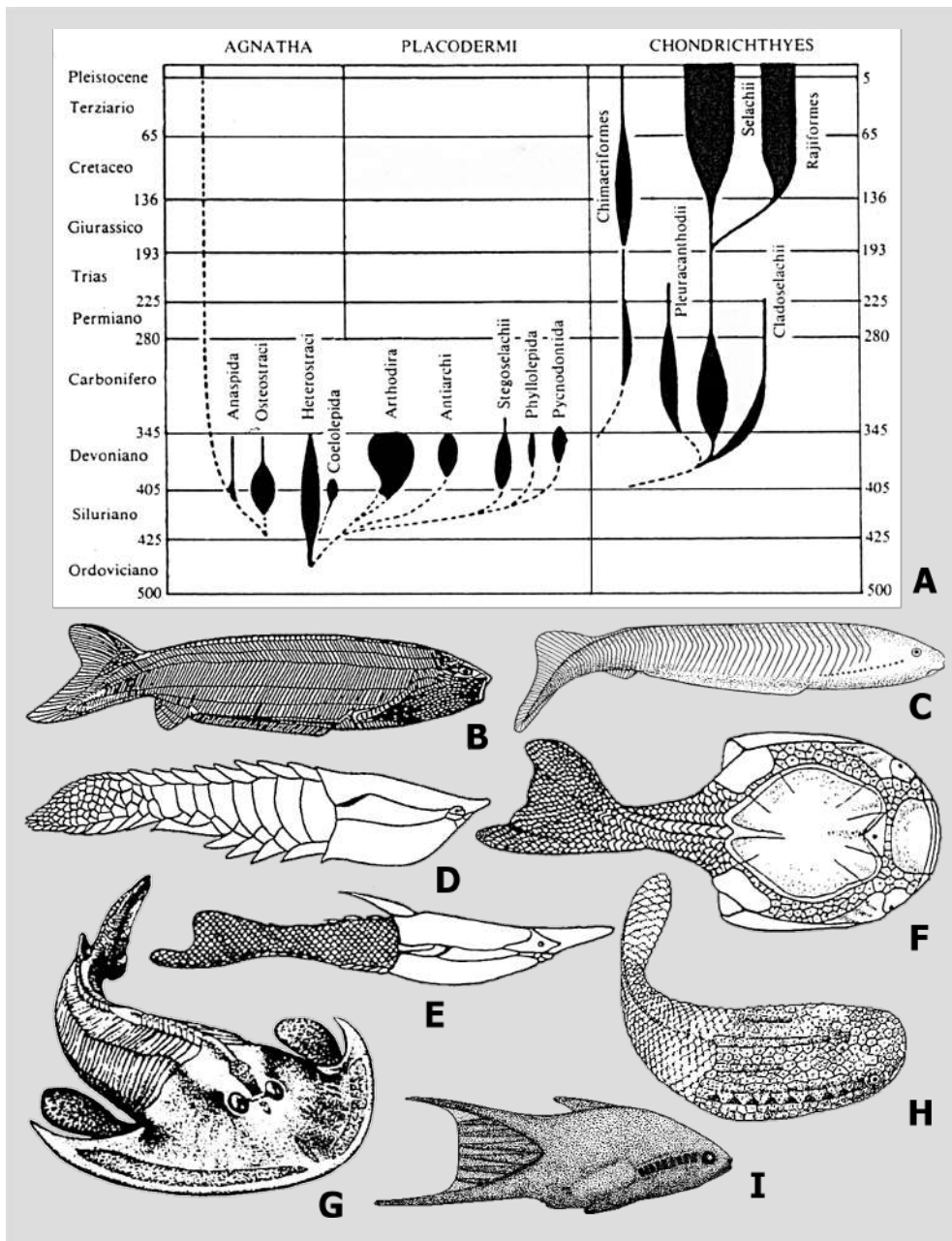


Figura 4.10 – Pesci: **A)** Relazioni filetiche probabili fra Agnati, Placodermi e Condroitti. **Agnatha:** Monorhina: Anaspida: **B)** *Pharyngolepis*, **C)** *Jamoytius*; Diplorhina: Heterostraci: **D)** *Anglaspis*. **E)** *Pteraspis*, **F)** *Depranaspis*, **G)** *Hemicyclaspis*. Monorhina: Osteostraci: **H)** *Astrapsis*. Thelodonti: Furcacaudiformes: **I)** *Furcacauda*. – [B: Siluriano; C: Siluriano sup.; D-E: Devoniano inf.; D-E: Ordoviciano; I: Siluriano-basso Devoniano].

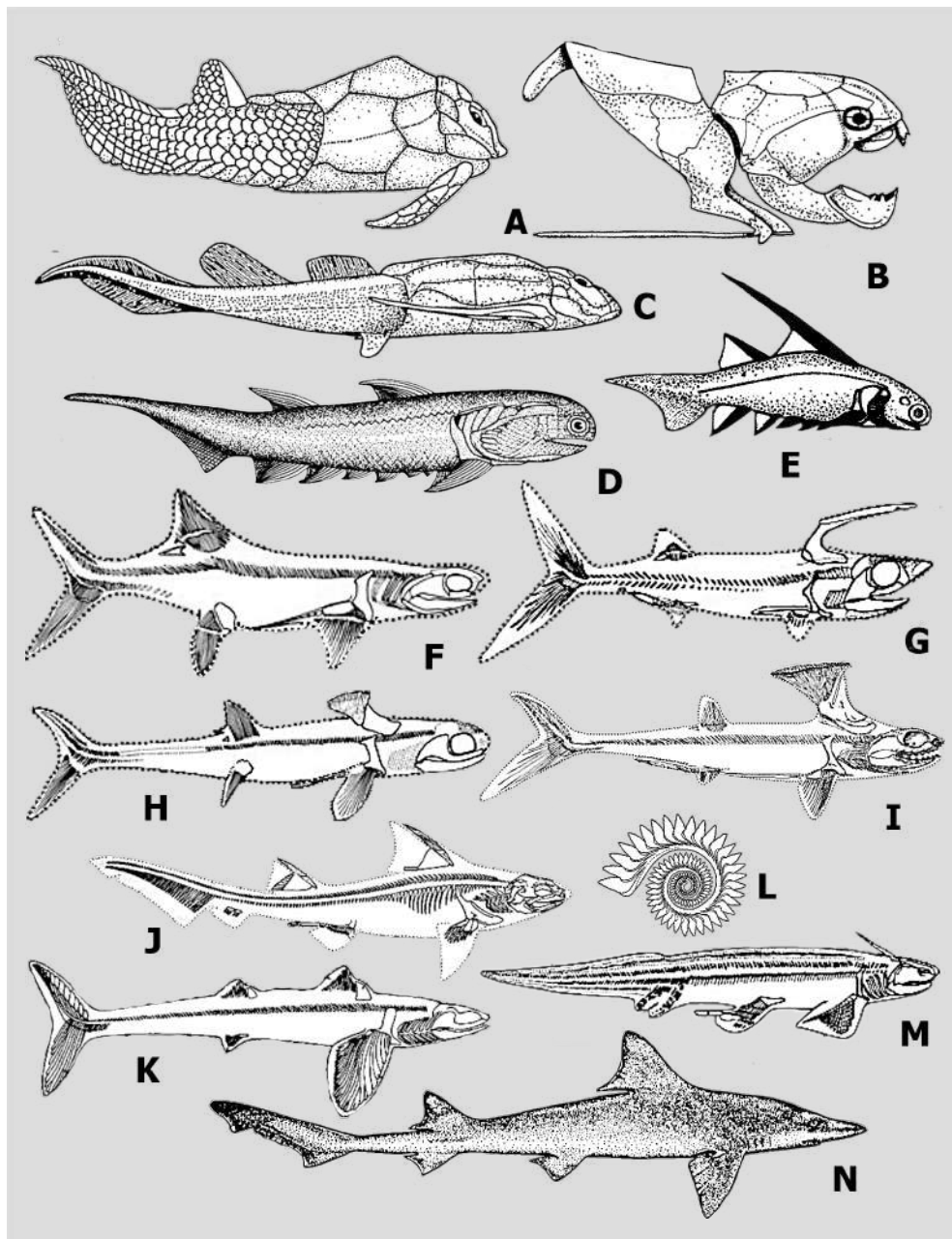


Figura 4.11 – Placodermi: **A)** *Pterichthyodes*, **B)** *Dunkleosteus*, **C)** *Bothriolepis*. – Acanthodi: **D)** *Climatius*, **E)** *Parexus*. – Condroitti: **F)** *Denaea*, **G)** *Falcatus* (F, G: Falcatidae); **H)** *Stethacanthus*, **I)** *Akmonistion* (H, I: Stethacanthidae); **J)** *Hybodus* (Hybodontidae); **K)** *Cladoselache* (Cladoselachidae); **L)** *Helicoprion* (Helicoprionidae); **M)** *Pleuracanthus* (Xenacanthidae); **N)** *Centrophorus granulatus* (Centrophoridae, attuale). – [A-E: Devoniano; F: Carbonifero-Permiano; G, I, M: Carbonifero; H: Devoniano-Permiano; J: Permiano-Cretaceo; K: Devoniano; L: Permiano].

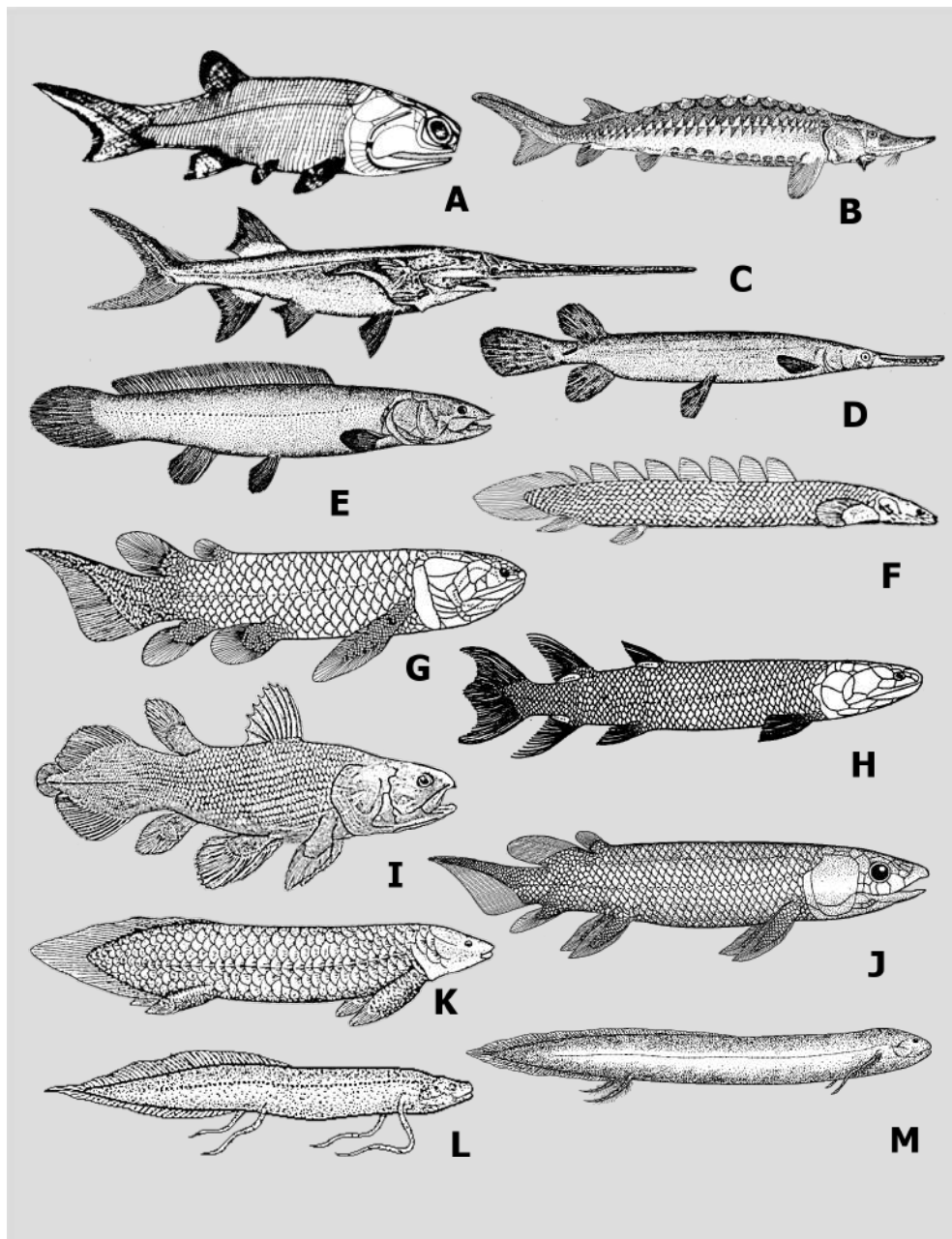


Figura 4.12 – Actinopterygii: Chondrostei: **A**) *Moythomasia nitida* (Paleoniscidae); **B**) *Acipenser sturio* (Acipenseridae); **C**) *Polyodon spatula* (Polyodontidae); **D**) *Lepisosteus* (Lepisosteidae); **E**) *Amia calva* (Amiidae); **F**) *Polypterus bichir* (Polypteridae). – Sarcopterygii: Crossopterygii Rhipidistia: **G**) *Holoptychius* (Holoptychiidae); **H**) *Eusthenopteron* (Tristricopteridae); **I**) *Latimeria chalumnae* (Latimeriidae); Dipnoi: **J**) *Dipterus* (Dipteridae); **K**) *Neoceratodus forsteri* (Neoceratodontidae); **L**) *Protopterus* (Protopteridae); **M**) *Lepidosiren paradoxa* (Lepidosirenidae). – [A, G, H, I: Devoniano; B-F, J-M: forme attuali].

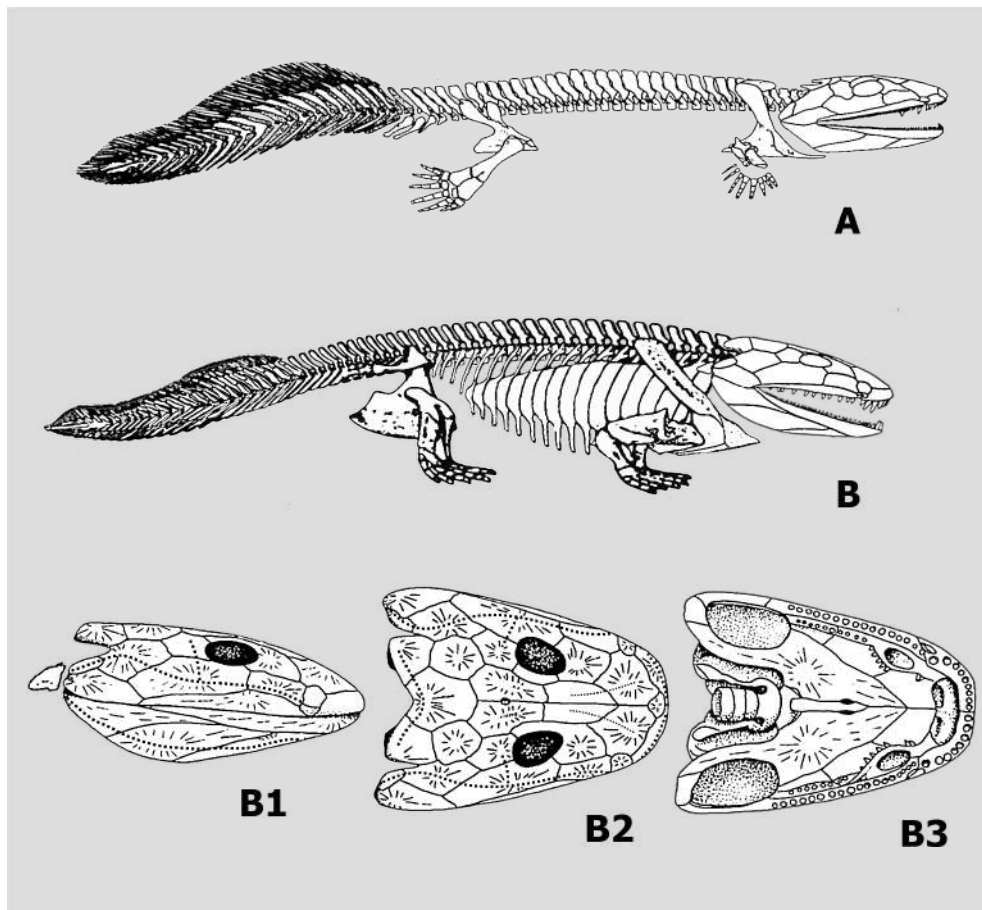
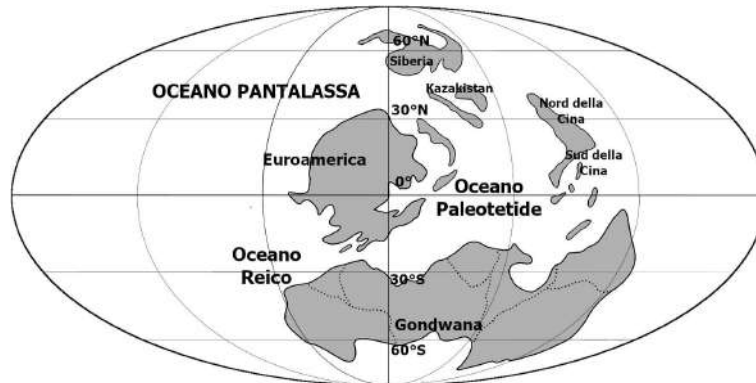


Figura 4.13 – Tetrapodi del Devoniano superiore: **A)** *Acanthostega* (Acanthostegidae); **B)** *Ichthyostega* (Ichthyostegidae): cranio in vista laterale (**B1**), dorsale (**B2**) e ventrale (**B3**) [con il tratteggio sono indicati i canali della linea laterale].

V - Il Carbonifero (360-286 Ma)



Posizione delle terre emerse durante il Carbonifero e zone del Gondwana da cui si origineranno: 1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4. India, 5. Antartide, 6. Australia.

Prima di esaminare i principali eventi del Carbonifero può essere opportuno riprendere alcuni argomenti ai quali abbiamo accennato a proposito della documentazione paleontologica. Infatti, dato che col Carbonifero ci troviamo di fronte a un notevole incremento della complessità tanto degli ambienti terrestri che di quelli marini, dobbiamo tener conto di alcuni importanti fattori che caratterizzano e pongono dei limiti alla documentazione esistente.

La conservazione di un fossile richiede una serie di condizioni che ne determinano la probabilità di conservazione, le cosiddette *condizioni tafonomiche*.

Cominciando dagli ambienti marini, dato che in essi le condizioni sono rimaste sostanzialmente costanti fin dal Precambriano (naturalmente, prescindendo dai fenomeni generali di innalzamento o abbassamento della temperatura o del livello dei mari, tanto localmente che su scala più o meno globale), gli organismi possono conservarsi e fossilizzarsi alle seguenti condizioni fondamentali: a) la sedimentazione sufficientemente rapida, in modo da seppellire l'organismo prima che esso sia completamente disintegrato; b) le acque sufficientemente calme in modo da ridurre gli effetti di trascinamento e di dispersione delle parti o della loro frantumazione; c) se a queste condizioni si aggiungono quelle ambientali asfittiche, che impediscono in buona misura i normali processi putrefattivi, avremo le condizioni ideali per la conservazione degli organismi. Nei particolari casi in cui si ha la rapi-

da silicizzazione (in pratica la sostituzione dell'organismo con un suo perfetto calco siliceo che può perfino riprodurre le strutture cellulari), avremo degli esemplari virtualmente perfetti, analogamente in caso di fosfatizzazione. Tuttavia, in ambienti marini e in generale per gli animali, la silicizzazione o la fosfatizzazione sono possibili solamente per organismi molto piccoli. Infine, avranno ovviamente la massima probabilità di conservarsi quelle strutture (conchiglie, ossa ecc.) che sono fortemente mineralizzate nel vivente.

In pratica, dunque, abbiamo buone probabilità di conoscere gli organismi di ambienti a fondali sabbiosi o fangosi, di lagune coralline e simili, mentre solo eccezionalmente avremo conoscenza di organismi che vivevano in ambienti oceanici o di scogliere aperte.

Analogamente, per gli ambienti continentali troveremo più facilmente i fossili di organismi di ambienti lacuali o palustri o che, comunque, frequentavano tali ambienti o vi erano facilmente trasportati dai corsi d'acqua, a formare depositi che si formavano nelle anse dei fiumi o, infine, in ambienti di deserti sabbiosi, dove tempeste di sabbia potevano facilmente seppellire gli organismi (vedremo che non pochi Rettili mesozoici erano, in effetti, animali di ambienti aridi). Raramente, invece, potranno conservarsi organismi di ambienti montani, tendenzialmente soggetti a erosione, o di foreste che non subiscano periodici allagamenti (e ciò potrebbe essere una spiegazione della relativa scarsità di fossili di animali terrestri in periodi, come vedremo, nei quali prevalevano largamente gli ambienti forestali).

È dunque evidente che la nostra conoscenza degli organismi, in particolare di quelli terrestri, è necessariamente frammentaria e ben di rado potremo recuperare sequenze evolutive sufficientemente continue che ci consentano di seguire con precisione l'origine di gruppi tassonomici di una certa importanza.

Venendo ora alle vicende proprie del Carbonifero occorre dire, innanzitutto, che i grandi depositi di carbone che hanno dato il nome al periodo e che portarono fin dai primi dell'800 al riconoscimento di questa fase della storia della Terra, formalmente definita nel 1822, sono piuttosto caratteristici del Carbonifero superiore, mentre sono quasi assenti nel Carbonifero inferiore, durante il quale abbondano i depositi calcarei, che sono generalmente indice di condizioni di clima caldo. Pertanto, fin dalla fine dell'800 i geologi nord-americani avevano suddiviso il Carbonifero in due periodi: Mississippiano (360-320 Ma) e Pennsylvaniano (320-286 Ma) e i testi americani, molto spesso, non parlano affatto di Carbonifero e considerano separatamente queste due fasi.

Sotto l'aspetto climatico il Carbonifero, specie quello superiore, è caratterizzato da un gradiente termico accentuato, così che, specialmente durante quest'ultimo periodo e all'interno delle masse continentali poste alle alte latitudini, vi erano estese aree glaciali, mentre la fascia equatoriale godeva di temperature evidente-

mente elevate, che dovevano essere presenti anche nella fascia temperata piuttosto ristretta dove le piante hanno chiari segni di una forte fluttuazione stagionale dei ritmi di accrescimento. Comunque, specie nelle regioni settentrionali, i ghiacciai dovevano in certi punti raggiungere il mare, dato che in formazioni sedimentarie marine si trovano ciottoli erratici, evidentemente, a suo tempo, incorporati in iceberg e caduti sul fondo allo scioglimento della massa di ghiaccio.

Vediamo intanto quali furono le principali vicende delle *biocenosi*, cominciando naturalmente dagli ambienti marini.

Sappiamo pochissimo delle alghe e quello che sappiamo degli Acritarchi indica che questi ebbero una certa ripresa, ma non raggiunsero mai le fioriture precedenti.

Fra i Protozoi fanno la loro comparsa durante il Carbonifero inferiore, ma con poche e relativamente rare specie, i Fusulinidi, un gruppo di Foraminiferi allungati, più o meno a forma di sigaro, che ebbero poi una spettacolare fioritura, e che comprendono anche forme giganti di lunghezza superiore a 10 centimetri.

Dopo le estinzioni della fine del Devoniano alcuni gruppi fra quelli sopravvissuti proseguirono nella loro decadenza e finirono coll'estinguersi, alcuni ebbero una modesta ripresa mentre altri ebbero una ripresa completa e a volte spettacolare.

Caratteristica della prima condizione è la sorte dei Placodermi: questi “pesci corazzati” si estinsero completamente nel periodo iniziale del Carbonifero inferiore (Mississippiano).

Una ripresa inizialmente modesta fu quella di Tabulati e Stromatoporidi, il cui graduale sviluppo finì per culminare nella formazione di grandiose barriere durante il successivo Permiano. Lo sviluppo delle barriere subì una serie di crisi, la prima delle quali nel Triassico, quando i Tetracoralli si estinsero e comparvero madrepori e coralli di tipo moderno. Nel Carbonifero le scogliere di origine organica furono poca cosa, formate principalmente da Briozoi, Brachiopodi e alghe calcaree. Tuttavia, come si è detto, il Carbonifero inferiore è caratterizzato da estese formazioni calcaree, in buona parte dovute a Brachiopodi, Crinoidi, Briozoi e Molluschi.

I Brachiopodi, invece, ebbero una fortissima ripresa, anzi diedero origine a un gruppo particolare, i Produttidi (Fig. 3.8B-C), che presentavano una grande quantità di lunghe spine sulla valva ventrale che ne permetteva l'ancoraggio su fondali incoerenti. In diversi generi la specializzazione giunse più tardi, nel Permiano, con la trasformazione della valva ventrale in una struttura conica dalla cui superficie le spine sporgevano come radici formando dei veri e propri tappeti.

I Briozoi produssero in grande abbondanza specie dall'impalcatura calcarea a forma di rete, nelle cui maglie restavano intrappolati materiali sedimentari, formando delle specie di cuscini, che rimanevano normalmente sotto il limite di marea e attorno ai quali spesso si formavano delle cosiddette *praterie* di Crinoidi.

L'abbondanza di questi animali, che dipendono tutti per la loro alimentazione dal microplancton, indica chiaramente come questo fosse estremamente abbondante, almeno localmente.

Pure abbondanti e variati sono per tutto il Carbonifero i molluschi bentonici, bivalvi e gasteropodi. Interessante è il destino dei Cefalopodi: le Ammoniti, che erano sopravvissute all'estinzione devoniana con pochissime specie, quasi tutte riferibili alla famiglia Xenodiscidae, ebbero una ripresa spettacolare e un'evoluzione rapida, con un avvicinarsi di specie che ne fanno addirittura dei caratteristici fossili guida; i Nautiloidi, invece, andarono incontro a un lento e graduale declino.

Anche se di rado se ne parla, non possiamo trascurare la particolare fauna di Mazon Creek, non tanto per la sua singolarità, quanto per il fatto che la fauna di questa località è un vero ammonimento contro le facili generalizzazioni. Infatti a Mazon Creek sono stati raccolti un grande numero di noduli che, aperti, rivelano una serie di organismi che non contengono parti mineralizzate, cioè organismi che generalmente non lasciano fossili: accanto a specie appartenenti a phyla noti, come un Onicoforo (tuttavia ancora in un contesto acquatico), sono presenti anche diverse specie dalla struttura assolutamente straordinaria che non possono essere confrontate con alcun phylum noto. Mazon Creek dunque è la dimostrazione non solo che anche gli straordinari giacimenti della Cina, quelli della Burgess Shale ecc. non ci danno un quadro completo delle faune di invertebrati paleozoici, ma che i diversi phyla, che necessariamente devono avere avuta un'origine assai antica, sopravvivevano ancora nel Carbonifero e quindi è d'obbligo tener presente che la nostra conoscenza delle faune paleozoiche è veramente molto parziale.

Dei Crossopterigi, come si è visto, pochi Ripidisti e Celacantidi sono presenti nel Carbonifero, ma non furono mai particolarmente abbondanti o vari. Notevole sviluppo ebbero invece gli Actinopterigi, ma soprattutto è caratteristica l'esplosione evolutiva dei Condroitti. Questi sono generalmente noti in modo incompleto, dato il loro scheletro cartilagineo, tuttavia essi produssero in questo periodo diverse forme assolutamente straordinarie, sebbene di non grandi dimensioni (generalmente intorno al metro di lunghezza). Mi riferisco da un lato agli Eugeneodontidi, squali la cui morfologia è poco conosciuta a eccezione di uno straordinario complesso dentario posto nella mandibola e avvolto a spirale (Fig. 4.11L). Si tratta di uno sviluppo estremo di quello che è l'avvicendamento normale nella dentatura dei Condroitti, nei quali i germi dentari sono disposti in file e si sviluppano scivolando in avanti, così che il dente posto più anteriormente e che è completamente sviluppato, quando è usurato cade e viene sostituito da quello che si trova subito dietro di esso. Negli Eugeneodontidi, invece, i denti maturi non venivano persi. Tuttavia non si capisce come funzionasse la spirale dentaria di questi squali. Un altro gruppo stranissimo, fortunatamente assai meglio noto, è quello degli Ste-

tacantidi. Questi presentavano delle appendici straordinarie; per esempio, *Stethacanthus* (Fig. 4.11H-I) aveva subito dietro la testa una grande spina, piatta dorsalmente e sormontata da numerosissime piccole spine, mentre un'altra placca ricoperta di dentini si trova sopra la testa; nel genere *Falcatus* (Fig. 4.11G) i maschi avevano la spina dorsale lunga, sottile e ripiegata in avanti e ugualmente coronata da una modesta placca di dentini. Personalmente è mia impressione che abbiamo qui alcuni esempi di un particolare tipo di sviluppo ipertelico⁴⁰ della spina che si trova davanti alla pinna dorsale anteriore in *Cladoselache* (Fig. 4.11K) e che, in altre e più "normali" forme si trova in molti Condroitti.

Venendo agli ambienti terrestri, l'evoluzione e radiazione delle piante terrestri, proseguì per tutto il Carbonifero inferiore dando origine nel Carbonifero superiore a grandi foreste palustri. Queste piante, però, dovevano essere legate ad ambienti umidi o temporaneamente inondati, sia per lo sviluppo delle superfici assorbenti che per la riproduzione tramite spore. Nel Carbonifero superiore le imponenti foreste palustri, che hanno dato origine ai depositi carboniferi, erano costituite principalmente da Pteridofite (*Lepidodendron* e *Sigillaria*) che potevano raggiungere un'altezza di ca. 30 m e un diametro alla base di ca. 2 m. Nel caso dei Lepidodendri, la struttura del fusto li rendeva notevolmente fragili, ma la base delle piante era costituita da una serie di diramazioni ramificate che si estendevano anche per tre metri dalla base del tronco, intrecciandosi con quelle degli alberi vicini, mentre le vere radici erano deboli e poco sviluppate (cosa abbastanza logica per organismi che crescevano su un terreno saturo d'acqua). Poiché gli alberi crescevano estremamente fitti, è anche verosimile che le fronde degli uni si intrecciassero o si appoggiassero a quelle dei vicini. Il risultato doveva essere che le piante si sostenevano le une con le altre, ma che, nel caso che questa *resistenza cooperativa* fosse vinta, per esempio da un uragano particolarmente violento, ne doveva seguire un *effetto domino* che portava alla simultanea caduta di migliaia di piante.

Per motivi pratici useremo una classificazione semplificata e non terremo alcun conto di intere famiglie rappresentate da pochi generi e specie (Fig. 5.1A).

Lepidodendri e Sigillarie (Fig. 5.2A-B) sono piante imponenti che potevano raggiungere i trenta metri di altezza e due metri di diametro. Le Lepidodendrali sono strettamente legate alle Licopodiali che, come tutti studiano a botanica, sono attualmente rappresentate solo da un numero limitato di specie, di modeste dimensioni. In queste foreste, sottostante allo strato arboreo vi era una fitta vegetazione di piante almeno superficialmente simili a felci; parte di esse appartenevano agli stessi gruppi delle specie arboree o a gruppi affini, ma nel Carbonifero superiore il

⁴⁰ In biologia si intende lo sviluppo eccessivo di organi, che possono diventare mostruosi ed eventualmente dannosi all'animale che li porta.

gruppo delle Pteridosperme, nel quale si sviluppano dei semi, partecipa a queste formazioni arbustive. Fra le Pteridosperme di notevoli dimensioni hanno particolare importanza, specie nel successivo Permiano inferiore, i generi *Glossopteris* (Fig. 5.2D), caratteristico di ambienti relativamente freddi del grande continente meridionale di Gondwana, e *Medullosa* (Fig. 5.2E) di ambienti a clima caldo umido: i suoi resti si rinvennero in numerosi giacimenti carboniferi.

Un altro gruppo di piante arboree che formavano foreste in ambienti relativamente più asciutti, ma pur sempre almeno temporaneamente molto umidi, sono le *Calamites*, pure grandi alberi, ma appartenenti alle Sfenopside, affini, cioè, agli attuali equiseti (Fig. 5.1B). Pure grandi alberi erano le Cordaitali (*Cordaites*) (Fig. 5.2F), queste ultime di particolare importanza in quanto affini alle vere Conifere, che fanno la loro comparsa proprio nella fase terminale del Carbonifero.

Come si può osservare dalle figure, molti di questi grandi alberi avevano un tronco particolarmente esile rispetto all'altezza. È probabile che fossero piante a sviluppo molto rapido, ma a vita relativamente breve, il che potrebbe spiegare il rapido accumulo di immense quantità di carbone.

Consideriamo adesso le faune terrestri e delle acque dolci.

Troviamo una notevole varietà di Attinopterigi e qualche Ripidistio e Celacanto, inoltre, relativamente abbondanti, i Pleuroacantodi un ramo particolare dei Condroitti, specializzato per le acque dolci e che compare alla fine del Devoniano; i rappresentanti di questo gruppo furono numerosi nel Carbonifero e nel Permiano e qualcuno sopravvisse fino al Trias inferiore (Fig. 4.11M).

Abbondanti sono i molluschi d'acqua dolce, tanto Bivalvi che Gasteropodi. Gli Insetti sono praticamente sconosciuti per tutto il Carbonifero inferiore, ma erano abbondanti nelle foreste pennsylvaniane ed estremamente variati. Diversi presentano notevoli somiglianze con gli insetti di tipo moderno e possono essere considerati loro antenati o, comunque, avere con questi relazioni abbastanza strette. Alcuni, come *Meganeura*, potevano raggiungere dimensioni eccezionali: circa 50 centimetri d'apertura d'ali. A proposito di *Meganeura* e delle specie a essa affini, queste sono spesso ricordate in opere divulgative come "libellule giganti" ed effettivamente somigliano superficialmente alle vere libellule, ma appartengono a un ordine estinto.

È importante ricordare che gli insetti alati più primitivi, allo stesso modo degli odierni Efemerotteri e Odonati, non potevano ripiegare indietro le ali sul corpo quando erano a riposo, capacità che comparirà solo durante le fasi terminali del Carbonifero. Inoltre, gli insetti carboniferi presentavano una varietà di specializzazioni assai notevole sia nelle zampe che nell'apparato boccale e si ha anche la comparsa dei primi apparati pungitori.

La maggior parte degli insetti carboniferi avevano sviluppo graduale e molti avevano larve acquatiche, tuttavia è probabile che alcuni avessero vere e proprie larve e metamorfosi completa.

I tetrapodi terrestri (o acquatici) sono in massima parte Anfibi Labirintodonti, fra questi predominano specie che variano dalle dimensioni di un grosso rospo a quelle di un piccolo cocodrillo. Molto più rari sono i cosiddetti Lepospondili (Fig. 5.3C-D), un eterogeneo insieme di animali di piccole dimensioni, suddivisi in diversi ordini, tra cui uno apodo e serpentiforme (Fig. 5.3E), le cui relazioni filogenetiche con gli altri anfibi, tanto contemporanei che successivi, hanno dato origine a infinite discussioni, tutt'altro che esaurite. Del resto, anche la sistematica tradizionale dei Labirintodonti è discutibile: pur dovendo ammettere che per la maggioranza dei generi la tradizionale divisione in Antracosauri e Temnospondili resta valida (Fig. 5.3A), per non pochi generi la loro inclusione in una delle suddivisioni più tradizionali appare una forzatura. Gli Antracosauri carboniferi sono quasi tutti forme fondamentalmente acquatiche, come *Proterogyrinus* e *Pholiderpeton*⁴¹ (Fig. 5.4B-C) e solo nelle fasi finali del Carbonifero compaiono i seimouriamorfi, indubbiamente anfibi, ma gli adulti di alcune specie erano, invece, sostanzialmente terrestri. I seimouriamorfi mostrano svariate affinità coi Rettili, tanto che è stato sostenuto che quest'ultimi potrebbero essere derivati dai primi. Si deve tuttavia rilevare che i seimouriamorfi conosciuti sono tutti contemporanei di indubbi rettili e, come vedremo, essendo prevalentemente permiani, vivevano in un periodo nel quale la radiazione dei Rettili era abbastanza avanzata.

Fra i Temnospondili carboniferi, come *Eryops* (Fig. 5.4D) troviamo un maggiore assortimento di forme; sebbene ripartite in numero più o meno equivalente tra quelle in cui gli adulti sembrano essere sostanzialmente terrestri e quelle che, anche da adulti, erano strettamente acquatiche.

Come si è detto, diversi piccoli tetrapodi delle fasi finali del Carbonifero sono stati considerati come appartenenti ai Rettili. Essi presentano indiscutibili affinità morfologiche con successive forme Permiane che certamente sono Rettili, ma la loro origine resta oscura e deve essere riportata al Carbonifero inferiore. Tuttavia, dato che il sostanziale “salto di qualità” fra anfibi e rettili è rappresentato dall'esistenza dell'*amnios* e del guscio semi-impermeabile delle uova, che permettono lo sviluppo diretto dell'embrione al di fuori dell'ambiente acquatico, non possiamo sapere se in questi animali si era già pienamente raggiunto lo stadio amniote.

⁴¹ Sono caratterizzati da una coda adatta al nuoto; *Pholidopteron* ha zampe piccole mentre *Proterogyrinus* aveva zampe robuste che probabilmente gli consentivano di muoversi anche sul terreno.

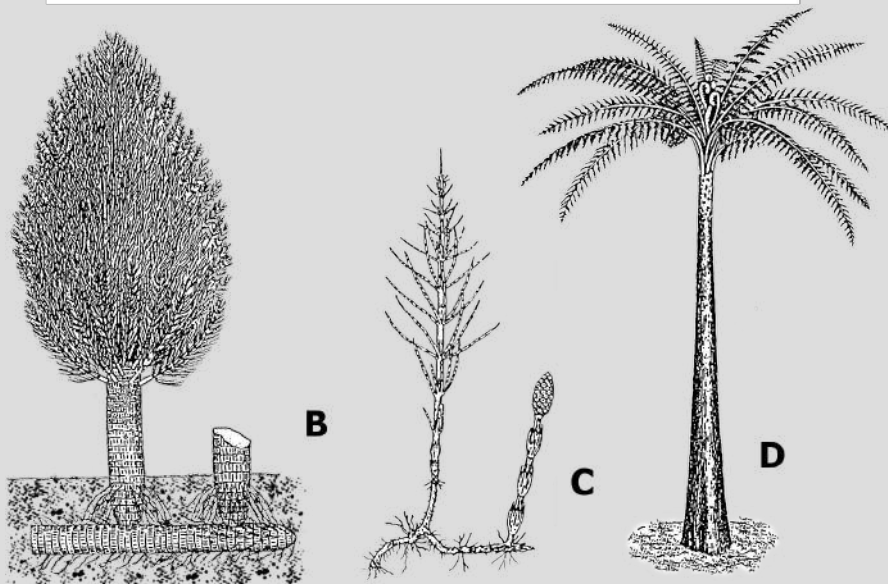
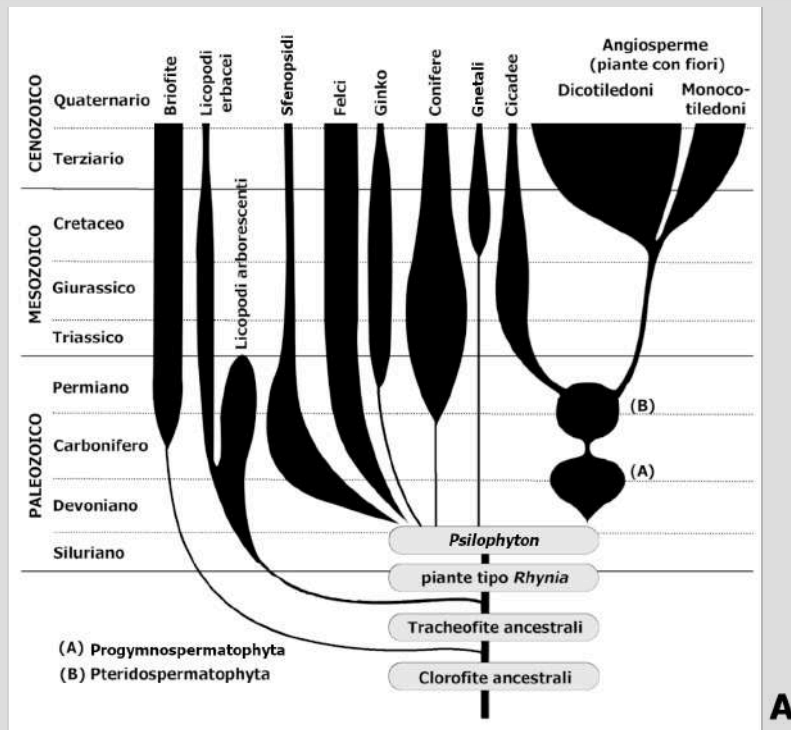


Figura 5.1 – A) Distribuzione cronologica e possibile filogenesi evolutiva di alcune delle prime forme di piante. – Tracheofite - Felci: Equisetopsida: **B)** *Calamites* (ca. 10 m di altezza) confrontata con **(C)** *Equisetum* attuale (ca. 50 cm). – Psaroniaceae: **D)** *Psaronius* (ca. 7.5 m). – [B: Carbonifero; D: Carbonifero-Permiano].

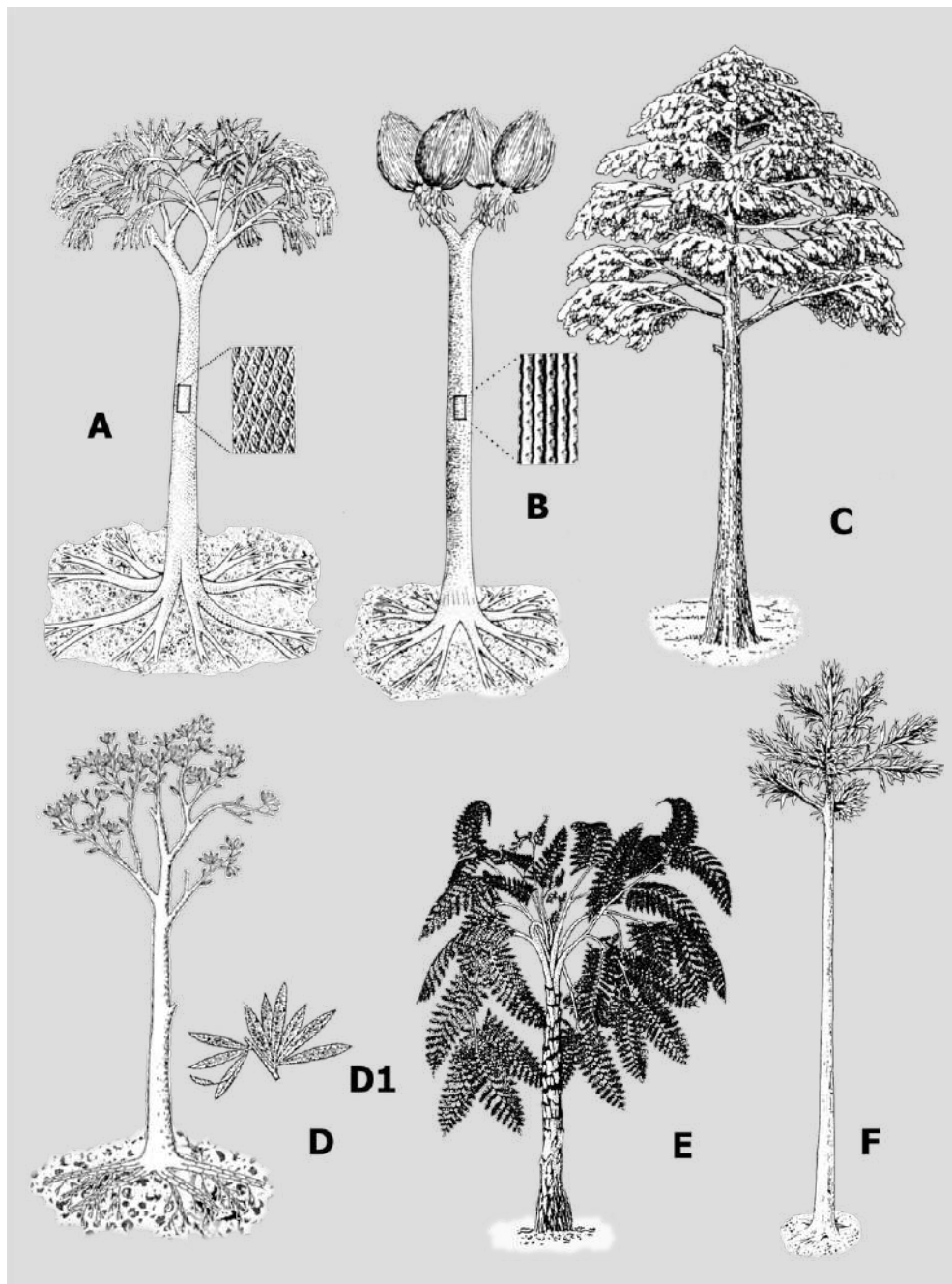


Figura 5.2 – Tracheophyta: Lycopside: **A)** *Lepidodendron* (Lepidodendraceae) (ca. 30 m), **B)** *Sigillaria* (Sigillariaceae) (ca. 30 m) – Progymnospermatophyta: **C)** *Archaeopteris* (ca. 23 m). – Pteridospermatophyta: **D)** *Glossopteris* (Glossopteridaceae) (ca. 30 m); **E)** *Medullosa* (Medullosaceae) (ca. 4,5 m) – Pinopsida: **F)** *Cordaites* (Cordaitaceae). – [A: Carbonifero-Triassico; B, E: Carbonifero-Permiano; C: Devoniano-Carbonifero; D: Permiano-Triassico; F: Permiano-Triassico]

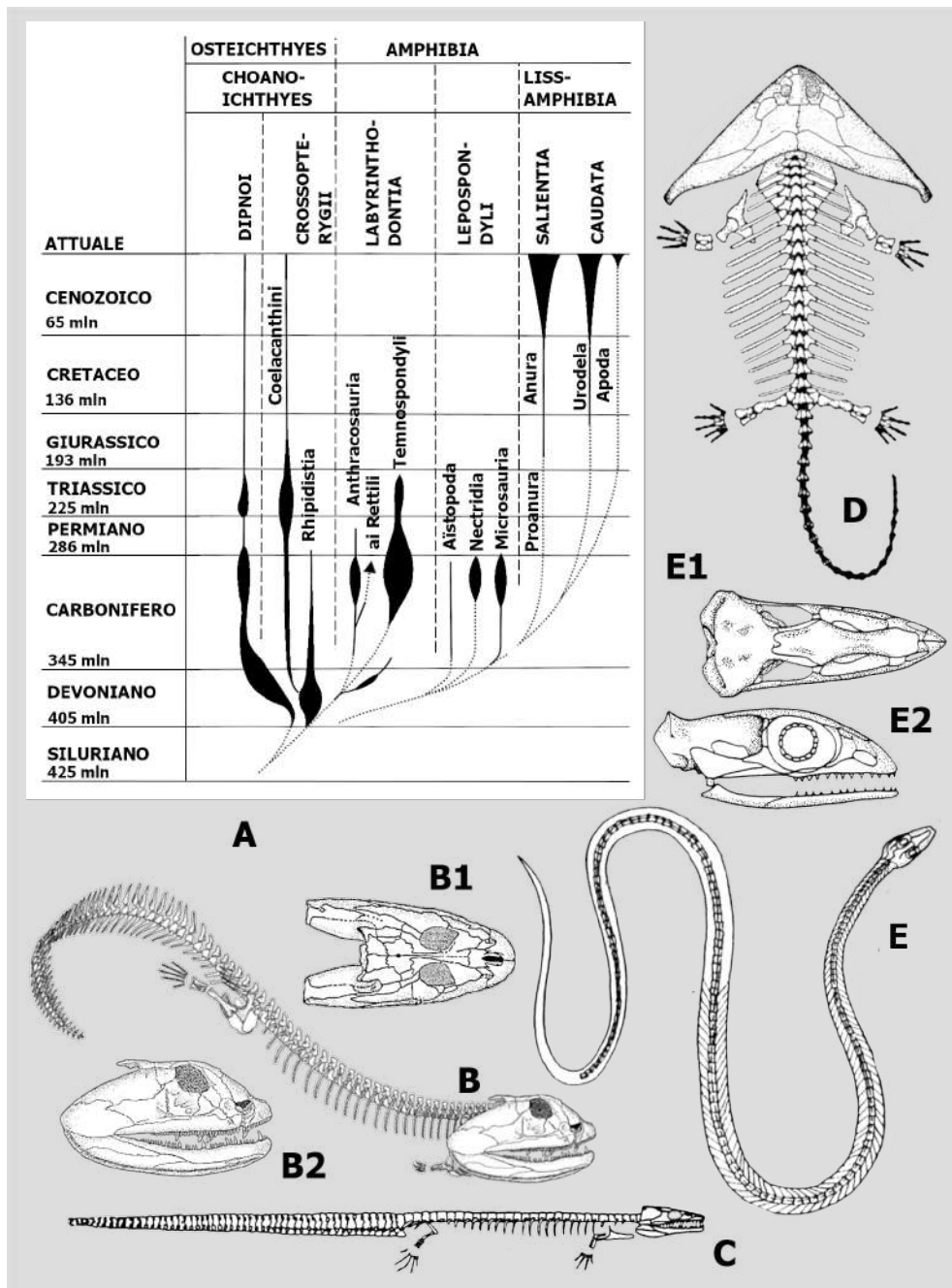


Figura 5.3 – A) Distribuzione cronologica degli Anfibi e loro origine dagli Osteitti. – B) *Crassigyrinus*: cranio in vista laterale (B1) e dorsale (B2). – Anfibi Leposondyli: Nectrida: C) *Sauropleura* (Urocordylidae); D) *Diplocaulus* (Diplocaulidae). – Aistopoda: E) *Phlegethonia* (Phlegethontiidae) cranio vista dorsale (E1) e laterale (E2). – [B-E: Carbonifero-Permiano].

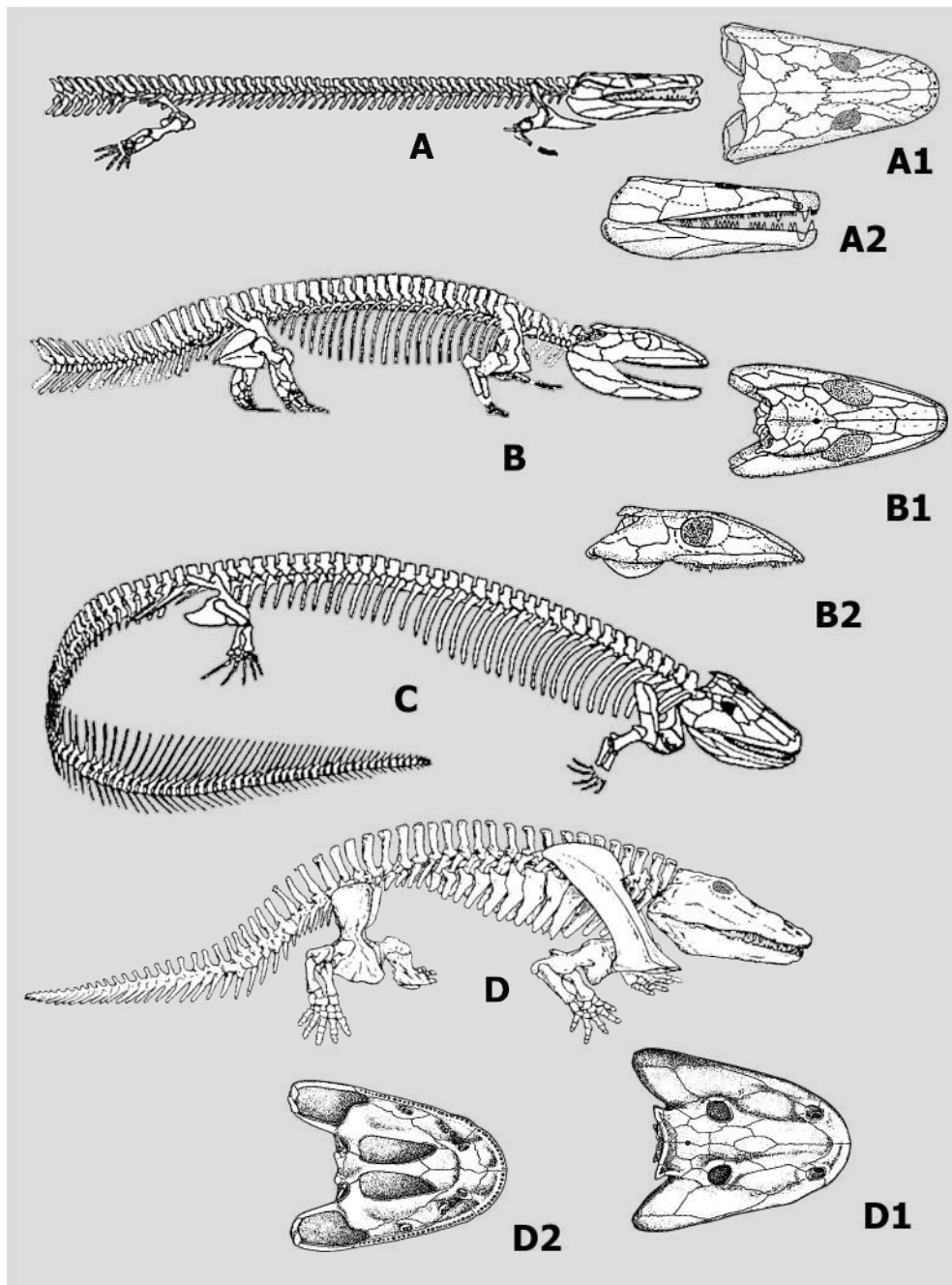
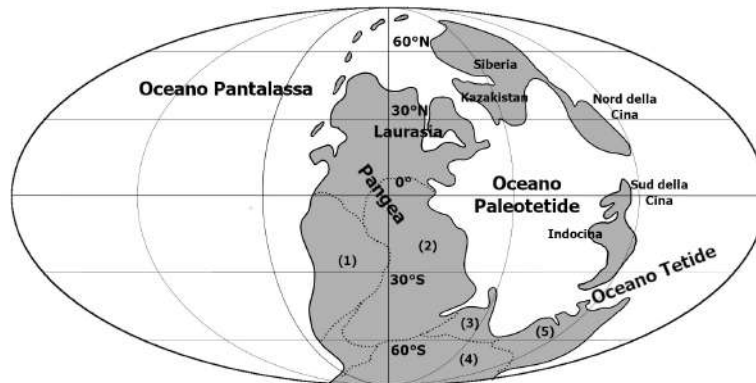


Figura 5.4 – Anfibi: **A** *Greererpeton* (Colosteidae), cranio in vista dorsale (**A1**) e ventrale (**A2**); – Antracosauri: **B** *Proterogyrinus*, cranio in vista laterale (**B1**) e dorsale (**B2**); **C** *Pholiderpeton*; – Temnospondili: **D** *Eryops*, cranio in vista dorsale (**D1**) e ventrale (**D2**). – [A-C: Carbonifero; D: Carbonifero-Permiano].

VI - Il Permiano (286-248 Ma)



Posizione delle terre emerse durante il Permiano e zone del Gondwana da cui si origineranno: 1. Sud America, 2. Africa, 3. India, 4. Antartide, 5. Australia.

La transizione fra Carbonifero superiore e Permiano è molto graduale e, via via che migliorano le nostre conoscenze, tende a divenire più sfumata.

Sostanzialmente si può dire che il completarsi della fusione delle grandi masse continentali nel supercontinente Pangea ebbe come risultato un progressivo diffondersi di ambienti più o meno aridi, con una forte riduzione di quelli forestali umidi che avevano caratterizzato il Carbonifero superiore e avevano consentito la formazione dei grandi giacimenti di carbone, giacimenti che nel Permiano sono molto modesti.

Non solo, ma si verificò anche una riduzione delle zone umide con una probabile accentuazione del gradiente termico, dato che, specialmente nelle zone interne della porzione meridionale della Pangea, continuarono estese glaciazioni, mentre durante il Permiano superiore è evidente, tanto nelle faune marine che nella vegetazione terrestre, un'estensione della fascia tropicale (sebbene caratterizzata da una prevalenza di ambienti aridi) e ne vedremo alcune conseguenze. Tuttavia, proprio nelle fasi conclusive del Permiano sono state osservate tracce evidenti di glaciazione anche nelle terre che si trovavano nell'emisfero settentrionale.

Per quanto riguarda la vegetazione, parallelamente alla riduzione delle zone umide si ebbe una forte espansione e differenziamento delle conifere con le felci che divengono l'elemento dominante del sottobosco; sempre in questo periodo fan-

no la loro comparsa anche le Ginkgoali e le Cicadee. Molte piante relativamente più primitive come le *Calamites* (specie di equiseti giganti), pur declinando lentamente, sopravvivono a lungo. Occorre, tuttavia ricordare che, a differenza delle faune, che appaiono soggette a vere crisi di estinzione che colpiscono più o meno simultaneamente intere classi, ordini ecc., nella vegetazione si assiste sempre a cambiamenti graduali.

Durante il Permiano abbiamo in una prima fase un grande sviluppo delle Pteridosperme, con un'enorme diffusione, particolarmente nella fascia temperato-fredda del Gondwana, della cosiddetta "flora a *Glossopteris*" che peraltro, nel Permiano superiore, viene gradualmente sostituita da flore dominate dalle Conifere. Il forte differenziamento climatico del Permiano è documentato anche dalla presenza, nei fusti degli alberi fossili delle aree che si trovavano a latitudini piuttosto alte, dei tipici anelli di accrescimento corrispondenti alle escursioni stagionali, esattamente come accade negli alberi odierni. L'orografia permiana è caratterizzata dalla presenza di molte e alte catene montuose, che possono avere avuto una certa influenza nel determinare una peculiare caratteristica della vegetazione, cioè una notevole frammentazione in insiemi floristici assai distinti, come sembra anche nel caso degli animali terrestri.

Si è già accennato all'evoluzione degli invertebrati marini poiché, come si è detto, le faune marine del Permiano, almeno fin verso le sue fasi terminali, non differiscono sostanzialmente da quelle del Carbonifero superiore, salvo per una progressiva maggiore specializzazione.

Viceversa, sensibili cambiamenti, sia pure graduali, si verificano nelle faune terrestri e in special modo nei vertebrati.

Gli Anfibi, specie i Labirintodonti Temnospondili, sono abbondanti e variati, ma si osserva una decisa tendenza verso l'affermarsi delle specie la cui morfologia tradisce un habitat sostanzialmente acquatico anche da adulti, come gli Stereospondili, un ramo dei Temnospondili che diventa progressivamente dominante in questo habitat. Abbiamo accennato ai Seimouriamorfi; questi sono un piccolo gruppo di pochi generi, derivato da Antracosauri non identificati. *Seymouria* (Fig. 6.1A) è un animale terrestre (da adulto lungo circa 50 centimetri), mentre un altro genere della stessa famiglia, *Kotlassia* (Fig. 6.1B) (con individui di circa 1,5 metri di lunghezza), era evidentemente acquatico. Dato che, come si è detto, i Seimouriamorfi sono animali del periodo di transizione al Permiano o dei primi tempi del Permiano, si deve considerare che le affinità morfologiche con i rettili, che del resto esistevano già da diversi milioni di anni, siano da considerare come convergenze adattative tra due linee molto verosimilmente derivate da un unico ceppo.

Parallelamente prosegue la radiazione dei Rettili e fin dagli inizi del Permiano compaiono specie di grandi dimensioni: oltre un metro di lunghezza. I Rettili sono

precocemente differenziati, malgrado la relativa semplicità e uniformità della loro dentatura, in forme erbivore e in forme carnivore, con larga prevalenza, nei giacimenti noti, dei sinapsidi Pelicosauri i cui generi più caratteristici, anche per le curiose espansioni dei processi spinosi della colonna vertebrale del tronco, che danno origine alle cosiddette “vele”, sono il carnivoro *Dimetrodon* (Fig. 6.1E) e l’erbivoro *Edaphosaurus* (Fig. 6.1D), ma occorre ricordare che le loro strane spine vertebrali sono pressoché uniche nello svariato panorama dei Pelicosauri. Ricordiamo, per il Permiano inferiore, un genere di erbivoro particolare, *Diadectes* (Fig. 6.1C), il cui nome ricorre in tutti i libri di testo e la cui posizione sistematica è quanto mai dubbia. Questo grosso erbivoro (poteva superare i 2 metri di lunghezza) presenta un insieme estremamente peculiare di caratteristiche (come la forma dei denti: gli anteriori differenziati in incisivi atti a strappare e quelli laterali in molari con una corona ampia e spianata), alcune delle quali lo avvicinano nettamente ai rettili, altre fanno piuttosto pensare a un anfibio estremamente specializzato, pur nel quadro di una morfologia generale da tetrapodo terrestre primitivo. Oltre al resto, l’insieme del suo scheletro presenta una tessitura delle ossa alquanto caratteristica. A mio parere, e sottolineo molto personale, la totale mancanza di ogni traccia del sistema della linea laterale e la struttura robusta degli arti, indica un animale legato esclusivamente, almeno da adulto, ad ambienti terrestri, mentre la particolarissima struttura della regione otica e la dentatura lo separano completamente tanto dai Pelicosauri e dagli altri rettili anapsidi del Permiano inferiore quanto dai Labirintodonti.

Appartiene alla fase di transizione fra Carbonifero e Permiano un piccolo gruppo di rettili, i Mesosauri, che sono il primo esempio di rettili marini. *Mesosaurus* (Fig. 6.2B) è il genere meglio noto, dato che scheletri completi sono comuni in alcuni giacimenti dell’Africa meridionale e dell’Argentina. Era un animale lungo fra i sessanta e i 90 centimetri, caratterizzato da una coda molto alta e lateralmente compressa, da zampe posteriori allungate e robuste inadatte alla locomozione bipede, da zampe anteriori relativamente gracili, nonché da alcune caratteristiche delle ossa del tronco che mostrano chiaramente che si tratta di un animale nuotatore; esso si trova in sedimenti di origine marina che debbono corrispondere a una lunga e stretta insenatura residua nella massa del Gondwana, che si stava definitivamente compattando e la sua estinzione deve corrispondere alla definitiva chiusura di questo residuo marino. La dentatura di *Mesosaurus*, formata da numerosissimi denti lunghi e sottili è stata interpretata come adatta alla cattura di piccoli pesci, tuttavia, a mio parere, essa è troppo fitta e fragile per essere usata per addentare e penso che piuttosto dovesse funzionare come una rete per intrappolare prede molto piccole. Anche i Mesosauri sono un tipico esempio della difficoltà di inquadramento dei rettili in poche grandi sottoclassi: il cranio ha una tipica fenestrazione sinapside,

ma questo è assolutamente l'unico carattere che avvicini questi animali agli altri sinapsidi permiani e, dato che le fenestrazioni del cranio sono legate all'evoluzione della muscolatura, è evidente che si tratta di una convergenza adattativa.

La scoperta di possibili rettili (*Hylonomus*, *Paleothyris*) (Fig. 6.2C) considerati come "probabili amnioti", della fase terminale del Carbonifero inferiore, suggerisce di porre molta cautela nella interpretazione filogenetica delle relazioni fra i "Rettili" del Permiano inferiore. Ben inteso, considero estremamente improbabile che l'uovo amniote sia stato "inventato" ripetutamente, ma la notevole varietà di adattamenti che consentono a diversi anfibi attuali di svincolarsi completamente da una fase larvale acquatica mi fanno dubitare che durante il Carbonifero gruppi diversi di tetrapodi abbiano potuto diventare più o meno completamente terrestri. Del resto, i diversi tipi di placentazione di alcuni rettili attuali e, come vedremo, la molteplicità delle forme di "Mammiferi" triassici e cretacei, mi fanno ugualmente dubitare che più di una linea evolutiva possa aver acquisito i caratteri essenziali che ci fanno riconoscere come tale un "mammifero" e che i mammiferi cretacei siano, in realtà, un insieme polifiletico. Se poi i mammiferi viventi siano monofiletici o se i Monotremi (Echidne e Ornitornico), gruppo sicuramente risalente al Cretaceo, siano da considerare o meno Mammiferi in senso stretto, lo considererei un problema aperto.

Possiamo, a questo punto, inserire un'altra annotazione: è tradizione suddividere i Rettili in Anapsidi, Sinapsidi, Parapsidi e Diapsidi (Fig. 6.2A). Si tratta di una classificazione "di comodo" dato che, in realtà, negli Squamati è documentata la transizione da una condizione anapside alla condizione tipicamente diapside (dalla quale si è passati sia a una condizione anapside secondaria sia a una quasi completa scomparsa dell'originale tetto cranico con la confluenza delle due finestre in un'unica vasta apertura priva di un margine inferiore. Analogamente, come si è visto nel caso dei Mesosauri, crani tecnicamente sinapsidi e parapsidi esistono in rari generi fossili che, palesemente, nulla hanno a che fare con i "sinapsidi" e i "parapsidi" più tipici coi quali condividono, unico carattere, il tipo di fenestrazione. La spiegazione di tutto ciò è che la fenestrazione o la riduzione dell'originario tetto cranico è un processo adattativo legato sostanzialmente all'evoluzione della muscolatura della mandibola e della dentatura ed è quindi stato certamente oggetto di adattamenti convergenti.

Forse analogo è il caso, al quale si è accennato, delle cosiddette "vele" di alcuni sinapsidi del Permiano inferiore. Si tratta di un enorme sviluppo in lunghezza dei processi spinosi delle vertebre toraciche, che erano collegati fra loro da una membrana cutanea. Questa peculiarità è tipica di *Dimetrodon*, in cui i processi spinosi sono semplici, e di *Edaphosaurus*, in cui, peraltro, lungo la spina sporgono dei processi trasversi, un po' come i pennoni rispetto all'albero di un veliero a vele quadre,

per cui, in questi animali, l'intera struttura doveva costituire una specie di nido d'ape. Queste specializzazioni, presenti in pochi generi anche se localmente rappresentati da resti abbondanti, forse costituivano in qualche modo un rudimentale sistema di termoregolazione e sono molto probabilmente convergenti.

Si deve notare che, per il Permiano inferiore, i giacimenti più ricchi sono localizzati nell'emisfero settentrionale, con una prevalenza di resti di "sinapsidi" nei giacimenti attualmente nord americani e una prevalenza di "anapsidi" in quelli dell'attuale Siberia. Viceversa, per il Permiano medio e superiore la documentazione di gran lunga più ricca, proviene dall'attuale Africa meridionale e dall'Argentina.

Nel Permiano superiore, in queste ultime regioni prevaleva un clima relativamente arido e temperato freddo, mentre sappiamo pochissimo di quello che accadeva nelle, pur relativamente ristrette, zone a clima tropicale. Dai Pelicosauri, nel Permiano superiore, trasse origine una notevole varietà di famiglie, con numerosi generi e specie, generalmente raggruppati come Terapsidi, che sostituirono piuttosto rapidamente i Pelicosauri. I Terapsidi ebbero una radiazione adattativa ricca e rapidissima: in un lasso di tempo fra i 5 e i 10 milioni di anni si affermarono non meno di venti famiglie comprendenti tanto specie carnivore che vegetariane; fra queste ultime le più abbondanti e variate sono i Dicinodonti. Ne ripareremo nel prossimo capitolo.

Come abbiamo accennato, il tardo Permiano vide una graduale, ma in certi casi rapida, estinzione di un grandissimo numero di specie. Durante gli ultimi dieci milioni di anni circa del Permiano, le faune marine videro la scomparsa del 70-90% (a seconda delle stime) dei generi che le componevano e il fatto che queste non ricompaiono durante la successiva ripresa triassica dimostra che si trattò veramente di estinzioni globali e non semplicemente di fenomeni locali. Quali ne siano state le cause è estremamente controverso, ma la profonda trasformazione delle faune, tanto marine che terrestri, implica che si ebbe un graduale sconvolgimento globale delle reti trofiche, al quale solo una piccola minoranza delle specie poté adattarsi. Per le faune marine, un'indicazione piuttosto chiara ci viene dal fatto che tutte le classi di animali fissi e filtratori: Echinodermi fissi, Briozoi, Brachiopodi ecc, subirono perdite molto maggiori delle forme mobili (Gasteropodi, Cefalopodi, Echinodermi mobili ecc.) e nelle ere successive le forme fisse non raggiunsero più lo sviluppo che avevano avuto nel Permiano, ciò dimostra come almeno una delle cause immediate della crisi deve essere stata una riduzione sostanziale del microplancton, fenomeno che sappiamo potersi verificare come conseguenza di oscillazioni sufficientemente rapide della temperatura dell'acqua.

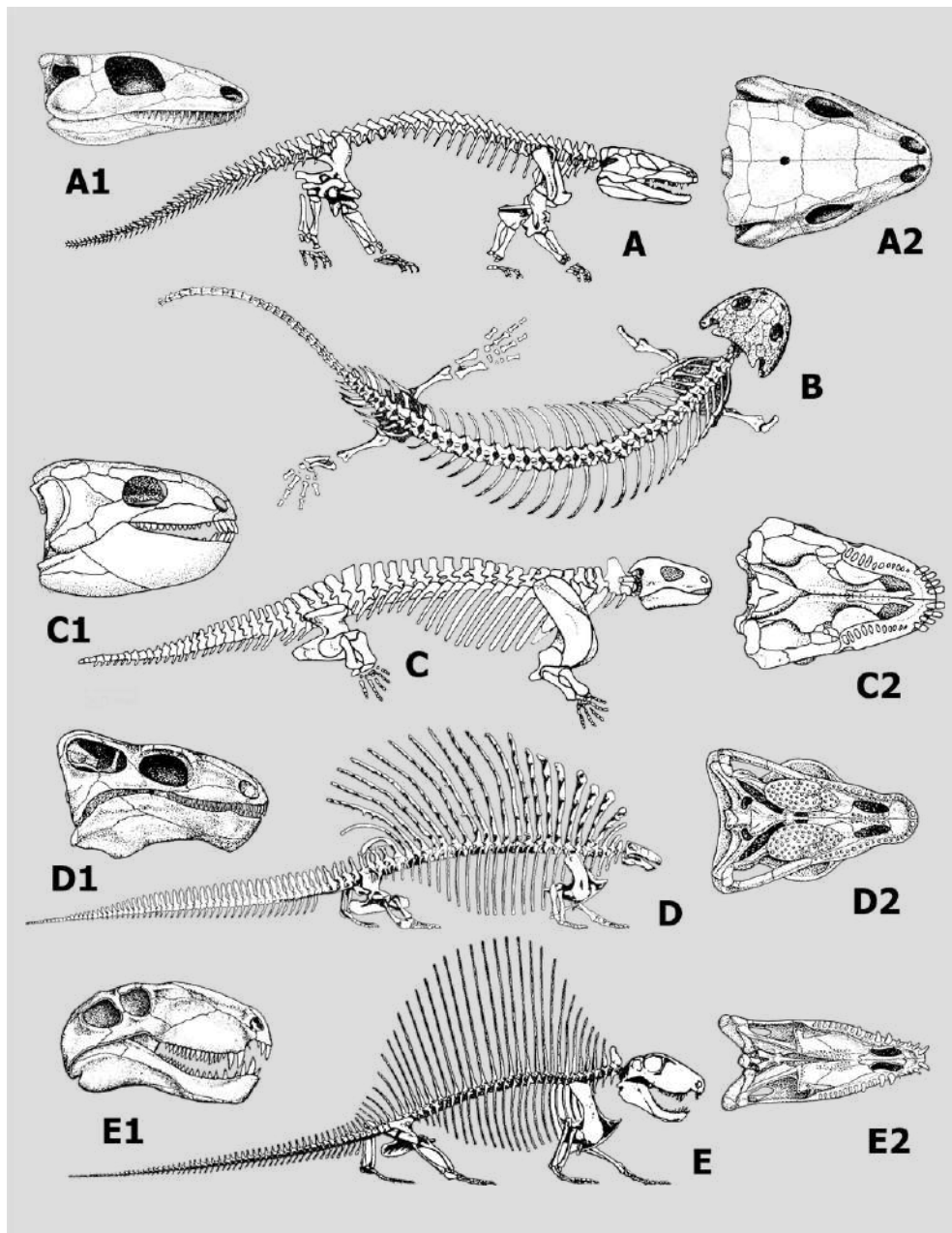


Figura 6.1 – Amphibia - Seymouriamorpha: **A)** *Seymouria* (Seymouriidae) [lungo ca. 60 cm], cranio in vista laterale (**A1**) e ventrale (**A2**); **B)** *Kotlassia* (Kotlassiidae) [lungo ca. 1 m]. - Diadectomorpha: **C)** *Diadectes* (Diadectidae) [lungo 1,5-3 m], cranio in vista laterale (**C1**) e ventrale (**C2**). – Reptilia Synapsida, Pelycosauria: **D)** *Edaphosaurus* (Edaphosauridae) [lungo 1-3 m], cranio in vista laterale (**D1**) e ventrale (**D2**); **E)** *Dimetrodon* (Sphenacodontidae) [lungo 0,6-4,5 m], cranio in vista laterale (**E1**) e ventrale (**E2**). – [A, C, E: Permiano inf.; B: Permiano sup.; D: Carbonifero sup-Permiano inf.].

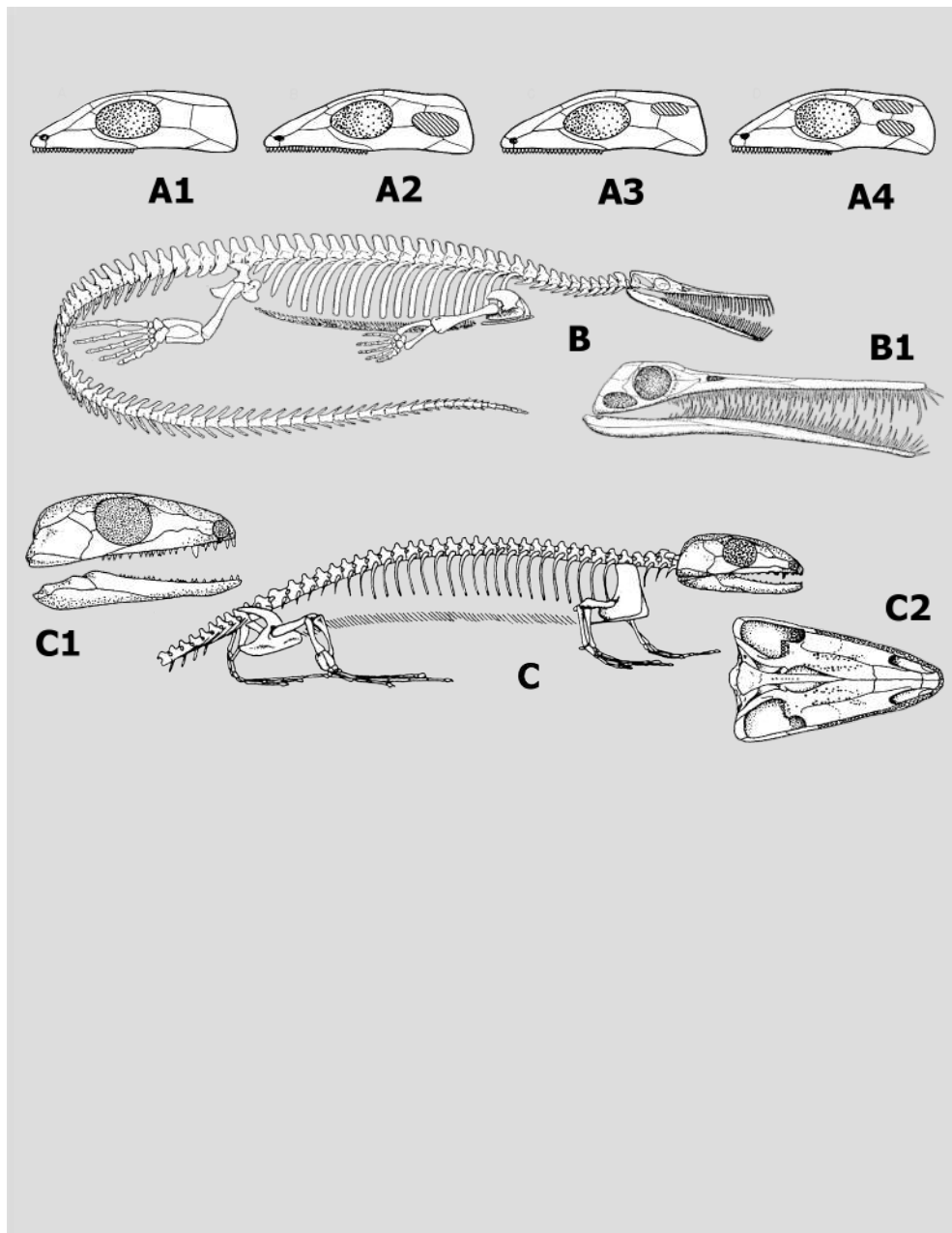
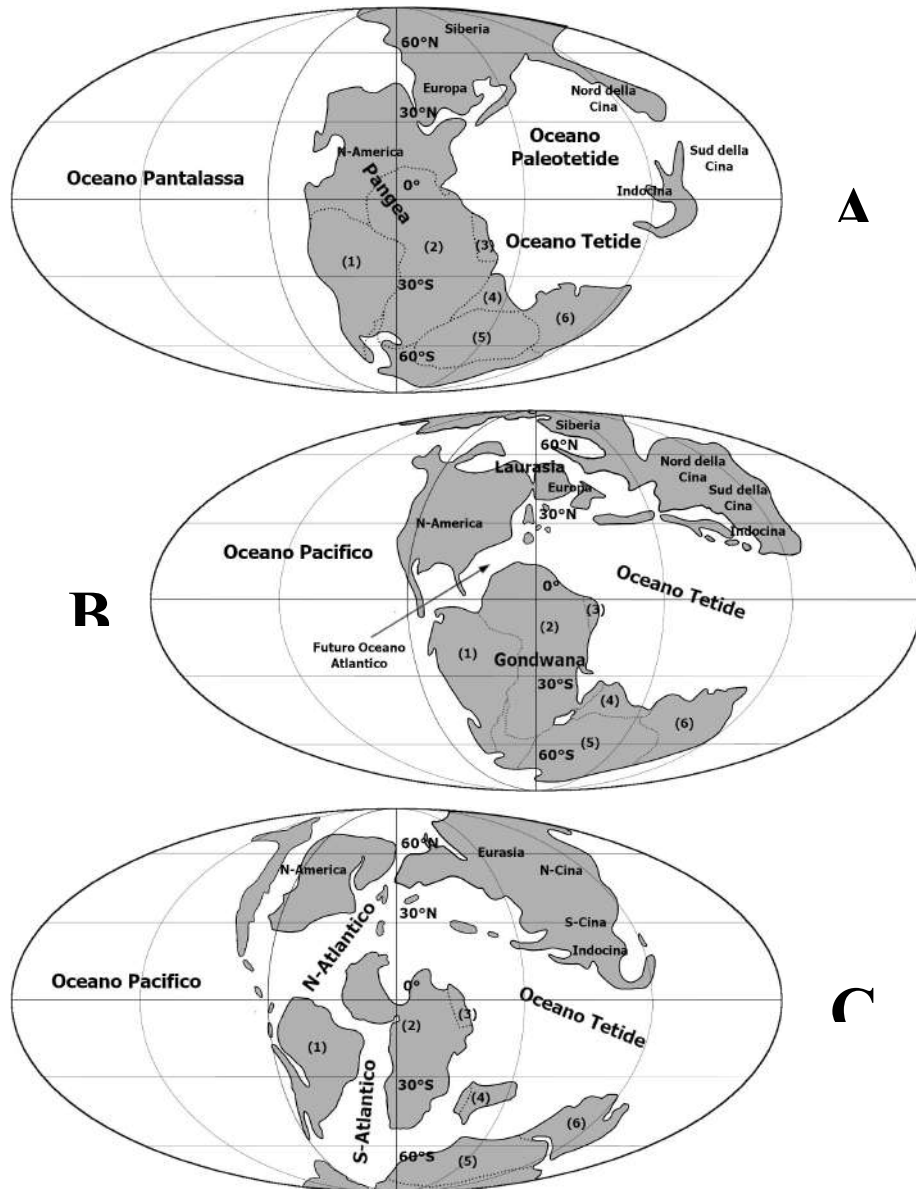


Figura 6.2 – Rettili: **A**) Tipi di fenestrazione cranica: **A1**) Anapside (privo di finestra temporale); **A2**) Sinapside (finestra temporale in posizione inferiore); **A3**) Euriapside o Parapside (finestra temporale in posizione superiore); **A4**) Diapside (due finestre temporali). **B**) *Mesosaurus* (Mesosauridae) (lungo ca. 1 m) e cranio sinapside in vista laterale (**B1**); **C**) *Paleothyris* (Protorothyrididae) (lungo ca. 20 cm) e cranio anapside in vista laterale (**C1**) e ventrale (**C2**). [B: Permiano; C: Carbonifero].

VII - Il Mesozoico

Triassico (248 – 213 Ma), Giurassico (213 – 144 Ma) e Cretaceo (144 – 65 Ma)



Posizione delle terre emerse nel Triassico (A), nel Giurassico (B) e nel Cretaceo (C)
(1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4. India, 5. Antartide, 6. Australia).

Non è semplice trattare il Mesozoico esaminando i vari aspetti dell'evoluzione delle biocenosi secondo la suddivisione in Triassico, Giurassico e Cretaceo. Infatti, mentre sotto il profilo faunistico e in particolare per quel che riguarda i vertebrati la suddivisione è piuttosto chiara e netta, non è così per quanto riguarda la vegetazione. Come abbiamo avuto già occasione di dire, l'avvicendamento delle flore e la loro composizione, se possono essere localmente anche rapide e nette, complessivamente sono assai gradualmente. Cercherò, quindi, di esporre i fatti fondamentali dell'evoluzione nel Mesozoico in modo sufficientemente ordinato, pur derogando per alcuni aspetti da una rigorosa suddivisione secondo i periodi geologici.

Nel Trias l'immensa massa della Pangea era caratterizzata in buona parte da un clima continentale estremo: ambienti aridi o desertici con forti escursioni di temperatura e, almeno nelle zone lontane dal mare e al di fuori dalla fascia equatoriale, inverni assai freddi. È probabile, come vedremo più oltre, che questa situazione abbia notevolmente influito, fin dal suo delinearsi durante il Permiano, sull'evoluzione dei Terapsidi che li ha portati, o meglio ne ha portato diversi ad avvicinarsi assai alle strutture e, presumibilmente, alla fisiologia dei Mammiferi. Infatti, verso la fine del Triassico, una o più specie della famiglia o sottofamiglia dei Chiniquodontidi diedero origine ai primi indubbi Mammiferi.

L'unico elemento che interferiva con una monotona distribuzione dei climi e delle biocenosi, secondo un gradiente che andava dalla costa verso l'interno dove predominava un clima continentale estremo, era rappresentato da un vastissimo e profondo golfo, la Tetide, che penetrava nella massa continentale da Est verso Ovest e che si trovava approssimativamente in corrispondenza dell'equatore o un poco più a Nord, comunque entro la fascia tropicale.

Verso la fine del Triassico ebbe inizio la frammentazione della Pangea, ma dato che i movimenti dei cratoni sono lentissimi, alla fine del Giurassico le varie masse continentali erano al massimo separate da sottili fratture entro cui si insinuavano stretti mari superficiali. La più importante di queste fratture partiva dall'estremità occidentale della Tetide e tendeva a separare nuovamente la massa dell'antico Gondwana dalle terre più settentrionali, separazione che si completò alla fine del Giurassico. Viceversa, l'Atlantico meridionale cominciò ad aprirsi, separando l'Africa dall'America meridionale, solamente nel Cretaceo. Sempre durante il Giurassico cominciarono ad aprirsi varie fratture lungo il margine settentrionale della Tetide, separando bacini temporanei, alimentati dalle acque della Tetide, e che hanno dato origine alle grandi formazioni evaporitiche che, attualmente, si trovano in Marocco e presso le coste dell'America settentrionale. La frattura che si stava formando all'estremità occidentale della Tetide, approssimativamente corrispondente all'attuale Golfo del Messico, era alimentata in modo intermittente, a quanto pare, dalle acque del Pacifico e anche qui si formarono grandi depositi evaporitici.

Il livello dei mari variò ripetutamente, ma con oscillazioni di modesta entità, durante il Trias e il Giurassico, ma con una tendenza a crescere, molto probabilmente per una progressiva riduzione dei ghiacciai continentali; oscillazioni più accentuate e rapide caratterizzarono il Giurassico superiore e sono appunto quelle che diedero origine ai bacini temporanei ai quali si è accennato. Comunque, durante il Trias e soprattutto nel Giurassico e nel Cretaceo, il mare penetrò in vaste aree della Pangea dando origine a notevoli mari superficiali.

Esaminiamo, dunque, prima il corso dell'evoluzione negli ambienti marini e poi in quelli terrestri.

Alla fine del Permiano si ha l'estinzione di molti gruppi che erano stati ricchi di specie e altri diventano molto rari. Risultano estinti i Foraminiferi fusulinidi, alcune famiglie caratteristiche di Briozoi, tutti i Rugosi, e scompaiono le ultime Trilobiti. Nei sedimenti del Trias inferiore gli organismi più comuni sono i molluschi. Peraltro curiosa è la storia delle Ammoniti: queste si erano quasi completamente estinte alla fine del Permiano, sembra che ne sopravvivessero appena due generi. A quanto pare a partire dal solo genere *Ophiceras*, nel Trias inferiore si ebbe una spettacolare esplosione evolutiva, con la comparsa di almeno cento generi diversi! Gli altri phyla marini ebbero una ripresa più lenta, ma alla fine del Triassico vi era ormai una ricca biodiversità. Occorre a questo punto precisare che, quando si è detto che la ripresa di molti gruppi fu relativamente lenta, si intendeva dire che fu lento l'incremento nel numero dei generi e delle specie, non degli individui. Infatti, basta riflettere sul fatto che, tra gli invertebrati tutte le Ammoniti e tra i vertebrati un buon numero di specie erano predatori, per rendersi conto che per sostenere una notevole fauna di predatori doveva essere altrettanto ricca la biomassa delle prede e nel suo complesso anche la rete alimentare.

Tra la fauna bentonica, i Bivalvi e i Gasteropodi furono fra i gruppi meno colpiti al tempo delle grandi estinzioni permiane e, pur rimanendo sempre abbondanti, la loro radiazione triassica fu lenta. I Brachiopodi, che avevano subito una grave falci- dia alla fine del Permiano, ebbero una netta ripresa, per poi iniziare una lenta decadenza nel successivo Giurassico. Fra gli Echinodermi, gli Echinoidi ebbero un grande sviluppo durante il Mesozoico e compaiono i generi scavatori (si deve comunque ricordare che le altre classi di Echinodermi mobili: Asteroidei, Somasteroidei, Ofiuroidei e Oloturoidei, sia per la loro struttura sia per i tipi di habitat preferiti, si conservarono più raramente dei ricci di mare e, quindi, la loro relativa rarità potrebbe essere un'illusione). Tra i Celenterati ha inizio col Trias la radiazione degli Esacoralli, che sono attualmente il gruppo largamente dominante. Comunque, nel Trias medio le formazioni coralline sono modesti aggregati di non più di tre metri di altezza e costituite da poche specie. Tuttavia alla fine del Trias le dimensioni delle barriere coralline erano notevolmente cresciute e potevano essere costi-

tuite da una ventina di specie diverse. È importante notare che alcune specie di coralli del Trias si trovano in sedimenti caratteristici di condizioni di mare profondo ed è quindi logico presumere che fossero prive delle alghe fotosintetiche simbionti che vivono nelle madrepori e nei coralli delle barriere viventi. È, pertanto, possibile che tali simbiosi si siano realizzate solamente a partire dal Trias superiore e che la loro comparsa sia stata necessaria allo sviluppo di barriere coralline di tipo moderno, infatti nel Giurassico, lungo quelle che furono le coste della Tetide, troviamo delle vere e proprie importanti barriere coralline ed è da sottolineare che, parallelamente agli esacoralli, si sviluppano le prime alghe coralline di tipo moderno. Nelle faune bentoniche triassiche cominciano a comparire dei decapodi, mentre sembrerebbero mancare ancora vari altri gruppi di crostacei, peraltro, anche in questo caso, è lecito chiedersi se non si tratti di un'illusione legata alla difficoltà di conservazione di organismi di questa classe, soprattutto se non avevano terga e altre parti calcificate.

Nel Triassico sono ancora presenti e diversificati i Conodonti, tuttavia si estinsero alla fine del Trias.

Gli Attinopteri ebbero durante il Mesozoico una costante evoluzione rappresentata nel Trias in grande prevalenza da vari ordini di Condrostei, che vengono quasi interamente sostituiti nel Giurassico dagli Olostei e questi, a loro volta, nel Cretaceo dai Teleostei, cosicché, nelle faune odierne i Condrostei sono rappresentati solo dagli Storioni e Poliodonti e gli Olostei da poche specie di Lepisosteiformi e Amiiformi. Anche i Condroitti erano comuni e variati e, verso la fine del Mesozoico compaiono alcune delle famiglie di squali tuttora viventi.

Caratteristici dei mari mesozoici sono vari ordini di rettili che, in parte, si succedono. Strettamente legati al Triassico sono i Placodonti (Fig. 7.1A), rettili piuttosto tozzi e con una dentatura altamente specializzata: i denti anteriori adatti a prelevare, la dentatura palatina e più caudale adatta a schiacciare le conchiglie più robuste. Il corpo dei Placodonti era coperto da robuste placche ossee e gli animali dovevano vagamente assomigliare a enormi testuggini; tuttavia la coda era lunga e gli arti non particolarmente robusti, per cui doveva essere la coda il principale organo propulsore. È probabile che i Placodonti, che si estinsero alla fine del Trias, occupassero una nicchia ecologica simile a quella degli attuali trichechi.

Sempre nel Trias inferiore troviamo i Notosauri (Fig. 7.1B-C), questi erano animali che potevano superare i due metri di lunghezza, di cui più di due terzi spettavano alla lunga coda e al collo, quasi altrettanto lungo. Le zampe erano abbastanza robuste e molto probabilmente questi animali vivevano come le foche.

Dai Notosauri si originarono i Plesiosauri (Fig. 7.1D) e ne ripareremo come esempi di studio della morfologia funzionale di organismi fossili; essi ebbero il massimo sviluppo nel Giurassico, ma sopravvissero fino alla fine del Cretaceo se

pur rari. Inoltre abbiamo altri tre ordini caratteristici dei mari mesozoici: gli Ittiosauri (Fig. 7.1E), superficialmente simili a delfini e di gran lunga i più specializzati per la vita marina, che, tuttavia, si estinsero nel Cretaceo medio; i Mosasauri (Fig. 7.1G), esclusivi del Cretaceo superiore, specie di enormi lucertole marine (5-6 metri) e che erano assai affini ai Varani attuali; infine, trascurando un paio di generi di “lucertole semiaquatiche”, vi era un gruppo di Coccodrilli, fra i quali alcuni generi, spesso riuniti in una speciale famiglia, i Talattosauridi (Fig. 7.1F), che erano fortemente specializzati per la vita marina, infatti il corpo ha perduto il rivestimento di placche ossee, il muso è straordinariamente allungato e la parte terminale della colonna vertebrale è nettamente piegata ventralmente a sostenere, con tutta probabilità, una pinna simile a quella degli Ittiosauri.

Occorre ricordare che, tipicamente nel Giurassico, si distinguono due tipi di biocenosi marine: una con caratteristiche di mare tropicale, che occupava sostanzialmente l'area della Tetide, lungo le cui coste prosperavano le barriere coralline, e una boreale caratteristica di mari freddi. Non è affatto chiaro quali fossero le condizioni nell'emisfero meridionale.

Come si è detto, il livello dei mari, che aveva raggiunto il livello più basso verso la fine del Permiano, si innalzò progressivamente e durante il Cretaceo fu, generalmente superiore all'attuale, ciò comportò la sommersione di vaste aree con la formazione di estesi mari epicontinentali. La frammentazione della Pangea era praticamente completa alla fine del Cretaceo, anche se i mari che si erano formati erano molto più stretti di oggi.

Incidentalmente è opportuno ricordare che il termine *Cretaceo* non fa affatto riferimento alle crete del nostro vocabolario, ma che fu proposto nel 1822 dal belga d'Omalius d'Halloy con riferimento al termine francese *crai* (gesso) e in effetti sono caratteristiche di questo periodo estese formazioni gessose dovute al deposito di immense quantità di coccoliti.

Nel benthos del Cretaceo troviamo, accanto a bivalvi e gasteropodi di tipo moderno, anche enormi Bivalvi, gli Inoceramidi, che possono superare ampiamente anche il metro, i Gryphaeidae (“ostriche” spiralate, come *Exogyra*) e le Rudiste, bivalvi colonnari che addirittura divengono l'elemento dominante delle barriere coralline, tutte forme che si estinsero alla fine del Mesozoico. La conchiglia degli Inoceramidi ha una struttura caratteristica, notevolmente diversa da quella tipica dei bivalvi.

Mentre il passaggio fra Trias e Giurassico, pur caratterizzato da un certo numero di estinzioni, non costituisce una cesura accentuata, almeno per gli ambienti marini, si può parlare di un'evoluzione graduale. Il Cretaceo si presenta come una netta fase di transizione nella quale fanno rapidamente la loro comparsa forme che, sopravvissute alla catastrofe che chiuse il Mesozoico, diedero al Cenozoico la sua

caratteristica fisionomia; sono tuttavia fiorenti molti dei principali taxa precedenti. Complessivamente durante il Cretaceo si ebbe un declino dei Brachiopodi e dei Crinoidi, mentre Esacoralli ed Echinoidi continuarono a evolversi lentamente; nel frattempo comparvero molte delle famiglie viventi di Foraminiferi. I Briozoi cheilostomi, che erano comparsi nel Giurassico, ebbero una notevole espansione nel Cretaceo superiore. Fra i bivalvi comparvero molte forme di tipo moderno, specialmente fra quelle adattate a vivere sepolte nei sedimenti, ma sono particolarmente caratteristiche le Rudiste; queste erano grossi bivalvi con una valva, topograficamente ventrale, ma morfologicamente destra⁴², estremamente allungata e che poteva superare la lunghezza di un metro, mentre l'altra valva formava una specie di opercolo. Le Rudiste crescevano attaccate a un substrato solido, spesso anche altre Rudiste e, come si è detto, nel Cretaceo superiore erano il costituente fondamentale delle formazioni di barriera. Fra i Gasteropodi comparvero i Neogasteropodi, in grande prevalenza carnivori. Infine fecero la loro comparsa delle particolari piante marine, formanti delle praterie analoghe alle attuali praterie a posidonie (queste sono delle fanerogame che non esistevano nel Cretaceo quando stavano appunto iniziando ad affermarsi le prime fanerogame terrestri).

Per quanto riguarda la biocenosi pelagica, nel Cretaceo si osserva, relativamente agli autotrofi, una forte radiazione delle Diatomee (che potrebbero essere state già presenti nel Giurassico); queste, insieme ai dinoflagellati e nei mari tropicali ai coccolitoforidi, costituivano la massima parte del fitoplancton; parallelamente e soprattutto durante il Cretaceo superiore si ebbe una rapida radiazione e successione di specie di Foraminiferi, in particolar modo Globigerine. Le Ammoniti e Belemniti sono, nel Cretaceo come nel Giurassico, gli invertebrati marini predatori più importanti ed è interessante come le Ammoniti svilupparono nel Cretaceo sia generi a conchiglia diritta, che generi in cui la conchiglia sembra come più o meno "annodata" anziché spirale⁴³.

Nel Cretaceo si osserva anche la rapida sostituzione degli Olostei con i Teleostei e, tipicamente, la comparsa di un buon numero di specie di medie e piccole dimensioni, pur appartenendo a questo periodo uno dei più grandi teleostei conosciuti, *Xiphactinus* (Fig. 7.2F), di circa cinque metri di lunghezza.

Comunque, ancora nel Cretaceo i più grandi predatori sono rettili. Mentre gli Itiosauri cominciarono a divenire rari dall'inizio del Cretaceo e si estinsero all'inizio del Cretaceo superiore, i cocodrilli marini scomparvero addirittura nel Cretaceo inferiore e i Plesiosauri, tanto quelli a collo lungo (Elasmosauri) che quel-

⁴² Vedremo in un capitolo successivo il significato del termine, per ora diciamo che "corrisponde" alla valva destra di un normale mollusco bivalve.

⁴³ Come vedremo più oltre, è stato possibile dimostrare che queste strane forme "annodate" rispondono, in realtà, a precisi progetti matematici.

li a collo corto (Pliosauri), persistettero fino alla fine del Cretaceo. Tuttavia, i rettili marini più abbondanti nel Cretaceo superiore sono i Mosasauri. Inoltre, sempre nel Cretaceo fanno la loro comparsa le testuggini marine che raggiunsero, con alcune specie, grandi dimensioni.

Infine, si può accennare al fatto che, pur essendo per definizione animali terrestri ma strettamente legati all'ambiente marino, accanto ad alcuni uccelli sia volatori (*Ichthyornis*) (Fig. 7.2B) sia con ali estremamente ridotte (*Hesperornis*) (Fig. 7.2C), che conservavano ancora caratteri arcaici tra cui una dentatura di tipo tecodonte, erano presenti diversi Pterodattili, rappresentati da forme grandi e grandissime come *Quetzalcoatlus* che aveva un'apertura d'ali di 14 metri.

L'evoluzione sulle terre emerse

Nel Permiano superiore, come si è visto, le terre emerse erano prevalentemente situate nell'emisfero meridionale. Di queste regioni, in cui prevaleva un clima relativamente arido e temperato-freddo, conosciamo bene le faune gondwaniane, mentre sappiamo pochissimo di quello che accadeva nelle zone relativamente ristrette a clima tropicale.

Come si è visto, le piante terrestri furono colpite solo in misura limitata dalla crisi permiana e, in pratica, la transizione fra la flora tipicamente paleozoica e quella mesozoica ebbe un graduale inizio proprio nel Permiano.

Diminuirono gradualmente le lycopodiacee arboree, che avevano fornito la maggior parte della biomassa che andò a formare i giacimenti di carbone paleozoici. Con esse si estinsero gradualmente le Sfenopside e le Cordaitali arboree delle zone asciutte. Diminuirono gradualmente e in misura rilevante le Pteridosperme, mentre le vere Felci rimasero abbondanti e ricche di specie.

Anche se, come si è detto, rimanevano nel Trias alcune delle piante arboree tipiche del Paleozoico, gli alberi di gran lunga dominanti erano le Gimnosperme, che avevano cominciato a espandersi già nel Permiano. Fra queste le più abbondanti sono le Cicadee, che somigliano superficialmente a palme e sono attualmente confinate e rare nella fascia tropicale, e le Ginkgoali, oggi rappresentate dall'unica specie *Ginkgo biloba*, specie nota fin dal Paleocene e spontanea solo in zone ristrette dell'Asia centrale. Naturalmente mancavano le Angiosperme, le piante a fiori, che comparvero solo nel Cretaceo. Da notare che le Cicadee costituirono l'elemento dominante nelle foreste Giurassiche.

Nel Trias l'unica famiglia di Conifere non documentata con certezza è quella delle Pinacee e, come accadde per la fauna, anche per la flora terrestre il Trias e il Giurassico si possono considerare come un *continuum*, mentre il Cretaceo vide comparire la fondamentale innovazione che doveva rivoluzionare le flore terrestri: la comparsa delle Angiosperme. Ben inteso, le piante a fiori si diffusero lentamen-

te; esse erano apparentemente originarie di ambienti rivieraschi, palustri o comunque umidi, e non con forme erbacee, che comparvero assai più tardi nel Cenozoico. Il successo delle Angiosperme rispetto alle Gimnosperme, che ebbero complessivamente a partire dal Cretaceo un certo declino, è essenzialmente dovuto a due fattori: in primo luogo, la capacità di molte di esse di riprodursi per via vegetativa e, per molte erbacee, di ricrescere se brucate; in secondo luogo, il modo di formazione del seme, più precisamente dalle modalità di accumulo del materiale nutritivo da utilizzare nella germinazione, meccanismo che consente una rapida maturazione del seme, mentre nelle Gimnosperme esso è assai lento che spesso dura anche due anni. Inoltre lo sviluppo, già nel Cretaceo inferiore, dei fiori con i relativi nettari permise lo sviluppo di vere simbiosi con molti ordini di Insetti, dando luogo a efficienti meccanismi di impollinazione⁴⁴.

A questo proposito è interessante ricordare quanto accade attualmente nelle Winteracee, una famiglia nota dal Cretaceo inferiore, che sopravvivono attualmente con una cinquantina di specie confinate nelle foreste pluviali tropicali e che hanno una certa affinità con le Magnolie. Nelle Winteracee i fiori sbocciano durante tutta la stagione delle piogge, ma durante questa lunga stagione di fioritura per ciascun albero sbocciano ogni giorno pochissimi fiori, per lo più solo uno per pianta. Nel primo giorno di fioritura si dispiega l'apparato femminile, la mattina del secondo giorno, mentre l'apparato femminile se non è stato fecondato regredisce, matura l'apparato maschile. In tal modo l'autofecondazione è praticamente impossibile. Il polline prodotto nel secondo giorno di fioritura è mescolato a una secrezione oleosa e nutriente. Una primitiva farfalla notturna (appartenente a una delle famiglie più arcaiche, in cui anziché essere sviluppata la spiritromba, abbiamo ancora delle mandibole funzionali) viene attratta dal fiore e si nutre del miscuglio oleoso, ma che in parte rimane attaccato al suo corpo sul quale si secca. In generale le farfalle sono attratte in buon numero e dopo essersi nutrite, essendo ottime volatrici, vanno in cerca di altri fiori. I fiori nella fase di sviluppo femminile non producono alcun nutriente per le farfalle, ma hanno invece un forte profumo che le attrae potentemente e, a quanto pare, funziona come stimolante all'accoppiamento e, durante la vivace attività che ne segue, il polline raggiunge il pistillo. È significativo che la famiglia di farfalle implicata in questo complesso meccanismo è anch'essa nota fin dal Cretaceo inferiore, la pianta e l'insetto sono, cioè, coevi! Sulla grande varietà delle simbiosi e sui problemi che ciascuna pone per la sua interpretazione in chiave evolutivista, torneremo con altri esempi in un capitolo successivo.

⁴⁴ Nel Cenozoico, con lo sviluppo delle praterie, si ebbe, nelle piante erbacee un diffuso ritorno all'impollinazione anemofila, dato che il vento consentiva, negli spazi aperti, una grande dispersione a distanza dei granuli pollinici, prodotti in quantità immense.

Per quanto riguarda le faune terrestri, anche per le caratteristiche tafonomiche degli ambienti triassici, gli invertebrati sono documentati in modo del tutto insufficiente per poterne parlare in modo adeguato; la situazione nei vertebrati non è molto migliore, infatti le serie che permettono di seguire adeguatamente lo sviluppo della fauna sono state trovate solo nelle zone subdesertiche del Sud Africa e in alcune località russe.

Tra i vertebrati si possono indicare alcuni fatti relativi agli Anfibi, ma poi come interpretare le relazioni filogenetiche dei fossili conosciuti è attualmente impossibile. Parecchi generi di Labirintodonti sono presenti per tutto il Trias, ma, apparentemente erano tutti estinti all'inizio del Giurassico. Gli Anuri sono rappresentati nel Triassico da un solitario genere, *Triadobatrachus* (= *Protobatrachus*) (Fig. 7.2E), che non presenta ancora in modo completo le specializzazioni degli arti tipiche degli Anuri, come pure mancava la fusione delle vertebre postlombari. Apodi e Urodeli sono noti nel Cretaceo superiore, con forme assai simili a quelle cenozoiche⁴⁵. Un fatto che desta molte perplessità è che gli Apodi sono strettamente limitati alle zone forestali dell'emisfero meridionale, terre cioè che facevano parte del Gondwana, mentre gli Urodeli sono strettamente limitati all'Eurasia e al Nord America⁴⁶: ciò implica che sia gli Apodi che gli Urodeli si siano originati dopo che la Tetide si era spinta attraverso la Pangea mettendosi in comunicazione con l'oceano Pacifico, e cioè durante il Giurassico superiore. Da quali Anfibi paleozoici possano dunque derivare gli anfibi attuali resta un completo mistero, comunque è certo che essi non hanno alcuna parentela fra loro, almeno dal Carbonifero superiore.

Relativamente ai Rettili, all'inizio del Trias sopravvivevano solo due famiglie di Terapsidi: Dicinodonti e Cinodonti, ma entrambe ebbero una notevolissima diversificazione durante il Triassico.

I Dicinodonti (Fig. 7.3B), completamente o quasi privi di denti a eccezione dei maschi, che avevano un paio di grandi canini superiori, costituiscono, per quanto ne sappiamo, una parte cospicua degli erbivori (si fa per dire: le piante erbacee erano di là da venire e, quindi sarebbe corretto scrivere "vertebrati terrestri vegetariani") triassici e le varie specie andavano da animali poco più grandi di un gatto a bestie che dovevano superare ampiamente il quintale di peso, invece fra i Cinodonti (Fig. 7.3C-G) abbiamo una notevolissima varietà di adattamenti all'alimentazione carnivora.

Nel Trias inferiore, almeno nei predatori, la postura delle zampe posteriori subisce forti specializzazioni, in particolare presentano un'accentuata torsione del collo del femore, modificazioni dell'acetabolo e altri adattamenti che portano tutta

⁴⁵ Tuttavia il più antico Apodo conosciuto conserva dei rudimenti di zampe.

⁴⁶ Alcune specie di Pletodontidi si spingono fino alla Colombia, una fino al Perù e sono dei colonizzatori che si sono spinti al Sud dopo la ricostituzione dell'istmo di Panama nel Pliocene.

la gamba in posizione quasi parassiale, come nei Mammiferi più primitivi (la posizione perfettamente verticale degli arti si è realizzata nei mammiferi solo durante il Cenozoico inferiore). Queste modificazioni permettevano una corsa più sostenuta e un maggiore scatto; esse sono simili a quelle che si realizzarono in modo totalmente indipendente nei Dinosauri e negli Uccelli durante il Mesozoico. Inoltre, lo sviluppo (pur con modalità alquanto diverse a seconda dei generi e, comunque, diverse da quelle che nei Dicinodonti portano a un analogo risultato) del palato secondario e di una dentatura eterodonte, che in certi casi era estremamente specializzata, consentiva agli animali di masticare il cibo; tutto ciò permise, presumibilmente, di aumentare il ritmo metabolico. Per di più fra Permiano superiore e Trias, nei Cinodonti si verificò anche un differenziamento nelle costole in toraciche e addominali, che lascia supporre l'esistenza di un qualche tipo di diaframma. Inoltre, in alcuni generi triassici sono state osservate sulle ossa del muso delle fossette che sono identiche o quasi a quelle corrispondenti all'impianto delle vibrisse, avremmo, cioè dei rettili col pelo! In tutti i Cinodonti triassici si osserva, pur con modalità diverse nelle varie sottofamiglie (o famiglie) una tendenza generale al perfezionamento della masticazione attraverso modificazioni morfologiche che li avvicinano talmente ai Mammiferi da rendere dubbiosi se alcuni generi triassici, quali ad es. *Diarthrognathus*, *Probainognathus* e *Bienotherium* (Fig. 7.3E-G), se li potessimo osservare viventi, potrebbero essere scambiati per Mammiferi.

Comunque, occorre, precisare che i terapsidi meglio conosciuti sono quelli di maggiore statura (dimensioni di un grosso cane), mentre il vero e proprio passaggio ai Mammiferi riguardò certamente specie di piccole dimensioni; è quanto mai dubbio che qualcuna delle specie di Terapsidi descritte sia l'antenato diretto dei Mammiferi e d'altra parte alcuni autori ritengono che i Monotremi vadano considerati Terapsidi.

Il problema relativo ai Monotremi può essere così riassunto: 1) i fossili attualmente conosciuti (tutti australiani tranne una specie sudamericana, distribuite dal Cretaceo al Miocene) sono frammenti di mascelle e mandibole con qualche dente con una disposizione delle cuspidi assai diversa da quelle conosciute per tutti gli altri mammiferi; 2) mentre negli altri mammiferi viventi le aperture per le urine e le feci sono separate, nei Monotremi vi è una cloaca come nei Rettili, Uccelli ecc.; 3) depongono le uova, che schiudono in pochi giorni a uno stadio molto precoce di sviluppo; 4) allattano i piccoli, ma non hanno capezzoli e il latte cola lungo dei peli modificati con una composizione assai diversa da quella del latte dei Marsupiali e dei Placentati. In definitiva, se conoscessimo le parti molli dei Terapsidi e dei Mammiferi del Trias, i Monotremi si collocherebbero naturalmente in un fascio di linee filetiche di transizione fra i tipici Terapsidi e i Mammiferi.

La distribuzione geografica della grande maggioranza dei Terapsidi, che corrisponde largamente alla distribuzione della cosiddetta “flora a *Glossopteris*” dal nome di un genere caratteristico largamente diffuso, indica che i Terapsidi abitavano prevalentemente ambienti caratterizzati da forti escursioni termiche stagionali, con inverni decisamente freddi. È probabile che le condizioni climatiche prevalenti nelle zone che ci hanno restituito la maggior parte dei fossili di Terapsidi siano state uno dei fattori selettivi fondamentali che hanno cominciato a indirizzare l’evoluzione di questi animali verso le caratteristiche morfofisiologiche proprie dei mammiferi, prima di tutto la capacità di mantenere una temperatura corporea relativamente indipendente da quella ambientale⁴⁷.

È anche verosimile che i cambiamenti ambientali e specialmente climatici del Trias permisero la sopravvivenza solo delle piccole forme notturne, capaci di conservare un attivo metabolismo a basse temperature ambientali e che così evitarono la competizione con la varietà di Arcosauri ecc. che, durante il Permiano dovevano essersi differenziati nella fascia tropicale.

È, infatti, interessante osservare che la documentazione paleontologica è abbastanza buona per gli ambienti temperato-freddi, mentre quella di flore e faune degli ambienti tropicali, che erano relativamente ristretti e frammentati, è poco conosciuta.

Comunque, i primi Mammiferi Morganucodonti (fra i quali, l’unico conosciuto in modo abbastanza completo è *Megazostrodon* (Fig. 7.3H), che conserva un residuo della doppia articolazione della mandibola) sono animali assai piccoli, più o meno delle dimensioni di un topolino e sono praticamente contemporanei degli ultimi Terapsidi ai quali abbiamo accennato.

Le piccole dimensioni dei mammiferi mesozoici rendono i loro fossili, a parte le dentature, generalmente molto rari e mal conservati. In pratica i soli che sono conosciuti in modo abbastanza adeguato, che potevano raggiungere più o meno le dimensioni di un gatto, sono i Multituberculati, che, del resto, sopravvissero al Mesozoico e si estinsero senza discendenza nell’Eocene. Si tratta di animali vegetariani con una dentatura assolutamente peculiare; alcuni erano presumibilmente arbori-

⁴⁷ In realtà anche fra i mammiferi viventi la capacità di termoregolazione non è uniforme. Nei Monotremi (Echidna e Ornitornico) la temperatura corporea è abbastanza instabile e, in questo caso, essi conservano presumibilmente una condizione primitiva. Viceversa nei mammiferi che vanno in letargo invernale o estivo a seconda dell’adattamento a climi freddi (molti pipistrelli, roditori come ghiri e marmotte ecc.) o estremamente aridi (come molti piccoli roditori dei deserti), durante il letargo la temperatura si abbassa enormemente, fin presso allo zero in taluni casi, permettendo di ridurre al minimo il metabolismo nei periodi di massima scarsità di cibo. Nei grandi mammiferi delle zone aride tropicali, invece gli animali sono capaci di immagazzinare calore e la loro temperatura può crescere nelle ore più calde anche di 10 gradi, così che possono evitare di sudare per mantenere costante la temperatura corporea avendo così minor bisogno di bere, in questi casi, evidentemente, la capacità di mostrare escursioni termiche appare una specializzazione.

coli (o almeno lo scheletro degli arti ci dice che erano buoni arrampicatori). Il bacino molto stretto indica che, come nei marsupiali, i piccoli dovevano essere partoriti a uno stadio piuttosto precoce di sviluppo, e il loro cervello, che è stato possibile studiare sulla base di calchi endocranici, presentava notevoli differenze, specialmente per quanto riguarda il cervelletto, rispetto ai mammiferi attualmente viventi.

Per quanto riguarda i Rettili, compaiono nel Triassico medio le prime Tartarughe e vi è una certa varietà di specie che debbono essere ancestrali ai Lepidosauri, mentre da altri, i Tecodonti, trasse origine, come vedremo, il composito insieme dei dinosauri, Pterosauri, Coccodrilli e Uccelli.

La prima tartaruga conosciuta, *Proganochelys* (= *Triassocheles*) (Fig. 7.4A), è anche l'unica a conservare un certo numero di denti palatini, e pur essendo ben caratterizzata come tartaruga, ha ancora una struttura cranica assai primitiva e che non si allontana di molto da quella di vari Cotilosauri permiani. Suoi discendenti diretti sono gli Anfichelididi che ebbero una storia lunghissima: comparsi alla fine del Triassico, pur non essendo mai abbondanti, superarono anche la grande crisi di estinzioni della fine del Mesozoico, rimanendo accantonati nell'emisfero meridionale e in Australia sopravvissero fino al Pleistocene con qualche genere gigantesco e dotato di corna. Le tartarughe terrestri e d'acqua dolce di tipo moderno, che, come è noto, vengono suddivise prima di tutto sulla base dei meccanismi coi quali possono retrarre la testa entro il guscio, derivano dagli Anfichelididi: i Criptodiri (*Acheron*) (Fig. 7.4B) fecero la loro comparsa nel Giurassico, i Pleurodiri nel Cretaceo, epoca in cui comparvero anche le prime testuggini marine fra le cui diverse famiglie nessuna ha acquisito la capacità del collo di piegarsi e ritirare la testa nel guscio.

Le specie presumibilmente ancestrali ai Lepidosauri, anche a causa dei loro scheletri piuttosto delicati, sono complessivamente meno note. Comunque, con buona pace degli schematismi, sembra indubbio che il classico cranio diapside, cioè con due finestre temporali, e le relative specializzazioni che si osservano negli Squamati derivino da crani anapsidi dei primi Lepidosauri, seguiti da alcune specie con una sola, stretta finestra cranica in posizione dorsale (condizione parapside) e che la finestra ventrale (apertura del tipo sinapside) comparve successivamente. Tuttavia, se abbiamo una discreta conoscenza dei Rincocefali Giurassici e successivi, essi erano quasi identici all'attuale *Sphenodon* (Fig. 7.4C), gli altri Squamati giurassici e cretacei sono generalmente noti solo da materiale frammentario ed è solo verso la fine del Giurassico che la situazione diviene più chiara e le famiglie attuali cominciano a individuarsi; i serpenti compaiono nel Cretaceo superiore.

Rimane da esaminare per sommi capi la storia durante il Mesozoico di un grandissimo gruppo di Rettili, gli Arcosauri, all'interno dei quali, proprio nel Mesozoico, si sono evoluti gli uccelli.

I primi Arcosauri compaiono nel Trias inferiore, con un gruppo di specie convenzionalmente riunite come Pseudosuchi. Sostanzialmente solo poche specie sono conosciute in modo adeguato e di queste si può dire che, a parte il cranio, tipicamente diapside, e la dentatura tecodonte, erano caratterizzate dalla capacità, molto probabilmente usata solo in caso di necessità, di correre con andatura bipede. Erano carnivori di dimensioni modeste: da quelle di una grossa lucertola a poco più di un metro di lunghezza e, a quanto risulta, erano diffusi con pochi generi più o meno ubiquitari nella Pangea, fra i quali alcuni coabitavano con i terapsidi più evoluti, per esempio nell'attuale Sud Africa, in ambienti a forte escursione termica e inverni decisamente freddi. Molto probabilmente da questo gruppo di tecodonti primitivi si diramarono già nel Trias medio vari gruppi: i Fitosauri (Fig. 7.5C), equivalenti ecologici degli attuali coccodrilli, ai quali superficialmente assomigliavano; i Protosuchi (Fig. 7.5D), che sono effettivamente dei piccoli coccodrilli estremamente primitivi e, almeno strutturalmente, strettamente terrestri; i primi dinosauri Saurischi e, presumibilmente, gli antenati degli Pterosauri, i rettili volanti.

A proposito dei dinosauri occorre fare una precisazione: quando, nell'800, se ne iniziò lo studio, le poche specie, molto incompletamente conosciute, vennero da Owen raggruppate col nome di Dinosauria. Solo successivamente, col progredire delle conoscenze, ci si rese conto che, sulla base della struttura del bacino e di altri caratteri, i Dinosauri dovevano essere separati in due ordini: i Saurischi, noti fin dal Trias medio, e gli Ornitischii, noti solo per Giurassico e Cretaceo, ma che sembrava dovessero avere un'origine indipendente molto antica, forse addirittura permiana. In questi ultimi anni alcuni autori, applicando metodi di analisi cladistica, hanno invece proposto un'origine monofiletica per tutti i Dinosauri, resuscitando l'originale idea di Owen. Non mi sono mai occupato di dinosauri e non saprei prendere una posizione, ma occorre tener conto che in questi ultimi anni sono state descritte molte nuove specie, tuttavia sono estremamente scettico sulla validità dei metodi cladistici e, quindi, diffido un po' *a priori* dei risultati ottenuti con l'applicazione di questi principi. Il fatto, sul quale dovremo ritornare a proposito delle relazioni fra dinosauri e uccelli, della presenza di una sorta di *piumino* in alcune specie e addirittura di penne in almeno una famiglia cretacea certamente affine ai Dromeosauri, precisamente fra i Saurischi, mi fa pensare che quest'ultimi si siano suddivisi piuttosto presto, certamente entro il Giurassico inferiore, in linee filetiche divergenti, anche se alcuni diagrammi filogenetici autorevolmente proposti non mi persuadono del tutto.

Anche alcune caratteristiche della loro fisiologia e del loro comportamento hanno dato luogo a incessanti discussioni e, almeno per alcuni generi, le nostre conoscenze sono molto buone. In primo luogo è certo che alcuni dinosauri, come i cocodrilli viventi, deponevano le uova in *nidi* che erano raggruppati, e in alcuni casi abbiamo buone indicazioni che accudivano i piccoli dopo la schiusa. In un caso (un esemplare di *Oviraptor*; Fig. 7.4F) lo scheletro è stato trovato sul nido nella tipica posizione che prendono gli uccelli durante la cova. Se ne deve dedurre che qualche specie probabilmente aveva una qualche capacità di termoregolazione (del resto, attualmente le femmine dei Pitoni *covano* le loro uova innalzando leggermente la loro temperatura corporea).

Alcuni grandi dinosauri sauropodi vivevano in branchi e, per quanto ci dicono le tracce che rimangono nel fango pietrificato, esercitavano una certa protezione sui giovani quando erano attaccati da dinosauri teropodi di dimensioni medio-grandi che agivano in gruppi, mentre i grandissimi carnosauri come *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* ecc. erano solitari. D'altronde erano sicuramente gregari vari dinosauri vegetariani, come gli iguanodonti, gli anatosauri ecc.

Diversi Dinosauri, però, si avvicinarono molto alla morfologia degli uccelli, e in questi anni molti autori hanno sostenuto che la linea filetica degli uccelli si sia distaccata dal filone dei dinosauri saurisci e più esattamente dal gruppo dei Dromeosauri. Il confronto è stato specialmente portato sui Maniraptoridi, un piccolo gruppo di carnivori corridori fra i quali il meglio noto è *Deinonychus* (Fig. 7.4D). Questo era un animale bipede e agile, lungo un paio di metri compresa la coda e dotato, come gli altri Maniraptoridi, di lunghe braccia, contrariamente a tutti gli altri dinosauri bipedi in cui gli arti anteriori sono più o meno ridotti (nei Dromeosauri la presenza delle clavicole non è confermata e queste ossa hanno un ruolo fondamentale nel volo, tuttavia clavicole fuse esistevano in alcuni Celurosauri, in alcuni Ornitomimidi e in qualche altro genere giurassico). Inoltre *Deinonychus* aveva l'ultima falange del primo dito del piede modificata in un'enorme artiglio. È evidente che questo animale, contrariamente ad alcune ricostruzioni pubblicate, doveva afferrare le prede con le lunghe braccia e, tenendosi aggrappato, straziare la vittima con gli unghioni delle zampe posteriori. A mio parere, dato che i Maniraptoridi conosciuti sono cretacei, contemporanei quindi di un notevole assortimento di uccelli veri e propri, (*Archaeopteryx* e il discusso *Protoavis* sono, sebbene molto primitivi, indubbiamente uccelli), il distacco della linea filetica degli Uccelli da quelle degli altri Arcosauri deve essere avvenuto necessariamente nel Trias superiore o agli inizi del Giurassico e, pur non negando che la linea filetica, per ora sconosciuta, che conduce ai Dromeosauri sia fra tutte quella più affine agli Uccelli (significativa la presenza delle clavicole), credo che molte delle affinità morfologiche degli arti e delle cinture che sono state

invocate siano dovute a convergenze adattative legate all'uso degli arti anteriori, adoperati nei Dromeosauri per afferrare le prede e negli antenati degli uccelli per aggrapparsi ai rami. In tutti gli uccelli sterno e clavicole hanno una grande importanza per l'inserzione dei muscoli alari prossimali, mentre almeno le clavicole mancano in tutti Saurischi coll'eccezione dei Dromeosauri, nei quali, tuttavia, esse non sono fuse, come in *Archaeopteryx* e in tutti gli uccelli.

Alcuni Maniraptoridi, tutti cretacei, erano certamente ricoperti da una sorta di *peluria* probabilmente simile al piumino dei pulcini (per es. *Sinosauropteryx*), mentre in almeno un caso (*Caudipteryx*) (Fig. 7.5A) vi erano delle vere penne con rachide e vessillo, peraltro limitate alla sola porzione prossimale dell'ala e alla regione apicale della coda. In generale si tratta di specie che con la coda più o meno lunga potevano raggiungere una lunghezza di circa 150 centimetri. D'altra parte, questo complesso di *dinosauri con le penne* è certamente piuttosto eterogeneo. Per i più grandi è virtualmente certo che avessero la pelle nuda, come nei dinosauri più tipici; in altri, come *Avimimus* (Fig. 7.5B), un grosso animale di circa 1,5 metri di lunghezza, accanto a un cranio da dinosauro, sia pure senza denti, gli arti anteriori somigliano molto a quelli di alcuni contemporanei uccelli del Cretaceo superiore, mentre il bacino presenta alcune caratteristiche assolutamente uniche.

Tutte le specie note di dinosauri con le penne sono cretacee, mentre *Archaeopteryx*, che era certamente un uccello, è Giurassico, come altre specie quasi certamente riferibili a uccelli. Si deve altresì ricordare che almeno alcuni piccoli Pterosauri erano ricoperti di un'analogo peluria o piumino, appare quindi logico pensare che la trasformazione delle squame in piumino o qualcosa di simile e di questo in penne⁴⁸ abbia avuto inizio in tecodonti triassici di piccole dimensioni, di ambienti almeno stagionalmente freddi e che primitive forme bipedi si siano diramate secondo linee adattative divergenti: alcune arboricole, che nel Giurassico hanno dato luogo agli Uccelli propriamente detti, altre, terrestri e più grandi, ai *dinosauri piumati*.

In generale un problema per lo studio degli uccelli fossili è rappresentato dalla fragilità delle ossa, sottili e in moltissimi casi pneumatiche; specialmente difficile e con risultati controversi è generalmente lo studio del cranio. Ben noto, come si è detto, è *Archaeopteryx lithographica* (Fig. 7.2A) del Giurassico, della quale si conoscono almeno una mezza dozzina di scheletri. Grosso all'incirca come un piccione, ma assai più lungo, a causa della lunga coda, esso ha molti caratteri che sono tipici dei dinosauri *sensu lato*. Come ho detto, a mio parere, tuttavia, le somiglianze che hanno indotto alcuni autori a prospettare una stretta affinità di *Archeopteryx*

⁴⁸ È ben noto che piumino, più primitivo, e penna sono squame trasformate.

con generi come *Mononykus*⁴⁹ (Fig. 7.4E) o *Deinonychus* (Fig. 7.4D) sono quasi tutte da interpretare come convergenze adattative legate a particolari esigenze funzionali. Fra le caratteristiche primitive di *Archaeopteryx* sono l'arcata boccale fornita interamente di denti, il cranio acinetico con un quadrato privo del processo orbitale sviluppato, tipico degli uccelli, la mano dotata di tre dita interamente mobili, pur se su di esse si inserivano le penne remiganti, la lunga coda con tutte le vertebre libere, lo sterno piccolo e piatto, mentre sono tipicamente da uccello il piumaggio, le clavicole saldate a formare una primitiva furcula e il piede col primo dito retroverso, tipicamente da uccello arboricolo che si afferra ai rami.

Confuciusornis pure del Giurassico medio, ma alquanto più recente, è conosciuto in modo meno completo. Le parti note sono simili a quelle di *Archaeopteryx*, ma il cranio è privo di denti.

Nel successivo Cretaceo è già presente una notevole varietà di uccelli (*Enaliornis*, *Ambiortus*, *Chaoyangia*, *Sinornis*, *Cathayornis*, *Iberomesornis*, *Concornis*, *Nogueroornis*, *Ichthyornis*, *Hesperornis*, *Eoalulavis*, ecc.) molti dei quali presentano un curioso miscuglio di caratteri primitivi e avanzati, talvolta estremamente specializzati come, per es. in *Hesperornis* (Fig. 7.2C), un grosso uccello (fino a due metri di lunghezza) nuotatore e tuffatore, che sebbene abbia un cranio abbastanza primitivo e provvisto di denti, ha l'arto anteriore ridotto al solo omero, che è anche assai ridotto; *Patagonopteryx*, grande quanto un grosso pollo, è, invece un uccello terrestre, corridore, ma con ali ridotte e incapace di volare.

Riprendendo il filo del discorso sugli Arcosauri, per quanto riguarda i Coccodrilli, nella loro successiva evoluzione accanto a una prevalente tendenza a un adattamento alla vita acquatica (nel Giurassico abbiamo dei Coccodrilli squisitamente marini), compaiono di tanto in tanto delle forme non strettamente terrestri, ma con lunghe gambe da corridori e non è affatto chiaro come si colleghino a quello che potremmo chiamare "filone principale" dell'ordine. L'insieme principale dei Coccodrilli viene generalmente suddiviso, essenzialmente sulla base della morfologia palatina, in Protosuchi, nei quali il palato osseo secondario era formato solamente dai premaxillari, Mesosuchi (Fig. 7.5F), nei quali il palato osseo si è ulteriormente allungato e comprende i palatini, e infine gli Eusuchi (Fig. 7.5G), coccodrilli di tipo moderno, nei quali anche gli pterigoidi partecipano alla formazione del palato osseo. Coccodrilli di tipo moderno (Eusuchi) compaiono verso la fine del Giurassi-

⁴⁹ *Mononykus* è un curioso dinosauro di medie dimensioni, corridore e con gli arti anteriori estremamente corti e robusti, la mano ha un solo dito, robustissimo e dotato di un grosso unghione; lo sterno possiede una modesta carena, ed è per questo che alcuni lo considerano un uccello. La carena, peraltro, somiglia piuttosto a quella di certi mammiferi attuali scavatori, ed è quindi probabile che questa fosse la funzione dell'arto anteriore di questo animale. [Il genere fu descritto come *Mononychus*, ma il nome era già in uso per un genere di Coleotteri curculionidi, per cui fu sostituito con *Mononykus*]

co e per tutto il Cretaceo convivono con i Mesosuchi. Qualche Mesosuco sopravvuto alle grandi estinzioni della fine del Cretaceo è ancora presente nell'Eocene inferiore, così come un cocodrillo terrestre estremamente aberrante e conosciuto solo per l'Eocene del Sud America, *Sebecus* (Fig. 7.5H), che presumibilmente discende da una linea filetica indipendente di lunga data. È anche opportuno ricordare che, se è vero che i cocodrilli sono generalmente animali di grandi dimensioni, e nel Cenozoico ve ne furono di giganteschi, anche oggi ne esistono specie lunghe poco più di un metro e nel Mesozoico ve ne furono alcune (assai specializzate), che erano lunghe appena una trentina di centimetri.

Gli Pterosauri compaiono all'inizio del Giurassico e la loro origine è completamente oscura. Il più antico e primitivo, *Dimorphodon* (Fig. 7.6B), ha già uno sviluppo delle ali pari a quello delle specie successive. I Ranforinchi (Fig. 7.6C), che sono i primi a comparire, sono ancora dotati di una lunga coda terminante con un'espansione che, forse, funzionava da timone. Nel Giurassico medio, dai Ranforinchi, che si estinsero alla fine del Giurassico, si originarono, presumibilmente, gli Pterodattili, che raggiunsero la massima diversità nel Giurassico superiore, prevalentemente con specie piccole (*Pterodactylus* (Fig. 7.6A) è grosso all'incirca quanto un merlo, pur con un'apertura alare maggiore). Durante tutto il Cretaceo troviamo relativamente poche specie, ma generalmente di grandi o grandissime dimensioni (*Pteranodon* (Fig. 7.6D) poteva raggiungere gli 8 metri di apertura alare e *Quetzalcoatlus*, come si è detto, poteva superarne i 14!). Questi grandi pterodattili erano apparentemente pescatori e diversi generi avevano lunghe creste craniche, ossee in alcuni casi, fibrose o cartilaginee in altri. Gli adattamenti al volo (pneumatizzazione delle ossa, specializzazioni della muscolatura e dello scheletro, come, in certi casi, lo sviluppo di una cresta sternale), si accompagnano a una struttura molto complessa della membrana alare che permetteva di controllarne e variarne la tensione nei singoli punti, così da consentire una considerevole manovrabilità. Infine, almeno alcune specie erano ricoperte da peluria, ma che si trattasse di *peli* come quelli dei mammiferi è improbabile, molto più probabilmente si trattava di qualcosa di simile al piumino degli uccelli.

Il fatto che nel Cretaceo gli pterosauri di dimensioni medie e piccole siano scomparsi potrebbe essere da collegarsi alla contemporanea radiazione degli uccelli di equivalenti dimensioni e quindi alla competizione con concorrenti più attrezzati.

Il Cretaceo fu un periodo caratterizzato da un clima temperato-caldo praticamente generalizzato e, a quanto pare, piuttosto umido, almeno nell'emisfero settentrionale.

Questa evoluzione verso i climi umidi sembra sia cominciata nel Giurassico e si accentuò durante tutto il Cretaceo. Ciò è stato attribuito alla progressiva apertura dell'Atlantico settentrionale e, a partire dal Cretaceo medio-superiore,

all'estendersi dei mari epicontinentali che, date le condizioni tropicali o subtropicali, subivano una forte evaporazione. Naturalmente vi erano sensibili differenze regionali nella piovosità.

Poiché il Cretaceo è il periodo in cui si affermano le Angiosperme e si avvicinano a un tipo di vegetazione moderno (un'evoluzione che si può dire completarsi solamente nel Cenozoico, con la comparsa delle angiosperme erbacee), può essere il caso di accennare al fatto che i botanici hanno inquadrato le angiosperme cretacee sotto il profilo ecologico sulla base delle caratteristiche dei pollini e delle strutture fogliari (spessore della pagina fogliare, nervatura, margini, dimensioni delle foglie, caratteristiche della superficie) dato che nelle specie attuali tali caratteri sono in genere strettamente correlati alle condizioni ambientali.

In sintesi le Angiosperme, prevalentemente dicotiledoni, aumentano gradualmente in biodiversità durante tutto il Cretaceo diffondendosi progressivamente a partire dalle zone equatoriali e dalle rive degli specchi d'acqua, tanto verso le zone relativamente più temperate delle alte latitudini che verso ambienti più asciutti. Ancora estremamente rare nel Cretaceo inferiore, in taluni giacimenti del Cretaceo superiore le angiosperme rappresentano almeno il 40% della flora. Esse, ricordiamolo, non comprendono ancora alcuna pianta erbacea e sono rappresentate da alberi o arbusti. Questi, nelle foreste, tendono a sostituire tanto le Felci arboree che le Cicadee. Le Conifere, invece, risentono in misura molto limitata della concorrenza delle Angiosperme. Mentre la morfologia delle foglie offre molte valide indicazioni relativamente alle condizioni ambientali, la possibilità di una loro identificazione certa a livello tassonomico è, in molti casi, dubbia.

Tutti sanno che il famigerato limite K-T (Cretaceo-Terziario) vide la scomparsa dei Dinosauri. In realtà, da un lato la loro scomparsa è curiosa, dato che riguarda sia specie di grandi dimensioni (anche se nessuna raggiungeva le dimensioni dei grandi Sauropodi del Giurassico, che si estinsero assai prima del limite K-T) sia specie non più grandi di un grosso cane. Naturalmente il fatto che si estinsero sia forme erbivore che carnivore è molto più facilmente interpretabile: alcune delle cause invocate per l'estinzione delle specie vegetariane possono essere state almeno in parte ugualmente responsabili dell'estinzione dei carnivori, questi erano comunque condannati a morire di fame, dato che l'estinzione dei dinosauri erbivori lasciava gli ambienti terrestri privi di grossi animali.

Peraltro non furono solo i dinosauri a estinguersi: scomparvero tutti i rettili volanti pur dovendo sottolineare che questi, nel Cretaceo superiore, erano ormai rappresentati solo da un limitato numero di forme giganti, apparentemente in qualche modo legate all'ambiente marino e anche Plesiosauri, Mosasauri e tutte le Ammoniti. Gli pterosauri di dimensioni piccole e medie erano già stati soppiantati da una notevole varietà di uccelli.

È generalmente accettato che la crisi che bruscamente chiude il Cretaceo, ben delimitato dal sottile strato di iridio, comunemente noto anche come *strato di Gubbio* e che è stato localizzato praticamente dappertutto, sia dovuta all'impatto di un grossissimo meteorite e i resti del cratere da impatto sarebbero quasi certamente alcune strutture nella penisola dello Yucatan. L'immensa nube di polveri causata dall'urto avrebbe largamente oscurato il cielo, causando una brusca e forte caduta della temperatura con conseguenze catastrofiche su tutte le biocenosi. Sia la caduta della temperatura che la crisi globale delle faune e delle flore sono ben documentate, anche se resta da spiegare come e perché certi gruppi siano sopravvissuti. Ad esempio fra gli Arcosauri (a parte gli Uccelli) sopravvissero i soli coccodrilli, e si estinsero tutti i rettili marini, tranne le tartarughe; si estinsero le Ammoniti, ma sopravvissero i Nautili e le Belemniti (queste ultime si estinsero assai più tardi); fra i Molluschi d'altronde, tutti i grandi gruppi, sia pure impoveriti sopravvissero a eccezione delle Ammoniti, delle Rudiste ecc.

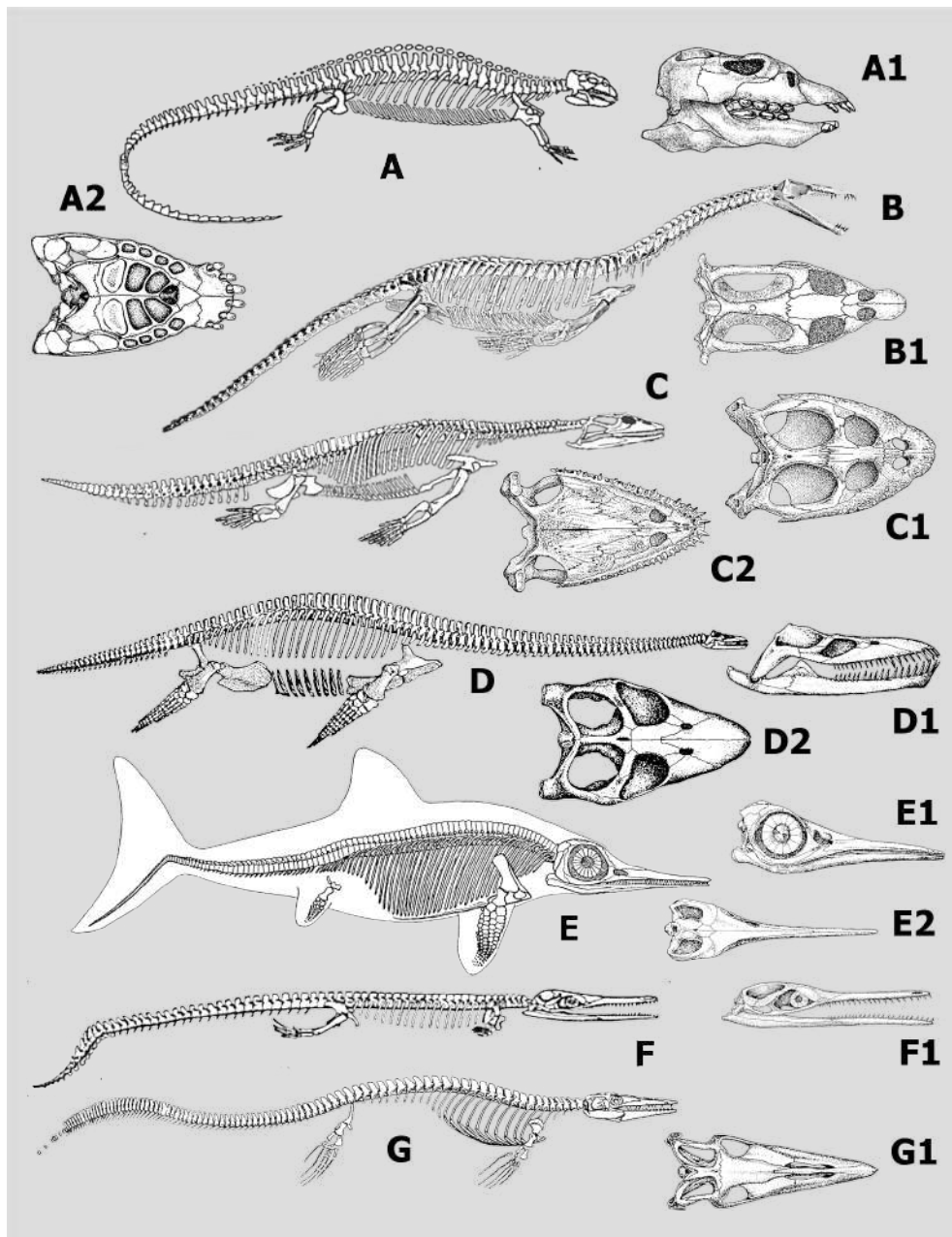


Figura 7.1 – Placodonti: **A)** *Placodus* (Placodontidae) (l.ca. 2 m), cranio in vista dorsale (**A1**) e ventrale (**A2**). – Notosauri: **B)** *Nothosaurus* (Nothosauridae) (l.ca. 0,6-5 m a sec. della specie) cranio vista dorsale (**B1**); **C)** *Simosaurus* (Simosauridae) (l.ca. 3-4 m), cranio in vista dorsale (**C1**) e ventrale (**C2**). – Plesiosauri: **D)** *Muraenosaurus*, (l.ca. 5-6 m), cranio in vista laterale (**D1**) e dorsale (**D2**). – Itiosauri: **E)** *Ichthyosaurus* (l.ca. 3 m) cranio in vista laterale (**E1**) e dorsale (**E2**). – Talattosauri: **F)** *Geosaurus* (l.ca. 3 m) cranio in vista laterale (**F1**). – Mosasauri: **G)** *Tylosaurus* (l.ca. 7-12 m) cranio in vista dorsale (**G1**). [A-C: Triassico; D: Giurassico; E: Triassico-Cretaceo; F: Permiano-Cretaceo; G: Cretaceo] [l.ca.= lungo circa].

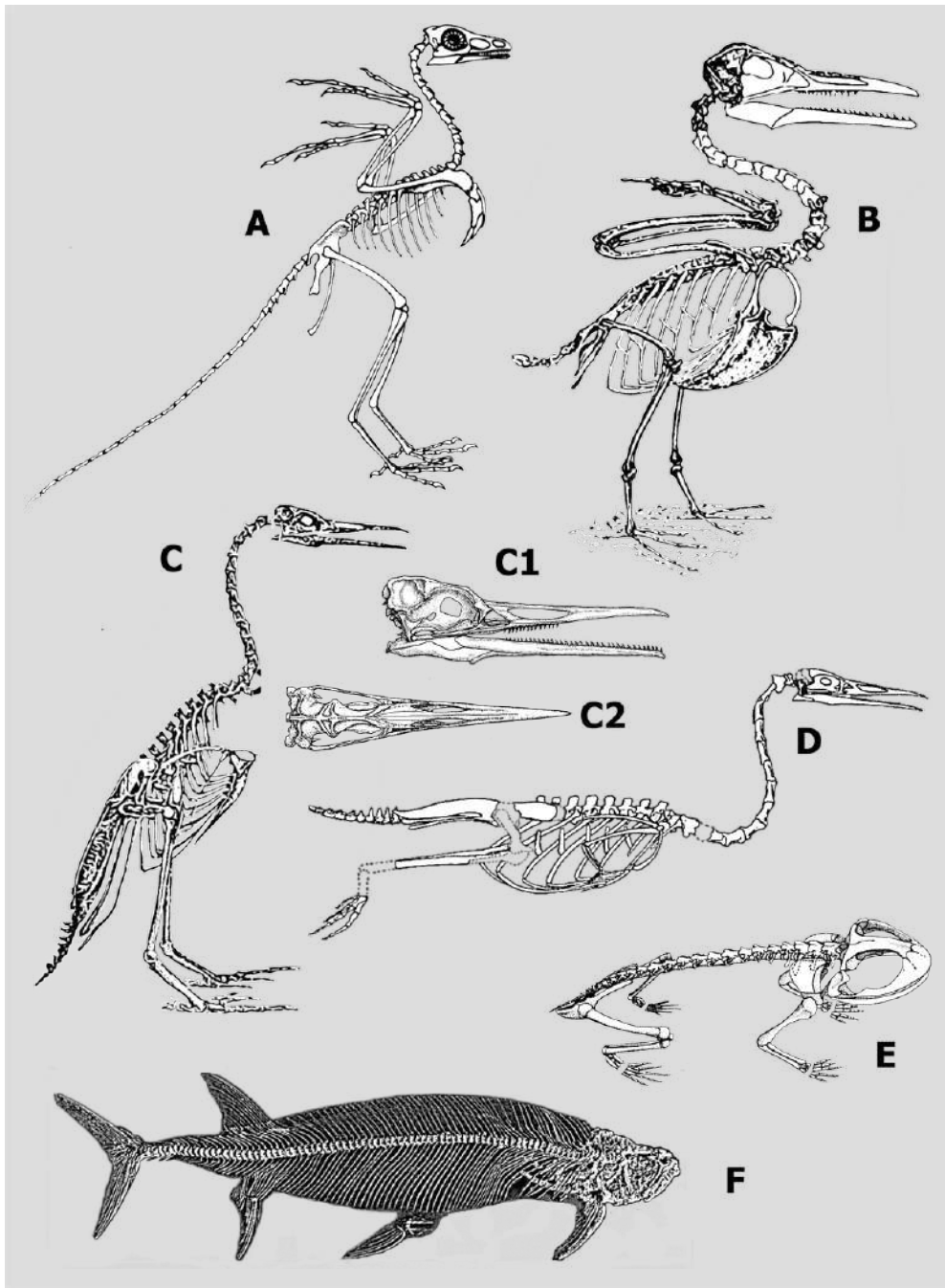


Figura 7.2 – Uccelli: **A)** *Archeopteryx* [ca. 50 cm]; **B)** *Ichthyornis* [ca. 24 cm, ap.al. ca. 47 cm]; **C)** *Hesperornis* [ca. 1,8 m] cranio in vista laterale (**C1**) e dorsale (**C2**); **D)** *Enaliornis* [ca. 50 cm]. – Anfibi: **E)** *Triadobatrachus* [ca. 10 cm]. – Teleosteo: **F)** *Xiphactinus audax* (l.ca. 5-6 m) [E: Giurassico; A: Giurassico-Cretaceo; B-D, F: Cretaceo; D: Triassico] [l.ca.: lungo circa, ap.al.: apertura alare].

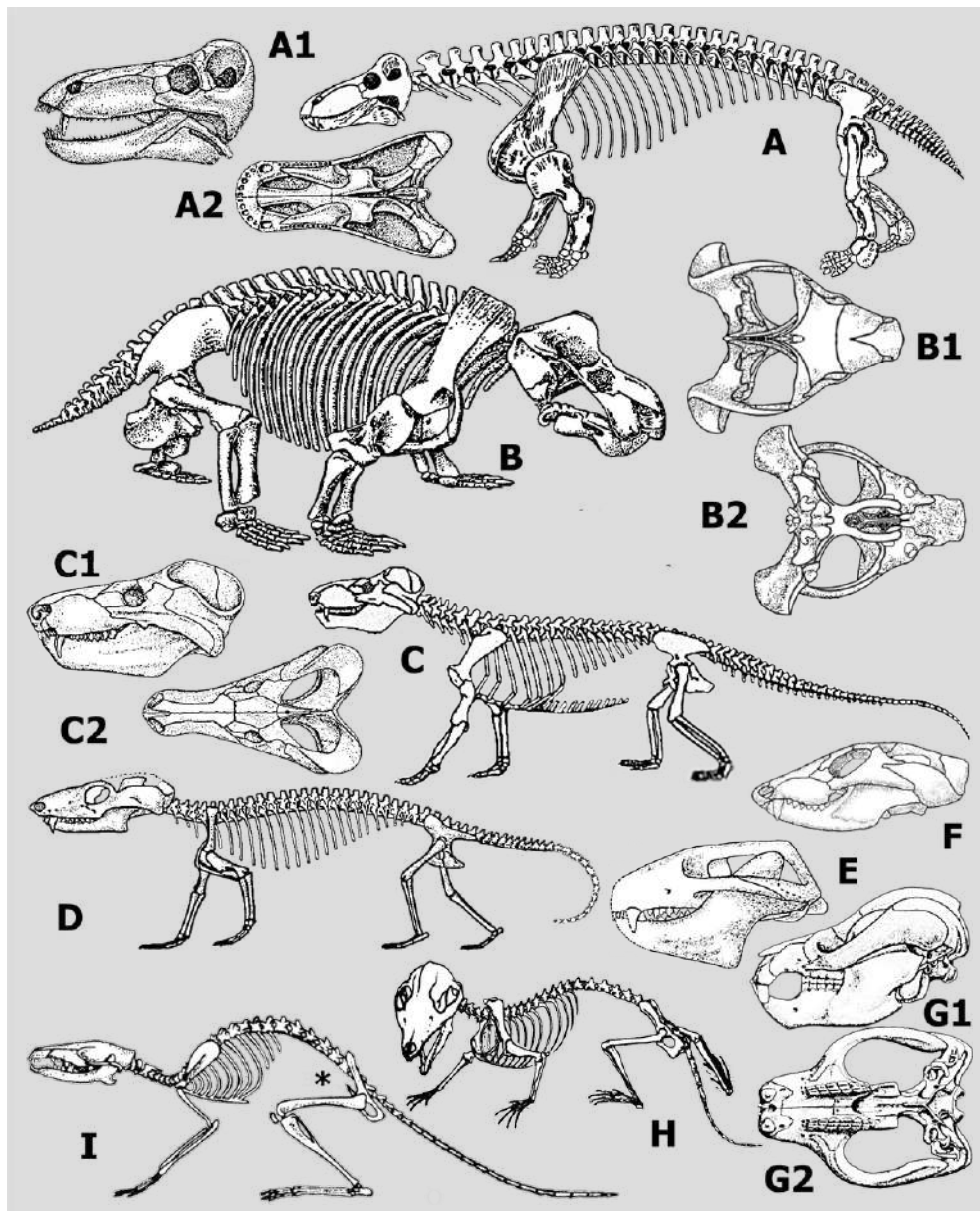


Figura 7.3 – Therapsida – Dinocephalia: **A)** *Jonkeria* (Titanosuchidae) (l.ca. 3-4 m) cranio in vista laterale (**A1**) e ventrale (**A2**). – Dicynodontia: **B)** *Kannemeyeria* (Kannemeyeriidae) (l. ca. 3 m) cranio in vista dorsale (**B1**) e ventrale (**B2**). – Cynodontia: **C)** *Cynognathus* (Cynognathidae) (l.ca. 1,2 m) cranio in vista laterale (**C1**) e dorsale (**C2**); **D)** *Probelesodon* (Chiniquotontidae) (l.ca. 50 cm); **E)** *Diarthrognathus* (Tritheledontidae) (l.ca. 50 cm) cranio vista laterale; **F)** *Probainognathus* (Probainognathidae) (l.ca. 10 cm) cranio vista laterale; **G)** *Bienotherium* (Tritylodontidae) (l.ca. 60 cm) cranio in vista laterale (**G1**) e ventrale (**G2**). – Morganucodonta: **H)** *Megazostrodon* (Megazostroodontidae) (l.ca. 10-12 cm). – Mammalia: Eutheria: **I)** *Zalambdalestes* (Zalambdalestidae) (l.ca. 20 cm). [A: Permiano; B-D, F: Triassico; E, G, H: Giurassico; I: Cretaceo. – l.ca.: lungo circa].

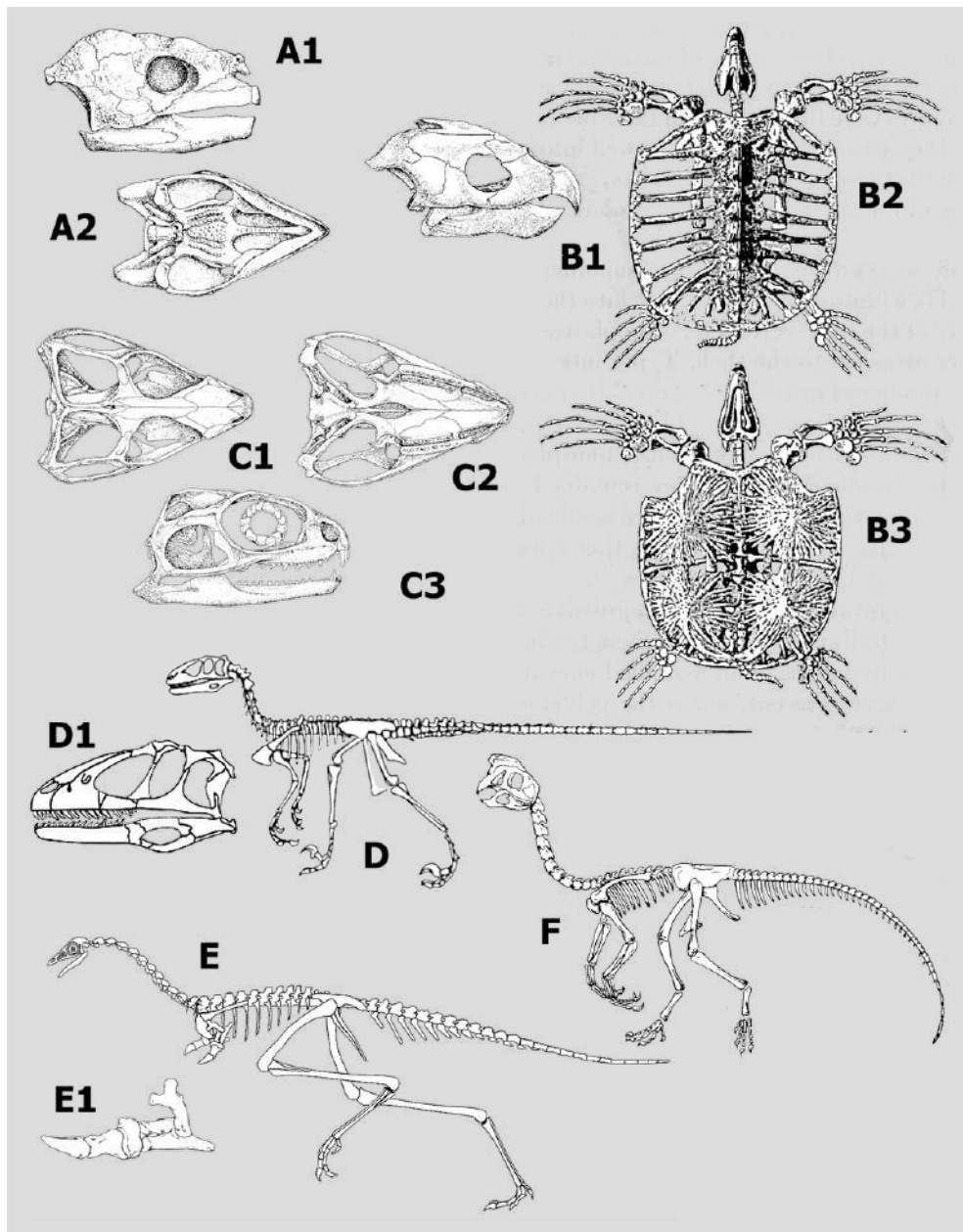


Figura 7.4 – Testudinata: **A**) *Proganochelys* (= *Triassocheilus*) (Proganochelyidae) (l.ca. 1 m) cranio in vista laterale (**A1**) e ventrale (**A2**); Cryptodira: **B**) *Archelon* (Protostegidae) (l.ca. 4 m), cranio vista laterale (**B1**) dorsale (**B2**) e ventrale (**B3**). – Rhynchocephalia: **C**) *Sphenodon* (Sphenodontidae) (l.ca. 50-60 cm) cranio vista dorsale (**C1**), ventrale (**C2**) e laterale (**C3**). – Theropoda Maniraptora: **D**) *Deinonychus antirrhopus* (= *Velociraptor antirrhopus*) (Dromeosauridae) (l.ca. 3-4 m), cranio vista laterale (**D1**); **E**) *Mononykus* (Alvarezsauridae) (l.ca. 1 m), zampa anteriore (**E1**); **F**) *Oviraptor* (Oviraptoridae) (l.ca. 1,20 m) [A-B: Triassico; D-E: Cretaceo; C: dal Miocene a oggi. – l.ca.: lungo circa].

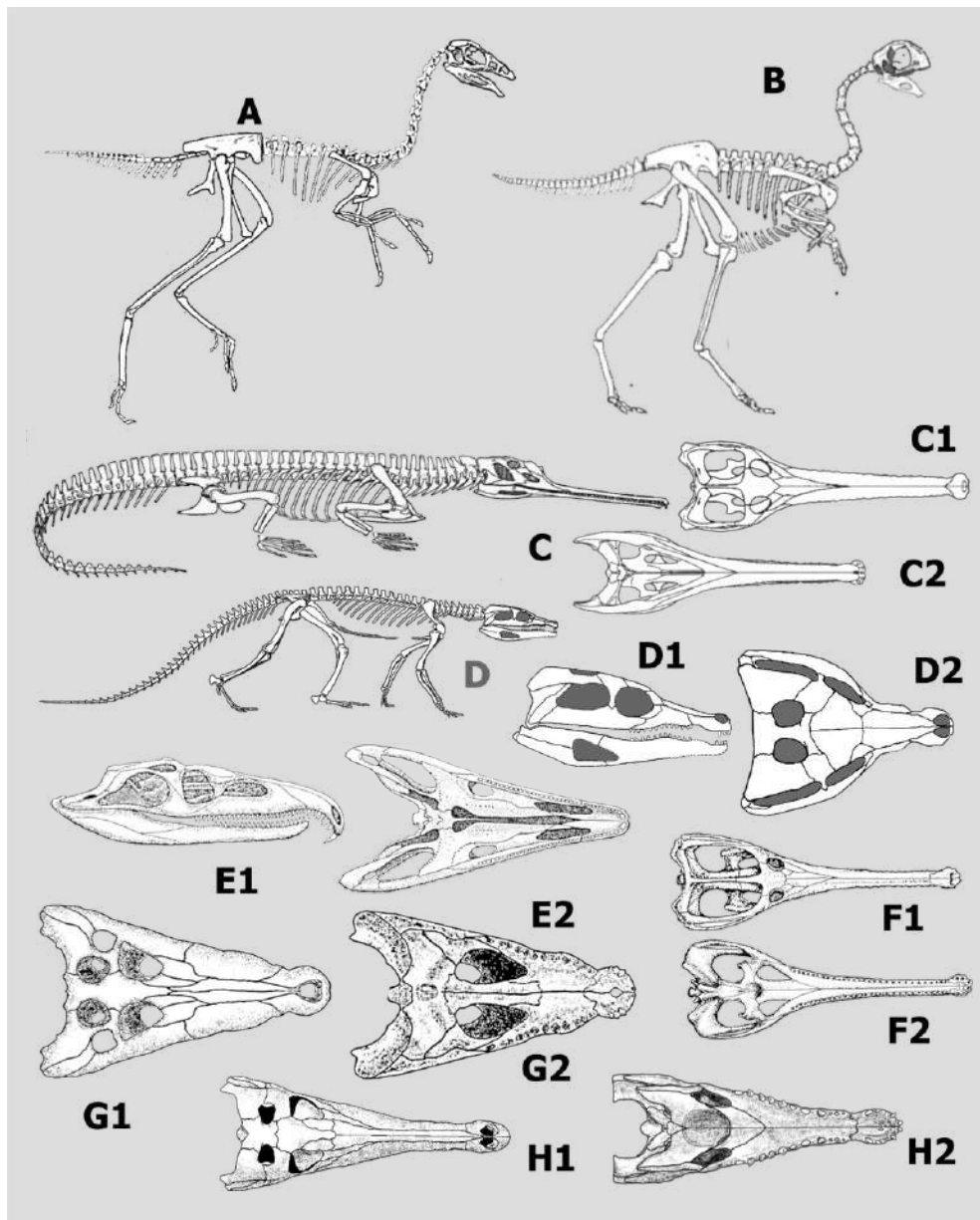


Figura 7.5 – Maniraptora: **A**) *Caudipteryx* (Caudipterygidae) [ca. 1 m]; **B**) *Avimimus* (Avimimidae) [ca. 1,5 m]. – Crocodyliformes - Phytosauria: **C**) *Myristosaurus* (Phytosauridae) [ca. > 4 m], cranio in vista dorsale (**C1**) e ventrale (**C2**). – Protosuchia: **D**) *Protosuchus* (Protosuchidae) [ca. 1 m], cranio in vista laterale (**D1**) e dorsale (**D2**). – Eosuchia: **E**) *Proterosuchus* (= *Chasmatosaurus*) (Proterosuchidae) [ca. 2 m], cranio in vista laterale (**E1**) e ventrale (**E2**). – Talattosuchi: **F**) *Steneosaurus* (Teleosauridae), cranio in vista dorsale (**F1**) e ventrale (**F2**). – Crocodylia; **G**) “*Crocodylus*” *affinis* (Crocodyloidea), cranio in vista dorsale (**G1**) e ventrale (**G2**); **H**) *Sebecus* (Sebecidae) [ca. 4 m], cranio in vista dorsale (**H1**) e ventrale (**H2**) [A-B: Cretaceo; C- D: Giurassico; E: Triassico; F: Giurassico-Cretaceo; G: Terziario: Eocene; H: Terziario: Eocene-Miocene].

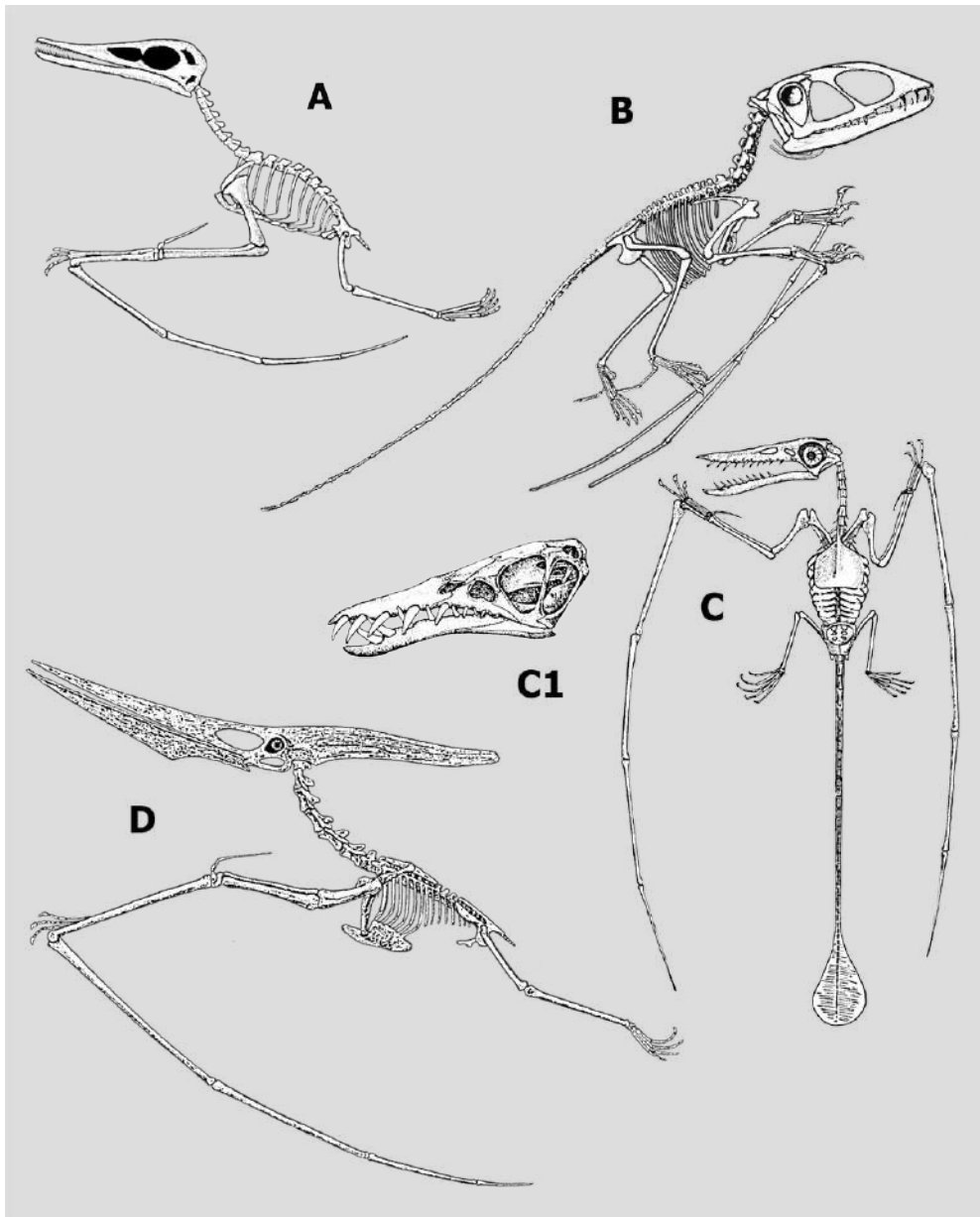
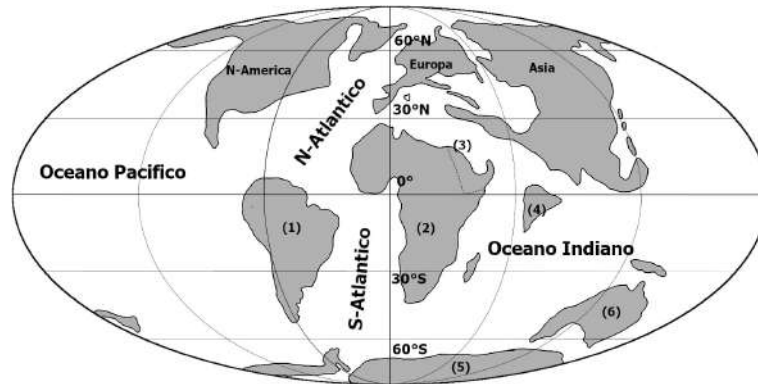


Figura 7.6 – Pterosauri: **A)** *Pterodactylus* (Pterodactylidae) [ca. 50-80 cm, ap.al ca. 1 m]; **B)** *Dimorphodon* (Dimorphodontidae) [ca. 1 m, ap.al. ca. 1,45 m]; **C)** *Rhamphorhynchus* (Rhamphorhynchidae) [ca. 15 cm, ap.al. 75-100 cm], cranio in vista laterale (**C1**); **D)** *Pteranodon* (Pteranodontidae) [ap.al. 3,8-6 m]. [B: Giurassico; A, C: Giurassico-Cretaceo; D: Cretaceo. – ap.al.: apertura alare].

VIII – Il Cenozoico inferiore

Paleocene (65 – 58 mln.a), **Eocene** (58 – 37 mln.a.) e **Oligocene** (37 – 24 mln.a.).



Posizione delle terre emerse nell'Eocene.

(1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4 India, 5. Antartide, 6.

L'evoluzione degli ecosistemi durante il Paleocene, l'Eocene e l'Oligocene non mostra grandi soluzioni di continuità. Sostanzialmente si tratta di un periodo di graduale e generalizzato aumento delle temperature medie, che raggiunsero durante l'Eocene medio i massimi livelli, con la totale scomparsa di ogni struttura glaciale. Durante tutto questo periodo, anche in conseguenza del progredire della frammentazione della Pangea si ebbe un graduale cambiamento nella distribuzione delle correnti marine. In effetti, alla fine dell'Eocene la distribuzione geografica delle terre emerse era abbastanza simile a quella attuale, pur rimanendo ancora bloccata la comunicazione fra l'Atlantico settentrionale e l'oceano Artico, come al Sud perdurava l'unione fra l'Antartide e l'Australia (ma non con la Nuova Zelanda), mentre un ampio braccio di mare poco profondo separava l'Asia dall'Europa. La separazione del cratone Indiano e del Madagascar dall'Africa era nel Paleocene agli inizi, tanto che almeno fino all'Eocene inferiore vi fu la possibilità di qualche scambio faunistico, mentre Africa ed Europa erano separate dalla Tetide.

Paleocene (65-58 mln anni)

Sostanzialmente i mari, in questo periodo, sono popolati dagli immediati discendenti dei gruppi sopravvissuti alle estinzioni cretacee.

Molti foraminiferi bentonici, Echinodermi (particolarmente Echinoidi), Briozoi, Crostacei, Gasteropodi, Bivalvi e Teleostei superarono in buon numero il limite K-T e, del resto, sopravvissero anche quasi tutti gli altri taxa di invertebrati a livello almeno di ordine⁵⁰. Gradualmente gli esacoralli, che avevano ceduto alle Rudiste il ruolo di principali componenti delle barriere, divennero nuovamente predominanti, tuttavia è solo col successivo Eocene, più caldo del Paleocene, che le barriere coralline divengono realmente abbondanti e diffuse.

Il fitoplancton con scheletri calcarei (principalmente i Coccolitoforidi) che aveva subito una falcidie come conseguenza del generale raffreddamento che si era verificato alla fine del Cretaceo, ebbe una ripresa parziale per i Coccoliti, mentre fu maggiore per diatomee (scheletro siliceo) e dinoflagellati (scheletro cellulosico), che alla fine del Cretaceo avevano subito una falcidie minore. Ad ogni modo la fauna di grandi predatori marini si ricostruì solamente più tardi, quando, durante l'Eocene, cetacei e squali giganteschi sostituirono i Mosasauri e Plesiosauri mesozoici.

Interessante è nel Paleocene tardivo la comparsa dei primi Echini irregolari, che costituisce un primo avvio alla colonizzazione dei fondali sabbiosi da parte degli Echinodermi.

Per quanto riguarda la vegetazione terrestre non vi è frattura fra Paleocene ed Eocene, ma una progressiva evoluzione delle Angiosperme, dopo una breve pausa, durata forse un milione d'anni, proprio all'inizio del Paleocene, durante la quale, almeno nelle località più studiate, abbiamo un netto predominio delle felci. Tuttavia si deve sottolineare che è appunto verso la fine del Paleocene che compaiono le prime vere piante erbacee. Queste, però, restano rare e apparentemente limitate a formazioni palustri o di sottobosco. È possibile che la difficoltà che sperimentarono le piante erbacee a colonizzare gli ambienti relativamente aridi ed aperti sia stata dovuta al fatto che esse non erano capaci di accrescimento continuo. Oggi, e così è stato a partire dall'Oligocene superiore, esistono (o esisterebbero, se l'uomo non ci avesse messo le mani) vaste praterie e savane, che sostentano un grandissimo numero non solo di ungulati brucatori (antilopi, bovini, ecc.), ma anche un'enorme massa di invertebrati. Questa biomassa si sostiene, appunto, perché la maggior parte delle erbe di queste formazioni, se brucate, ricrescono immediatamente (non per nulla i classici pratini all'inglese dei nostri giardini devono essere tosati regolarmente). Il fatto, peraltro, è che l'evoluzione delle praterie e della relativa fauna di

⁵⁰ Ancora una volta devo sottolineare che per semplicità di esposizione, si devono trattare i taxa come entità naturali. Il problema verrà approfondito in un capitolo successivo.

brucatori è un fenomeno complesso, che riprenderemo in considerazione parlando degli onnipresenti fenomeni di *coevoluzione*. Infatti per poter utilizzare le piante erbacee e specialmente le graminacee, i mammiferi devono sviluppare un complesso di modificazioni sia a carico della dentatura che dell'apparato digerente nonché della flora di simbionti, che deve essere andata di pari passo con la diffusione delle piante erbacee, ma nel Paleocene i mammiferi adatti per brucare le erbe non c'erano. D'altra parte, è possibile formulare un'ipotesi un po' più complessa: gli insetti potrebbero essere stati il fattore limitante che potrebbe aver ostacolato la diffusione delle erbe; di contro, molte piante erbacee di tipo moderno sono a impollinazione anemofila, che rappresenta un vantaggio una volta che queste si siano affermate saldamente, in quanto il vento favorisce una rapidissima diffusione dei pollini e, quindi, funziona egregiamente negli spazi aperti, dove le diverse specie possono avere ampia diffusione con discrete densità. D'altronde molte piante erbacee possono riprodursi anche agamicamente.

Durante il Paleocene sembra che la distribuzione delle piogge fosse molto più uniforme di quanto non fosse nel Cretaceo, anche su scala stagionale e su scala globale e le temperature, che si erano bruscamente abbassate alla crisi K-T, risalirono considerevolmente, tanto che troviamo foreste subtropicali fino all'altezza del circolo polare e, almeno nell'America del Nord, le foreste sembrano essere state più dense e umide che nel Cretaceo. Taluni studiosi hanno creduto di attribuire, almeno in parte, tale fenomeno alla scomparsa dei grandi rettili vegetariani. Si deve, comunque, ricordare che le località nelle quali è conservata la vegetazione in misura adeguata sono molto poche e le fasce climatico-vegetazionali, che si trovano nelle carte paleobotaniche del globo per questo periodo, sono estrapolazioni certamente molto approssimative. Non solo, ma si deve tener conto che stiamo parlando di un periodo di circa 7 milioni di anni.

Per quanto riguarda le faune terrestri, si deve dire che sono stati soprattutto i Mammiferi ad attirare l'attenzione degli studiosi, anche perché, generalmente, Anfibi, Rettili e Uccelli hanno scheletri più fragili e sono, quindi, relativamente peggio documentati. Comunque tutti i vertebrati terrestri del Paleocene inferiore sono relativamente piccoli, nessun mammifero superava le dimensioni di un cane di media taglia.

Purtroppo anche i mammiferi del Paleocene inferiore sono, con rare eccezioni, conosciuti in modo frammentario e molte discussioni filogenetiche sono basate, in realtà, quasi solo su caratteri delle dentature. Incidentalmente possiamo ricordare che uno dei più famosi scopritori americani dell'800 di mammiferi cretacei e del cenozoico inferiore deve molte delle sue scoperte al fatto che aveva osservato come certe formiche portassero in superficie e lasciassero sui loro formicai i dentini dei mammiferi che trovavano scavando le loro gallerie.

In questi anni, specialmente da parte dei ricercatori americani, è stata rimescolata notevolmente la sistematica sia applicando programmi di analisi cladistica, sia utilizzando dati molecolari. Come vedremo più avanti si tratta di tecniche che, se usate aprioristicamente, sono senz'altro suscettibili di errore quanto e forse più delle altre.

Personalmente ho avuto occasione di studiare solo un paio di ordini e, in quei casi, sono convinto che siano errate le conclusioni che sono riportate in molti trattati. Ancora una volta, comunque, insisto a dire che quanto esporrò va preso con qualche riserva.

Nel Paleocene sopravvivono, innanzitutto, alcuni ordini già presenti nel Cretaceo, in primo luogo i Multitubercolati⁵¹. Più complesso è il problema per quanto riguarda la presenza di Marsupiali e Insettivori. Questi possono essere distinti tanto dalla formula dentaria che per alcuni altri caratteri scheletrici altamente diagnostici (ma non per gli epipubi o "ossa marsupiali" che erano certamente presenti in alcuni Cinodonti triassici generalmente considerati ancora Rettili), ed erano apparentemente diffusi nella maggior parte dei Mammiferi cretacei, comprese forme come gli Zalambdalestidi (Fig. 7.3I), che sono considerati Euteri o, comunque, vicini agli Euteri. Tuttavia, dato lo stato estremamente frammentario delle nostre conoscenze sulla maggior parte dei Mammiferi del Paleocene, vi sono diversi gruppi sulle cui reali affinità si possono fare solo ipotesi. Ad esempio, fino a non molti anni fa si considerava assiomatico che in Australia non fossero giunti i Placentati fino all'arrivo dei pipistrelli e dei topi alla fine del Miocene. Una trentina di anni fa è stato descritto da un sito australiano (Murgon nel Queensland sud-orientale) dell'Eocene inferiore un dente isolato (molare inferiore destro) attribuito a un Placentato (*Tingamarra*); resta da vedere se tale attribuzione potrà essere confermata da materiale più completo.

In generale si ritiene che i Placentati⁵² abbiano avuto origine nel Cretaceo in Asia, mentre i Marsupiali si sarebbero originati in Nord America; d'altronde, nel Cretaceo finale tanto gli uni che gli altri sono presenti in entrambi i continenti. Non solo, ma certamente nel Paleocene, e forse prima, i marsupiali passarono in Sud America, accompagnati da uno o due stipiti di placentati, e da qui raggiunsero l'Australia via Antartide; i placentati, invece, non vi giunsero affatto, salvo l'eventuale conferma della posizione di *Tingamarra*.

⁵¹ Devono necessariamente essere esistiti i Monotremi, giacché sono conosciuti frammenti a essi riferibili provenienti dal Cretaceo dell'Australia e dal Paleocene del Sud America (*Monotrematum sudamericanum* di cui si conoscono solo alcuni denti rinvenuti in Patagonia nel 1992).

⁵² Le notevoli differenze strutturali fra i tipi di placenta presenti negli animali attuali suggeriscono che i primi placentati avessero placente strutturalmente meno complesse delle attuali e che queste si siano gradualmente evolute durante il Cenozoico inferiore.

I placentati sudamericani, tuttavia, rimasti isolati dall'apertura del braccio di mare che mise in comunicazione l'Atlantico e il Pacifico verso la fine del Paleocene, diedero origine ad alcuni ordini (Piroteri (Fig. 8.1B), Xenartri (Fig. 8.1A, D-F), Litopterni (Fig. 8.2D-E) ecc.), tutti erbivori, mentre una parte degli Xenartri, i Foliodoti (Fig. 8.1C), si specializzarono per una dieta insettivora a base di formiche e termiti⁵³. Accadde così che, fino alla fine del Miocene, si osservò in Sud America una grande radiazione dei Marsupiali carnivori, anche di grandi dimensioni, col caso estremo di *Thylacosmilus* (Fig. 8.2A) del Pliocene inferiore, che costituisce un interessante parallelo alle "Tigri dai denti a sciabola", caratteristici Felidi del Pleistocene americano che si sono estinti appena 10000 anni fa.. Comunque, la maggior parte degli ordini di Mammiferi presenti nel Paleocene si sono poi estinti gradualmente senza discendenza.

Durante il Terziario inferiore erano presenti, anche alle alte latitudini, foreste di latifoglie che dovevano essere adattate a un clima sensibilmente più caldo di quanto non sia l'attuale oltre i circoli polari. Poiché il ritmo giorno-notte, che dipende dalla rotazione della Terra, era evidentemente lo stesso di oggi, le piante che vivevano a queste latitudini rispondevano, durante le lunghissime giornate estive, sviluppando foglie particolarmente grandi e di conseguenza accelerando il proprio metabolismo, mentre le foglie dovevano poi cadere durante le lunghissime notti invernali. Buona parte delle zone che sono attualmente il Canada, la Siberia, l'Europa settentrionale e, al Sud, Antartide, Patagonia, Australia meridionale dovevano essere coperta da una boscaglia rada o da un arbusteto subtropicale. Il resto dell'Europa, buona parte degli Stati Uniti, quasi tutta l'Asia centrale e, al Sud, l'Africa meridionale, l'America del Sud fino all'Uruguay, il Cile settentrionale, l'Australia settentrionale e la Nuova Guinea erano dominio di dense foreste decidue subtropicali, mentre la fascia delle foreste equatoriali pluviali doveva avere una larghezza all'incirca doppia dell'attuale.

Tornando alla fauna di Mammiferi, troviamo, oltre a un notevole assortimento di famiglie arboricole, un certo numero di ordini terrestri di erbivori che, data la morfologia dei denti, dovevano essere tutti mangiatori di frutti e di foglie tenere: i loro molari sono relativamente bassi, non sono a crescita continua e hanno smalto piuttosto sottile. Potrebbe darsi che, inizialmente, il ruolo ecologico di "carnivoro" sia stato svolto da Condilartri (Fig. 8.3A-B), un gruppo piuttosto eterogeneo e discusso di "ungulati".

⁵³ La scoperta, nel 1881, di di quello che almeno in un primo tempo è sembrato essere un tipico, ancorché relativamente primitivo, Mirmecofagide (*Eurotamandua*) nei famosi giacimenti eocenici di Messel, in Germania, dove è presente contemporaneamente ad un pangolino primitivo (*Eomanis*) ha posto il quesito, tuttora irrisolto, di come diavolo ci sia arrivato.

A partire dal Paleocene medio troviamo un assortimento di “carnivori” generalmente riuniti nell’ordine o superordine dei Creodonti (Fig. 8.3C-G), che sono un insieme molto eterogeneo di discussa affinità. La posizione tradizionale è che si tratti di un insieme di famiglie, almeno quattro, i cui ultimi rappresentanti si estinsero nel Miocene e che, sia pure non comprendendo gli antenati diretti dei Carnivori attuali, costituiscono uno o più rami collaterali agli Eucrodi del Paleocene superiore che, attraverso i Miacidi dell’Eocene, stanno all’origine di tutti i Carnivori più moderni (foche comprese). Di parere opposto sono altri studiosi che considerano i Creodonti come un insieme di animali derivanti dello stesso ceppo che diede origine agli Ungulati in senso lato, semplicemente adattati a una dieta prevalentemente o totalmente carnea.

Fra gli erbivori terrestri possiamo ricordare i Teniodonti (Fig. 8.3I), vissuti dal Paleocene inferiore fino all’Eocene medio in Nord America, nell’Eocene inferiore in Europa e più tardi in Asia. Erano animali massicci con potenti mandibole e incisivi diretti in avanti, mentre premolari e molari erano alti o, in forme finali come *Ectoganus* dell’Eocene medio americano, addirittura a crescita continua. La struttura delle zampe suggerisce che parte almeno della loro alimentazione dovesse essere costituita da radici e tuberi. I Condilartri sono svariati: i Periptichidi somigliavano vagamente a maiali, gli Iopsodontidi a scoiattoli, gli Arctocionidi a orsacchiotti ecc. Un ordine forse parzialmente acquatico come gli attuali ippopotami erano i Pantodonti (Fig. 8.3J), e pure erbivori od onnivori erano i Tillodonti (Fig. 8.3K) entrambi originariamente gruppi asiatici che tuttavia si diffusero nell’America del Nord nel tardo Paleocene. I Pantodonti, con una notevole varietà di forme e adattamenti, avevano misure assai varie: da quelle di un cane di media taglia, con specie forse semi arboree, a quelle della statura di un bove.

La prima apparizione dei Primati (discussa, dato che non tutti sono d’accordo che i Plesiadapidi siano Primati) risale al tardo Paleocene inferiore.

Un problema generale con i mammiferi del Paleocene è che, specialmente per il Paleocene inferiore, la massima parte dei dati riguarda l’America del Nord. Il materiale europeo e asiatico è quasi tutto assai frammentario, per il Sud America praticamente non abbiamo dati per il Paleocene inferiore, mentre siamo abbastanza ben documentati per il Paleocene medio e superiore. Quasi nulla si sa per l’Africa. In queste condizioni è evidente la difficoltà di orientarsi circa le reciproche affinità dei vari gruppi. Due fatti sono, infine, da osservare: in primo luogo, non si conoscono multitubercolati Sud-americani, fatto assai curioso, data la lunga storia di questi mammiferi fin dal Giurassico superiore; in secondo luogo, nel Paleocene compaiono i primi Roditori, che verso la sua fine raggiunsero il Nord America dall’Asia ed il loro arrivo coincide con un rapido declino sia dei Multitubercolati sia di quei Plesiadapidi che maggiormente assomigliano a roditori.

Eocene (58 - 37 mln di anni)

Verso la fine del Paleocene il clima della terra si riscaldò ulteriormente, per cui le flore tropicali si espansero ancora e le foreste pluviali decidue paratropicali si spinsero oltre i circoli polari, mentre le foreste di latifoglie polari si restrinsero a una catena di frammenti attorno all'oceano Artico e all'interno dell'Antartide.

Naturalmente, alla completa mancanza di ghiacciai si accompagnò sempre più un innalzamento del livello del mare, per cui notevoli estensioni delle passate terreferme vennero coperte da mari poco profondi.

Molti degli ordini attuali di Mammiferi fecero la loro comparsa nell'Eocene, fra questi indiscutibili Primati, i Perissodattili e gli Artiodattili. Durante l'Eocene, d'altra parte, declinarono e finirono coll'estinguersi i Multituberculati, i Condilartri e altri gruppi arcaici. Comunque, tanto l'affermarsi dei nuovi ordini che la scomparsa dei vecchi ordini di Mammiferi furono fenomeni graduali. Fecero la loro comparsa nell'Eocene i tre ordini più specializzati di Mammiferi: i Chiroteri, i Cetacei (Fig. 8.4A-E) e i Sirenidi (Fig. 8.4F-G). Peraltro i questi ci presentano tre problemi completamente diversi: i Chiroteri comparvero improvvisamente verso la fine dell'Eocene inferiore già quasi completamente evoluti, almeno per quanto riguarda l'adattamento al volo (a me sembra indubbio che essi siano affini, come aveva ritenuto Linneo, ai Primati, oltre che ai Leptictidi, ai Macroscelididi e alle Tupaie, ma attraverso quali vie essi abbiano raggiunto le radicali modificazioni necessarie per farne degli organismi volanti resta un mistero, come del resto per i rettili volanti e, in buona misura, gli uccelli); Cetacei e Sirenidi (ai quali vanno forse aggiunti gli strani Desmostilidi, comparsi più tardi) pongono problemi diversi.

Per i Cetacei si è discusso se il loro ceppo originale sia da ricercare fra i Creodonti, o fra i Miacidi (veri carnivori primitivi), comunque possediamo forme estremamente primitive che conservavano zampe posteriori abbastanza ben sviluppate e che dovevano esser capaci di muoversi sulla terra ferma più o meno come le Otarie attuali, mentre le forme giganti contemporanee come *Basilosaurus* (Fig. 8.4A), pur essendo estremamente sottili e allungate, veri "serpenti di mare", avevano ancora le zampe posteriori estremamente ridotte, ma complete di tutti i loro elementi, mentre le specie attuali conservano al massimo un ilio ridottissimo al quale è unito un femore ugualmente ridotto. Oggi si tende a riconoscere un eterogeneo ordine dei Cetartiodattili, all'interno del quale il gruppo considerato più vicino ai Cetacei sarebbero gli Ippopotami, mentre i Suidi e i Ruminanti rappresenterebbero linee filetiche distinte.

Più oscura è l'origine dei Sirenidi. Questi erbivori marini sono sempre stati rappresentati da poche specie, caratteristiche di ambienti costieri e specialmente delle

formazioni a posidonie (fanerogame marine). In qualche modo i Sirendi sono derivati dal ceppo ignoto che ha dato origine anche agli Iracoidei, ai Proboscidi e agli strani Arsinoiterii dell'Oligocene. I primi proboscidi non solo non avevano proboscide, ma anche i loro incisivi, destinati a divenire le spettacolari zanne di molti Elefanti e Mastodonti, mostrano appena un accenno di particolare sviluppo.

I primi Perissodattili (Figg. 8.6A-F; 8.7A-C) e i primi Artiodattili (Figg. 8.7D-F; 8.8A-C) erano piccoli animali forestali, alti alla spalla 30-40 centimetri.

L'Eocene vide, almeno per quanto riguarda il numero delle famiglie, l'apogeo dei Perissodattili. Accanto a quelle tuttora esistenti vi erano diverse altre famiglie ora estinte. Compaiono Equidi, Rinocerontidi (Fig. 8.6A) e Tapiridi (Fig. 8.6E-F), tutti rappresentati da forme ben diverse dalle attuali: gli equidi erano piccoli animali forestali, i rinoceronti in diversi casi agili corridori superficialmente simili a cavalli e rigorosamente senza corna, mentre una famiglia, gli Aminodonti (Fig. 8.6B), era semiacquatica, come gli ippopotami odierni. Infine i Tapiri non avevano affatto la breve proboscide di quelli odierni. Sono dell'Eocene, anche se alcuni sopravvissero nell'Oligocene inferiore e oltre⁵⁴, i Paleoteri (Fig. 8.6C), i Calicoteri (Fig. 8.7A) e i Brontoteri (Fig. 8.7C). I Paleoteri erano sostanzialmente animali abbastanza massicci, una sorta di cavalli riusciti male. I Calicoteri (che in Africa sopravvissero fino ad un'epoca abbastanza recente) erano animali stranissimi che, se vogliamo, ricordano un gorilla colla testa da cavallo, mentre nelle zampe posteriori le dita erano terminate da brevi zoccoli, le unghie delle zampe anteriori erano degli artigli e si pensa che questi animali potessero avvicinare i rami degli alberi, affermandoli appunto cogli artigli, in modo da brucarne le foglie stando in una posizione semi-eretta. Infine, i Brontoteri erano un gruppo quasi esclusivamente americano (solo pochi e tardivi superstiti penetrarono in Asia) con una sagoma un po' a rinoceronte e le cui specie tardive, raggiunsero la taglia di un rinoceronte bianco, sviluppando, di pari passo all'aumento delle dimensioni e specie nei maschi, un paio di corna nasali ossee.

Gli Artiodattili, invece, per tutto l'Eocene rimasero animali piccoli e più o meno simili a *Diacodexis* (Fig. 8.7F).

A differenza degli uccelli del Paleocene, dei quali sappiamo troppo poco, nell'Eocene ne abbiamo una grande varietà e sono indubbiamente presenti quasi tutti gli ordini attuali, merita comunque di essere ricordata l'esistenza nell'Eocene di alcuni grandi uccelli alti un paio di metri, con ali estremamente ridotte e quasi certamente predatori quali *Diatryma* e *Gastornis* (Fig. 8.8D). È verosimile che questi generi si siano evoluti occupando la nicchia trofica dei grandi predatori bipedi mesozoici. Del resto, come vedremo, in Sud America rimasta isolata a partire appunto dall'Eocene e dove i predatori erano rappresentati solo da pochi marsupiali,

⁵⁴ I Calicoteridi sopravvissero in Africa fino al Pleistocene.

comparvero i Fororacidi, grandi uccelli (i maggiori erano alti un paio di metri) dal becco fortemente uncinato ad ali ridotte e chiaramente carnivori, come *Phororhacos* (Fig. 8.8E).

Oligocene (37-24 mln di anni)

Con l'inizio dell'Oligocene si accentuò rapidamente la tendenza, già manifestatasi nel tardo Eocene, verso un relativo raffreddamento dei climi e un'accentuazione delle diversità stagionali. Il fenomeno fu accompagnato da una rilevante serie di estinzioni fra quelle specie (i Mammiferi sono stati particolarmente studiati) che non si trovavano nelle fasce più calde del pianeta o non vi si poterono ritirare. All'inizio dell'Oligocene la straordinaria vegetazione artica di latifoglie era completamente scomparsa. Nell'Artico, dove non esisteva ancora la calotta di ghiacci, dominava una larga fascia di foreste miste di conifere e di latifoglie simile alle nostre attuali foreste d'alta montagna, mentre mancava ancora la vera tundra, una formazione di comparsa abbastanza recente. Nell'Antartide la parte centrale del continente era ormai coperta da ghiacciai, mentre lungo i suoi margini troviamo una vegetazione sparsa, simile all'attuale tundra artica.

Nella zona intermedia, fra la foresta settentrionale e la fascia subtropicale, si trovava una nuova formazione dominata dalle latifoglie decidue, simile alle attuali "foreste atlantiche".

Complessivamente sembra che il clima fosse più fresco dell'attuale, con la fascia dei vari tipi di vegetazione tropicale più ristretta di quella odierna, ma con un gradiente di differenze termiche meno accentuato di oggi. In particolare non troviamo quelle formazioni vegetali fortemente specializzate per i climi realmente freddi, che caratterizzano la taiga e la tundra odierne. Inoltre, l'Oligocene conobbe nell'insieme un clima più piovoso di quello odierno⁵⁵ e, anche se le foreste potevano essere localmente interrotte da zone di cespugliati e veri spazi aperti, mancavano ancora le vere praterie con la relativa fauna.

Le principali modificazioni faunistiche riguardano essenzialmente il periodo iniziale dell'Oligocene. Proseguì l'evoluzione e diversificazione dei rinoceronti e dalle primitive forme di rinoceronti corridori dell'Eocene si diramò un insieme di forme più grandi e pesanti, che culminarono nel più grande mammifero terrestre di tutti i tempi: *Paraceratherium* (= *Indricotherium*) (Fig. 8.6D) alto al garrese circa cinque metri e mezzo e con un collo abbastanza lungo, così che, dato che era evidentemente un brucatore di fogliame, doveva poter trovare il cibo sui rami a una decina di metri d'altezza!

⁵⁵ Come vedremo meglio quando esamineremo il Plio-Pleistocene, la maggiore piovosità potrebbe essere stata legata alla mancanza della calotta polare artica ed alla scarsa estensione di quella antartica, così che la superficie di evaporazione marina era considerevolmente più ampia.

Altre curiosità sono rappresentate dal fatto che gli equidi come *Miohippus* o *Anchitherium*, pur essendo assai più grandi dei loro primi antenati, erano tuttavia animali forestali che si nutrivano di foglie. Inoltre abbiamo un notevole assortimento di camelidi, alcuni dei quali, come *Stenomylus* (Fig. 8.7E), di struttura snella, leggera e con lunghe gambe, così da ricordare le gazzelle e che, presumibilmente, frequentavano spazi abbastanza aperti. Altri “cammelli”, come quelli del genere *Oxydactylus* (Fig. 8.7D), avevano un collo lunghissimo, quasi da “cammelli-giraffa”. Un gruppo di Camelidi che ha un particolare interesse sono gli Oreodontidae (Fig. 8.8A-C). Si tratta di una famiglia strettamente nord-americana, originatasi nell’Eocene superiore, che ci ha lasciato una documentazione paleontologica superba, assai più completa e migliore di quella citatissima dei cavalli, così che è possibile seguirne l’evoluzione in loco in modo praticamente completo: uno dei pochi casi per quanto riguarda i vertebrati e, più in generale, per i metazoi. Dovremo, quindi ricordarli quando discuteremo dei vari modelli evolutivi.

Comunque, fra gli erbivori, la massima abbondanza e varietà si trova fra i Suidi, anche se mancano ancora i suini in senso stretto (i primi sono forme primitive di Pecari dell’Oligocene finale), e fra di essi anche specie di grandi dimensioni come, fra gli Entelodonti, *Anchitherium*, delle dimensioni di un bove.

Fra i carnivori, mentre i Creodonti vanno gradualmente estinguendosi (alcuni sopravvivono fino al Miocene inferiore), sono ormai scomparse le forme gigantesche dell’Eocene superiore, come *Andrewsarcus* (Fig. 8.3H) e *Sarkastodon*, che raggiungevano dimensioni triple di quelle di una grossa tigre; le famiglie attuali (canidi, ursidi; i veri felidi compaiono appunto nel tardo Oligocene) sono ancora rappresentate da forme di statura modesta; si affermano come grossi animali i Nimravidi (Fig. 8.3F-G) (le cosiddette false tigri coi denti a sciabola) e gli Anficionidi (o cani-orso), che avevano un aspetto intermedio fra quello di un grosso cane e quello di un orso (la forma del corpo ricordava quella di un grosso orso con zampe corte e piede plantigrado, ma con testa e dentatura da lupo), vissero dall’Oligocene al Paleocene in Europa, Asia, Africa e Nordamerica. Infine, derivati molto probabilmente da forme primitive di Mustelidi semi-acquatici, compaiono le prime foche (Pinnipedi).

Un caso particolare è costituito dalla fauna di vertebrati terrestri dell’Australia.

La fauna della Nuova Zelanda, che era rimasta separata dal Gondwana fin dal Cretaceo, non comprende alcun mammifero, fatta eccezione per un’unica specie di pipistrello. Ciò fa pensare, perché in fondo i Mammiferi risalgono al Trias superiore, anche se si può capire l’assenza tanto dei Marsupiali che dei Placentati, non si vede perché non debbano esserci dei discendenti degli altri ordini giurassici. Comunque gli altri vertebrati terrestri, a parte lo Sfenodonte, che è quasi identico ai Rincocefali Triassici, e un paio di Anfibi anuri particolarmente primitivi, tutti gli

altri sono Uccelli; questi, in parte (i Kiwi e le numerose specie di Moa) potrebbero essere i discendenti di specie presenti nelle isole fin dal Cretaceo finale, oppure essere derivate da immigranti giunti in volo nel Paleocene-Eocene e successivamente specializzatisi come uccelli strettamente terrestri; per il rimanente si tratta di colonizzatori giunti progressivamente e differenziatisi in loco. Del resto l'arrivo di piccoli nuclei di nuove specie colonizzatrici è stato bene osservato in questi ultimi due secoli.

Tornando all'Australia (e alla Nuova Guinea, che a questa è stata a lungo unita), queste terre sono rimaste collegate all'Antartide fino alla fine dell'Eocene o all'inizio dell'Oligocene ed è solamente a partire dall'Oligocene inferiore che, staccatasi definitivamente l'Australia dall'Antartide e stabilitasi la corrente oceanica circumpolare, la fauna australiana si è sviluppata in completo isolamento. Purtroppo le faune australiane dell'Oligocene e del Miocene sono tuttora conosciute in modo molto frammentario. Il ritrovamento nell'Eocene dell'Antartide di materiale riferibile ai marsupiali è una conferma dei legami faunistici esistiti fra Sud America, Antartide e Australia. A prescindere dall'arrivo via Nuova Guinea di pipistrelli nel Miocene medio e di topi nel tardo Miocene, per il resto la fauna terrestre australiana è interamente endemica e comprende, oltre ai Marsupiali e Monotremi, diversi uccelli strettamente terrestri e diversi rettili (fra i quali un gigantesco varano). Da notare che i primi canguri compaiono solo nel tardo Miocene, parallelamente a un relativo inaridimento del territorio e alla diffusione di praterie e savane, proprio come accade negli altri continenti nei quali, pressoché simultaneamente e in risposta a condizioni ambientali simili, compaiono i più tipici erbivori adattati agli ambienti di prateria.

L'evoluzione dei Cetacei nell'Oligocene è caratterizzata dalla rarefazione dei Basilosauridi, che si estinguono alla fine dell'Oligocene inferiore; sempre fra gli Archeoceti, si espandono i Durodonti che si estingueranno nel Miocene. Nell'Oligocene inferiore compaiono i primi Mysticeti, anche se solo con una famiglia, i Cetoteridi, destinata a estinguersi nel Pliocene, mentre gli Odontoceti compaiono solo nell'Oligocene superiore

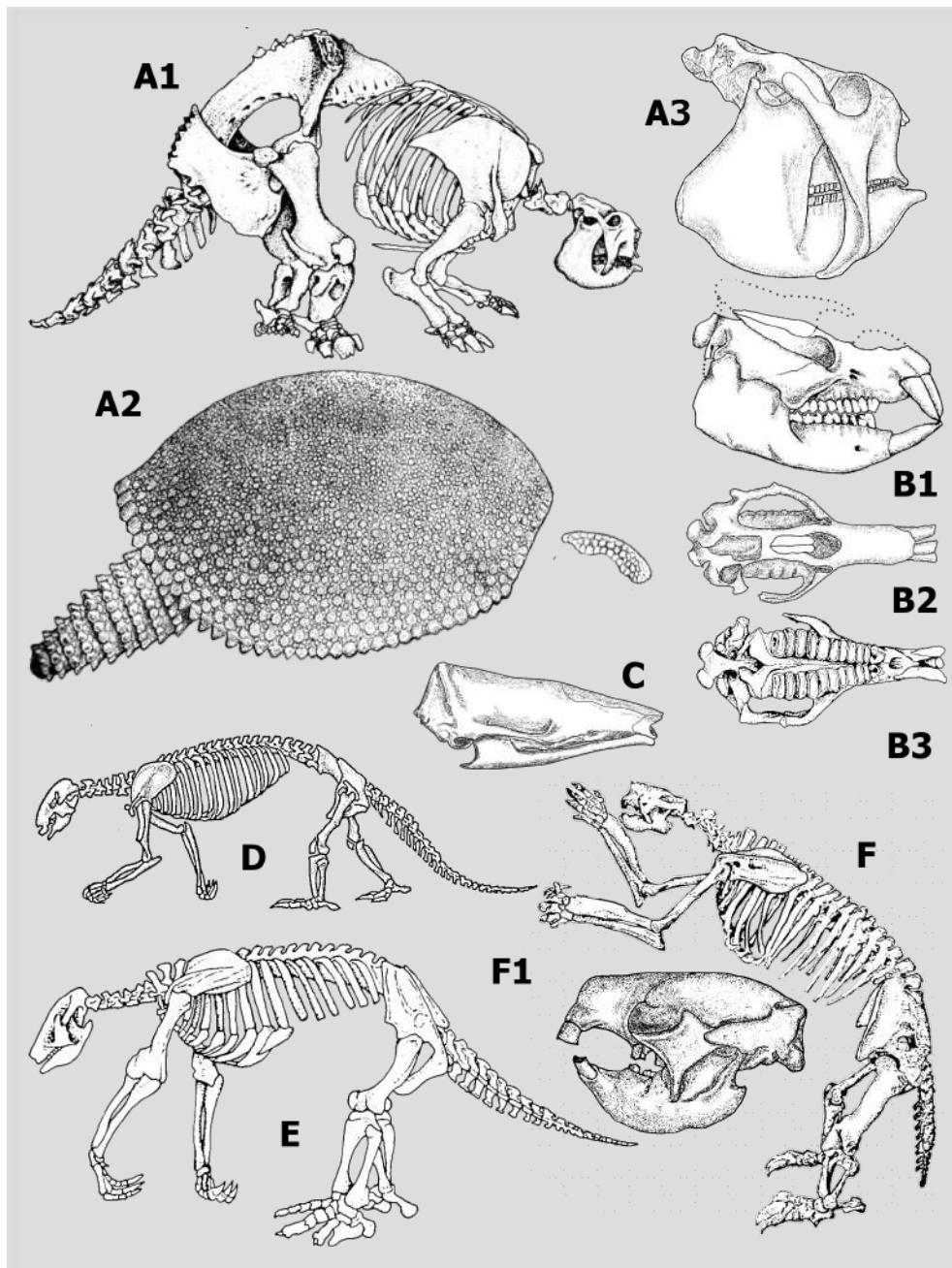


Figura 8.1 – Eutheria (Placentalia): **A)** *Glyptodon* (Xenarthra: Glyptodontidae), scheletro (**A1**), dermascheletro (**A2**), cranio (**A3**); **B)** *Pyrotherium* (Pyrotheria: Pyrotheridae), cranio viste laterale (**B1**), dorsale (**B2**) e ventrale (**B3**); **C)** *Eurotamandua* (Pholidota: Myrmecophagidae), cranio in vista laterale; **D)** *Hapalops* (Xenarthra: Megalonychidae); **E)** *Nothrotheriops* (Xenarthra: Nothrotheriidae); **F)** *Megalonyx* (Xenarthra: Megalonychidae); cranio vista laterale (**F1**). – [C: Eocene; B: Oligocene; D: Miocene; A: Miocene-Quaternario; F: Pliocene-Quaternario; E: Pleistocene-Quaternario].

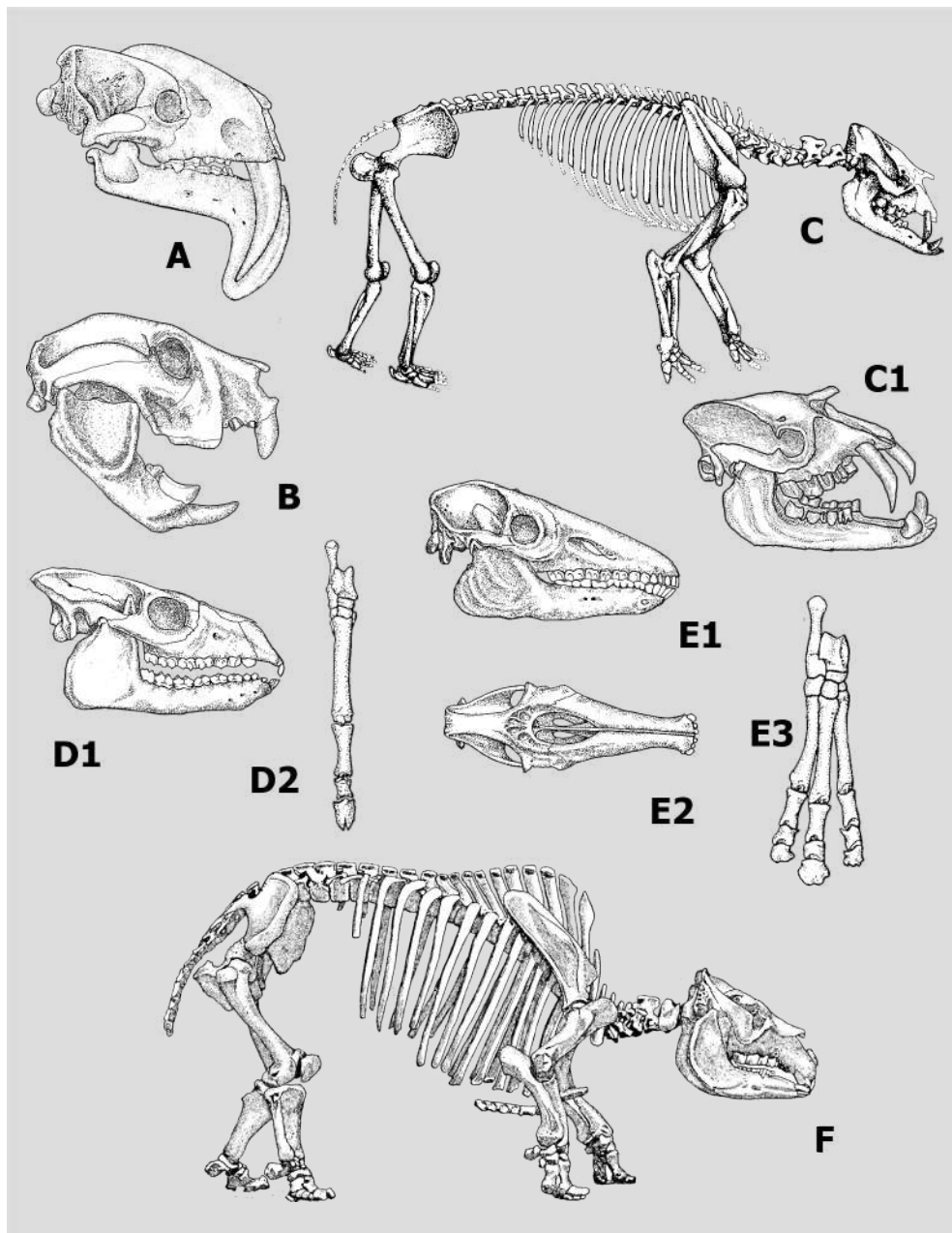


Figura 8.2 – Metatheria (= Marsupialia): **A**) *Thylacosmilus* (Sparassodonta: Thylacosmilidae) del Sudamerica; **B**) *Thylacoleo* (Diprotodontia: Thylacoleonidae) dell’Australia. – Eutheria (Placentalia): **C**) *Astrapotherium* (Astrapotheria: Astrapotheriidae), cranio in vista laterale (**C1**); **D**) *Thoatherium* (Lioterna: Protherotheridae), cranio in vista laterale (**D1**) e zampa posteriore (**D2**); **E**) *Macrauchenia* (Lioterna: Macraucheniidae), cranio: viste laterale (**E1**) e dorsale (**E2**), zampa posteriore (**E3**); **F**) *Toxodon* (Notungulata: Toxodontidae). – [C: Oligocene-Miocene; D: Miocene; A, E: Miocene-Pliocene; B, F: Pliocene-Pleistocene].

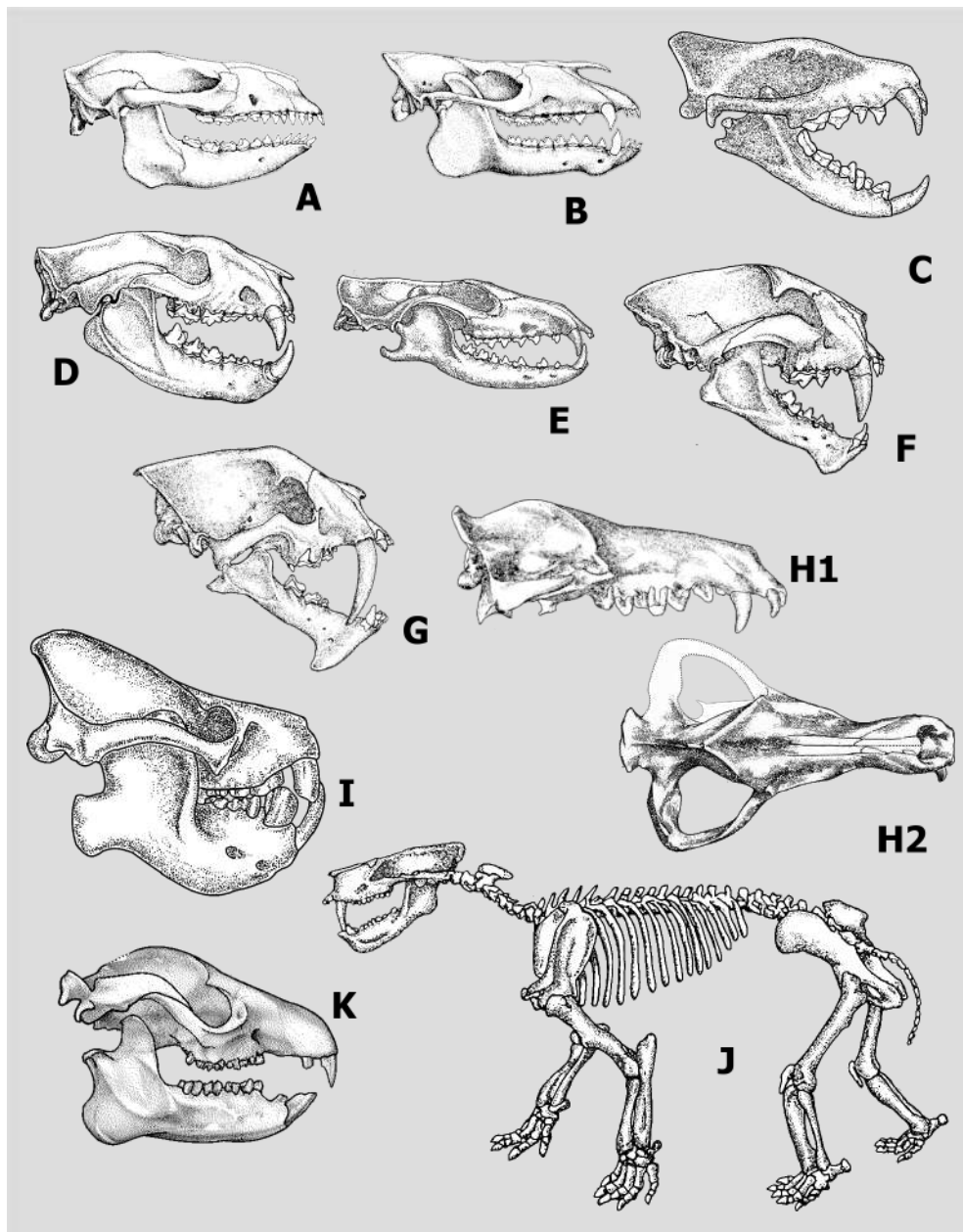


Figura 8.3 – Eutheria (Placentalia): **A)** *Hyopsodus* (Condylartha: Hyopsodontidae); **B)** *Phenacodus* (Condylartha: Phenacodontidae); **C)** *Hyaenodon* (Creodonta: Hyaenodontidae); **D)** *Oxyaena* (Creodonta: Oxyaenidae); **E)** *Sinopa* (Creodonta: Hyaenodontidae); **F)** *Dinictis* (Creodonta: Nimvaridae); **G)** *Hoplophenus* (Creodonta: Nimvaridae); **H)** *Andrewsarchus* (Acreodi: Mesonychidae), cranio viste laterale (**H1**), dorsale (**H2**); **I)** *Stylinodon* (Teeniodonta: Stylinodontidae); **J)** *Titanoides* (Pantodonta: Titanoideidae); **K)** *Trogosus* (Tillodontia: Esthonychidae). – [J: Paleocene; A-B: Paleocene-Eocene; E: Paleocene-Oligocene; D, H, I, K: Eocene; F, G: Eocene-Oligocene; C: Eocene-Miocene].

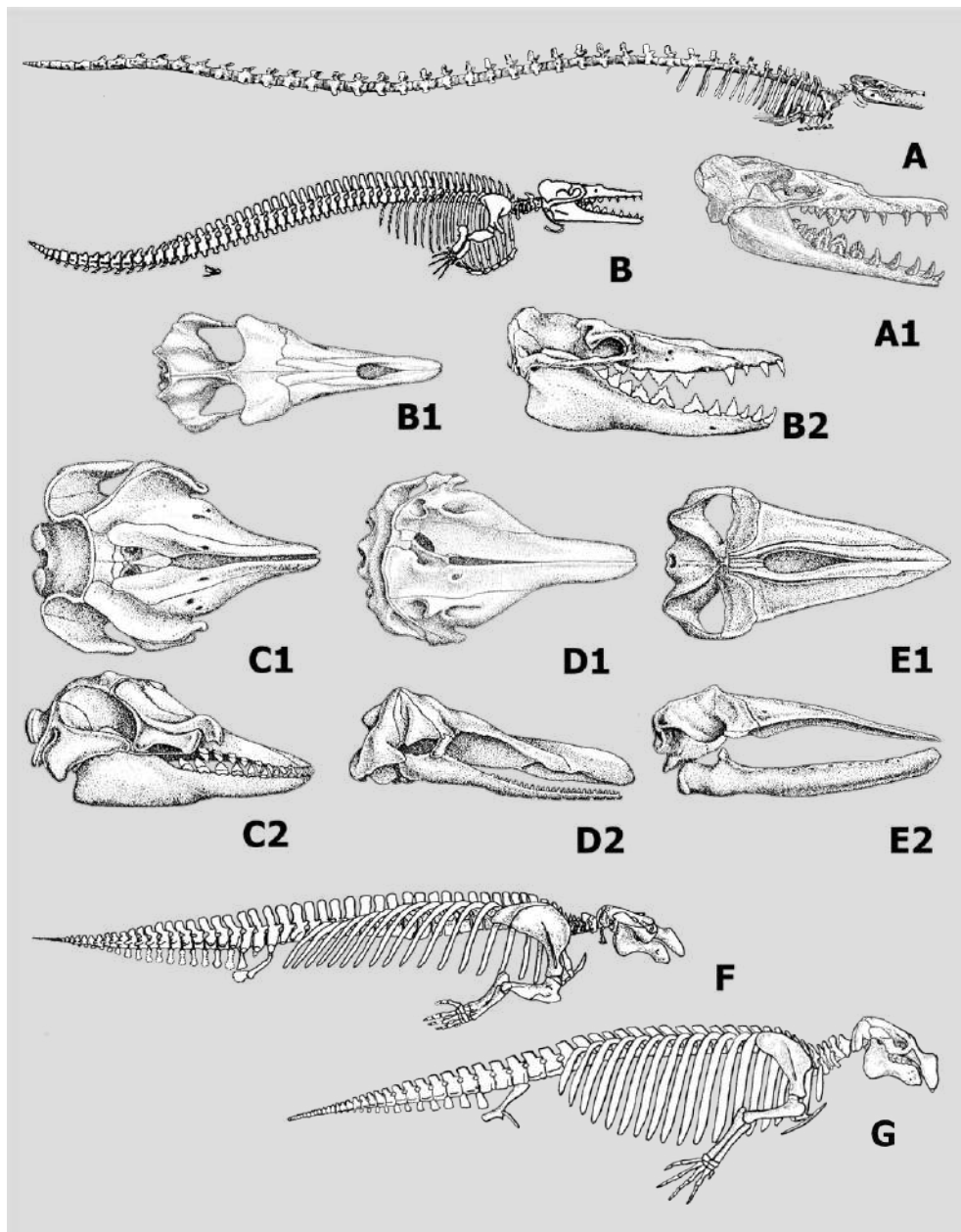


Figura 8.4 – Eutheria (Placentalia), Cetacea: **A)** *Basilosaurus* (Archeoceti: Basilosauridae), cranio vista laterale (**A1**); **B)** *Durodon* (Archeoceti: Basilosauridae), cranio viste dorsale (**B1**) e laterale (**B2**); **C)** *Prosqualodon* (Odontoceti: Prosqualodontidae) cranio viste dorsale (**C1**) e laterale (**C2**); **D)** *Aulophyseter* (Odontoceti: Physeteridae) cranio viste dorsale (**D1**) e laterale (**D2**); **E)** *Cetotherium* (Mysticeti: Cetotheriidae) cranio viste dorsale (**E1**) e laterale (**E2**); **F)** *Dusisiren* (Sirenia: Dugongidae); **G)** *Halitherium* (Sirenia: Dugongidae). – [A: Paleocene-Eocene; B: Eocene; G: Oligocene; C: Oligocene-Miocene; D: Miocene; F: Miocene-Pliocene; E: Miocene-Quaternario].

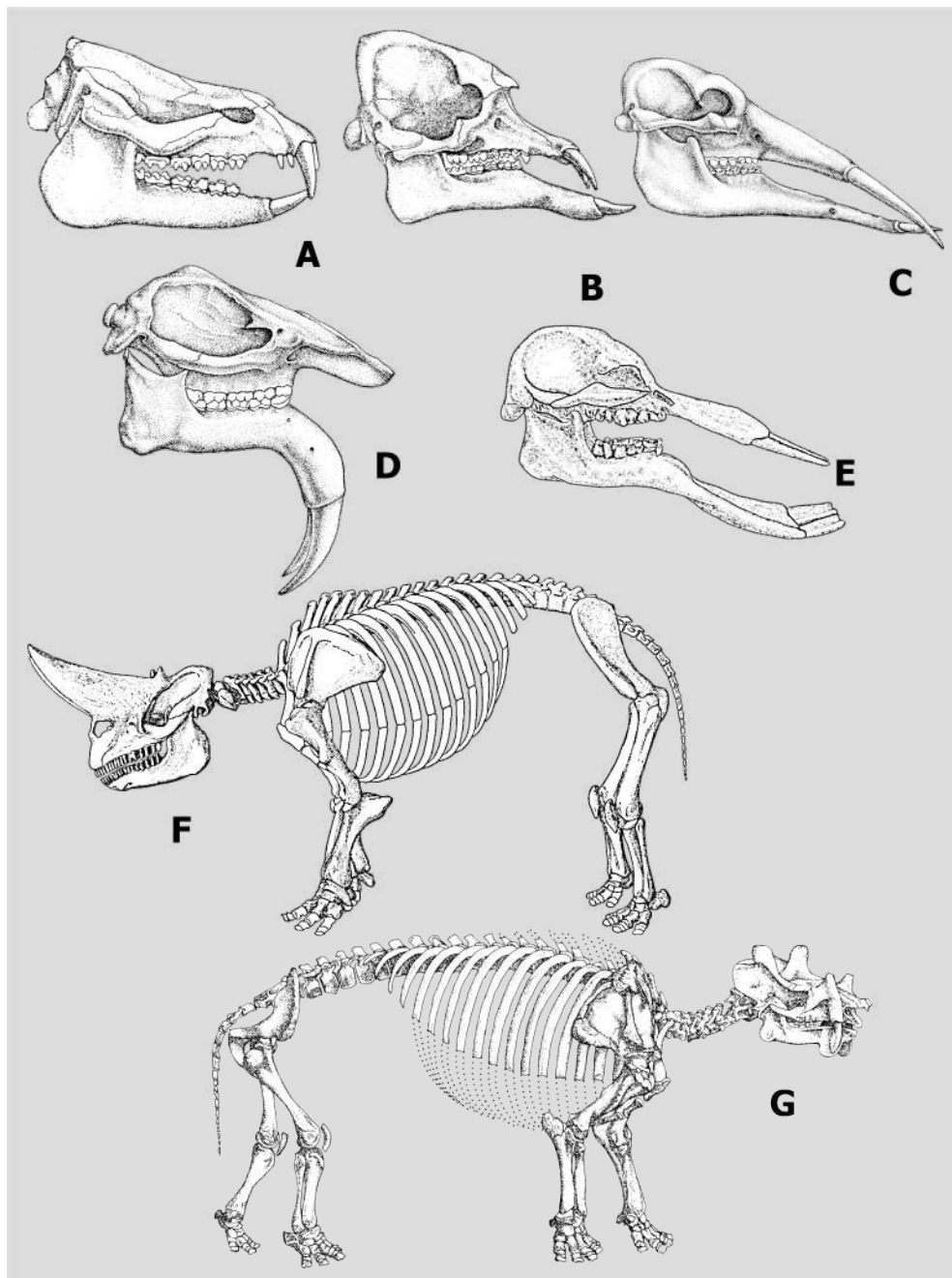


Figura 8.5 – Eutheria (Placentalia): **A)** *Moeritherium* (Proboscidea: Moeritheriidae; **B)** *Phiomia* (Proboscidea: Gomphotheriidae; **C)** *Gomphotherium* (Proboscidea: Gomphotheriidae); **D)** *Dinotherium* (Proboscidea: Dinotheriidae); **E)** *Platybelodon* (Proboscidea: Gomphotheriidae); **F)** *Arsinotherium* (Embrithopoda: Arsinoitheriidae); **G)** *Uintatherium* (Dinocerata: Uintatheriidae). – [G: Eocene; A-B: Eocene-Oligocene; F: Oligocene; C: Oligocene-Quaternario; E: Miocene; D: Miocene-Quaternario]

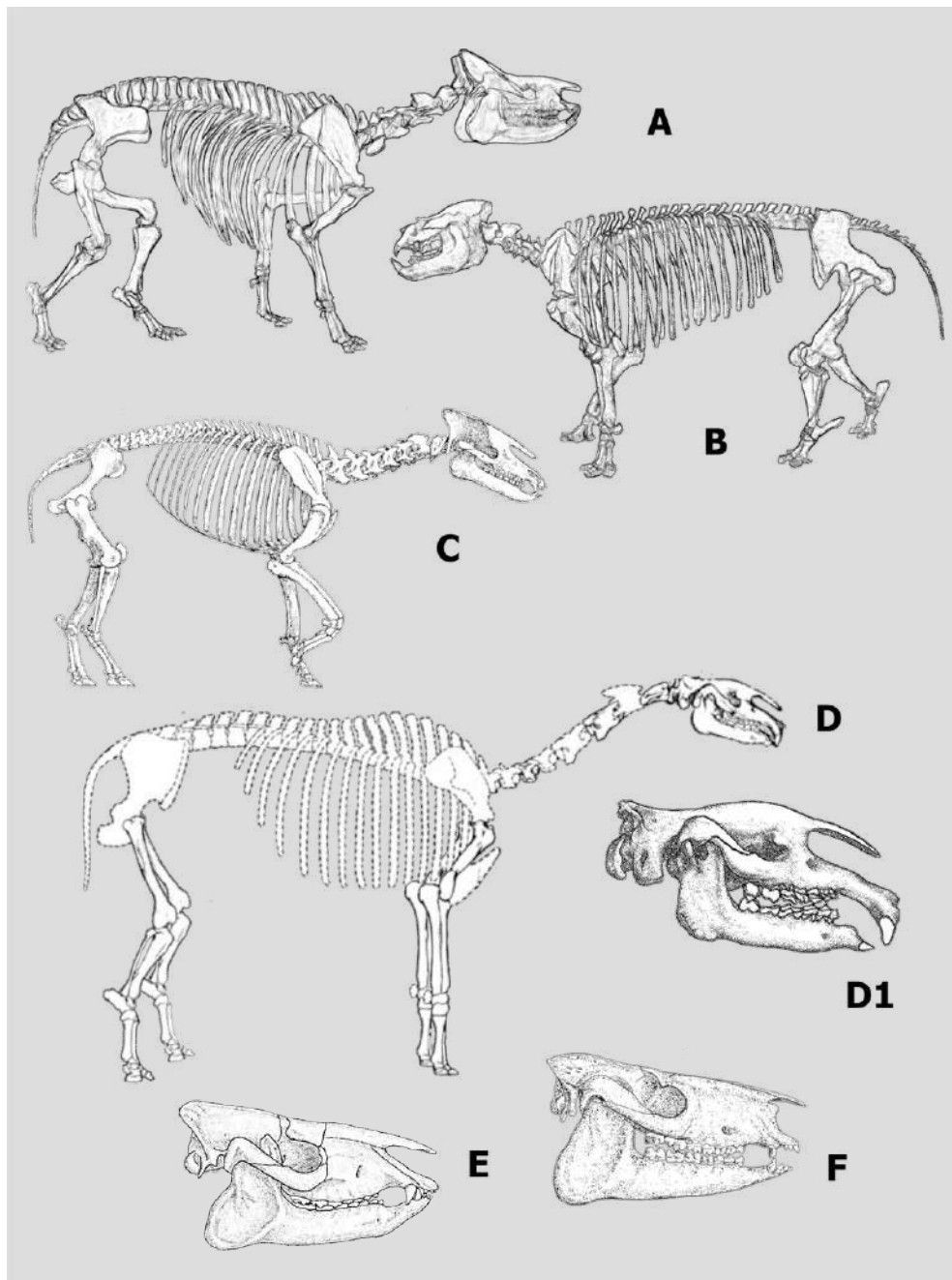


Figura 8.6 – Eutheria (Placentalia): Perissodactyla: **A**) *Subhyrachodon* (= *Caenopus*) (Rhinocerotidae); **B**) *Metamynodon* (Amyndontidae); **C**) *Palaeotherium* (Palaeotheridae); **D**) *Paraceratherium* (Indricotheriidae), cranio in vista laterale (**D1**); **E**) *Heptodon* (Tapiroidea: Helaletidae); **F**) *Hyrachyus* (Tapiroidea: Hyrachyidae). – [E-F: Eocene; B-D: Eocene-Oligocene; A: Eocene-Miocene].

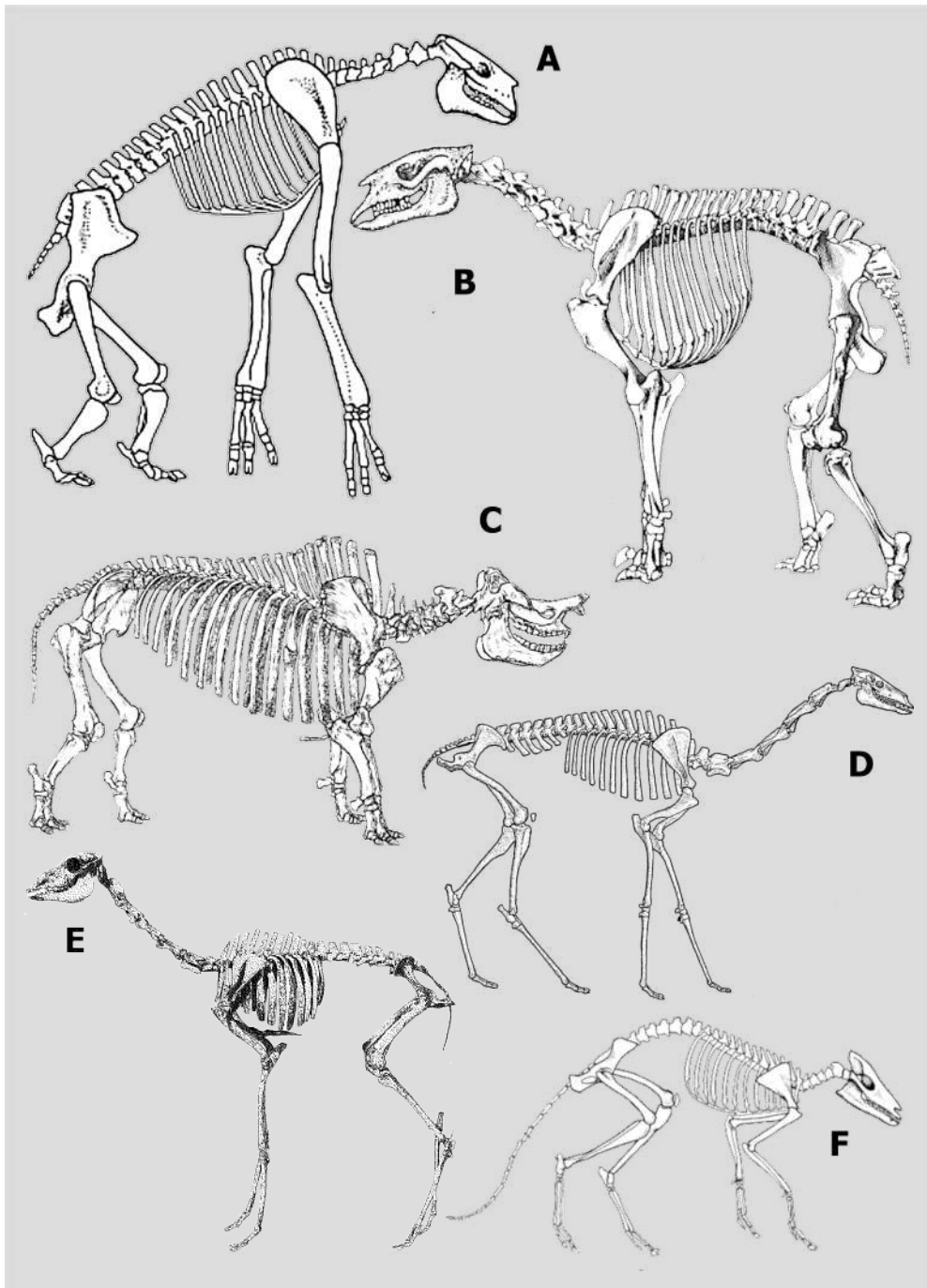


Figura 8.7 – Eutheria (Placentalia): Perissodactyla: **A**) *Chalicotherium* (Chalicotheriidae); **B**) *Moropus* (Chalicotheriidae); **C**) *Megacerops* (Brontotheridae). Artiodactyla: **D**) *Oxydactylus* (Camelidae); **E**) *Stenomylus* (Camelidae); **F**) *Diacodexis* (Diacodexidae). – [C, F: Eocene; A-B, D-E: Mioceno].

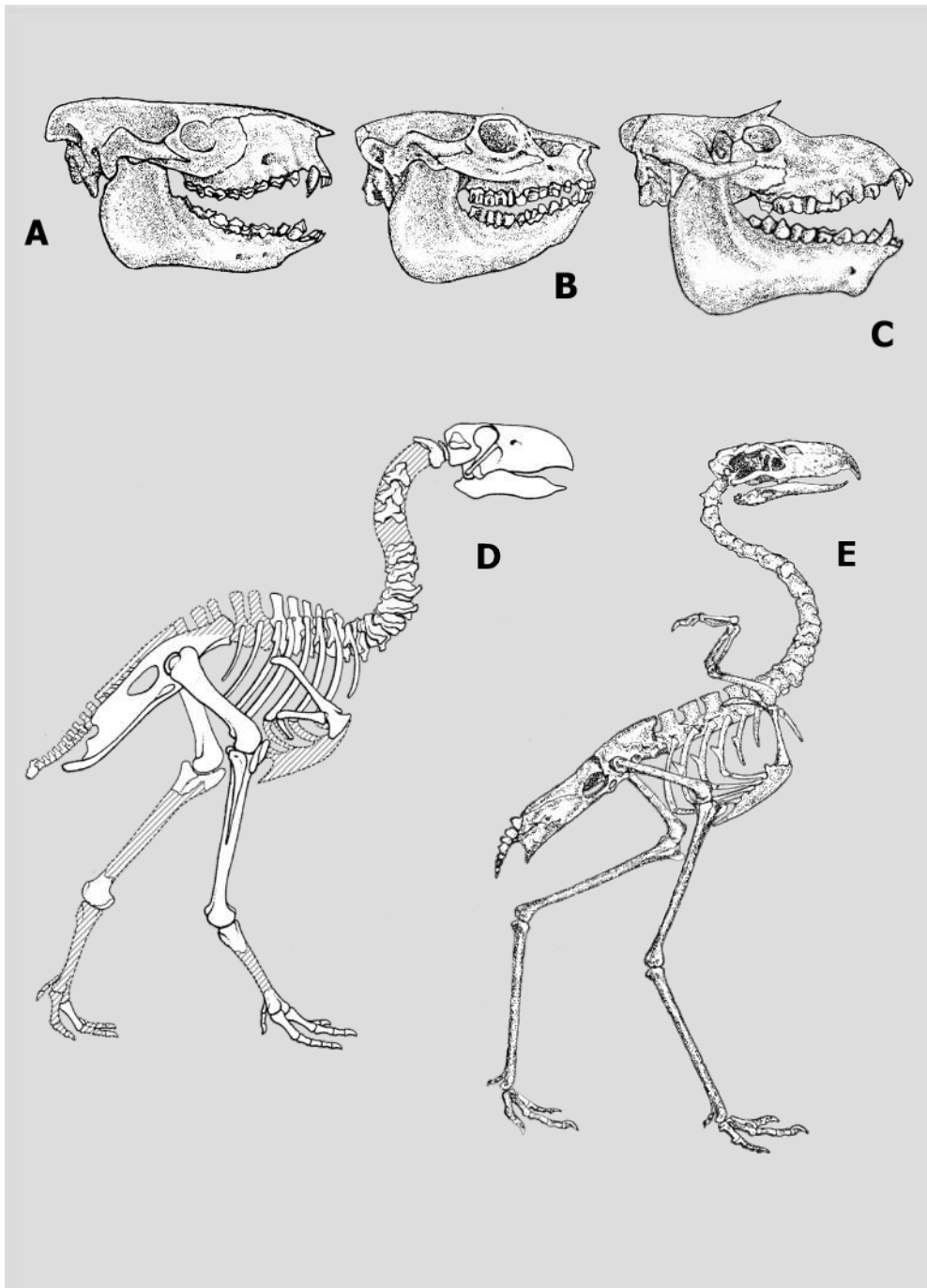
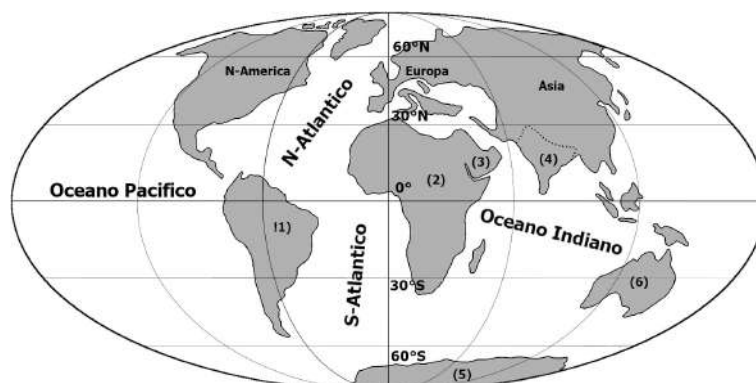


Figura 8.8 – Eutheria (Placentalia): Artiodactyla: **A)** *Merycoidodon* (Merycoidodontidae); **B)** *Leptauchenia* (Oreodontidae); **C)** *Brachrycus* (Merycoidodontidae). – Aves: **D)** *Gastornis* (Gastornithiformes: Gastornithidae); **E)** *Phorusrhacos* (Gruiformes: Phorusrhacidae). – [D: Paleocene-Eocene; A: Eocene-Miocene; B: Oligocene-Miocene; C, F: Miocene].

IX – Il Cenozoico superiore

Miocene (24-5 Ma), Pliocene (5-1,8 Ma), Pleistocene (1,8 Ma-a oggi)



Posizione delle terre emerse nel Miocene

(1. Sud America, 2. Africa, 3. Arabia, 4 India, 5. Antartide, 6. Australia)

La transizione fra Oligocene e Miocene segna, nella tradizione geologica americana, il passaggio fra Cenozoico inferiore (Paleocene) e Cenozoico superiore (Neocene). In realtà si trattò di un cambiamento relativamente graduale, anche se coincide praticamente con la fine della risalita del livello medio dei mari, che si era enormemente abbassato durante l'Oligocene. Piuttosto, col Miocene si apre un periodo di profonde trasformazioni ambientali che, finalmente, tendono verso l'assetto attuale.

Per quanto riguarda le biocenosi, il fenomeno più importante è la comparsa di vere e proprie praterie e steppe, legate alla rapida diffusione e differenziamento delle piante erbacee. Correlata con la formazione delle praterie, sembra essere non solo una rapida *modernizzazione* di tutti i Vertebrati, ma l'incremento esplosivo delle specie di Anuri (e probabilmente degli Urodeli, ma di questi diremo più avanti), dei serpenti, dei roditori (specialmente di piccole dimensioni) e dei Passeriformi. Per quanto ci riguarda come primati è appunto nel Miocene che si ha una notevole radiazione degli Ominoidei primitivi (ben inteso: la radiazione riguarda quell'insieme di forme comunemente raggruppate nella sottofamiglia *Driopitecinae*), che sembrano prevalere sui *Cercopitecidi*.

La vita nei mari

Per quanto riguarda la flora e la fauna marina di invertebrati, queste hanno ormai raggiunto un assetto essenzialmente moderno e varrà la pena di ricordarle solo perché le singole faune varieranno in rapporto al variare delle condizioni ambientali locali, specialmente di temperatura; infatti i carotaggi marini ci mostrano le variazioni relative nell'abbondanza dei Foraminiferi prevalenti nei mari caldi e delle Diatomee prevalenti nei mari freddi. Particolarmente buoni indicatori, fra i Foraminiferi, sono le Globigerine, che erano divenute rarissime nell'Oligocene e che ora tornano a espandersi, in diversi casi riproducendo quasi esattamente specie del Cenozoico inferiore.

Per quanto riguarda i vertebrati marini, durante il Miocene abbiamo numerose specie di Balene (Misticeti primitivi) e i primi Capodogli e Delfini. Pure del Miocene inferiore è la comparsa delle prime foche e potrebbe essere da collegare all'evoluzione dei mammiferi marini la scomparsa di diverse specie di grandi uccelli marini, ad esempio, i pinguini giganti alti più di un uomo. Un caso estremamente interessante di convergenza è costituito dalla scoperta recente in Sud America di un odontocete (*Odobenocetops*) del Miocene-Pliocene dotato di due robuste e lunghe zanne dirette in basso, che lo portano ad assomigliare superficialmente a un tricheco: ora, i trichechi non sono mai stati presenti nell'emisfero meridionale e le loro lunghe zanne, specialmente sviluppate nei maschi, mentre servono a questi ultimi nei conflitti fra maschi nella stagione degli amori, servono sia a maschi che a femmine per staccare dalle scogliere i molluschi che formano la base delle loro alimentazione.

Circa la fauna bentonica è da notare la comparsa delle prime formazioni algali calcaree, capaci di formare la scarpata esterna delle barriere coralline, proteggendone in misura sostanziale le parti interne, propriamente coralline, che resistono male all'azione dei marosi.

Comunque, è evidente che durante il Miocene la differenziazione del gradiente termico si accentuò fortemente. Abbastanza indicativi a questo proposito sono dei sedimenti miocenici del Pacifico Sud-orientale che contengono materiali rocciosi evidentemente fluitati da iceberg, il che dimostra che ormai la calotta glaciale antartica aveva raggiunto il mare.

Le biocenosi terrestri

Per quanto riguarda le faune terrestri, si può osservare che il Miocene è caratterizzato da una rapida radiazione di piccoli roditori e di Anfibi Anuri. A questo proposito si può osservare che un grande numero di specie di piccoli roditori sono precisamente abitanti delle praterie o addirittura di ambienti desertici e mangiatori di

semi di piante erbacee, inoltre diverse specie attuali sono capaci di estivare durante i periodi nei quali, per mancanza di acqua, la vegetazione è quiescente. Analogamente, moltissime specie rane e rospi presentano particolari adattamenti alla vita in ambienti aridi e, comunque, il loro rapido sviluppo larvale consente di colonizzare facilmente gli specchi d'acqua temporanei e di vivere in ambienti con una netta alternanza di stagioni secche e piovose.

A sua volta, la "fioritura" dei roditori e degli anuri (e probabilmente, nell'emisfero Nord, anche degli Urodeli), consentì la radiazione dei serpenti, dato che precisamente roditori e anuri sono la principale fonte alimentare per la maggioranza delle specie di serpenti.

Sappiamo relativamente poco dell'evoluzione degli uccelli durante il Miocene, ma è certo che in questo periodo iniziò la radiazione dei Passeriformi, che oggi costituiscono l'ordine di uccelli più ricco di specie.

Per quanto riguarda i grandi mammiferi, si osservano diversi e graduali cambiamenti.

I Perissodattili diminuiscono per numero e varietà a partire dalla metà del Miocene; è una diminuzione graduale, ma evidente. Tuttavia, se molte famiglie o sottofamiglie, scompaiono gradualmente, è caratteristica del Miocene la comparsa degli Equidi e la loro rapida radiazione ed evoluzione, anch'essa indubbiamente correlata con un rapido adattamento a un'alimentazione fondata sulle piante erbacee.

Viceversa gli Artiodattili subiscono un rapido incremento, specialmente per la radiazione dei Cervidi e dei Bovidi, ma non mancano altre famiglie come i Giraffidi che, insieme ai Suidi (oggi non più classificati come Artiodattili, ma comunque imparentati con questi, nell'ambito dei Cetartiodattili) sono abbastanza numerosi e variati, anche se destinati a una relativa diminuzione, almeno come numero di specie, nel successivo Pliocene. Una grandiosa radiazione ebbero i proboscidiati, radiazione che continuò nel Pliocene, mentre nel successivo Pleistocene essi ebbero una drammatica contrazione e oggi ne sopravvivono solo due specie⁵⁶.

Pur non potendone avere le prove, è verosimile che alla colonizzazione degli spazi aperti (savane, praterie) sia da collegare l'evoluzione verso strutture sociali più complesse, largamente prevalenti negli erbivori, dato che la vita di branco permette una migliore sorveglianza collettiva verso i predatori; a questo, correlativamente, si accompagna l'evoluzione dei predatori. Anche i Carnivori assumono ormai caratteristiche più moderne, alle famiglie già esistenti nell'Oligocene si aggiunsero gli Ienidi, mentre i piccoli e primitivi Ursidi dell'Oligocene sono, fin dall'inizio del Miocene, sostituiti da veri e propri orsi, sia pure ancora piuttosto

⁵⁶ La grande maggioranza degli studiosi considera che vi siano solo due specie di elefanti, qualcuno sostiene, però, che gli elefanti africani appartenerebbero a due specie distinte.

piccoli. Comunque, alla radiazione degli erbivori di prateria si accompagna la parallela radiazione di grandi carnivori adatti ad attaccarli.

I Primati restano per tutto il Miocene animali forestali e sono quindi conosciuti in modo più frammentario, tuttavia sembrerebbe che fra Miocene e Pliocene le antropomorfe fossero relativamente più numerose e variate dei Cercopitecoidei. Ben poco sappiamo delle Platirrine sud-americane, che sono sempre rimaste animali strettamente legati alla foresta equatoriale.

Dobbiamo del resto sottolineare come tutta la fauna sia di Mammiferi che di Uccelli e, entro certi limiti, di Anfibi e Rettili in Sud America come in Australia si sviluppa in modo totalmente indipendente da quella del resto del mondo. Così la fauna australiana (e della Nuova Guinea) di Mammiferi sviluppava una grande varietà di marsupiali (ben inteso, essa comprendeva anche una certa varietà di piccoli Roditori e Pipistrelli, che si erano evoluti localmente da qualche nucleo giunto probabilmente nel Pliocene, per i roditori prima e per i pipistrelli poi) e un certo numero di uccelli endemici, compreso un intero ordine di uccelli non volatori (i Casuari-formi). Sotto certi aspetti, ancora più originale fu lo sviluppo della fauna sudamericana, caratterizzata sia da un notevole gruppo di ordini di mammiferi placentati, tutti vegetariani o insettivori, nonché di una notevole varietà di Marsupiali, quasi tutti estintisi rapidamente quando il ripristino dei collegamenti col Nord America portò all'invasione di placentati carnivori e di altri ordini di erbivori. Per gli uccelli, poi, l'originalità della fauna sudamericana è assai maggiore di quella che si verifica in Australia. Ciò vale almeno entro certi limiti anche per i rettili. Mentre in Australia abbiamo una fauna sostanzialmente endemica a livello di generi e specie, questa presenta poche specie spettacolari, fra le quali spicca un varano gigante. In Sud America, invece, abbiamo degli stranissimi coccodrilli terrestri, fra i quali perfino un coccodrillo corridore.

Pliocene (5-1,8 Ma) e Pleistocene (1,8 Ma-attuale)

In realtà la distinzione fra Pliocene e Pleistocene sotto il profilo geologico e climatologico non sembra molto giustificata: probabilmente sarebbe più logico fissare il limite fra i due periodi a circa tre milioni di anni fa, quando inizia la prima glaciazione, il limite tradizionale appare invece più giustificato sotto il profilo delle variazioni faunistiche. La suddivisione fra Pliocene e Pleistocene può anche avere una giustificazione nel fatto che, mentre le glaciazioni plioceniche sono tuttora mal note, quelle pleistoceniche sono ben conosciute.

La prima parte del Pliocene è caratterizzata da scarse modificazioni climatiche, rispetto alle fasi finali del Miocene, anche se, probabilmente, il gradiente termico andò accentuandosi. Il livello del mare nel tardo Miocene si abbassò progressivamente di una cinquantina di metri, tanto che nel Messiniano, anche in relazione a

un'attiva orogenesi fra Maghreb e Spagna, si ebbe la temporanea chiusura degli sbocchi del Mediterraneo, che si disseccò completamente o quasi e si sono poi ripetuti episodi di disseccamento seguiti da nuovi, bruschi, riempimenti quando le comunicazioni si riaprivano (soprattutto in corrispondenza dello stretto di Gibilterra).

Del resto il livello dei mari che, come si è detto, era assai basso all'inizio del Pliocene, risalì abbastanza rapidamente, così che fra i 4,5 e i 3,5 milioni di anni fa il livello medio dei mari era sensibilmente più alto di oggi. Anche le condizioni climatiche nel Pliocene inferiore erano abbastanza calde: i fossili ci dicono che l'Inghilterra aveva un clima subtropicale e l'Islanda del Nord aveva un clima temperato.

Un po' più di 3 milioni di anni fa iniziò piuttosto bruscamente la prima glaciazione, che apparentemente interessò soprattutto l'emisfero settentrionale.

Da allora fasi glaciali, con un'estensione più o meno grande dei ghiacciai continentali e fasi interglaciali, durante le quali condizioni subtropicali si estesero nuovamente fino all'Inghilterra si sono ripetute con quattro fasi principali e una quantità di oscillazioni minori. Correlate alle glaciazioni secondo modalità tuttora discusse sono un'alternanza di fasi pluviali e interpluviali nella fascia tropicale. Fra le teorie proposte mi sembra, ma sottolineo il sembra, che gli interpluviali tropicali abbiano a corrispondere ai periodi glaciali, quando enormi quantità d'acqua erano bloccate nei ghiacciai, mentre, durante gli interglaciali, l'acqua si rendeva libera e l'aumento delle temperature medie aumentava l'evaporazione e, quindi la disponibilità per le piogge.

Alle fluttuazioni climatiche e del livello dei mari corrisposero naturalmente una serie di variazioni nella composizione delle faune e delle flore, ma ormai abbiamo a che fare con faune e flore di tipo sostanzialmente moderno, anche se possono esserci frequenti differenze che, dal punto di vista tassonomico, sono da considerare di livello specifico o anche generico.

L'unica variazione che, per le sue conseguenze, ha avuto un impatto di prim'ordine, è l'evoluzione dell'Uomo moderno che, molto probabilmente, è stato direttamente o indirettamente il principale agente delle numerose estinzioni che hanno colpito specialmente gli animali di maggiori dimensioni.

Per ora non entreremo, tuttavia, in argomento dato che questo, fin da quando fu posto per la prima volta, è stato troppo spesso deviato in vario modo da quelli che via via sono stati i preconcetti dei singoli studiosi o di gruppi dell'opinione pubblica su quali idee fossero *politically correct* o, piuttosto, *morally justified*, ne faremo, quindi, solamente un breve cenno in appendice.

Giacché si è accennato alle fasi di disseccamento del Mediterraneo che si sono succedute a partire dal Messiniano, vale la pena di ricordare che i carotaggi hanno posto in evidenza come, parallelamente al restringersi degli specchi d'acqua residui

e al loro trasformarsi in bacini ipersalati, diverse specie di molluschi sopravvivono, ma le loro dimensioni diminuiscono. Questi, come i paralleli esempi del *Mare a Littorine* approssimativamente corrispondente al Baltico attuale, sono fra i migliori esempi per gli invertebrati di una evoluzione morfologica che può essere interamente seguita in modo continuo. Anche per i vertebrati non mancano esempi di giacimenti nei quali è possibile seguire con precisione le successive modificazioni morfologiche di alcuni gruppi; tale è, per esempio, il caso di alcune serie Nord-americane che documentano in modo esauriente l'evoluzione di alcuni rami di una particolare famiglia di camelidi, gli Oreodonti, come abbiamo già ricordato.

PARTE III

PREMESSA

Prima di passare all'esame dei diversi meccanismi evolutivi, delle teorie generali che sono state via via proposte e delle controversie alle quali hanno dato origine, è utile richiamare l'attenzione su alcune premesse.

Il racconto della successione di faune e flore nel mutevole scenario degli ambienti geografici ci dice che l'evoluzione c'è stata, anzi che è un processo naturale e ineluttabile: i fossili, le tracce inequivocabili dei passati eventi geologici, geografici, climatici sono lì, accessibili a chiunque e chi voglia negare il fatto che evoluzione degli organismi ci sia stata o è in malafede o deliberatamente chiude gli occhi di fronte all'evidenza⁵⁷. Naturalmente ciò è chiarissimo a tutti gli studiosi: l'evoluzione come processo storico generale è un fatto, l'interpretazione da dare in questo quadro generale ai singoli dati può essere oggetto di discussioni e se vi siano modelli generali da seguire in queste interpretazioni è propriamente il campo dei dibattiti seri che hanno seguito la pubblicazione di *The Origin of Species* e che, in parte, l'avevano preceduta sin da quando era stata formulata l'ipotesi che faune e flore attuali fossero il risultato di processi di trasformazione, quale che ne fosse la natura.

⁵⁷ Anche se in Italia l'influenza dei gruppi "creazionisti ortodossi" è trascurabile, non sono mancate le polemiche, anche sulla stampa quotidiana e popolare, in merito all'insegnamento delle dottrine evoluzioniste.

X - Il problema della *Specie* e quello degli *Universali*

Mentre nella prima parte di questo nostro lavoro abbiamo spesso fatto riferimento a generi, specie e altri raggruppamenti sistematici senza esaminarne la natura, li abbiamo considerati intuitivamente: gruppi più o meno ampi di organismi che hanno un certo numero di caratteristiche comuni, relativamente poche se si tratta di “phyla”, moltissime per le “specie”. A questo punto, passando a esaminare i meccanismi di funzionamento dell’evoluzione e le interrelazioni fra gli individui diviene, come vedremo, essenziale chiarire la natura di questi raggruppamenti. Si tratta di un problema assai complesso che ha radici molto lontane nel tempo, esso comprende addirittura il nocciolo del problema del significato della comunicazione fra noi uomini.

Se, da un lato, esaminare il problema sotto l’aspetto logico generale sarebbe certamente importante, ugualmente desiderabile potrebbe sembrare un esame snello, in parte intuitivo, degli aspetti che sono di immediata rilevanza per il biologo.

In definitiva si è optato per una specie di compromesso, suddividere il capitolo in due parti relativamente indipendenti: una prima di carattere generale e storico, che il lettore che non ha interesse per le relazioni fra i problemi strettamente biologici e i problemi generali potrà, se crede, saltare, e una seconda strettamente inerente il dibattito sul significato della “specie” nel quadro dello studio dell’evoluzione.

Alcuni problemi di carattere generale e storico

Prima di affrontare il cosiddetto “problema della specie” sotto il profilo biologico-evoluzionistico dobbiamo accennare ad alcuni problemi molto generali, che hanno avuto e hanno tuttora un gran peso nello sviluppo della biologia, ma che non riguardano tanto la biologia quanto tutte le scienze. Dovrebbe trattarsi di cose note a chi ha studiato filosofia al Liceo, ma che molto spesso vengono spiegate in modo eccessivamente approssimativo o con un linguaggio da iniziati, legato all’uso di traduzioni dei termini latini rilevanti con parole che non rendono affatto in modo chiaro i concetti impliciti nel termine originale. Inoltre, questi problemi si sono sto-

ricamente intrecciati con altri, specialmente di natura religiosa, ma anche legati a problemi di tradizioni testuali ecc.

Si aggiunga che nelle nostre scuole attuali non si tiene conto del contenuto di testi apocrifi, anticamente attribuiti per esempio ad Aristotele, Galeno, Sant'Agostino ecc. che in altri tempi hanno esercitato una profonda influenza, anche a causa della loro presunta paternità. Infine, nelle nostre scuole ben poca attenzione si dà alla filosofia scientifica di impronta eclettica del periodo ellenistico-romano, a quella medioevale e a quella rinascimentale.

Per tutte queste ragioni ci è sembrato importante introdurre brevemente questi problemi all'inizio della terza parte di questo volume, dato che, come vedremo, essi hanno una reale rilevanza nell'impostazione della fondamentale distinzione fra ciò che si evolve e la sistematica formale e sono la giustificazione essenziale di parecchie affermazioni che verranno esposte in questo capitolo e nel rimanente di questo volume.

Se è vero che la filosofia greca si propose, fin dai suoi primordi, di dare una spiegazione razionale della Natura, è altrettanto vero che le ipotesi proposte dai pensatori precedenti Aristotele, privi come erano di dati, sono parenti degli infiniti "miti delle Origini" piuttosto che di quelle che possiamo considerare ipotesi scientifiche.

Tra i tanti meriti di Aristotele c'è quello, raramente ricordato nei manuali scolastici, di aver iniziato, nel *De anima*, nel *De memoria et reminiscentia* e nei *Parva naturalia*, lo studio della psicologia, e c'è invece quello, che viene sempre rammentato, di aver posto le basi dello studio sistematico della logica.

Se ora consideriamo contestualmente l'*Organon* e gli studi di psicologia, è chiaro che Aristotele era ben conscio di un problema o, piuttosto, di un complesso di problemi strettamente intrecciati e che potrebbero riassumersi nella domanda: «Che cosa è scienza?».

Per Aristotele la logica, e, quindi, il contenuto essenziale dell'*Organon*, è uno strumento per giungere alla conoscenza, ma, in definitiva, essa studia come verificare le affermazioni che possono essere formulate su determinati soggetti.

Aristotele accolse il principio socratico o platonico che argomento della scienza fossero le proposizioni generali, quelli che noi chiameremmo principi, ipotesi e leggi scientifiche, mentre le affermazioni che potevano essere fatte solo relativamente a determinati individui o casi singoli, pur potendo essere vere o false, non costituivano oggetto di "scienza". Altro principio fondamentale di Aristotele è *il principio di non contraddizione*; per lo Stagirita si può considerare come "scienza" solamente quella proposizione o complesso di proposizioni che in nessun caso implicano una contraddizione interna fra i dati posti (col termine usato dagli scolastici *absurdae*, in quanto, come segue dal "teorema dello pseudo-Scoto": «*Ex absur-*

dis sequitur quodlibet» e cioè «da due proposizioni contraddittorie si può dedurre qualsiasi conclusione si voglia», ovvero: è impossibile dedurne alcunché con certezza.

Il tipo di analisi logica al quale devono essere sottoposte le proposizioni per poterle verificare la validità scientifica (ad es. una proposizione del genere: «Gli astri si muovono su traiettorie curve»), come riconobbe lo Stagirita, in definitiva dipende da opportune “definizioni” di ciò di cui si parla, che deve essere noto e privo di ambiguità. La definizione di qualsiasi oggetto del discorso, a sua volta, afferma Aristotele, deve essere secondo il genere e la differenza specifica, intendendosi per qualità generica una qualità ampiamente comprensiva (per rifarci all'esempio precedente, potrei dire «la Luna è un astro»), mentre la differenza specifica è una qualità o attributo (che potrebbe anche essere un insieme di caratteristiche) che è proprio ed esclusivo di ciò che definiamo, in modo da separare nettamente ciò che viene incluso nella definizione da ciò che ne è escluso: sempre usando l'esempio “Luna”, potrei, ad es. dire «la Luna è un astro (genere) satellite della Terra (specie)» in cui il predicato «satellite della Terra» è inclusivo, in quanto la Luna rientra nella categoria dei satelliti, ed esclusivo al medesimo tempo, in quanto esclude che qualsiasi corpo celeste che non sia satellite della Terra possa essere la Luna.

Questa impostazione, chiaramente formulata da Aristotele ebbe una fondamentale importanza in tutto lo sviluppo successivo delle scienze; la ritroviamo esplicitamente richiamata ad es. da Linneo come premessa alla sistematica biologica ed è tuttora alla base delle “regole internazionali” che codificano la nomenclatura nelle classificazioni in Batteriologia, Botanica e Zoologia.

Naturalmente, ove non venissero accettati questi principi, la logica aristotelica cesserebbe di funzionare. Ad esempio, ove si accettasse il principio di Protagora di una realtà puramente contingente e semplicemente identificabile con la sensazione, o l'instabilità di Eraclito, una scienza nel senso della logica aristotelica diviene impossibile, poiché la medesima cosa può essere e non essere al medesimo tempo, a seconda degli osservatori o a seconda dei tempi di osservazione e possiamo qui anticipare che si tratta di un problema importante proprio negli studi sull'evoluzione.

Tuttavia Aristotele era, prima ancora che un logico, un naturalista e un eccellente osservatore e, nella “Metafisica” e nei “Topici”, si preoccupa di come si possa avere “scienza” (nel senso di conoscenza) di ciò che è mutevole, specialmente nel tempo, come pure del giudizio che si debba dare di proposizioni ipotetiche.

Inoltre Aristotele è perfettamente conscio del fatto che le qualità o attributi (in definitiva, ciò che definisce la specie) non esistono concretamente come entità separate dal soggetto (sostanza).

Egli osserva: «È quando l'uomo è sano che esiste la salute, e la figura della sfera di rame esiste allo stesso tempo della sfera di rame» e poco più oltre fa un'afferma-

zione fondamentale per il naturalista, egli dice, infatti, «non c'è ragione di ammettere l'esistenza degli *eidos* (termine che può tradursi tanto come idea che come specie) - l'uomo nasce dall'uomo». «Ciascun modo non ha di per sé esistenza propria: nessuno può essere separato dall'*ousia*, essi non sembrano dotati dell'essere se non perché c'è sotto ciascuno di essi un essere determinato. E questo soggetto è la sostanza, cioè l'essere particolare che appare sotto diversi attributi. Buono, seduto, non significano nulla senza questa sostanza. È chiaro, dunque, che l'esistenza dei modi dipende dall'esistenza stessa della sostanza».

D'altra parte se la sostanza è un *apeiron* indeterminato, come viene concepita anche da Aristotele, la scienza non è della sostanza; ma è possibile che vi sia scienza di ciò che non è, cioè delle qualità caratterizzanti separate dalle sostanze caratterizzate? Aristotele, per uscire da questo dilemma, come spesso accade ai Greci, tenta una soluzione sostanzialmente verbale, egli dice, infatti che occorre distinguere fra *Dynamis* (letteralmente: “potenzialità”), e “atto”. È “potenzialità” ciò che può essere, ma non è, ad es. il colore rosso in assoluto o in forma più complessa l'*eidos* “cavallo”. L'atto è la realtà che è, che concretamente esiste, è l'oggetto particolare che è rosso, è il singolo cavallo che possiamo osservare.

Nella concezione aristotelica, dunque, l'indeterminato, la sostanza, è esso stesso solo in potenza e diviene realtà quando si unisce all'*eidos*. In definitiva Aristotele sostenne che ogni cosa è formata da una “sostanza” che è, per così dire “plasmata” negli oggetti reali dai cosiddetti “attributi”, qualità più o meno complesse, che individualizzano in modo più o meno completo gli oggetti che osserviamo. Sotto un certo profilo un determinato oggetto di osservazione è membro di una catena progressiva di individuazione nella quale si precisano via via i caratteri che, in definitiva, rendono unico e reale l'oggetto stesso: animale-mammifero, mammifero-carnivoro, carnivoro-lupo, lupo- un determinato lupo di un certo branco. Sempre secondo Aristotele, in realtà tutte le qualità o attributi esistono realmente solo nell'individuo o oggetto concretamente osservabile.

In altri termini, le qualità o gli insiemi di caratteristiche che ci permettono di riconoscere la natura dei singoli oggetti o fenomeni, ma che separatamente o per gruppi caratterizzano un numero indeterminato di oggetti materiali passati, presenti e futuri sono, usando il termine utilizzato dai logici medioevali, degli *universali*.

Occorre precisare, dato che *eidos* può tradursi tanto come “forma” che come “idea” e “specie”, che, nel contesto del binomio “genere-specie”, il “genere” è una “sostanza” sui *generis*, in quanto gli oggetti reali, e per quanto ci riguarda gli esseri viventi, sono membri di una serie di categorie (ad es. animale-mammifero, mammifero-carnivoro, carnivoro-canide, canide-lupo, lupo- un dato lupo di un certo branco). A ciascuno di questi livelli il membro comprensivo del binomio è “genere”, mentre il membro limitato è “specie”. Concettualmente, di conseguenza, la “so-

stanza” si realizza, si materializza, in un certo senso, progressivamente, parallelamente alla sua individuazione specifica. D'altro lato, nell'universo eterno e immutabile di Aristotele, questa individuazione non si realizza come processo storico fra individui, ma solo nella generazione del singolo individuo, parallelamente al suo sviluppo.

A questo punto Aristotele deve affrontare un dilemma: se riconoscere l'identità di ciascun universale in atto solo nel particolare, nel singolo oggetto, col rischio di dover riconoscere la fondatezza dell'individualismo di Protagora e rinunciare alla scienza degli universali, o trovare un “escamotage”.

La sua soluzione, per i tempi, è geniale: concettualmente il processo di individuazione per “tappe” è concepibile e, pertanto è possibile una scienza degli universali potenziali quali fattori delle tappe di realizzazione delle singole realtà in atto.

Per quanto geniale, la sillogistica aristotelica soffre, tuttavia, di diverse pesanti limitazioni: in primo luogo, come fu subito osservato, essa permette di verificare solo quanto è già implicito nelle premesse; in secondo luogo, essa è del tutto inadeguata per lo studio di processi che si sviluppino nel tempo (come, nel nostro caso, l'evoluzione).

Tuttavia, questi elementi della teoria della scienza di Aristotele ebbero dei riflessi fondamentali nel dibattito scientifico fino a quando, a partire dall'800, la fisica cambiò radicalmente i termini del concetto di sostanza (ma i biologi si sono sempre trovati e si trovano tuttora a disagio coi concetti dei fisici).

Comunque le difficoltà che Aristotele, con la sua consueta onestà intellettuale, aveva riconosciuto e cercato di risolvere, furono presto oggetto dell'indagine della *seconda Stoà* (si tratta dello sviluppo della 1° Stoà di Zenone di Cizio nella 2° Stoà greco-romana).

Gli Stoici, anziché cercare una conciliazione fra il concetto che solo reali sono gli individui particolari e che solo le proposizioni generali sono della scienza, cercarono di costruire una logica e una scienza del particolare e di aprire la strada alla verifica di proposizioni ipotetiche.

Essi presero le mosse da quell'Antistene, anch'egli allievo di Socrate, che aveva sostenuto che le idee, i concetti, erano nomi e che solo i particolari oggetti esistono realmente (gli viene, infatti, attribuita la battuta: «Platone, conosco i cavalli, non conosco la cavallinità» e la cavallinità, l'*eidos* Cavallo, l'idea di cavallo o la “specie cavallo” in Greco sono esattamente e giustamente lo stesso concetto. Gli stoici furono nominalisti, pur se non radicali come gli Epicurei, che dichiararono gli universali puri suoni (*fonai*) o come Roscellino e i nominalisti medievali puri *flatus vocis*.

Gli stoici furono *terministi* nel senso medioevale, essi considerarono i concetti sottesi ai nomi, ad es. “cane”, “bontà” come aventi una realtà particolare e diversa

da quella degli oggetti individuali e di essi i nomi erano “i segni” (un concetto di estrema importanza nel dibattito semiotico moderno). In tal modo era possibile una scienza, in quanto essa consentiva di stabilire norme che trascendevano la realtà contingente dei singoli individui.

Tuttavia gli Stoici riconobbero che la logica aristotelica non permetteva un'analisi rigorosa di molte proposizioni e che occorreva risolvere i problemi che Aristotele aveva sottolineato quando richiamava l'attenzione sull'inadeguatezza del suo metodo per risolvere il quesito di verità delle sue celebri 127 “proposizioni non sillogistiche”.

Gli stoici sostituirono o affiancarono al sillogismo ortodosso, basato sul rapporto di comprensione ed estensione, il cosiddetto “sillogismo categorico”, il rapporto di “connessione necessaria” o più precisamente di “connessione obbligatoria”. La logica stoica si realizzava sostanzialmente nel “sillogismo ipotetico” che prendeva le seguenti forme generali: 1) dato che se *A* è vero, deve esserlo anche *B*, quando sia provato che *A* è vero, anche *B* necessariamente è vero; 2) dato che se *A* è vero, è necessariamente vero anche *B*, ma se dimostriamo che *B* non è vero, ne consegue che non lo è neppure *A*; 3) posto che se non è vero *A*, è, necessariamente vero *B*, se *A* è vero è dimostrato che *B* non lo è; 4) se sia certo che o è *A* o è *B*, se si dimostra che *A* è vero, *B* è necessariamente falso; 5) se si dà che o è *A* o è *B*, se non è *B*, è necessariamente *A*.

Anche questa, tuttavia, è una tipica logica dicotomica che, come la sillogistica aristotelica, presume la simultaneità, e, quindi, non è idonea per analizzare i processi temporali.

Gli stoici indagarono anche i rapporti necessari fra termini nella loro teoria “dei segni”: la cicatrice attesta la ferita, il fumo è segno del fuoco, e qui le cose stanno un po' diversamente, dato che la ferita è la premessa necessaria della cicatrice, ma ha cessato di esistere quando vi è la cicatrice.

Ora qual'era la premessa sulla quale si basava questo tipo di analisi? La premessa la si trova nella metafisica stoica di una rete di legami di casualità vincolante che pervade tutta la natura. Diodoro afferma che il possibile non si distingue dal reale e, pertanto, ciò che poteva accadere è necessariamente accaduto, ecc. Possiamo trascurare questo “fatalismo” degli Stoici, per sottolineare come essi seguissero Aristotele nel fondare sull'esperienza il giudizio di verità dell'uno o dell'altro dei membri del sillogismo ipotetico, anche se Sesto Empirico, dal quale dipendiamo per buona parte delle notizie sulla logica stoica, fa cenno a un secondo criterio di verità usato dagli Stoici, ma non ci dice di cosa si tratti. Comunque il loro rigoroso naturalismo e sostanziale panteismo portava gli stoici alla massima fiducia verso l'esperienza empirica, fiducia che era assai meno condivisa dagli Epicurei e non lo era affatto dai Neoaccademici. Possiamo trascurare gli Epicurei che non ebbero, in

questo campo, nulla di interessante da dire. I Neoaccademici, con Arcesilao, osservarono che nella percezione o osservazione empirica, non vi è necessariamente un criterio di verità (ad es. un'illusione ottica è una sensazione che induce in errore), ma che l'assenso a una sensazione deve dipendere dal risultato della sua valutazione razionale che, a sua volta, richiede il possedere dei parametri teorici di valutazione, cioè degli universali; e questi a loro volta sarebbero dipesi dal criterio di verità dell'esperienza, e così *ad infinitum*.

In realtà, a questo punto, il dilemma essenziale della filosofia e della teoria della scienza era completamente posto e appariva insolubile. Nei secoli successivi i filosofi che non vollero ammettere una fonte trascendente di verità hanno proposto via via molte teorie della conoscenza e criteri di verità, almeno probabili, e tutti sono stati trovati deboli sotto il profilo del rigore logico.

Anche l'induttivismo baconiano, che, in pratica, da tre secoli è la prassi seguita generalmente in campo scientifico, è stato messo in crisi da Hume. In questi anni la teoria "falsificazionista" di Karl Popper è stata pressoché vangelo per moltissimi biologi. Popper afferma che, se non è possibile essere certi del vero, che cioè una data teoria è vera, possiamo tuttavia accertare quando una teoria è falsa e, quindi, se, per successive eliminazioni, potessimo ridurre un problema a un'alternativa fra non più di due teorie, dimostrando la falsità dell'una, si dimostrerebbe la verità dell'altra (che è poi uno dei criteri che abbiamo visto sostenuti dagli Stoici). Purtroppo anche la soluzione di Popper è stata elegantemente "falsificata"!

Resta il fatto che l'esperienza pratica mostra come l'induttivismo generalmente funziona sufficientemente bene per la normale routine di ricerca, che il falsificazionismo è estremamente utile per liberarci da idee sbagliate, che una certa dose di intuizionismo si ritrova quasi sempre alla base dei maggiori salti di qualità nella ricerca e che una sana dose di generico scetticismo è sempre necessaria, così che l'ideale è un giusto dosaggio del cocktail risultante.

Dunque, a conclusione di questa lunga digressione sembrerebbe di essere bloccati al punto di partenza. La scienza non ha per oggetto i casi singoli, bensì degli "universali" più o meno comprensivi (nel caso del problema della specie, precisamente cosa sia la specie, e come possano essere riconosciute le "specie" esistenti o esistite, sempre che si possa concludere che le specie siano entità naturali).

Ora, il passo successivo ci riporta nuovamente indietro nel tempo ma, come vedremo, ci porta al cuore di alcuni aspetti del dibattito che seguì la pubblicazione di *On the Origin of Species*. Il pensiero religioso pagano del periodo imperiale romano trovò la sua espressione in campo propriamente filosofico nel neoplatonismo e nel neopitagorismo. Quest'ultimo è stato assai poco studiato e non si sa se abbia in qualche modo influenzato il pensiero medioevale, forse tramite i matematici-mistici arabi e persiani come 'Omar Khaiyam e certi cabalisti ebrei.

Del tutto chiaro è, invece, il perdurare dell'influsso neoplatonico. Nel neoplatonismo classico le *eideia* platoniche, che sono chiaramente degli universali, sono concepite come una ipostasi o emanazione del Dio supremo e a loro volta producono l'universo (molti neoplatonici, come l'imperatore Giuliano "l'Apostata", veneravano gli Dei tradizionali nell'aspetto di divinità astrali). Nel neoplatonismo puro la figura platonica del Demiurgo, divinità creatrice che opera plasmando la materia a imitazione delle idee archetipe, non ha importanza, mentre nella gnosi cristiana di influenza neoplatonica il Demiurgo viene identificato col Cristo e, per contrapposizione, la gnosi pagana, radicalmente pessimista, vede un demiurgo malvagio che cerca di inserirsi nella catena delle emanazioni, usurpando il posto del Dio supremo. In ogni caso gli gnostici sia Cristiani che Pagani avevano una visione assolutamente realista degli universali. Con buona pace della tradizione trattatistica, il fondatore del neoplatonismo, Plotino, non ha molto da dire sotto il profilo logico-scientifico. Egli presume, senza darne alcuna vera giustificazione, che tutto ciò che è creato tenda a ricongiungersi col suo creatore, risalendo una catena discendente in cui a ogni successivo passo della creazione, cioè a ogni passaggio da un universale a un universale più ristretto, corrisponda uno stato di inferiorità, di degradazione, rispetto al precedente.

L'anima dell'uomo, quindi, aspira a risalire la catena degli universali e a ricongiungersi con la sua fonte prima, Dio.

Una simile mistica, può essere interessante sotto il profilo religioso e, certamente, si prestò a interagire con la tradizione ermetica, che vedeva un parallelismo fra le trasformazioni cui andavano soggetti i corpi, tanto in natura che nei crogioli e nei calderoni degli alchimisti, e le trasformazioni e purificazioni dell'anima del filosofo che diviene capace di comprendere l'essenza al di là della forma sia dello scritto che della natura.

Nelle sue prime fasi, il pensiero cristiano, come quello ebraico e, più tardi, il primo pensiero islamico, furono generalmente diffidenti od ostili alla filosofia, ma per fortuna del neoplatonismo esso ebbe tre pensatori di grande levatura, pur diversissimi, che ne fecero un'influenza spirituale destinata a durare nei secoli. Si tratta di Simplicio (ca. 480-ca. 560), Proclo (410-485) e Boezio (480-526), che furono quasi contemporanei, né deve essere trascurata l'influenza che il platonismo esercitò su Sant'Agostino e, grazie alla sua altissima autorità, su tutto lo sviluppo del Cristianesimo. Tutti e tre i pensatori che ho ricordato si posero fundamentalmente il problema di una sintesi filosofica fondata su solide basi storiche, e sotto quest'ultimo aspetto il nostro debito verso di loro è immenso, dato che è ai loro scritti che dobbiamo la massima parte delle notizie sulle dottrine di moltissimi filosofi e scienziati greci dei quali conosceremmo altrimenti poco più che il nome. Tradizionalmente, essi sono considerati soprattutto degli aristotelici, e, indubbiamente, l'in-

quadramento formale delle loro idee è legato alla tradizione peripatetica, ma è un aristotelismo che proprio in materia di universali si colora fortemente del realismo neoplatonico. Simplicio e Proclo appartengono all'elettismo dell'ultima Accademia pagana (e sappiamo che Simplicio, quando Giustiniano chiuse l'Accademia, emigrò per un certo tempo in Persia), mentre Boezio è un Cristiano così tinto di neoplatonismo in una cornice aristotelica, che non pochi studiosi hanno dubitato, secondo me a torto, della sincerità della sua fede cristiana.

Per il problema fondamentale che ci riguarda, quello del significato degli universali e della realtà dei concetti generali, dobbiamo a Proclo (nel contesto di una profonda discussione di geometria) la classica definizione tomista, giunta a S. Tommaso mediata da Avicenna e da Alberto Magno, che pone gli universali come esistenti *ante rem* nella mente di Dio, *in re* come realizzazione della “forma” (*eidos*) nella materia, e *post rem* nella mente che considera il fenomeno. Per esprimerci nel linguaggio più piano possibile: un universale esiste *ante rem* (prima della cosa materiale) nella mente di Dio; esiste *in re* (cioè nella cosa reale) in quanto, per esempio, l'idea di cane esiste materialmente nei cani che vediamo ogni giorno; esiste, infine, *post rem* (dopo la cosa materiale) in quanto dal confronto di tutte le nostre esperienze, per esempio di cani, possiamo risalire intellettualmente all'idea di cane. In tal modo l'universale esiste effettivamente, ma solo come strumento mentale.

Se questa fu, in definitiva, la soluzione preferita dalla maggior parte degli scolastici, nello sviluppo del dibattito ebbe maggiore importanza il testo di Boezio e più precisamente il suo commento all'*Isagoge* di Porfirio sulle “Categorie” di Aristotele, che pone chiaramente il problema se i generi e le specie siano pure immagini mentali o abbiano una qualche realtà empirica.

In buona sostanza, i pensatori medioevali si trovarono di fronte a tre alternative che andavano risolte, possibilmente in modo conforme all'ortodossia cristiana:

- A) era necessario dare al problema della natura degli universali una soluzione che evitasse il panteismo e affermasse la fede in un Dio avente persona e volontà;
- B) risolvesse il problema dell'immortalità dell'anima individuale in rapporto al problema dell'intelletto agente quale risulta dallo studio del libro III del *De Anima*;
- C) per quanto riguarda il rapporto fra materia e forma, accettasse necessariamente il principio della creazione.

Il problema degli Universali si poneva quindi come cruciale per la soluzione degli altri due, anche se l'obbligatoria soluzione teista da dare a **B** condizionava, a sua volta, la discussione su **A**.

Per quanto ci riguarda, come vedremo, gli universali, accanto a un'influenza pervasiva, specie in ambiente extrauniversitario, del realismo forte di Scoto Eriugena, che operò alla corte di Carlo il Grosso, cui si aggiunse l'ugualmente radicale realismo delle maggiori correnti arabe, abbiamo un ancor più forte nominalismo accademico che, pur richiamandosi ad Aristotele, è in realtà piuttosto di impronta stoica.

Nel neoplatonismo scotistico-arabo che trovò massima espressione in Raimondo Lullo, gli universali, soprattutto quegli universali che sono identificabili quali attributi divini (come bontà, bellezza, solidità, ecc.), sono *res immutabiles* che, come le radici di un albero, confluiscono materializzando l'esistente. Questo "tronco" è tuttavia indifferenziato nell'attimo del suo divenire generale, ma immediatamente si suddivide nei concreti "generi", a loro volta divisi in "specie" (e in questo realismo possono entrare anche le qualità morali) nelle quali si diramano le *virtutes* degli universali, variamente combinate, dosate e suddivise come le foglie dell'albero, tutte simili sotto certi aspetti e allo stesso tempo uniche. Nell'impianto neoplatonico, dunque, proprio come in Platone, le idee (e le specie) sono reali *ante rem*, *in re* e *post rem*.

I nominalisti coprono una discreta gamma di posizioni dal nominalismo estremo, attribuito a Roscellino, per il quale gli universali sono *flatus vocis*, ricalcando la posizione degli Epicurei, fino a enti potenziali (Abelardo), *ideae ante rem*, che esistono realmente (cioè *in actu*) solo *in rebus*, ma che si concedono al filosofo come astrazioni *positae in nudis intellectibus*.

Le posizioni intermedie ricalcano soprattutto Aristotele, sostenendo che il medesimo attributo o insieme di attributi (ad esempio l'essere rosso, avere tutte le qualità di un cane) è a un tempo universale e particolare. Universale, in quanto comune a molti, ma anche particolare perché nel suo manifestarsi in un individuo esso è un *unicum*.

Naturalmente esiste un'interazione fra gli universali come singole qualità, attributi, e la "sostanza" o "materia". Per i pensatori cristiani è importante la distinzione se la sostanza sia un *apeiron* [cioè qualcosa di indifferenziato che diviene qualcosa di materialmente percepibile quando viene modellato dalle qualità] secondo il modello aristotelico, o di una "quantità" nella tradizione platonica. La tradizione aristotelica venne mediata principalmente attraverso Ibn Gabirol (Avicebron), ma portava ad attribuire una materialità, sia pure di supporto indeterminato di un insieme di qualità, non solo a quelli che chiameremmo oggetti materiali, ma anche ai semplici intelligibili, un angelo, cioè, sarebbe, necessariamente composto di qualità e sostanza, come un cavallo, all'uno mancherebbe ad es. la qualità "peso", all'altro la qualità "intelligenza".

Stranamente questa idea veniva attribuita a S. Agostino e non se ne percepivano le implicazioni panteiste (in realtà essa sfocia nello Spinoza) ed ebbe come principale esponente Duns Scoto, che la contrapponeva come *materia primo prima* alla tesi platonico-tomista per cui la materia aveva una quantificazione inerente, *materia signata*, e apparteneva in proprio, in modo esclusivo, a ciascun essere particolare, e che Scoto chiamava *materia secundo prima*.

Il naturalista d'oggi che abbia la pazienza di soffermarsi a riflettere su queste diatribe, che, a prima vista, per la veste linguistica, ci sembrano totalmente estranee, ha la sorpresa di riscoprirvi, per esempio, il nocciolo delle correnti discussioni sui principi generali della sistematica e gli aspetti teorici dei suoi metodi.

D'altronde è in errore chi creda che questo tipo di discussioni sia irrilevante in tempi di "scienze sperimentali". Infatti l'esperimento esiste in funzione di una domanda alla quale rispondere e questa domanda è necessariamente un'ipotesi, è cioè un universale ipotetico: non si fanno ipotesi scientifiche per quesiti che riguardino una volta tanto un singolo individuo. Per fare un esempio, nessuno pose in dubbio fino al 1600 che potesse esistere la generazione spontanea; anche grandi naturalisti come Aristotele, pur credendola limitata a pochi gruppi, non ne dubitavano, e nessuno pensò a sperimentare per vedere se fosse vero che un vivente potesse generarsi spontaneamente da un non vivente. Quando i nuovi dati permisero di formulare l'ipotesi che ogni organismo dovesse originarsi obbligatoriamente da un altro vivente (Harvey fu forse il primo ad affermarlo un modo esplicito), passarono pochi anni e Redi prima e poi, via via che il problema si complicava, altri sperimentatori si misero all'opera per verificare quale delle due ipotesi generali alternative fosse valida.

Quindi niente universali, niente scienza, allora Platone, Aristotele, Duns Scoto, Tommaso e tutti gli altri avevano ragione.

Non staremo a seguire oltre questo complesso di problemi, di cui prenderemo in considerazione solo quegli aspetti che riguardano direttamente i problemi considerati in questo libro. Concluderemo solamente con un cenno allo sviluppo del nominalismo che prese il nome di *terminismo* e che trovò la sua migliore formulazione negli scritti di Ockam. Per Ockam la sola realtà è l'individuo e l'universale è una creazione dell'intelletto (ad es. i singoli animali o le singole popolazioni di animali sono reali, ma la "specie sistematica" è una nostra astrazione). In particolare il *signum* è ciò che fa conoscere la cosa particolare e la sostituisce come simbolo, esso esiste *naturaliter* e ha valore obbiettivo. Invece l'*intentio secunda* è l'universale astratto, e cioè la qualità generale, (es. il rosso, o il complesso di qualità, come l'idea di "Cavallo") e si riferisce a concetti creati da noi e non direttamente alle cose. L'universale non esiste *naturaliter*, cioè non è un fenomeno naturale, ma esiste *secundum institutionem voluntariam*, cioè è una nostra creazione. Tuttavia in questa

prospettiva è ancora possibile una scienza in quanto, pur essendo solo gli individui reali in senso concreto, l'astrazione, ancorata direttamente com'è ad alcune qualità degli individui, è un universale che deriva dal particolare e quindi, in quanto universale, può essere oggetto di scienza, e purtuttavia partecipa della realtà.

Il problema delle specie

In definitiva il nocciolo del problema dibattuto fin da quando fu così posto e almeno fino al tardo Medioevo, quando ebbe una sistemazione, a mio parere, definitiva è quasi certamente molto diverso a seconda degli organismi. Portando degli esempi: gli animali “riconoscono” determinati “universali” quali i cibi preferiti o, magari, i soli dei quali possono nutrirsi; per noi umani ciò si lega automaticamente al linguaggio, in quanto quelli che in grammatica sono i “nomi comuni” sono tipicamente degli “universali”, ma anche moltissimi altri animali possono comunicare fra loro con segnali appropriati, concetti generali come un segnale di allarme per una data specie di predatore.

Nei Mammiferi tende a prevalere l'apprendimento, ma non mancano, a quanto pare, neanche nell'uomo “universali” innati sia come segnali ricevuti e interpretati correttamente, sia come segnali da trasmettere, ad esempio i segnali di pacificazione. In altri animali hanno larga parte quelli che potremmo chiamare *riconoscimenti innati*: ne è un classico esempio il comportamento dei pulcini appena usciti dall'uovo quando vengono sorvolati da una sagoma di cartone che simula un falco: se questa si presenta con la *testa* in avanti i pulcini si allarmano e si rifugiano immediatamente sotto la chioccia, se la sagoma si muove con la *coda* in avanti non viene riconosciuta e non causa alcuna reazione.

Sembra chiaro che, mentre le trasformazioni dell'evoluzione si verificano nelle singole popolazioni che formano le singole linee filetiche, le “specie” sono i concetti sottesi ai nomi collettivi che diamo ai vari gruppi di organismi dei quali parliamo.

Vediamo, infatti, quale importanza ha la soluzione che potremo dare al problema degli universali per quel che riguarda l'evoluzionismo e in particolare il problema della specie.

Sebbene Darwin intitolasse la sua opera fondamentale *On the origin of species by natural selection*, in realtà egli era un nominalista e lo afferma nel modo più esplicito. Dobbiamo riconoscere che i successivi dibattiti sia sui meccanismi operanti nell'evoluzione, sia sui criteri e tecniche da seguirsi nel tentativo di costruire una sistematica (zoologica, botanica ovvero di protisti o procarioti) fanno precisamente rivivere alcuni particolari aspetti del dibattito medioevale fra “realisti” e “nominalisti”. Più precisamente, vedremo come numerosi studiosi abbiano cercato

in ogni modo di concepire la “specie” in modo rigorosamente “realistico” e come questo abbia influito su non pochi approcci, anche recenti, ai problemi dell'evoluzione. Per chiarirci le idee cominciamo con qualche esempio banale.

Esaminiamo una serie di proposizioni: «Questo è il cane di Giovanni», «Questo è un cane nero.», «I Mastini napoletani sono cani neri», «Questo è un cane», «Il Cane è un Carnivoro». Apparentemente sono tutte affermazioni semplicissime, in realtà sottendono una serie di implicazioni estremamente complesse. La prima affermazione: «Questo è il cane di Giovanni», a prescindere da tutto quello che si presume che sappiamo su Giovanni, presume innanzitutto che noi abbiamo riconosciuto quell'individuo “cane” come appartenente, per le sue caratteristiche, a un insieme di organismi (non sappiamo quanti siano o dove siano), alla nostra “idea” di cane e questa “idea” è palesemente un “universale” in quanto, almeno per quanto ci riguarda, comprende tutti i cani passati, presenti e futuri (e dovremo vedere poi se possa trattarsi di un'idea oggettiva, come pensava Platone, o soggettiva). La seconda frase, «Questo è un cane nero», presume tre universali: come la precedente, presume l'idea di cane, ma presume altresì l'idea di “nero” e quella di “non nero” che sono, bensì “attributi” o qualità, ma sono ugualmente “universali” dato che sono applicabili a un insieme evidentemente non illimitato, dato che “nero” e “non nero” sono reciprocamente esclusivi, ma del quale non conosciamo i limiti. La terza frase «I Mastini napoletani sono neri» è una definizione che presume l'esistenza di un universale «Mastini napoletani» e di un attributo, pure “universale”, che funziona a un tempo in modo inclusivo: tutti i cani neri potrebbero essere «Mastini napoletani», ed esclusivo: se non è nero non può essere un «Mastino napoletano». L'ultima proposizione «Questo è un cane» ci porta a un primo problema cruciale. Supponiamo che io stia passeggiando con un eschimese che non ha mai lasciato la sua terra, non ha mai visto film ecc. Egli ha una grande esperienza di cani da slitta e di lupi, ma non ha mai visto un Chihuahua e, guarda caso, incontriamo un tizio con appunto uno di questi minuscoli cani al guinzaglio. Se io esclamo: «Hai visto quel cane?», la risposta del mio Eschimese sarà quasi certamente «Quale cane?» e, infatti lui “sa” per la sua esperienza individuale (e culturale) che un cane è un cane e un lupo un lupo, ma quell'essere minuscolo è molto più diverso da un cane di quanto non sia un lupo, quindi non può essere un cane. Si badi bene, il problema è assolutamente generale: che si parli di cani, di lombrichi, di montagne o di sedie, se se ne parla in senso generale, come collettività di tutte le sedie, stiamo parlando di un “universale”, se invece si specifica in qualche modo una e una sola sedia o, al massimo un gruppo ben delimitato di sedie, allora si parla, bensì di un “particolare” ben concreto e reale in un determinato tempo (già che possiamo benissimo parlare della sedia di Carlo Magno), ma il nostro discorso richiede comunque che noi abbiamo in mente un “universale” di riferimento “sedia”. Come vedremo, è questa

una delle principali obiezioni che possono essere mosse alla tesi che le “specie” biologiche siano “individui” e che è attualmente seguita da non pochi biologi e che discuteremo più oltre.

Vediamo ora i concetti di specie che sono stati proposti con maggiore fortuna.

Possiamo, procedendo in ordine cronologico, cominciare dall'idea di “specie” dei maggiori naturalisti greci: Aristotele e Teofrasto. Per loro la “specie” era un'entità abbastanza vaga e mutevole. Ovviamente, per gli antichi ciò che contava era l'aspetto esterno, ma questo è altamente variabile in rapporto con l'età, il sesso ecc. e, come nota Teofrasto a proposito delle piante, con le condizioni ambientali. Teofrasto riteneva, appunto, che una pianta fatta crescere in un suolo e in un clima diversi da quelli dei suoi progenitori, poteva divenire un'altra specie. Considerando poi la variabilità della discendenza, lo stesso Teofrasto faceva notare che era preferibile per conservare i caratteri “utili” delle specie ricorrere a talee o altri propaguli, piuttosto che ai semi. Aristotele, dal canto suo, ammetteva la possibilità che nuove specie si formassero per ibridazione fra specie preesistenti.

Come abbiamo visto quando abbiamo parlato delle idee “proto-evoluzioniste” del Padre Kircher, l'idea della variabilità delle specie e della possibilità della formazione di nuove specie per ibridazione era ancora ben viva nel XVIII secolo, come si è visto parlando di Linneo, Buffon, Erasmus Darwin ecc.

Tuttavia, il concetto di variabilità delle specie era osteggiato da non pochi teologi sulla base dei due passi della Genesi che abbiamo già ricordato.

Questi sembravano a quasi tutti i teologi escludere sia che qualche specie creata da Dio potesse essersi estinta, sia che potessero essersene formate di nuove per la trasformazione di specie precedenti: l'una e l'altra cosa, ritenevano, avrebbero implicato che la creazione non era perfetta, ipotesi da condannare, già che implicava che l'opera dell'Artefice Perfettissimo fosse imperfetta.

Linneo, del resto, oscillò fra una visione rigorosamente fissista delle specie, come nel celebre passo: «*Species tot sunt diversae quot diversas formas ab initio creavit infinitum Ens*» e una visione alquanto più dinamica.

Lo sviluppo della sistematica, colla crescente necessità di catalogare un numero vertiginosamente crescente di diversi tipi di organismi dandone delle definizioni necessariamente conformi allo schema aristotelico «*definitio fit per genus proximum et differentiam specificam*» portava implicitamente a quello che oggi chiamiamo “concetto tipologico di specie” in cui la “diagnosi”, l'elencazione, cioè, delle caratteristiche che permettono l'identificazione di un dato esemplare come appartenente a una data specie, implica che la specie (e le altre categorie sistematiche) sono “classi” ovvero sono degli “universali” precisamente nel senso dei Terministi medioevali. Successivamente, rendendosi conto della necessità di regolare l'uso dei

nomi che erano stati o che sarebbero stati proposti per ciascuna di queste “classi” dai singoli zoologi (o botanici), furono elaborati i “Codici di nomenclatura” introducendo il sistema dei *tipi*, per cui ciascun nome che viene attribuito a un dato gruppo di organismi viene a essere indissolubilmente collegato a un esemplare di riferimento o a un gruppo sistematico subordinato in esso incluso. È chiaro che questo “concetto di specie” è dichiaratamente convenzionale, dato che è prevedibile, e si è spesso verificato, che nomi diversi siano stati dati, a es. al maschio e alla femmina di organismi appartenenti alla stessa popolazione, come alla larva e all’adulto, ecc. Lo scopo delle regole e i concetti che ne sono alla base, sono meramente pratici: evitare un'eccessiva proliferazione dei nomi e fornire un criterio per decidere quando due organismi devono essere chiamati con lo stesso nome.

Tuttavia i biologi continuavano a trovarsi di fronte al problema di stabilire quali siano le entità che collettivamente si modificano nel corso dell'evoluzione e, possibilmente (io direi per la forza dell'abitudine), a chiamarle specie.

Un grande successo ha avuto il cosiddetto “concetto biologico di specie”, che del resto è di antica tradizione. Stando a esso deve essere considerata una specie quell'insieme di organismi che costituisce un “pool genico”, cioè i membri di una popolazione che possano, almeno potenzialmente, accoppiarsi con ciascun altro membro della popolazione stessa di sesso opposto dando origine a prole fertile, così che ciascun gene può, almeno potenzialmente, essere trasmesso attraverso il flusso delle generazioni a qualsiasi individuo delle successive generazioni. Effettivamente è assai frequente (ma vedremo le eccezioni) che in una popolazione che si riproduce per via biparentale con meiosi ciascun gene venga trasmesso in modo più o meno casuale alla successiva generazione e così via e, come ci dice la genetica di popolazioni, possa aumentare o diminuire la propria frequenza nelle popolazioni come risultato di un insieme di fattori, fra i quali la selezione naturale per la massima fitness ha un'importanza fondamentale, anche se non esclusiva⁵⁸.

Purtroppo tale concetto soffre di enormi limitazioni. Che non sia applicabile a popolazioni che si riproducono esclusivamente per partenogenesi o per autofecondazione è ovvio, ma esistono anche numerosissimi casi nei quali non si applica neppure a popolazioni biparentali, ad esempio: se, come è frequente negli insetti, accade che tutti gli individui di una generazione muoiono dopo essersi accoppiati una sola volta, il flusso genico esiste, ma è rigorosamente unidirezionale, mentre

⁵⁸ Non dobbiamo dimenticarci, anche se è un fatto che ci complica le cose, che un carattere od un gruppo di caratteri molto probabilmente, sono soggetti contemporaneamente o in successione a più di un fattore di selezione. Per esempio è possibilissimo che un certo carattere sia inizialmente modestamente vantaggioso, per es. ai fini dell'attrattiva sessuale, ma che una volta raggiunto un certo grado di sviluppo divenga vantaggioso, per es. ai fini della difesa contro i predatori e, quindi, che il suo successivo sviluppo sia così intimamente legato a questo secondo fattore di selezione da farci sfuggire quello che era stato il motore iniziale del processo di specializzazione.

ove gli individui possano accoppiarsi più volte e possibilmente anche fra generazioni diverse la diffusione e la selezione dei geni si presenta assai più complessa. Non solo, ma prendiamo ad es. il nostro maggiolino (*Melolontha melolontha*): esso ha una vita larvale di tre anni (Fig. 10.1) e un periodo di poche settimane in cui gli adulti si accoppiano. Pertanto la popolazione, già che i maggiolini di fatto sfarfallano ogni anno, è costituita da tre subpopolazioni identiche sotto ogni aspetto, ma fra le quali non può avvenire alcuno scambio genetico. Un'applicazione rigorosa del "concetto biologico di specie" ci porterebbe a dire che sono tre specie distinte anche se indistinguibili da ogni punto di vista e perfettamente simpatriche. Ancora, è frequentissimo che due popolazioni i cui individui sono potenzialmente interfertili siano separate da barriere geografiche che impediscono ogni scambio genetico fra loro. In condizioni naturali devono forse essere considerate "specie" distinte o, dato che siano state incrociate con successo in qualche zoo o acquario, le considereremo una sola specie? Ancora, conosciamo diversi casi nei quali l'ibridazione fra individui appartenenti a popolazioni distinte, per es. geograficamente separate, producono individui nei quali, per es. solo un sesso è fertile, o che hanno una fertilità ridotta, ma non nulla (caso che è stato verificato sperimentalmente in modo esauriente in diverse farfalle), ecc. Infine, evidentemente, il concetto non è applicabile ai fossili e, in verità, non sappiamo se si applichi alla stragrande maggioranza degli organismi, già che migliaia di specie sono note solo per esemplari conservati in musei e non possiamo certamente sapere se, quando erano vivi, avrebbero o meno potuto produrre una progenie fertile con qualche altro organismo. Vi sono poi non pochi casi particolari che vedremo a suo tempo.

Alla disperata ricerca di un qualche criterio obbiettivo per distinguere le specie (naturalmente, sempre partendo dall'ipotesi realista), si è fatto ricorso ai dati citologici e a criteri di distanza genetica, misurata con metodi vari. Purtroppo i più recenti progressi della genetica e della citotassonomia hanno dimostrato inequivocabilmente che, pur fornendo dati utilissimi da valutare caso per caso, questi metodi non offrono alcun criterio generale e, nei singoli casi, si è non raramente verificato che i risultati ottenuti dalla loro applicazione erano clamorosamente in contraddizione con dati morfologici, paleontologici ecc. altrettanto o più significativi.

Fra i vegetali la formazione di nuove entità per ibridazione è tutt'altro che rara e dà origine a vere e proprie "reti" di specie delle quali in molti casi sono tuttora esistenti tanto le specie che hanno dato origine agli ibridi, quanto gli ibridi stessi (Fig. 11.6).

Infine, se, anziché, considerare un insieme di organismi contemporanei, consideriamo una sequenza filogenetica appare evidente la trappola logica insita nel concetto di "potenzialmente" interfertili. Infatti, se appare presumibile che organismi appartenenti a generazioni consecutive (o, al più, separate da un breve interval-

lo) di una stessa popolazione fossero “potenzialmente” interfertili noi non abbiamo e non avremo mai alcun modo di determinare quando le differenze genetiche⁵⁹ fra gli organismi che stiamo esaminando hanno raggiunto un grado sufficiente a determinare una barriera riproduttiva che sarebbe stata decisiva ai fini del successo riproduttivo degli ipotetici accoppiamenti fra gli individui considerati.

Che il problema sia tutt'altro che ipotetico è dimostrato in natura da non pochi casi di variazioni cosiddette “clinali”. Un “cline” è un insieme di popolazioni distribuite in aree geografiche tipicamente continue o quasi e in cui si possono distinguere taluni caratteri che variano con la provenienza degli individui, ma non variano, per così dire, “a salti” o in maniera discontinua, ma piuttosto in modo continuo: per ogni popolazione, tra essa e le altre popolazioni vicine e distinte esistono fasce più o meno ampie abitate da individui che hanno caratteri intermedi. In Fig. 11.5 (Cap. 11) sono riportati diversi esempi del genere e si osserverà come in taluni casi nei quali il complesso di popolazioni forma grosso modo un anello e in qualche altro caso un mosaico, le forme estreme della variazione coabitano senza ibridarsi. Naturalmente è possibile (e verificabile sperimentalmente) che le forme estreme di un cline distribuito, ad esempio, secondo un allineamento Nord-Sud siano ugualmente intersterili.

Infine non dobbiamo dimenticare i non pochi casi nei quali esiste una barriera che impedisce l'accoppiamento fra individui di popolazioni diverse, ma questa barriera non è dovuta all'incompatibilità dei genomi, bensì, per esempio, a fattori comportamentali; ne sono tipici esempi i non rari casi nei quali manca il riconoscimento reciproco del sesso per differenze nel canto, in particolari della colorazione (caratteri legati a differenze geniche, ma che non precludono il successo, per esempio, della fecondazione artificiale). Infine può trattarsi di banali barriere geografiche o ecologiche.

Il “concetto biologico di specie” è dunque chiaramente applicabile solamente per distinguere fra gruppi di organismi contemporanei e anche fra questi soffre di non poche eccezioni. In definitiva, un concetto di scarsa utilità pratica negli studi evolutivisti.

Di utilità anche minore è il cosiddetto “concetto tipologico di specie” o “concetto linneano”: esso ci dice che tutti quegli individui che corrispondono per le loro caratteristiche alla descrizione data di una specie, descrizione a sua volta basata sulle caratteristiche di uno o di alcuni esemplari considerati conspecifici e distinti da tutte le altre specie descritte, appartengono alla medesima specie. Questo concetto praticamente è il più usato, tanto per i fossili che per gli organismi viventi, ma

⁵⁹ O morfologiche, già che in non pochi casi non esiste la possibilità materiale di copulazione per differenze di statura, di morfologia degli apparati copulatori, ecc. mentre la fecondazione artificiale permette di constatare la perfetta o quasi compatibilità genetica.

è un concetto teoricamente molto debole, infatti è un concetto puramente statico, atemporale e, a onta di tutti gli artifici proposti per renderlo obiettivo (artifici che, come vedremo sono tutti illusori) resta sostanzialmente ancorato alle idiosincrasie dei singoli studiosi che giudicano su ciascun esemplare se le eventuali differenze rilevabili fra l'esemplare A e la descrizione (+ i tipi) di altre "specie nominali" sono da considerarsi semplice variabilità individuale o indichino una differenza di specie.

Un concetto evoluzionistico di specie è stato proposto da alcuni celebri paleontologi (Simpson, Grant) che considerano che la "specie" sia l'insieme degli individui che occupano una data nicchia ecologica e che appartengano alla stessa linea filetica. Al solito si presume una precisa conoscenza di elementi che generalmente ignoriamo: come facciamo a sapere, persino su animali viventi, per non dire dei fossili, se occupano la stessa nicchia, senza aver compiuto un accurato studio dell'intera biologia delle popolazioni in esame? Non solo, ma gli stessi organismi possono occupare nicchie più o meno ampie e diverse a seconda della composizione complessiva della biocenosi e dei fattori che la regolano. Quanto all'appartenere alla medesima linea filetica, novantanove volte su cento si tratta del giudizio soggettivo del biologo che sta studiando quei dati organismi. Infatti, e ne abbiamo accennato e vi torneremo a suo tempo, gli stessi progressi della genetica e della biologia molecolare, per non dire della morfologia, hanno dimostrato e dimostrano che anche i metodi più elaborati per stabilire se due esemplari appartengano alla medesima linea filetica non sono a prova di bomba. Infine, sia che adottiamo un'opinione "gradualista", sia che accettiamo per generalmente valido il meccanismo degli "equilibri intermittenti", dobbiamo presumere che nell'evoluzione si passi da una specie a un'altra attraverso una fase di transizione più o meno lunga e complessa.

Altri criteri che definirebbero la specie sono quello della "riconoscibilità" e cioè il fatto che gli individui stessi, in natura, scelgono come partner sessuali dati individui e non altri, un metodo inapplicabile per mancanza di dati in una miriade di casi, formalmente in tutti gli animali che semplicemente disperdono i loro gameti nell'ambiente (per i quali quelli che si "riconoscono" sono i gameti e non gli individui che li producono), inapplicabile in tutti gli organismi che non si riproducono per via biparentale. Ugualmente insostenibile quello della "coesione" che considera la specie come un sistema che presenti date caratteristiche di "coesione interna" (criterio per il quale tutti i simbrionti e i parassiti obbligati apparterrebbero alla medesima specie del loro fortunato o disgraziato ospite), concetto che richiede una massa di conoscenze sull'intera biologia di ciascuna popolazione presa in esame che è raramente realizzabile, comunque inapplicabile ai fossili e a popolazioni non contemporanee e, almeno in molti casi, che non coabitano.

Infine possiamo ricordare il concetto definito per comodità “filogenetico” da non pochi cladisti (termine infelice in quanto praticamente sinonimo di quello di “concetto evolutivo”). Questo riconosce come specie l'insieme di individui che costituiscono una linea filetica fra un nodo dicotomico e il successivo. Come vedremo discutendo il cladismo nelle sue varietà, anche questo concetto, essendo dipendente da un impianto teorico dello studio dell'evoluzione inaccettabile, non è sostenibile.

Resta, infine, da accennare al dibattito che si è svolto e si svolge relativamente alla natura ontologica della “specie”, se sia cioè una “classe” o un “individuo”, dibattito che non è altro che un aggiornamento del vecchio dibattito sugli universali. Infatti Ghiselin e coloro che hanno accettato il concetto di “specie” come “individuo” sostanzialmente dicono: «Le specie esistono realmente in natura e si evolvono, anzi, sono ciò che si evolve, mentre le “classi”, per la loro natura definitoria, sono necessariamente concetti astratti e non possono evolversi o, quanto meno, già che anche i concetti collegati a un dato termine si modificano col tempo» (un “Terminista” osserverebbe, infatti che l'universale “automobile” del 1890 suggeriva allora l'idea di qualcosa di assai diverso da quello che suggerisce oggi, anche se vedendo uno di quei vecchi trabiccoli saremmo generalmente in grado di riconoscerlo per un'automobile) e che tale evoluzione può essere del tutto indipendente da quelle che sono state le effettive trasformazioni che la “specie” ha avuto in natura.

Secondo questa impostazione la “specie” è un individuo collettivo. Esistono indubbiamente individui collettivi: una famiglia, una squadra di calcio, enti collettivi che hanno caratteristiche di coesione per cui agiscono nell'ambiente come unità e che si perpetuano nel tempo, pur cambiando continuamente la loro composizione e adattandosi all'ambiente e adattandolo (nel campo biologico basti pensare alle specie coloniali, fra le quali non poche presentano addirittura notevoli differenze strutturali e funzionali fra i diversi gruppi di individui che formano la colonia, es. meduse coloniali, briozoi). Questa, in una grossolana sintesi, la tesi degli studiosi che sostengono la tesi che la specie sia un individuo. Se questi non sono pochi fra gli studiosi di teorie generali sull'evoluzione, almeno altrettanti sono, invece, gli studiosi che a questa tesi si oppongono accanitamente.

Personalmente sono convinto che il dibattito sia basato su un equivoco. I sostenitori della specie come individuo (es. Ghiselin), sostengono che se la specie viene considerata una “classe” questa non può subire alcuna evoluzione, mentre le specie si evolvono, anzi la loro evoluzione è il cardine della storia della vita sulla Terra. Come si è detto, essi sostengono che la specie è un “individuo collettivo”, una specie di “persona giuridica” come potrebbe essere una società per azioni o una squadra di calcio, in cui azionisti o calciatori cambiano di continuo, ma l'entità F.I.A.T. o “Fiorentina calcio” continua, si modifica nel tempo, cioè, dicono, si evolve.

Effettivamente esiste una molteplicità di organismi collettivi che funzionano come “individui” nella comune accezione del termine (e del resto noi stessi, nel corso della nostra vita sostituiamo continuamente le nostre cellule, le molecole in esse contenute ecc., non solo, ma la nostra stessa esistenza individuale è legata a quella di tutti i simbionti della nostra flora intestinale). L'equivoco nasce dal fatto che quelle che si evolvono, come vedremo, non sono le specie, ma le popolazioni (altro termine che non è semplice definire). Specie e popolazione possono identificarsi solamente nel caso di piccole popolazioni strettamente endemiche di località e ambienti ristretti, come potrebbero essere piccole isole, grotte e simili, dove effettivamente l'intero insieme di un certo tipo di organismi costituisce realmente un unico insieme riproduttivo e, ammettendo che si riproducano sessualmente e per accoppiamento, sono realmente un unico pool genico; altrimenti, nella stragrande maggioranza dei casi saranno singole frazioni, più o meno grandi, della “specie” a manifestare qualche cambiamento ed eventualmente a fissarlo nelle generazioni successive così da separarsi progressivamente, magari anche rapidamente, dall'insieme rimanente così che noi lo riconosceremo come qualcosa di distinto e che si è evoluto rispetto alla situazione precedente.

Naturalmente, e lo si può constatare sul campo, è frequentissimo che diverse popolazioni, normalmente riferite a un'unica specie tassonomica, si presentino variamente e più o meno differenziate in sub-popolazioni distinguibili una dalle altre, magari anche in modo evidente, ed è ben raro che queste sub-popolazioni, che poi spesso sfumano le une nelle altre, siano differenziate in solo due ceppi (divisione dicotomica).

In definitiva, nel proseguo del nostro libro useremo il termine “specie” ogni volta che sarà utile per la chiarezza e semplicità dell'esposizione (ad esempio parlando degli effetti selettivi che hanno i rapporti “preda-predatore”, sarà comodo usare termini come “specie-preda”) o addirittura fare riferimento a determinate specie tassonomiche, se nei nostri esempi dovremo fare riferimento a casi singoli. Tuttavia, deve sempre essere sottinteso che quelli che entrano in gioco nel processo evolutivo sono i vari fattori che regolano le relazioni fra i membri di una data popolazione, i rapporti fra popolazioni di una data biocenosi e, infine, l'interazione fra fattori abiotici e biotici nella dinamica e nei processi evolutivi delle popolazioni stesse. In sintesi dovremo sempre ricordare che quelle che evolvono (o che, eventualmente si estinguono), non sono né le “specie tassonomiche”, formalmente descritte dai sistematici e neppure quel “qualcosa” che noi intuitivamente consideriamo “una specie”, ma le singole popolazioni, popolazioni che in certi casi comprendono più specie tassonomiche, così come possono darsi casi nei quali una o più popolazioni si evolvano, magari in modo divergente, mentre altre, tassonomicamente apparte-

nenti alla medesima specie sistematica, possono restare stabili⁶⁰.

Problemi col concetto di popolazione

Si è detto e lo ripeteremo che mentre considero la “specie” un concetto definitorio, necessario per poter disporre di un vocabolario col quale intendersi, ma che, in linea proprio con Darwin, ritengo che le “specie” siano semplicemente quelle classi di oggetti (vivi o morti non ha importanza) che è necessario riconoscere per poter applicare le “Regole internazionali di nomenclatura”, e che quindi si evolvono solo nel senso che la loro definizione può essere modificata nel tempo per l’aggiunta o la soppressione di date caratteristiche definitorie, possono passare in sinonimia o mutare di rango. In natura quelle che si modificano, ovvero si evolvono, sono le “popolazioni”.

Tuttavia si deve riconoscere che non è affatto semplice definire cosa si intende per popolazione. Prendiamo come esempio un’espressione apparentemente chiara: “Fiorentini”; in realtà essa può riferirsi a concetti estremamente diversi: potrebbe essere usata per indicare tutte le persone che vivono a Firenze in questo momento, e quindi includere un gran numero di stranieri (ad esempio in una frase del genere «il fabbisogno giornaliero di acqua per i Fiorentini è di X metri cubi al giorno»), oppure, altro esempio: «i Fiorentini che si sono recati a votare», e in questo caso il termine si riferisce solo a tutti i cittadini italiani residenti e che hanno determinati requisiti di età ecc.; ancora: «i Fiorentini consideravano Leonardo un grande artista» e in questo caso si parla di abitanti passati, eccetera, è chiaro che o definiamo a priori il senso in cui vogliamo usare il termine o questo sarà chiarito dal contesto e in tutti i casi ci saremo riferiti a “popolazioni” essenzialmente diverse.

Passando a qualche esempio zoologico, se parlo della popolazione di passeri di una data città non vi sono problemi: si tratta di una sezione di un insieme di animali osservabili e che corrispondono tutti alla descrizione di un “universale” o classe di organismi che ho definito passero. Ma se parlo della “popolazione” di un formicaio le cose cambiano aspetto: se si tratta dei formicai di certe specie, questi saranno abitati solo da un certo tipo di formiche e il caso è uguale a quello dei passeri, ma se si tratta del formicaio di certe specie di formiche schiaviste, che non possiedono operaie, ma solo soldati (oltre, naturalmente a una o più regine e, temporaneamente, ai maschi) e in cui la funzione di operaia è svolta da operaie di un’altra specie,

⁶⁰ Come vedremo nel capitolo che tratta delle simbiosi, si potrebbe aggiungere che praticamente tutti gli individui delle “specie” adeguatamente studiate sono in realtà dei “simbionti obbligati”: la loro vita dipende cioè dal fatto che si tratta in realtà di insiemi di organismi interdipendenti, per esempio ciascuno di noi morirebbe inevitabilmente se fosse privato della sua flora batterica intestinale.

catturate allo stato larvale o pupale e allevate nel formicaio, non c'è dubbio che il sistema funziona come in un formicaio normale, ma le "specie" che funzionalmente formano la popolazione sono due. Che dire, per fare qualche altro esempio, dei casi in cui la o le regine di una data "specie" (ad esempio *Bothriomyrmex decapitans*), penetrano nel formicaio che diciamo "parassitato", uccidono la regina originaria e ne prendono il posto; dopo un certo tempo il formicaio apparirà "normale" dato che tutti i membri originari saranno morti, ma vi è una fase di transizione durante la quale le operaie della specie parassitata accudiscono le uova e le larve delle regine che hanno "usurato" il formicaio.

Sempre restando alle formiche, che dire dei tanti artropodi "mirmecofili" che sono specializzati, spesso anche morfologicamente, per vivere nei formicai di date specie, in certi casi come "parassiti" che divorano le larve e le uova delle formiche, ma in altri come "simbionti", svolgendo importanti compiti, ad esempio, nella pulizia del formicaio stesso?

Considerando il termine popolazione appena appena in senso estensivo, tutti i casi di simbiosi o di parassitismo ci pongono il problema: è corretto parlare di popolazione per ciascuna delle specie interessate che occupa una certa area, o non sarebbe più corretto usare, soprattutto nei casi di simbiosi obbligatorie, il termine per indicare il complesso, che, oltre a tutto, necessariamente, se si evolve si evolve come un insieme? È un quesito importante, dato che, come vedremo, tutti gli organismi conosciuti vivono, o meglio sono parte di complessi simbiotici più o meno complicati e, molto spesso, obbligatori.

Un'ultima parola di avvertimento: per evitare lo scoglio accennato di popolazioni costituite da più specie tassonomiche e, così, in qualche modo, salvare una concezione "realistica" della "specie" non pochi autori, specialmente ecologi, preferiscono trattare tali entità come «complessi integrati di specie». A mio parere, questo è un semplice gioco di parole. Infatti, non solo le diverse componenti del sistema considerato si comportano come un'unità che, nella maggior parte dei casi, funziona esattamente come se fosse costituita da individui appartenenti a un'unica specie anziché essere costituita in proporzioni varie da individui appartenenti a specie tassonomiche diverse; non solo, ma in non pochi casi le diverse specie che costituiscono la simbiosi si sono chiaramente coevolute in misura rilevante.

AVVERTENZA IMPORTANTE

Più o meno in tutti i paragrafi successivi il lettore noterà che si finisce spesso col rilevare la "funzione", l'"utilità" di determinati meccanismi e dello svilupparsi di "adattamenti". Ciò sembra indicare una visione "finalistica", una tendenza, quale che ne sia la causa ipotizzabile, verso il perfezionamento, magari quella che produce un verme parassita particolarmente efficiente. Non è questa

la mia intenzione: non voglio evitare di far cenno alle due tendenze che portano non pochi studiosi a sostenere, gli uni l'ipotesi detta "dell'orologiaio cieco" («The blind watchmaker» di Dawkins), cioè di un'evoluzione intesa come prodotto di fattori puramente casuali, e quella, opposta, del «Disegno intelligente» («Intelligent design»), per esempio del defunto Padre Teilhard du Chardin. Se ne parlerà nelle conclusioni. Nelle pagine seguenti il significato è meramente descrittivo: il meccanismo funziona in quel modo e produce certi risultati, punto e basta.

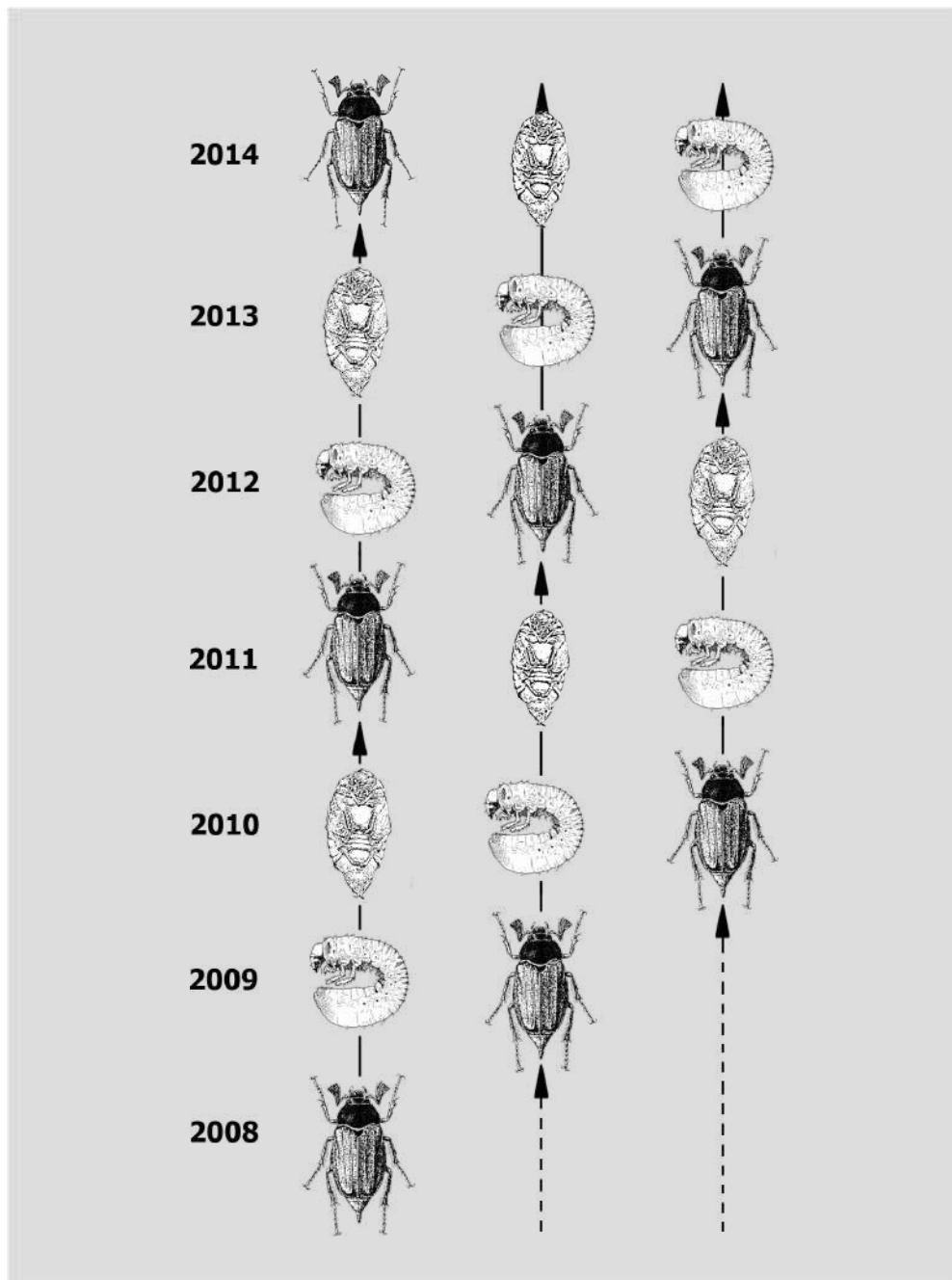


Figura 10.1 – Il ciclo di sviluppo del maggiolino (*Melolontha melolontha*), che normalmente si svolge in tre anni, costituisce un esempio di isolamento fenologico (cronologico): i figli degli individui che sfarfallano nella primavera di un determinato anno compariranno dopo tre anni, per cui non incontreranno mai i discendenti di quelli che sono sfarfallati l'anno avanti o l'anno successivo; quindi in ogni località coesistono tre popolazioni che non si incrociano mai.

XI – I MECCANISMI EVOLUTIVI

Credo opportuno iniziare questo capitolo con una riflessione poco ortodossa. Come vedremo, il processo essenziale nel divenire evolutivo degli organismi, sia come singole popolazioni che consideriamo specie dal punto di vista della sistematica formale, sia delle reti di interazioni che legano fra loro le popolazioni di ciascuna biocenosi, è riconducibile al classico meccanismo darwiniano: interazione fra l'insieme dei fattori ambientali e la variabilità della popolazione considerata o, se vogliamo, variabilità e selezione naturale, intendendo quest'ultima tanto come selezione direzionale che come selezione stabilizzante (il concetto ha avuto importanti sviluppi in questi ultimi trent'anni, incorporando importanti e complessi elementi matematici e logici). È comunque necessaria una premessa: noi tendiamo, un po' istintivamente e un po' per la maggiore semplicità interpretativa nella progettazione di esperimenti, a considerare separatamente ciascun fattore di selezione come pure ciascun singolo carattere per cercare di misurarne gli effetti, ma dovremmo considerare sempre che, in natura, ciò non accade mai. La selezione opera sempre attraverso l'interazione di numerosi cofattori e ogni individuo reagisce all'ambiente come intero organismo. Tanto per fare un esempio estremamente semplice, supponiamo due predatori esattamente identici che attaccano due prede, ugualmente identiche, ebbene la loro probabilità di successo sarà completamente diversa a seconda della direzione e forza del vento, della copertura vegetale, della presenza di altri animali che, osservato il predatore, si allarmino e trasmettano l'allarme alla preda. Naturalmente Darwin lo sapeva benissimo, non per nulla fin da ragazzo era stato un appassionato raccoglitore di animali e cacciatore, ma nei testi e, purtroppo non raramente, anche nella costruzione di modelli sperimentali spesso ce ne dimentichiamo. La selezione direttamente o indirettamente è sempre presente, ma neppure nello stesso posto funziona esattamente allo stesso modo per due giorni di seguito e ciò vale, almeno in generale, per le risposte che ciascun individuo è capace di produrre.

Dobbiamo dunque domandarci se e in quale misura sia importante comprendere i meccanismi che determinano la variabilità della popolazione.

Darwin li ignorava e, quando ha provato a immaginarli, ha sostanzialmente rispolverato, con la sua ipotesi delle *gemmule*, vecchie ipotesi che erano di fatto sbagliate, sebbene il nocciolo delle teorie darwiniane rimanga perfettamente attuale.

Volendo riassumere brevemente lo sviluppo delle idee intorno alla variabilità, riassunto che qui è estremamente schematico e, per motivi di spazio, trascura le molte e importanti differenze che hanno spesso diviso anche in vivaci polemiche i ricercatori, possiamo dire che il dibattito fu sostanzialmente aperto da Weissmann (1834-1914) che, sotto il nome di “determinanti”, immaginò per primo l’esistenza di qualcosa di approssimativamente corrispondente al nostro comune concetto di “geni” e propose che questi fossero localizzati nel nucleo delle cellule. Le idee di Weissmann erano, evidentemente, feconde e, non appena vennero correttamente descritti i fenomeni della mitosi e constatata la costanza del numero cromosomico dei nuclei delle diverse specie,⁶¹ si comprese subito che il corredo genetico è sostanzialmente localizzato nei cromosomi.

Negli anni '20 e '30 del secolo scorso, una serie di ricerche condotte su materiali particolarmente adatti, specialmente sui piccoli ditteri del genere *Drosophila* e pochi altri, permisero la preparazione di mappe cromosomiche nelle quali ciascun gene era esattamente localizzato su un cromosoma.

Dato che appariva evidente che la variabilità individuale all’interno delle popolazioni era dovuta a piccole differenze nel corredo genetico degli individui, i biologi evolucionisti si posero il problema di incorporare i dati della genetica in un modello generale dei meccanismi che sottendono lo sviluppo dei processi evolutivi.

Questo lavoro portò negli anni '40 del secolo scorso alla cosiddetta *new synthesis*, comunemente nota anche come modello “neodarwiniano”, modello che fu lungamente accettato dalla grande maggioranza dei biologi e che è tuttora quello proposto in molti testi scolastici.

In sintesi, questo modello recepisce integralmente il principio darwiniano della funzione della selezione naturale nel determinare l’adattamento morfo-fisiologico degli individui che compongono ciascuna popolazione attraverso il maggior successo riproduttivo degli individui meglio dotati per affrontare le molteplici e mutevoli esigenze ambientali. La selezione, cioè, “sceglie” via via quegli individui che, grazie al loro patrimonio genetico, affrontano nel modo migliore le esigenze dell’ambiente (in gergo tecnico, che hanno la migliore *fitness*). D’altro lato, il patrimonio genetico varierebbe in modo puramente casuale per i diversi tipi descritti di “mutazioni”, dato che gli esperimenti classici sulle popolazioni di laboratorio appaiono dimostrare che, se pure vari fattori ambientali possono far variare significativamente la frequenza delle mutazioni, queste sono distribuite a caso e molte appaiono piuttosto nocive. Ben inteso, sia modelli matematici che esperienze di la-

⁶¹ In realtà, come poi si vide, vari meccanismi portano non raramente in diverse “specie” tassonomiche al differenziamento di popolazioni con numeri cromosomici diversi anche se, nel caso di semplici “fusioni robertsoniane” (vedi p. 228), senza che ne consegua alcuna variazione nel corredo genico.

boratorio mostrano che se compare, sia pur raramente, una mutazione utile, questa ha una probabilità statisticamente significativa di essere conservata e selezionata positivamente. I successivi sviluppi della genetica classica vennero abbastanza facilmente incorporati nel modello neodarwiniano. Per esempio, si osservò che moltissime mutazioni sono “selettivamente neutre”, cioè non sono né vantaggiose né svantaggiose per l’individuo che le presenta e possono essere tanto perdute dalla discendenza che assorbite e, in certe condizioni, quando si tratta di piccole popolazioni, la frequenza dei mutanti può aumentare o diminuire abbastanza rapidamente per quella che viene detta *deriva genetica*, che può agire tanto in senso positivo che negativo. Come vedremo più oltre, queste osservazioni sono alla base della variante “neutralista” del modello neodarwiniano: mutanti selettivamente neutri possono aumentare di frequenza e diffondersi nelle popolazioni (*deriva genetica*) perché indifferenti, fino a che, sia per un mutamento delle condizioni di selezione sia perché, avendo i caratteri così determinati raggiunto un certo grado di sviluppo, divengono rapidamente e selettivamente importanti producendo un rapido cambiamento nelle caratteristiche della popolazione.

Ugualmente facile è stato l’assorbimento nel modello neodarwiniano classico della scoperta della doppia elica del DNA e del codice genetico, col corollario del concetto *un gene = una proteina*.

Peraltro da ormai una ventina d’anni si sono accumulati dati che pongono complessi problemi e che tendono a portare verso posizioni più vicine a quelle originali di Darwin. È interessante notare che le osservazioni più recenti riprendono tuttavia fatti notissimi, si potrebbe dire da tempo immemorabile, ma che, stranamente, erano stati trascurati.

Per farne solo alcuni esempi, oggi sappiamo che il concetto *un gene = una proteina* non è valido: lo stesso gene può codificare per un gran numero di proteine diverse, e l’informazione in certi casi viene dall’organismo stesso, in altri dall’ambiente, sebbene mediata dall’organismo. Si è visto che in date circostanze un gene può essere letto lungo il filamento di DNA in un senso o nell’altro e, pertanto, codificare RNA messaggeri diversi; che certi caratteri fenotipici sono controllati in alcuni organismi da un dato gene, ma in altri il medesimo carattere è controllato da un gene completamente diverso; che il genoma ripetitivo, quelle numerosissime repliche con piccole varianti dei geni operativi e che era stato considerato del tutto inutile e denominato *junk genome* (genoma spazzatura), non è affatto inerte, ma “modula” il funzionamento dei geni operativi.

In definitiva l’interazione fra il genoma e gli stimoli che provengono dall’organismo e dall’ambiente ci appare oggi molto più complessa di quanto non si ritenesse comunemente ancora non molti anni fa e il concetto del “gene per” questo o quello, se è valido in certi casi, non è certo una regola generale.

Ben inteso, la comprensione di un fenomeno ha tutto da guadagnare da ogni miglioramento nella comprensione di ogni altro tipo di fenomeno che sia con esso correlato. Sappiamo benissimo che la variabilità di una popolazione, cioè la gamma di differenze che si riscontra per ciascuna delle caratteristiche degli organismi considerati risulta, in definitiva, dalle differenze genetiche fra gli individui stessi e dal modo col quale ciascun genoma individuale reagisce alle condizioni ambientali. Peraltro dobbiamo sempre ricordare che il genoma di un individuo rimane sostanzialmente invariato durante tutta la vita dell'individuo stesso⁶² mentre la sua manifestazione fenotipica è spesso condizionata e modulata dall'ambiente esterno e dal suo stadio di sviluppo. A quest'ultimo proposito, tanto per fare un paio di esempi: diverse piante, coltivate a partire da semi aventi il medesimo genoma, ma fatte crescere in ambienti diversi, (ad esempio in pianura o in alta montagna) assumono un portamento completamente diverso; altro caso emblematico è quello di *Sagittaria sagittifolia*, pianta che cresce radicandosi sul fondo di specchi d'acqua, ma il cui portamento eretto porta poi buona parte della pianta stessa a svilupparsi in ambiente subaereo, le foglie che si sviluppano nell'acqua sono completamente diverse da quelle che si sviluppano nell'aria (Fig 11.1A1-A2) ed esempi si possono fare anche per diversi animali. Anzi, negli animali (Fig 11.1B1-B2, C1-C2) il polimorfismo presenta tutta una gamma di gradi di complessità che meritano, quanto meno, un breve cenno attraverso una serie di esempi. Che gli organismi durante il loro sviluppo, pur non mutando il corredo genetico, mutino progressivamente morfologia, fisiologia e comportamento è banale e sappiamo benissimo che ciò avviene per il dispiegarsi di attivazioni e inibizioni, anche a livello dei singoli organi e tessuti di segmenti diversi del genoma e della modulazione che il programma genetico subisce dalle condizioni ambientali⁶³. Ugualmente relativamente semplici, anche come interpretazione in chiave di modelli di modalità di evoluzione, sono i casi dei polimorfismi di certi parassiti in rapporto al loro ospite. Già un po' più complessi da interpretare sono i casi nei quali, come in diversi pesci, ogni individuo, durante il suo sviluppo, attraversa una prima fase di maturità sessuale (e relativa morfologia) durante la quale è un maschio e successivamente subisce un'inversione del sesso assumendo l'habitus e le funzioni di femmina. In casi come questi, è lecito pensare che, funzionalmente, l'investimento energetico per la produzione di un grande numero di spermatozoi molto piccoli è compatibile con un organismo relativamente

⁶² In realtà ciò non è completamente esatto: in termini di genetica classica sia durante la vita, sia nei singoli tessuti, i geni possono essere attivati o disattivati e si verificano col tempo errori di trascrizione.

⁶³ Non solo, sappiamo ora che il concetto: "un gene = una proteina" non è esatto, e oggi si conoscono casi in cui un singolo gene può codificare fino a 38.000 proteine diverse. Inoltre, mentre nei batteri la variabilità è sostanzialmente dovuta alla variabilità del genoma, nelle piante e negli animali questa è largamente dovuta ai complessi meccanismi di controllo e di modulazione dell'espressione genica propri di questi organismi.

piccolo, mentre la produzione di centinaia o migliaia di uova relativamente grandi e ricche di vitello richiede un animale più grande⁶⁴ e che l'espressione del programma genetico disponibile sia modulata dal grado di sviluppo complessivo dell'animale, anche se ci si potrebbe domandare come mai questo meccanismo è limitato a pochi gruppi di organismi, mentre nella grande maggioranza dei casi l'inversione del sesso non si verifica. Più numerosi e più ardui da spiegare come meccanismo evolutivo sono i casi di polimorfismi complessi, anche quando se ne conosce il determinismo genetico attuale. Per esempio, negli insetti sociali abbiamo casi di specie con varie caste di soldati e di operaie e ancora più problematico è immaginare un meccanismo relativamente semplice del gioco "variabilità-selezione" che possa portare alla condizione delle varie specie di formiche schiaviste. Queste, che hanno solo soldati e, nella prima fase di sviluppo della colonia, catturano solamente le pupe della specie "schiavizzabile" (sempre una sola per ciascuna specie di formica schiavista), poi quando è disponibile la prima generazione di schiave, che possono accudire non solo ai bisogni generali del formicaio ma anche alle larve, catturano sia larve che pupe destinate a fornire le nuove schiave. Non staremo a moltiplicare oltre gli esempi di polimorfismo (stagionale, legato al sesso, alla particolare fase biologica dell'ospite ecc.), l'importante è aver richiamato l'attenzione sull'esistenza di fenomeni molto complessi che, anche quando sono ben conosciuti nei loro meccanismi, da un lato ci ricordano la frequente plasticità delle risposte del genoma alle condizioni intrinseche dell'individuo o alle condizioni ambientali; dall'altro difficilmente si prestano a una spiegazione semplice della loro evoluzione. Occorre, però, fare attenzione a questo fatto: un conto è il vantaggio, per ciascun individuo o popolazione, di un determinato assetto biologico (mimetismo, velenosità ecc.), che generalmente è evidente ed è stato possibile misurarne l'efficacia e in alcuni casi anche determinarne i meccanismi a livello molecolare; altra cosa è immaginare una serie possibile di tappe plausibili che hanno portato alla situazione attuale. In particolare occorre pensare a una situazione morfologico-fisiologica precedente e diversa dall'attuale, ma tale che possa dar luogo alla odierna attraverso una serie di generazioni, poche o molte a seconda dei casi, che tuttavia devono avere avuto un sufficiente successo riproduttivo per giungere allo stadio attuale a fronte di un complesso insieme di fattori di selezione; il nostro ragionamento deve considerare il processo in termini di popolazioni. Naturalmente, occorre ripetere l'operazione per ciascuno dei caratteri dei quali possiamo apprezzare i cambiamenti e ciò tenendo conto di fondamentali elementi accessori quali: le modalità di sviluppo dell'organismo nei confronti dei vari fattori ambientali; il fatto

⁶⁴ In moltissimi animali le femmine sono più grandi dei maschi e quando accade il contrario di regola si osserva che i maschi sono chiamati a conflitti con altri maschi per l'affermazione di rango o territoriale, in cui è evidente il vantaggio di una maggiore statura.

che, finché il numero di soggetti provvisti della nuova variante è molto basso anche minime perdite possono benissimo portare alla scomparsa del nuovo carattere.

Sui problemi che solleva il particolare polimorfismo legato al mimetismo torneremo più oltre.

A livelli superiori la variabilità corrisponde, più o meno, anche al concetto di biodiversità (dato che questo non dovrebbe limitarsi all'arido elenco delle popolazioni distinte che si trovano in una data biocenosi, ma dovrebbe comprendere anche la flessibilità con la quale ciascuna popolazione e l'ecosistema nel suo complesso possono rispondere ai fattori che, via via tendono a mutarne gli equilibri) e dipende dalla dinamica complessiva delle popolazioni che occupano il sistema ambiente considerato. Come si è osservato nella prima parte di questo testo, la storia dall'evoluzione è caratterizzata sotto un aspetto generale da un progressivo incremento della complessità degli ecosistemi e dell'efficienza con la quale catturano l'energia solare e realizzano la massima biomassa compatibile con le risorse ambientali. Sotto il profilo più particolare dell'evoluzione dei singoli gruppi sistematici o delle singole popolazioni, il realizzarsi dell'evoluzione dipende dal più o meno grande successo nel produrre individui che possano confrontarsi con successo con i vari fattori di pressione ambientale, in modo da mantenere approssimativamente costante la propria biomassa complessiva o addirittura incrementarla. Tale risultato viene ottenuto con strategie varie: incremento della flessibilità nella reazione al variare delle circostanze, incremento del potenziale riproduttivo, ecc.

Lo studioso di problemi di evoluzione non dovrebbe, almeno in linea di principio, limitarsi alla descrizione dei mutamenti che si verificano in una data popolazione o specie, ma cercare di individuare la complessa rete di interazioni che, praticamente sempre, si accompagna a modificazioni anche modeste dell'anatomia e fisiologia della specie o del gruppo di specie che sta studiando.

In pratica possiamo distinguere due aspetti nel nostro problema. Il primo, quello che realmente interessava Darwin, prende in considerazione l'attrezzatura con la quale gli organismi oggetto di studio fanno fronte alle esigenze della loro sopravvivenza e della loro riproduzione. Naturalmente, in definitiva, le risorse disponibili saranno quelle determinate dalle caratteristiche del patrimonio genetico di ciascun individuo e che si manifesteranno durante la vita dell'individuo stesso consentendogli di far fronte alle mutevoli esigenze ambientali. Tuttavia, poiché i fattori ambientali incidono nella vita del soma e solo indirettamente potranno influire sul genoma, è irrilevante, agli effetti della selezione, se una data reazione o modificazione sia dovuta a un'adattabilità del genoma interessato a fornire risposte diverse al variare delle condizioni (eventualmente attivando geni normalmente repressi) o se ciò che osserviamo nelle successive generazioni sia frutto di una delle tante modi-

ficazioni che il genoma può subire (mutazioni), specialmente quando l'organismo è soggetto a stress.

Il secondo punto, la conoscenza dei meccanismi intrinseci agli adattamenti del genoma al variare delle circostanze ambientali, sarà di grande importanza nel determinare la nostra accettazione o meno di un dato modello generale di "speciazione": ad esempio, potrà essere determinante per scegliere fra un modello che affermi che l'evoluzione delle linee filetiche avviene sempre o quasi per successive dicotomie, o, viceversa, un modello che affermi come in date circostanze si possa avere speciazione senza suddivisione ovvero presuma che, con maggiore o minore frequenza, la speciazione avvenga per politomia.

Si noterà che sto usando con sempre maggiore frequenza il termine "speciazione", pur avendo in precedenza argomentato che la "specie" o, meglio, "le specie" sono in realtà concetti e che, in natura, ciò che si evolve sono le popolazioni⁶⁵: si tratta semplicemente di una comodità di espressione. Del resto Darwin, che era un convinto nominalista, e lo sottolinea nelle sue opere, intitolò il suo capolavoro "*On the origin of species*". Detto questo, possiamo tornare al nostro problema.

Storicamente sono stati proposti molti modelli per spiegare la speciazione, alcuni decisamente antidarwiniani, ad esempio l'Ologenesi (proposta da Daniele Rosa) che postulava un'evoluzione esclusivamente per cause interne e, in un certo senso, programmata, facendo un classico paragone fra il dispiegarsi dell'evoluzione degli organismi e quello dell'ontogenesi dei singoli organismi in cui i diversi stadi dello sviluppo si succedono secondo un preciso programma. In questo modello la selezione naturale aveva la mera funzione di eliminare via via le specie le cui caratteristiche non erano più adeguate alle condizioni ambientali. In questa sede sarebbe fuori luogo discutere di modelli o teorie che hanno attualmente un puro interesse storico e, quindi, discuteremo più oltre solo della compatibilità con i dati empirici osservabili delle teorie che hanno attualmente un certo seguito.

Di fatto, dobbiamo considerare alcuni problemi di carattere generale che ricordiamo qui, ma che approfondiremo dopo avere discusso di ciò che è praticamente osservabile nelle popolazioni naturali. Questi problemi sono schematicamente i seguenti: 1) la stragrande maggioranza dei cambiamenti che si osservano nel genoma (mutazioni) hanno conseguenze irrilevanti per l'individuo, sono cioè, come si dice, neutre, e possono essere incorporate e diffondersi in una popolazione in modo puramente stocastico; ben inteso, stocastico solo in un senso molto ampio e relativo. Infatti moltissimi fattori possono almeno in parte modulare la diffusione dei geni mutanti nella popolazione: strutture gerarchiche o sociali, distribuzione non uniforme delle risorse ambientali e dei fattori di selezione, ecc. così che, in pratica, in

⁶⁵ In realtà, come si è già accennato e come dovremo sottolineare nella parte relativa alle simbiosi e al parassitismo, anche il concetto di popolazione presenta complessità e problemi non indifferenti.

natura il diffondersi nelle successive generazioni dei mutanti sarà ben di rado puramente casuale; 2) le mutazioni i cui effetti sull'individuo, che le presenta fenotipicamente, quando sono rilevanti risultano generalmente nocive e, quando non sono direttamente letali ne riducono la *fitness* ai fini riproduttivi, si deve, quindi, presumere che vengano gradualmente eliminate dalla selezione naturale; 3) è stato osservato in modo incontrovertibile che la frequenza di determinati mutanti in una popolazione può cambiare abbastanza rapidamente e costituire un adattamento a mutate condizioni ambientali e, quindi, costituire una verifica del modello darwiniano classico (non ci interessa se si trattava di mutazioni che erano già immagazzinate nel genoma, ma che si manifestavano fenotipicamente in modo del tutto sporadico e, quando si manifestavano, potevano risultare anche dannose, mentre in date circostanze di modificazioni ambientali potevano rivelarsi vantaggiose e divenire più o meno rapidamente predominanti nella popolazione; o se erano mutazioni che comparivano casualmente al momento opportuno e venivano immediatamente premiate dalla selezione). L'esempio sempre ripetuto nei libri e che, effettivamente, è un modello di approccio sperimentale a questo tipo di problemi è quello della progressiva diffusione delle forma scura (*carbonaria*) della farfalla *Biston betularia* (Fig. 11.1C1-C2); diffusione legata direttamente all'inquinamento da polveri e fumi industriali, per cui la forma normale, chiara, quando era posata sui tronchi scuriti dagli inquinanti, veniva predata di preferenza rispetto al mutante scuro⁶⁶. Tuttavia, i casi studiati rappresentano sempre variazioni minori della popolazione e non spiegano i maggiori cambiamenti evolutivi (cioè, rilevano generalmente i critici del classico modello neo-darwiniano: i fenomeni di adattamento riscontrati e conformi al modello "variazione-selezione" possono spiegare la microevoluzione, ma non la macroevoluzione, anche perché, apparentemente, il gradualismo postulato dal modello classico farebbe presumere situazioni morfo-fisiologiche intermedie che sembrerebbero incompatibili con la funzionalità dell'individuo che le presentasse).

Come ho detto, torneremo un po' più avanti su questi problemi; per ora, vediamo cosa ci dicono le osservazioni in natura e come possono essere interpretate.

In natura possiamo avere per così dire, popolazioni puntiformi, limitate cioè ad un unico piccolissimo spazio, come potrebbe essere una grotta, un lago, un'isoletta, o popolazioni che occupano areali immensi e, naturalmente, abbiamo tutte le con-

⁶⁶ Il fenomeno, che era stato empiricamente osservato in natura, venne verificato sperimentalmente con una serie di esperienze estremamente appropriate ed eleganti. È molto interessante il fatto che, dopo che furono prese energiche misure contro le diffusione dei fumi industriali e le cortecce delle betulle sono tornate bianche, anche la forma melanica *carbonaria* è tornata relativamente rara e si è riaffermata la forma normale (Fig. 11.1C1-C2). Si deve, comunque, ricordare che non si è assolutamente trattato della comparsa di un nuovo carattere, ma della selezione di un dato tipo di individui già presenti in modo sporadico nella popolazione studiata.

dizioni intermedie. Abbiamo poi il caso di popolazioni migratrici e, quanto a queste, una notevole varietà di situazioni, dai casi di certi pesci *catadromi* (per es. l'anguilla) che depongono le uova in mare e poi muoiono, mentre gli avannotti o larve risalgono i fiumi per compiere il loro sviluppo nelle acque dolci, o *anadromi* (per es. il salmone) che depongono alle testate dei corsi d'acqua e compiono il loro sviluppo in mare, per arrivare al caso familiare degli uccelli migratori coi loro movimenti stagionali dai luoghi di svernamento a quelli di riproduzione estiva.

Infine abbiamo, ed è frequente, il caso di specie ad ampia diffusione, ma le cui esigenze ecologiche comportano una distribuzione discontinua. Ad esempio, animali o piante limitate alle alte montagne o a laghi o stagni, che necessariamente sono frammentati in un numero più o meno grande di popolazioni completamente separate o quasi.

Sono stati coniatati diversi termini per definire le modalità di speciazione in base ai rapporti geografici fra le diverse popolazioni, che si differenziano progressivamente fra loro fino a raggiungere il grado di autonomia che ci induce a considerarle specie diverse. Sostanzialmente esse si riportano al concetto di specie come pool genico, in altri termini la speciazione viene concepita come un processo che si inizia quando o un nucleo della popolazione supposta almeno potenzialmente pangamica comincia a differenziarsi rispetto al rimanente, ovvero rimane geograficamente isolato, così da non essere possibile alcuno scambio genetico fra questo e il resto della popolazione originaria. In quest'ultimo caso, ci si può attendere (e lo si può verificare sperimentalmente) un più o meno rapido differenziamento delle popolazioni, sebbene il patrimonio genico delle due popolazioni separate sia inizialmente identico (ciò che presumibilmente potrebbe verificarsi molto di rado) e la selezione opererebbe probabilmente in modo poco o molto diverso su ciascuno dei due frammenti, e quindi le mutazioni sarebbero casuali, ma presumibilmente diverse, almeno come ordine di successione. Nel caso poi di popolazioni molto piccole in natura, come quelle di isole piccole o piccolissime, anche se i fattori di selezione operassero in modo uniforme su tutte le sub-popolazioni, i classici meccanismi di deriva genetica porterebbero al differenziamento. Il processo si considererebbe completato quando le due (o più) popolazioni interessate, anche se giungono nuovamente a contatto, hanno perso la facoltà di incrociarsi producendo prole fertile. Tale processo, il più semplice concepibile, viene definito come *speciazione allopatrica* (Fig. 11.2).

La speciazione detta *parapatrica* (Fig. 11.2), è essenzialmente lo stesso processo, ma le due o più popolazioni che si differenziano non perdono ogni contatto geografico fra loro. È constatazione comune che praticamente in ogni caso nel quale una "specie" abbia un areale di distribuzione ampio, il corredo genetico degli in-

dividui presenti nelle diverse località non è mai completamente uguale⁶⁷. I motivi sono intuitivi: da un lato, le condizioni ambientali, che non possono essere perfettamente omogenee tanto nei tempi lunghi quanto nei tempi brevi; la variabilità tendenzialmente stocastica dell'andamento stagionale, la presenza di densità diverse di predatori; le variazioni delle disponibilità alimentari; la competizione intra- e interspecifica: tutto questo sottopone ogni segmento della popolazione a pressioni selettive diverse che, operando su una variabilità più o meno stocastica dei patrimoni ereditari individuali locali, tenderà necessariamente a un differenziamento microevolutivo locale delle popolazioni. Inoltre, come si può intuire, la densità della popolazione di qualsiasi specie distribuita su un areale sufficientemente ampio rispetto alle possibilità di movimento degli individui o di dispersione dei loro gameti non sarà mai omogenea. È chiaro che l'unica differenza rispetto alla speciazione allopatrica è che una frammentazione dell'habitat della specie, interrompendo completamente il flusso genico fra i vari nuclei di popolazione favorirà, e spesso potrà accelerare, un processo di differenziazione che comunque avviene. Ciò avverrà ancor più efficacemente se i nuclei isolati sono inizialmente composti da pochi individui (*effetto del fondatore*). Questi, infatti saranno portatori solo di una frazione del patrimonio genetico complessivo della popolazione originaria, ivi compreso il cosiddetto *junk genome*, quella massa di geni replicati che si consideravano sostanzialmente inerti, mentre oggi sappiamo che non solo possono essere reclutati in servizio, ma hanno un certo effetto modulante sull'attività dei classici geni codificanti. Esiste, dunque, una naturale, direi fatale, tendenza delle popolazioni naturali ad un progressivo differenziamento e, se le condizioni locali lo consentono, a una loro frammentazione.

È comunque chiaro che speciazione allopatrica e speciazione parapatrica sono, in pratica sfumature diverse di un processo sostanzialmente identico.

Occorre anche considerare che in natura non si verificano mai le previsioni di genetica di popolazione predette dalla "legge di Hardy-Weinberg" (come, del resto, sapevano benissimo questi due autori, che la proposero come modello teorico estremamente semplificato). In natura, la consistenza delle popolazioni nel loro complesso non è mai costante, la densità non è mai omogenea, per cui le probabilità di incontro fra i sessi e di flusso genico sono variabili; infine, in molti casi, comportamenti gerarchici, territoriali, ecc., condizionano un successo riproduttivo preferenziale per determinati individui all'interno di ciascuna sub-popolazione. In pratica, le previsioni della legge di Hardy-Weinberg tenderanno a verificarsi solo in

⁶⁷ E ciò non riguarda solamente popolazioni di località distanti: in un elegante studio diretto da Valerio Sbordoni, è stato dimostrato che le popolazioni di *Dolichopoda* (un genere di cavallette attere, che abitualmente vive nelle grotte, ma che colonizza ogni tipo di ambiente sotterraneo) presenti nelle tombe etrusche allineate lungo una strada, erano geneticamente leggermente diverse da una tomba all'altra e le differenze formavano un cline, appunto allineato con la strada.

presenza di grandi popolazioni di organismi che si riproducono per fecondazione esterna e neppure in questi casi; infatti le singole sub-popolazioni non sono mai distribuite in modo uniforme e la probabilità di incontro dei gameti sarà in buona misura dipendente dalla distanza reciproca tra gli individui che li rilasciano (negli invertebrati acquatici le correnti trascineranno i gameti in direzioni preferenziali).

Ciò, in fondo, vale anche per la cosiddetta *speciazione simpatica* (Fig. 11.2). Questa si verifica in natura specialmente in due condizioni. In primo luogo quando avviene la colonizzazione di un nuovo territorio che presenti una rilevante disomogeneità ambientale e che offra anche una notevole varietà di risorse. Casi tipici sono, per fare qualche esempio, la radiazione dei Traupidi delle Galapagos (i celebri “Darwin’s finches”) (Fig. 11.3), dei Drepanidi delle Hawaii (Fig. 11.4), dei Ciclidi nei laghi delle Rift Valley (lago Victoria, in particolare) o delle studiatissime *Drosophile* delle Hawaii. In questi casi appare ovvio (lo studio dei corredi cromosomici e del genoma lo conferma) che uno o pochi nuclei iniziali di popolamento si sono trovati di fronte a una serie di nicchie ecologiche potenziali vuote⁶⁸ che potevano essere occupate. In assenza di competitori per le risorse stesse, anche organismi che presentavano in misura modesta caratteristiche adatte all’occupazione dei nuovi habitat potevano utilizzarli con successo, innescando un processo simile a quello che avrebbe potuto verificarsi nel caso di una popolazione distribuita su un vasto areale. Ciò è favorito dal fatto che il limitato numero di individui che colonizzano il nuovo territorio è inevitabilmente portatore solo di una frazione dell’intera variabilità genetica della grande popolazione di origine (fenomeno noto col nome di *effetto del fondatore*)⁶⁹. Un’altra condizione tipica è costituita dalla comparsa in una data area di una nuova risorsa sfruttabile (ad esempio, una pianta che possa servire all’alimentazione delle larve). Se, casualmente, un dato insetto depone le uova su una delle piante colonizzatrici è possibile che le larve, una volta metamorfosate in adulti, conservino l’imprinting sulla nuova risorsa e vadano immediatamente a deporre a loro volta su queste piante. Se i discendenti nelle generazioni successive devieranno in qualche carattere dalla popolazione originale, avremo l’impressione di una speciazione simpatica, mentre si tratta di un fenomeno esattamente corri-

⁶⁸ Il concetto di nicchia ecologica è assai complesso ed estremamente importante e ne parleremo più avanti. Noto qui che, in realtà, non esistono “nicchie vuote”, bensì “nicchie potenziali”. Qui il termine viene usato per semplicità.

⁶⁹ Nel caso dei Ciclidi sembra che si verifichi una situazione particolarmente emblematica: coll’aumentare della torbidità delle acque, conseguenza delle alterazioni degli ambienti circostanti, le specie descritte per alcuni dei laghi africani attualmente tendono a scomparire per ibridazione. In altri termini come avviene in non pochi altri casi, i fattori di isolamento reciproco delle popolazioni, che consentono l’evoluzione delle divergenze morfo-fisiologiche, sono, almeno in parte, legati al riconoscimento reciproco dei sessi, in questo caso segnali visivi. Evidentemente, pur essendosi sviluppato un netto differenziamento morfologico ed ecologico, le barriere riproduttive sono ancora incomplete.

spondente all'effetto del fondatore di un frammento di popolazione che si trasferisce in un nuovo territorio.

Diverso nel suo meccanismo iniziale, ma analogo nelle sue fasi successive, è il caso di un differenziamento che tragga origine da una mutazione cromosomica o da ibridazione.

Il caso più semplice è quello che si verifica a causa di fusioni robertsoniane. In questo caso due cromosomi acrocentrici si fondono per il centriolo, originando un metacentrico. Questa configurazione cromosomica, che non porta ad alcuna innovazione nel patrimonio ereditario, non ha conseguenze finché individui che presentano fusioni robertsoniane si accoppiano con individui forniti di soli acrocentrici: alla meiosi che porta alla formazione dei gameti, i metacentrici possono allinearsi coi corrispondenti acrocentrici. Ma se si forma un ibrido fra individui con fusioni robertsoniane parzialmente diverse (ad es., dal genitore *A* esso ha ricevuto un metacentrico corrispondente agli acrocentrici 1 e 2 e dal genitore *B* un acrocentrico corrispondente ad 1 e 3), una regolare meiosi diviene impossibile e l'ibrido sarà praticamente sterile. Pertanto, se due sottopopolazioni in cui sono presenti assortimenti robertsoniani diversi giungono a contatto, pur essendo il corredo genico ancora identico, le popolazioni risulteranno intersterili (cioè si comporteranno da specie distinte, secondo la definizione "biologica" di specie).

È estremamente curioso il fatto che anche in organismi assai affini tendono a verificarsi tipi diversi di queste modificazioni, ad esempio nel nostro topolino delle case (*Mus domesticus*) il meccanismo delle fusioni robertsoniane ha prodotto solamente in Italia una ventina di popolazioni diverse, mentre nell'affine genere *Rattus* non sono state constatate fusioni robertsoniane, mentre sono frequenti le inversioni e le perdite di cromosomi.

Questi meccanismi di isolamento, che portano alla formazione di sottopopolazioni distinte nell'ambito di specie ad ampia diffusione, hanno esattamente lo stesso effetto dell'isolamento geografico nello spianare la strada al differenziamento del corredo genetico e morfo-fisiologico.

Essi, infatti, hanno dato luogo a situazioni estremamente complesse in cui popolazioni morfologicamente identiche o quasi hanno caratteristiche comportamentali, parassitologiche ecc., notevolmente diverse, come nel tipico caso del complesso *Anopheles gambiae*, il principale vettore delle varie forme di malaria in Africa. Si tratta di un gruppo assai complesso nel quale, per esempio, due popolazioni simpatriche e che differiscono solamente per alcune inversioni e sono entrambe portatrici di malaria, si comportano in modo diverso: una entra nelle capanne e vi sosta durante il giorno, mentre l'altra punge esclusivamente all'aperto e di giorno riposa attaccata alla pagina inferiore degli alberi. Di conseguenza, la prima attacca prefe-

ribilmente la popolazione di agricoltori sedentari, mentre la seconda trasmette la malaria prevalentemente ai pastori nomadi.

Del resto, che i tipici meccanismi allopatrici o parapatrici funzionino effettivamente in natura è dimostrato da numerose constatazioni. Ad esempio, in talune specie di uccelli si osserva che le popolazioni sono distribuite ad anello attorno a territori che non ne consentono la colonizzazione. Queste popolazioni sono morfologicamente alquanto diverse e, mentre ciascuna popolazione (sottospecie) si ibrida con quelle vicine producendo fasce più o meno ampie popolate da individui con caratteristiche intermedie, vi è una zona, corrispondente all'estremo della differenziazione morfologica, nella quale abbiamo due popolazioni assolutamente distinte che non si ibridano mai (Fig. 11.5). In questi casi è evidente che la specie, originatasi in una qualche zona intermedia rispetto agli estremi di differenziamento, si è progressivamente espansa e le sue popolazioni (parapatriche), si sono progressivamente diversificate rispetto alla popolazione originaria, fino a che le due estremità dell'areale sono venute a sovrapporsi avendo raggiunto un grado di differenziamento sufficiente a non consentirne più l'ibridazione⁷⁰. In taluni insetti (es. *Lymantria dispar*) alcuni incroci sperimentali fra razze (o sottospecie) geograficamente lontane sono sterili, altri hanno fertilità ridotta o solo un sesso risulta fertile. Nei casi nei quali una specie si presenta differenziata geograficamente in modo progressivo dall'una all'altra di due condizioni estreme si parla di "clini" o "variazioni clinali". Questi casi sono particolarmente significativi in quanto dimostrano come in natura sia probabile la comparsa simultanea di diversi focolai di differenziamento delle popolazioni, contrariamente a quanto previsto dagli algoritmi attualmente in uso per le ricostruzioni filogenetiche basate su analisi di tipo cladistico o su dati molecolari che, invece, prevedono un'evoluzione per successive dicotomie.

In casi del genere, infatti, è evidente che se per una ragione qualsiasi una o più delle popolazioni intermedie scomparisse, noi considereremmo senz'altro le popolazioni residue come "buone specie".

Un altro meccanismo di formazione di nuove specie è l'*ibridazione* (Fig. 11.2). Questa è rara negli animali, anche se, forse, almeno in certi gruppi come gli Anfibi, meno di quanto comunemente si creda (alcuni autori hanno sostenuto che forse addirittura il 10% delle specie descritte di Anuri potrebbe essere di origine ibrida), mentre è relativamente comune fra i vegetali. Sembra essere rara o addirittura eccezionale fra i Protisti, ma questi organismi sono stati poco studiati da questo punto di vista. Nei Procarioti scambi genetici "orizzontali" cioè fra specie sono frequentissimi e sono una delle cause più comuni della variabilità batterica e del formarsi

⁷⁰ Nel caso del gabbiano *Larus argentatus* è stato provato sperimentalmente che la "barriera" è dovuta a mancato riconoscimento visivo: modificando artificialmente alcune caratteristiche della colorazione della testa e del becco, gli animali si accoppiano e producono prole almeno parzialmente fertile.

continuamente di nuovi stipiti batterici con caratteristiche nuove (ad esempio la resistenza ad alcuni tipi di antibiotici)⁷¹. Nelle piante, la formazione di ibridi stabili, almeno in certi gruppi, rende in certi gruppi un'impresa disperata la distinzione fra specie e un loro ordinamento sistematico; un caso tipico sono i salici. In diversi casi ben studiati si è posta in evidenza l'esistenza di vere e proprie reti di legami evolutivi, come nel caso di *Clarkia* (Fig. 11.6).

Negli animali si conoscono casi fra gli uccelli (come il nostro passero comune, *Passer italiae*, che è un ibrido stabilizzato fra il *Passer domesticus* dell'Europa centro-settentrionale e il *Passer hispaniolensis* della Spagna e del Maghreb) e per diversi anfibi e pesci.

Non di rado i taxa di origine ibrida sono triploidi o tetraploidi, in questo caso con entrambi i corredi diploidi delle specie parentali. Un caso tipico e complesso è quello della nostra "rana verde", *Pelophylax esculentus*, che è un ibrido fra *Pelophylax ridibundus* e *Pelophylax lessonae* (Fig. 11.7A). In questo caso, alcune popolazioni sono completamente instabili, in quanto si richiede un reincrocio periodico con spermatozoi di *lessonae* (Fig. 11.7B), mentre altre popolazioni sono completamente stabilizzate e si comportano a tutti gli effetti da buona specie (Fig. 11.7C) (nel senso del "concetto biologico di specie"). Nella Figura 11.8A-B sono illustrati alcuni altri casi di anfibi e di pesci e si noterà il fatto importante, sotto il profilo di una teoria generale della "specie", che in diversi casi per la riproduzione è necessario che nell'uovo penetri lo spermatozoo di una delle specie parentali, ma che poi questo viene completamente distrutto. La sua funzione, in natura, corrisponde esattamente a quella della puntura dell'uovo con un ago bagnato di siero, che viene comunemente ricordata nei corsi di Biologia generale a proposito della partenogenesi sperimentale.

Strettamente paragonabili sono i casi di *speciazione per poliploidia*. Si conoscono, infatti, non pochi casi (specialmente fra gli Insetti, ma si conoscono anche nei Rettili) di specie tetraploidi (in qualche caso esaploidi) derivate da specie tuttora esistenti e simpatiche normalmente diploidi. Generalmente queste popolazioni poliploidi sono formate da sole femmine partenogenetiche, di dimensioni nettamente più grandi della specie parentale. Molti casi del genere riguardano alcune famiglie di Coleotteri (Curculionidi, Ptinidi, ecc.) e anche in questi casi non raramente è necessaria l'attivazione delle uova da parte di spermatozoi della specie diploide.

Abbiamo così brevemente descritto diversi meccanismi di formazione di nuove specie. Peraltro, ed è la critica che fu mossa prestissimo al darwinismo, se tutti

⁷¹ È curioso che, quando fu formulato il concetto "un gene = una proteina" apparentemente non si sia pensato all'estrema plasticità del sistema immunitario, che in definitiva dipende anch'esso dal genoma e che è capace di adattarsi rapidamente a produrre anticorpi sempre variati a fronte di segnali esterni che variano in continuazione.

questi meccanismi possono indubbiamente portare alla formazione di nuove popolazioni sufficientemente distinte da meritare di essere considerate specie, si tratta purtuttavia di variazioni modeste, che apparentemente non potrebbero portare una linea filetica a esplorare la possibilità di adattamenti radicalmente nuovi, quella che viene chiamata “macroevoluzione”. Naturalmente dovremo tornare sul problema, ma qualcosa si può dire subito.

Per spiegare la macroevoluzione sono state proposte diverse ipotesi, fra le quali quella che ha forse avuto maggior successo è stata quella decisamente “saltazionista”, che suggerisce che i mutamenti importanti nell’organizzazione degli organismi, specialmente degli animali, siano dovuti all’occasionale comparsa di quelli che sono stati chiamati *hopeful monsters*. Si è supposto che, così come occasionalmente si osservano casi di radicali alterazioni nell’organizzazione degli individui, cioè di profonde mostruosità, che si sono rivelate letali o subletali, si possano verificare, anche se estremamente di rado, modificazioni su base genetica, profonde sì, ma tali da offrire al fenotipo un immediato vantaggio adattativo, soprattutto aprendogli la via verso l’utilizzazione di nuove risorse ambientali.

In realtà ciò che si osserva nella documentazione fossile, quando questa sia realmente adeguata e, soprattutto, quando questa si integra armonicamente con i dati derivabili dallo studio morfologico ed embriologico degli organismi viventi, è una modificazione graduale di caratteri esistenti o, più raramente, di modeste modificazioni, che rappresentano qualcosa di effettivamente nuovo. La documentazione fossile ci indica poi che le modificazioni che compaiono via via, si sviluppano nel tempo in modo più o meno rapido. Analogamente si comportano i frequenti casi di riduzione di determinate strutture.

Il nocciolo del problema è costituito dal fatto che, mentre la genetica classica suggerirebbe un’evoluzione indipendente di ciascun carattere e, quindi, un’altissima probabilità della comparsa di disarmonie non funzionali, si rileva invece che interi “pacchetti” di caratteri si evolvono in modo coordinato (ed è facilissimo farne qualche esempio quale l’armonico sviluppo delle strutture scheletriche e della muscolatura che vi si inserisce), ovvero che cambiamenti bruschi nella morfologia dell’individuo sono consentiti dall’esistenza di una fase di totale o quasi totale inattività dell’individuo stesso, durante la quale, utilizzando le proprie riserve energetiche, si verifica una “metamorfosi”. Qualora, come credo, gli sviluppi attuali della genetica confermassero e ampliassero l’impressione che il genoma funziona tendenzialmente come un sistema unitario nel quale l’espressione dei singoli geni è modulata dal loro intero complesso e dalla “lettura” che questo dà delle informazioni e degli stimoli che giungono dall’ambiente, la contrapposizione fra micro- e macroevoluzione potrebbe forse tendere a ridursi o a scomparire.

La scoperta dei geni Hox (geni che controllano il funzionamento di altri geni) e le recenti ipotesi sviluppate nell'ambito della biologia evuzionistica dello sviluppo (Evo-devo) possono essere un buon punto di partenza nello studio di questo problema.

Possiamo, infine, aggiungere che i recenti progressi nella documentazione paleontologica ci hanno dimostrato come, almeno in certi casi, e presumibilmente si tratta di un fatto generale o quasi, il differenziamento iniziale dei maggiori phyla fosse già avvenuto alla fine del Precambriano. Ci si deve, quindi, porre il problema della struttura degli organismi vissuti fra la fine della glaciazione Mariniana e l'Ediacariano, circa settanta milioni di anni durante i quali si deve oggi pensare che si siano realizzati i piani di organizzazione fondamentali e, probabilmente, anche le principali modalità di sviluppo degli organismi animali successivi.

Si deve, altresì considerare quali fattori possono avere regolato lo sviluppo, apparentemente assai più graduale e, comunque, più tardivo delle piante.⁷²

Un ultimo punto, estremamente importante, che dobbiamo sottolineare è il seguente: come si è detto, l'evoluzione è data, per quanto ne sappiamo, dall'interazione tra la variabilità della popolazione e la selezione da parte dell'ambiente degli individui aventi la maggiore *fitness*. Tuttavia, per quanto riguarda la selezione naturale, questa è la risultante dell'interazione di molte e non di rado contrastanti pressioni selettive. Prendiamo qualche esempio particolarmente evidente: nei Cervidi, come in molti altri mammiferi, i maschi più grandi sono in vantaggio nelle lotte che si svolgono per il possesso delle femmine, e avremo quindi una selezione per la grande statura, tuttavia, se le disponibilità locali di minerali idonei per la produzione del fosfato di calcio necessario alla costruzione delle ossa sono limitate, questo fattore limitante tenderà in certi territori a mantenere la popolazione di statura modesta (es. il cervo sardo o il cervo scozzese). Se poi il territorio disponibile è scarso il problema si complica, le risorse alimentari, per esempio, consentono o una popolazione di pochi individui grandi o una popolazione numerosa di individui piccoli, come molte popolazioni insulari che saranno piccole, esempi classici: l'Elefante antico (*Elephas antiquus*) del Pleistocene europeo che è un elefante tendenzialmente più grande dei più grandi Elefanti africani odierni, tuttavia nelle isole mediterranee esso ha dato origine ad una serie di forme pigmee più o meno grandi in proporzione all'estensione dell'isola abitata, il cui caso estremo è *Palaeoloxodon falconeri* di Malta i cui maschi raramente superavano l'altezza di 90 centimetri; analogo è il caso del cosiddetto "cervo dalle corna giganti" (il genere *Megaloceros* nelle praterie irlandesi pleistoceniche, che raggiungeva dimensioni enormi) nei maschi del quale le estremità dei palchi potevano essere distanti più di

⁷² Per il complesso degli organismi fotosintetici che, per comodità, chiamiamo "piante" mancano totalmente elementi per poter fare ipotesi.

3 metri, orbene alcune delle popolazioni di questo genere delle isole mediterranee potevano raggiungere dimensioni di circa 60 centimetri di altezza alla spalla con corna di una decina di centimetri.

Talvolta, invece, le popolazioni di piccoli territori dove, per una causa accidentale qualsiasi, manchi un certo tipo di elemento nella catena trofica, altri possono sostituirlo raggiungendo dimensioni relativamente gigantesche, ad esempio nel promontorio del Gargano, quando questo era un'isola, i carnivori sono vicariati da un riccio (Erinaceidi): questi animali raramente superano i 30 centimetri di lunghezza, ma il riccio del Gargano (*Deinogalerix*) raggiungeva le dimensioni di un cane di media taglia.

Se osserviamo quanto accade in natura, e uso il presente indicativo dato che è quello che si osserva in diversi casi, possiamo notare che si verifica precisamente il modello proposto da Darwin, anche se con meccanismi completamente diversi.

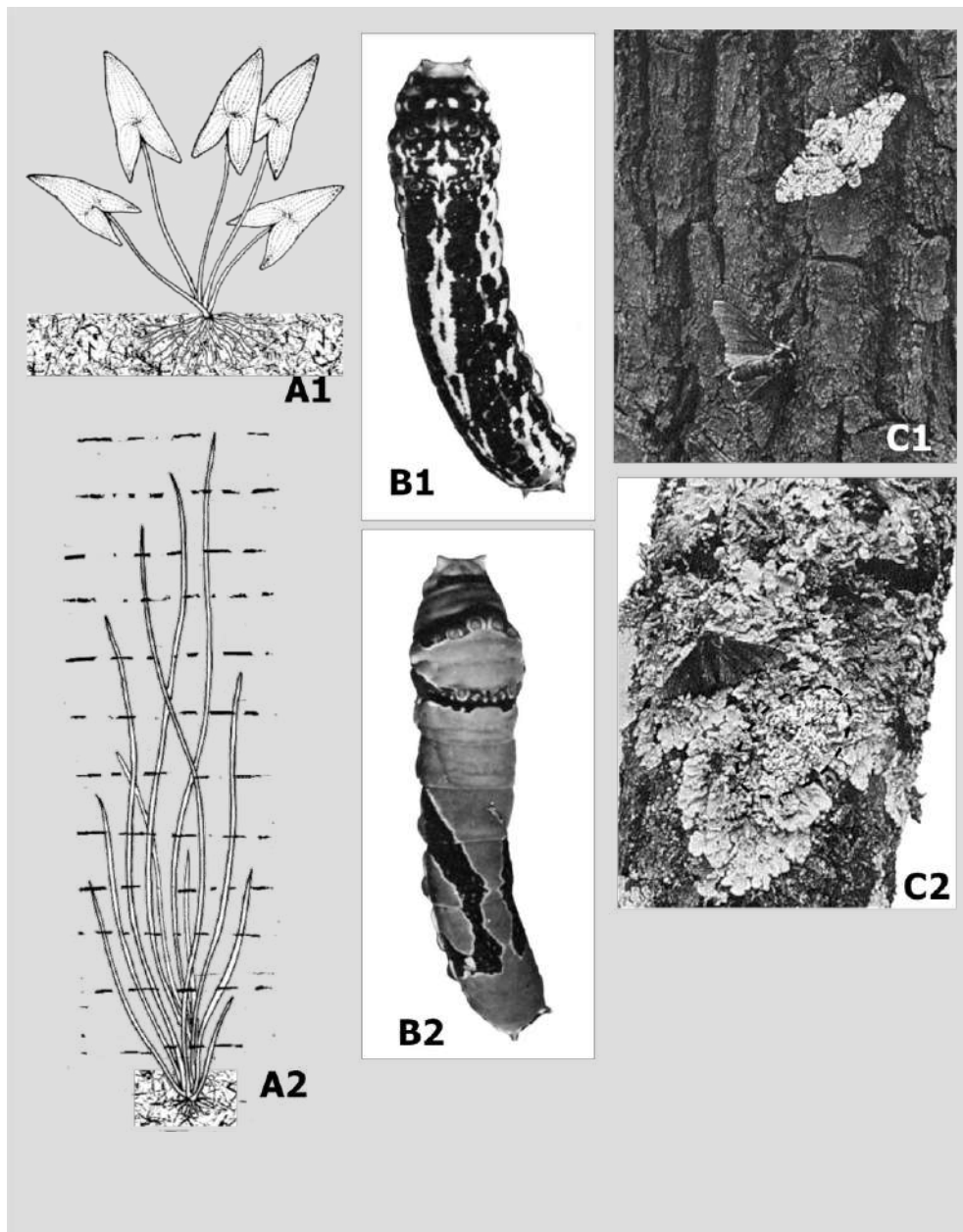


Figura 11.1 – Polimorfismo – **A**) Risposta di *Sagittaria sagittifolia* al variare delle condizioni ecologiche: (**A1**) in ambiente terrestre e (**A2**) in ambiente acquatico. **B**) Esempio di polimorfismo per la colorazione nelle larve di *Papilio demodocus* (Lepidoptera, Papilionidae) in cui alcuni genotipi sono associati a ombrellifere (**B1**), mentre altri lo sono a *Citrus* (**B2**). **C**) Le due forme tipiche di *Biston betularia*: **C1**) sulle betulle annerite dall'inquinamento la forma chiara è quella più visibile e quindi predata rispetto a quella scura (*carbonaria*), quest'ultima (**C2**) a sua volta sulle betulle normali e coperte da licheni è predata mentre l'altra si mimetizza.

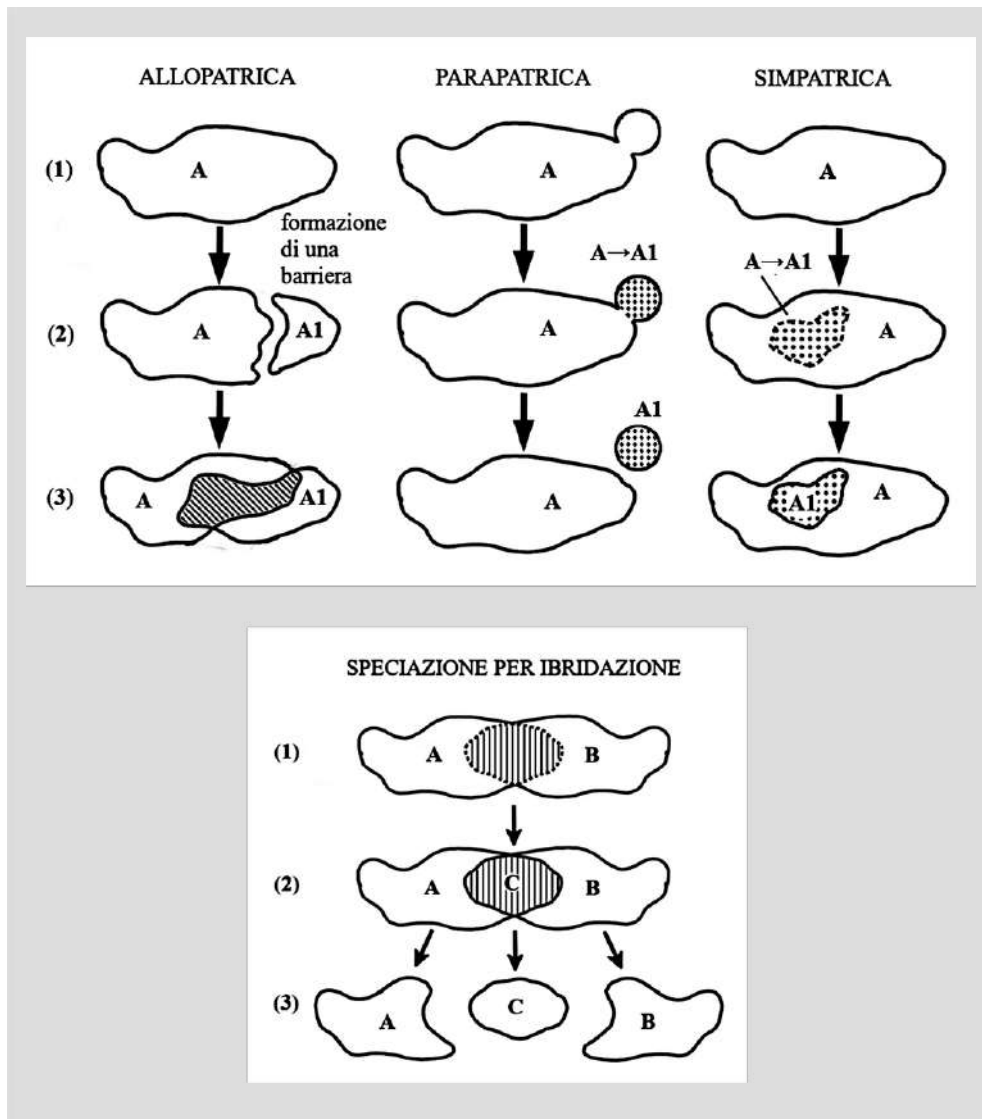


Figura 11.2 – Tipi di speciazione: *Allopatrica*: quando l'areale originario (1) di una specie si divide a causa della formazione di una barriera (2) e le due popolazioni isolate potranno divergere andando incontro un evento di speciazione, se in seguito la barriera scompare le due specie si sovrappongono divenendo simpatiche (3). *Parapatrica*: quando una parte della popolazione ai margini dell'areale (2), senza la formazione di alcuna barriera, è sottoposta a una forte pressione selettiva tenderà a divergere dalla popolazione originale formando una nuova specie (3). *Simpatrica*: una parte della specie originaria si isola (2) (ad esempio per differenziamento dell'uso della risorsa) senza una reale separazione fisica delle due popolazioni; gli areali successivamente potranno evolvere o nel mantenere la simpatria (3) o nel raggiungere un'allopatria secondaria. *Speciazione per ibridazione*: in (1) gli areali di entrambe le specie (A e B) si sovrappongono; in (2) si origina una nuova specie C dalla ibridazione delle due specie «matri» nella zona di sovrapposizione; (3) successivamente possono o separarsi completamente o mantenere anche una parziale sovrapposizione.

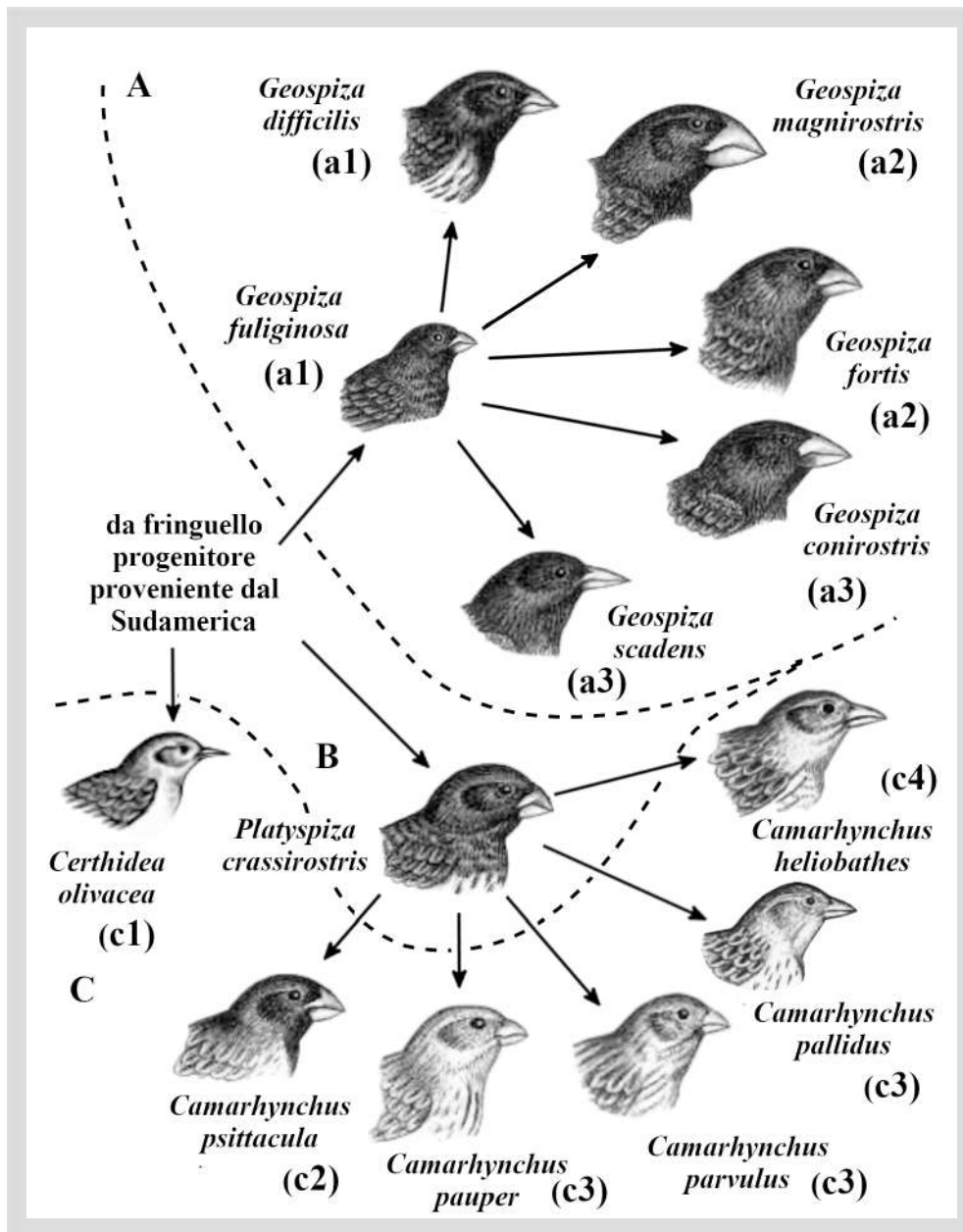


Figura 11.3 – Radiazione adattativa dei fringuelli delle Galápagos [fam. Thraupidae] (adattato da Grant & Grant, 2005). Le frecce indicano le probabili relazioni filetiche. Le varie specie si differenziano sia per il ruolo ecologico che per i tipi di habitat, ma anche per forma e robustezza del becco. **A)** granivori: **a1)** becco adatto a semi piccoli; **a2)** becco grande e robusto adatto semi grandi e duri; **a3)** becchi adatti ad aprire i frutti dei cactus e estrarne i semi. – **B)** consumatore di gemme. – **C)** insettivori: **c1)** cattura gli insetti sulle foglie; **c2)** mangia insetti su rami e foglie; **c3)** cerca le larve al di sotto della corteccia degli alberi; **c4)** utilizza il becco, come i picchi, per trovare gli insetti nel legno morto, nelle corteccie e cavità.

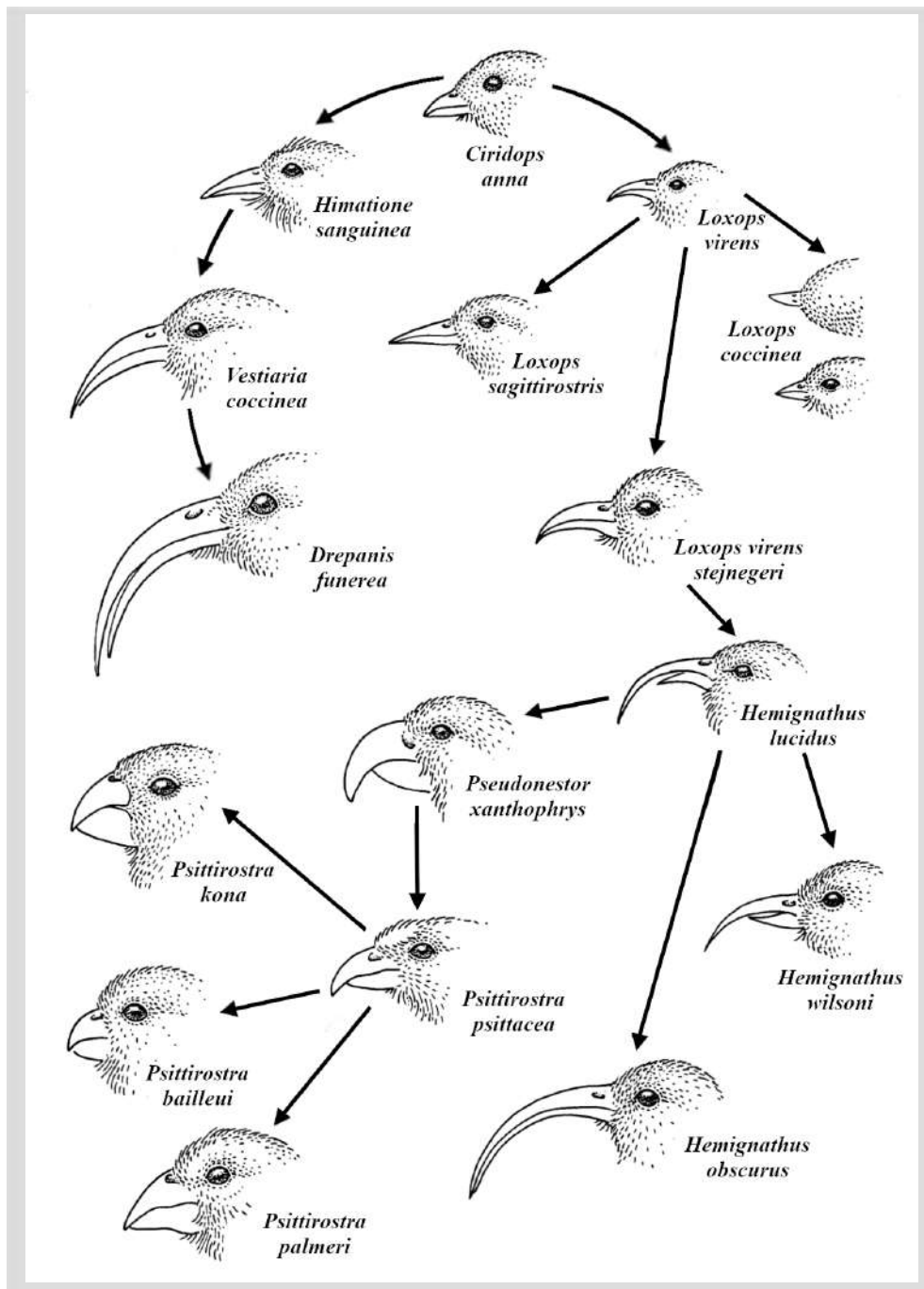


Figura 11.4 - Radiazione adattativa dei Drepanididae delle Hawaii, le frecce indicano le probabili evoluzioni adattative dei becchi in relazione a ruoli ecologici diversi: sottili per raccogliere le foglie, lunghi per succhiare il nettare, becchi come quelli del picchio in *Hemignathus wilsoni* o grossi per mangiare semi. (sec. Bock, 1970).

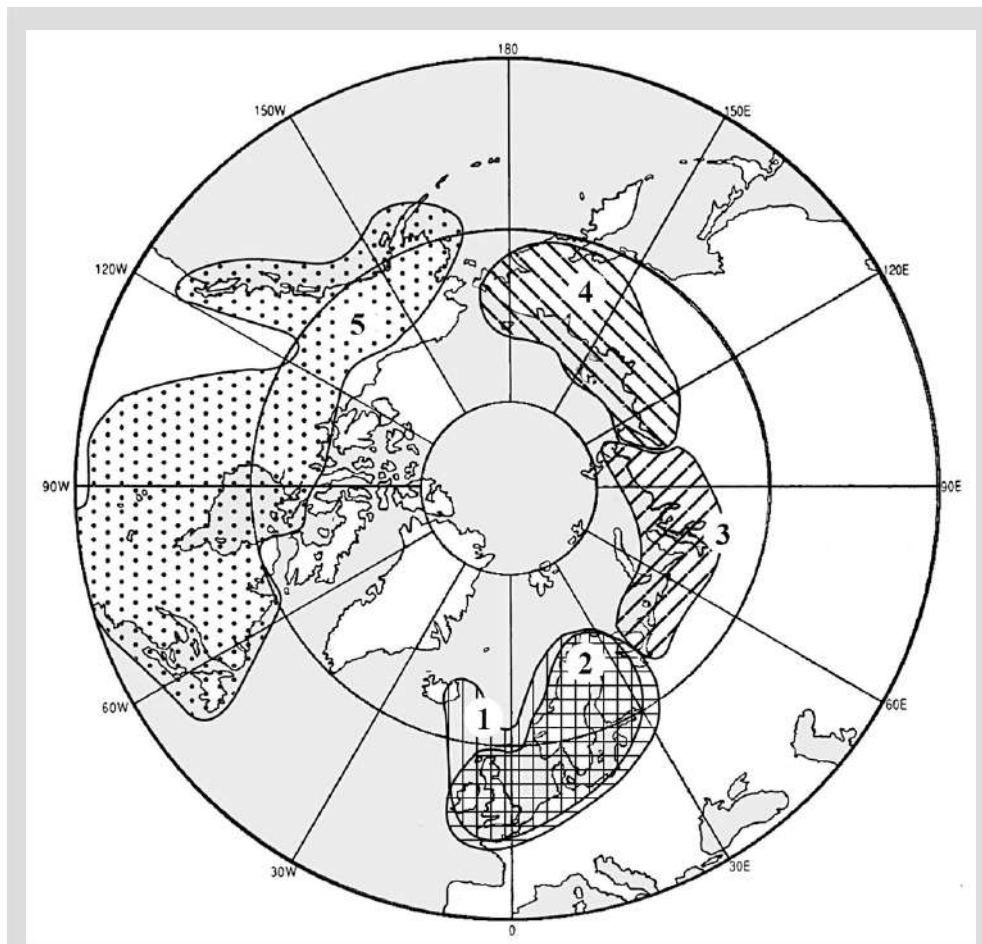
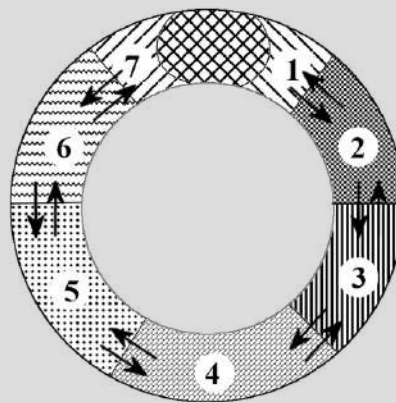


Figura 11.5 – Specie ad anello il caso dei gabbiani circumartici del complesso *Larus argentatus/L. fuscus*. Le varie specie (o sottospecie a seconda dei sistematici) presentano flusso genico con quella/-e immediatamente adiacente/-i fuorché *L. argentatus* e *L. fuscus* che sono riproduttivamente isolati, sebbene i loro areali si sovrappongano lungo le coste nordeuropee. [1] *L. argentatus*; 2) *L. fuscus*; 3) *L. heuglini*; 4) *L. vegae*; 5) *L. smithsonianus*]. La sovrapposizione avviene secondo lo schema di specie ad anello in cui si ha un serie di sottospecie mentre agli estremi, sebbene le specie siano in sovrapposizione sono in realtà isolate *in simpatria*. Perciò le specie 1 e 7 si comportano come vere specie, mentre le intermedie presentano flusso genico tra sottospecie confinanti dando origine a ibridi (1 e 2, 2 e 3, 3 e 4, ecc.).



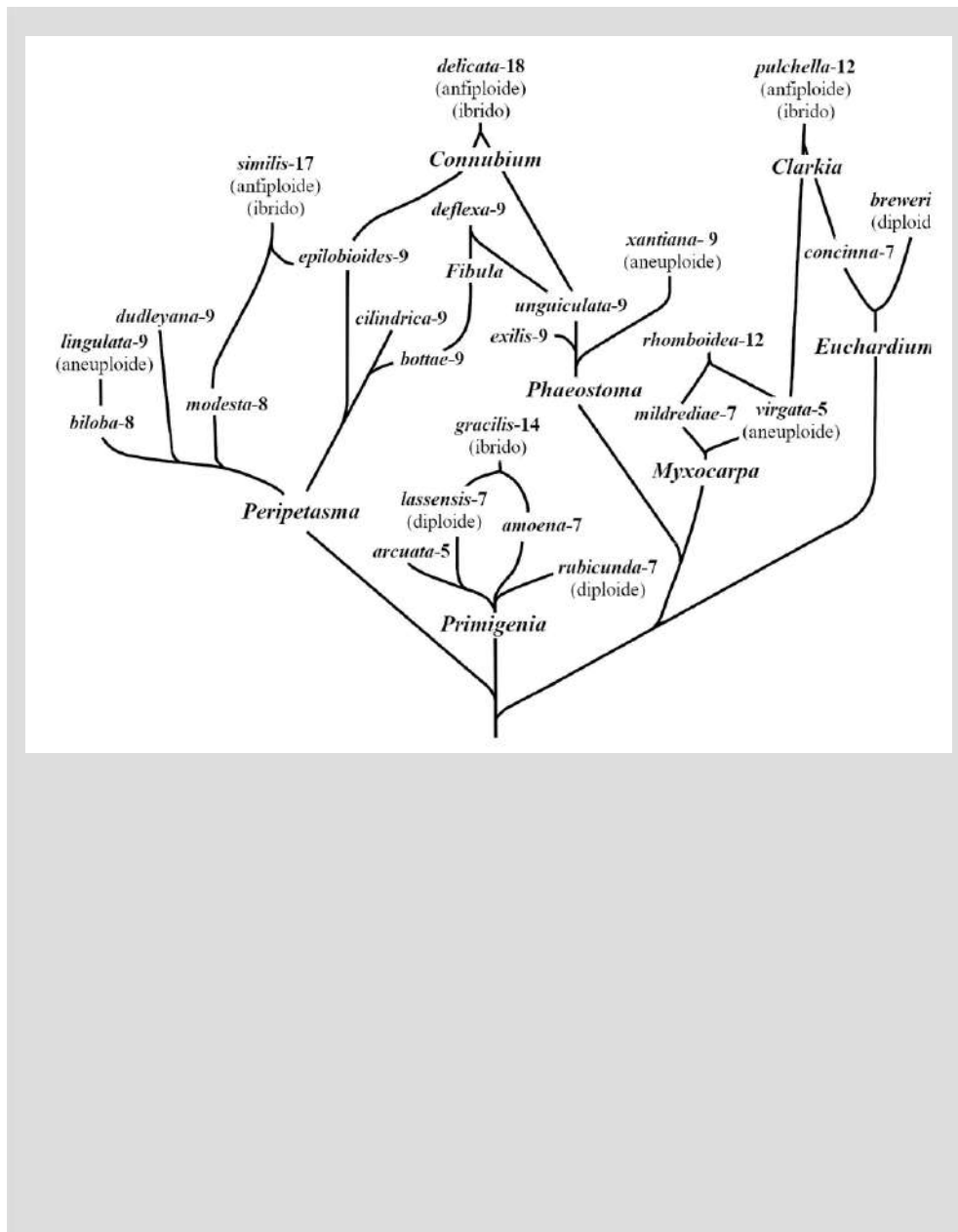


Figura 11.6 – Esempio di *filogenesi reticolata* nelle piante del genere *Clarkia* (Onagraceae). Si noti che il numero cromosomico di base è 7 e la storia filogenetica si è sviluppata con eventi di aneuploidia, ibridazione e anfiploidia. I nomi che iniziano con lettera maiuscola si riferiscono alle sezioni del genere, quelli in minuscolo alle specie, per ciascuna delle quali è indicato il numero usuale di cromosomi. Le forme poliploidi sono originate per ibridazione tra le specie. [Aneuploide: si dice di una cellula o un organismo che possiede un corredo cromosomico sbilanciato in virtù di un eccesso o di un numero insufficiente di uno o più cromosomi. – Anfiploide: individuo originato per ibridazione da due specie e che possiede il corredo cromosomico completo di entrambe le specie genitrici. Generalmente si forma per duplicazione del numero cromosomico della pianta ibrida F1].

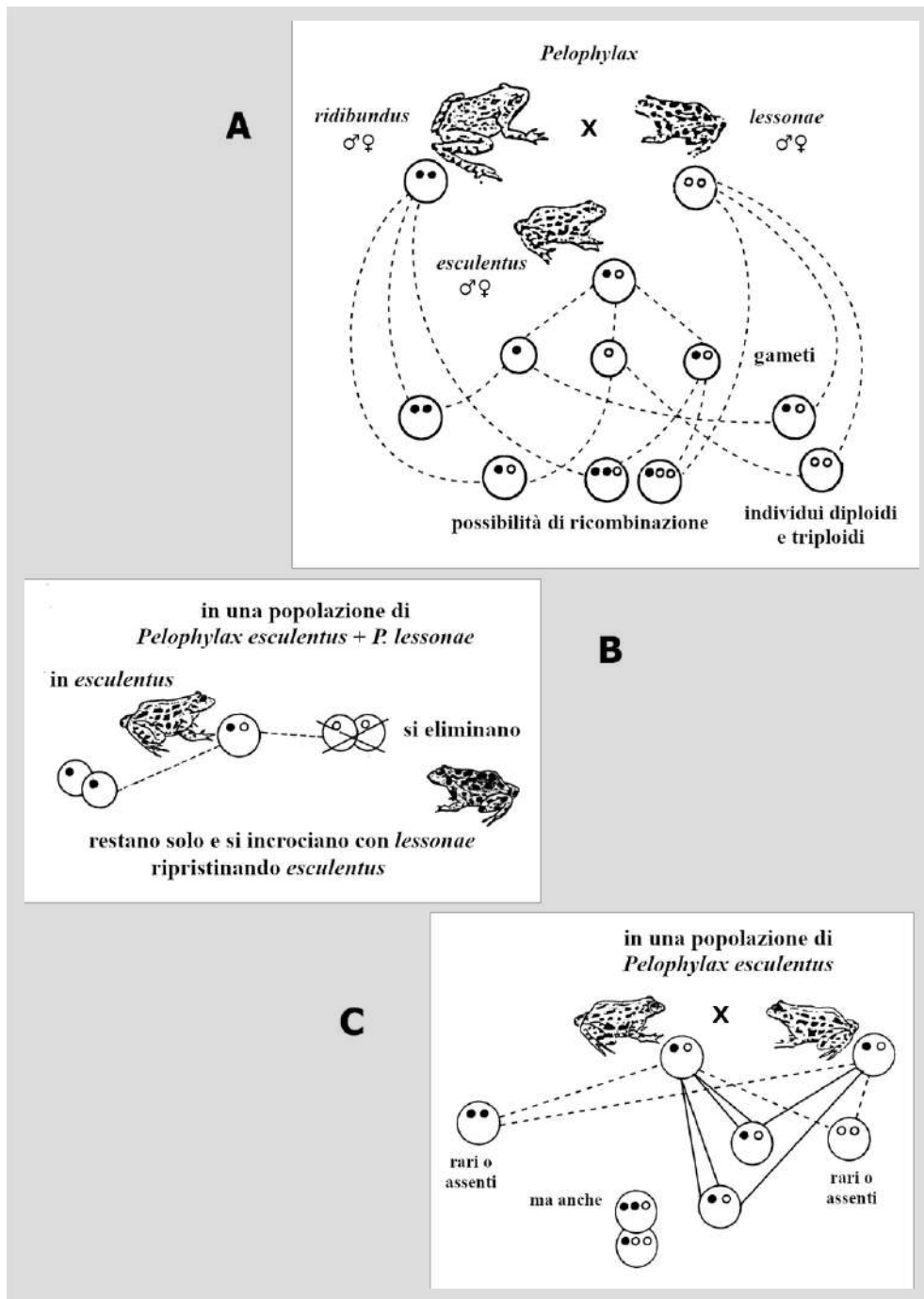


Figura 11.7 – A) Formazione dell'ibrido *Pelophylax esculentus* dall'incrocio tra *P. ridibundus* e *P. lessonae*. – B) Popolazione instabile di *P. esculentus*, la quale si può mantenere solo mediante continuo reinrocio con ♂♂ di *P. lessonae*, per cui *P. esculentus* è un *klepton*. – C) Popolazione stabile di *P. esculentus*, che si comporta da *buona specie*.

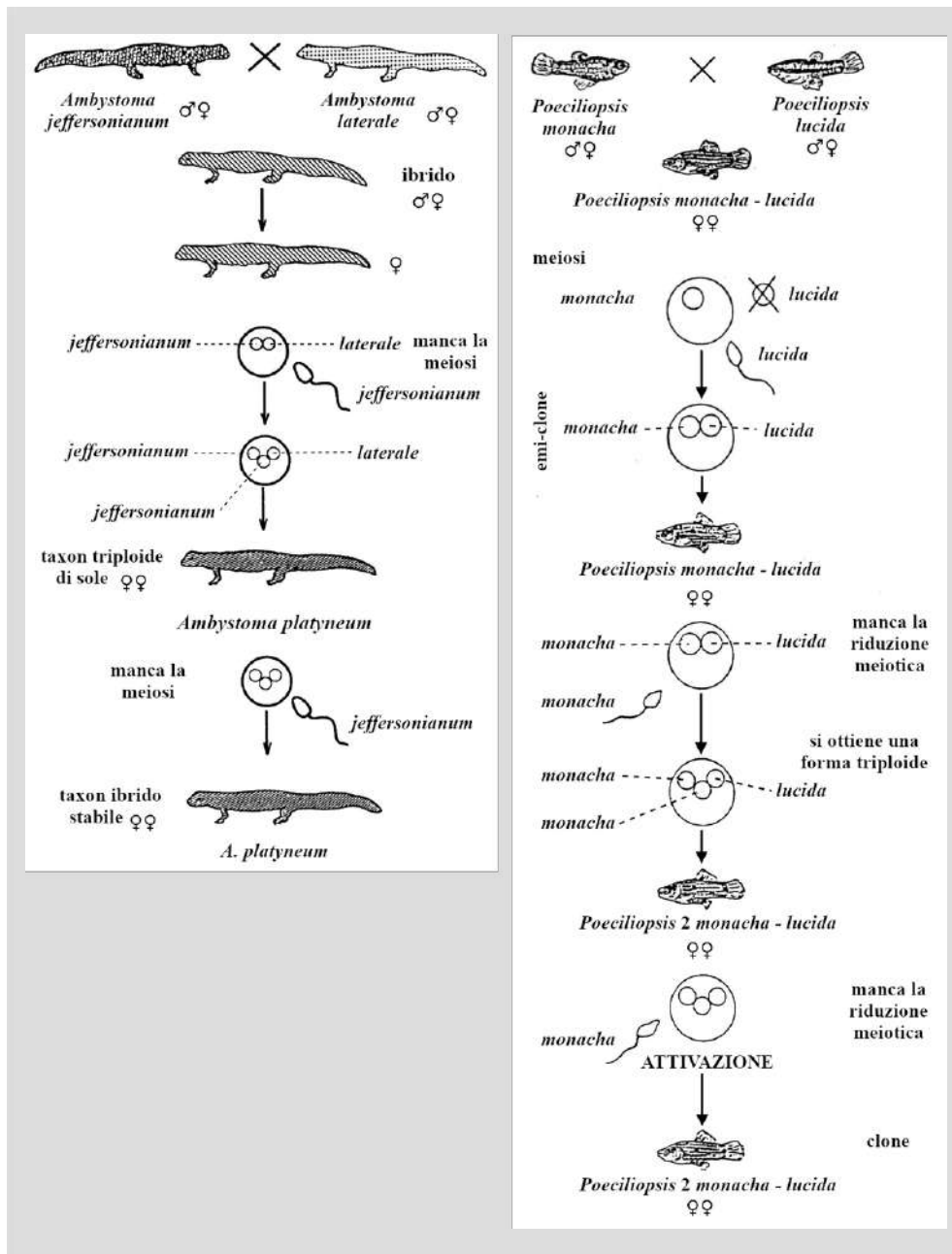


Figura 11.8 – A) Il caso del *klepton* *Ambystoma platyneum*: i corredi cromosomici aploidi delle due specie parentali restano segregati negli ibridi e vengono ereditati in blocco. – **B)** *Poeciliopsis monacha-lucida* non può esistere da sola in natura, ma ha bisogno dei gameti di una delle *buone specie* per completare il suo genoma a ogni generazione. Si tratta dunque di un *klepton* di origine ibrida. Anche la forma *P. 2 monacha-lucida* non può esistere da sola in natura, ma richiede il contributo dei gameti della *buona specie* *P. lucida* per attivare il suo genoma triploide non ridotto. Si tratta di un *klepton* di origine ginogenetica.

XII - I fattori ambientali

Quando abbiamo sommariamente raccontato la storia evolutiva sulla Terra si è continuamente accennato a fattori ambientali che hanno presumibilmente condizionato l'evoluzione delle diverse linee filetiche. Spero che sia risultato subito chiaro che in ogni singolo momento della storia della vita, e in ogni località, fattori ambientali complessi hanno simultaneamente condizionato l'evoluzione di ciascuna biocenosi e dei taxa che la componevano. Naturalmente si è anche fatto cenno dei meccanismi che apparivano maggiormente determinanti. È, peraltro, opportuno rividerli con qualche maggior dettaglio. Ad alcuni, che sono frequentemente oggetto di maggiore attenzione per i loro effetti diretti, dedicheremo un capitoletto separato.

Un primo gruppo di fattori che hanno influenzato profondamente l'evoluzione durante il Precambriano e parte del Paleozoico inferiore, furono i fattori fisici e chimici legati all'evoluzione della Terra come pianeta. Alcuni di essi, come la composizione dell'atmosfera, sono profondamente cambiati; altri, come l'inclinazione dell'asse di rotazione della Terra, sono rimasti immutati⁷³.

Come si è accennato nei capitoli precedenti, la graduale diminuzione della velocità di rotazione della terra e il progressivo allontanamento della Luna hanno gradualmente diminuito su tutta la Terra l'escursione delle maree, ma si deve anche tener presente che queste sono influenzate dal contorno delle coste, dal profilo dei fondali e dalle correnti; per esempio, in un mare quasi chiuso come il Mediterraneo le maree di sizigia sono ben poca cosa rispetto a quelle che si verificano alle medesime latitudini sulle coste atlantiche o pacifiche. Non solo l'escursione delle maree determina l'ampiezza della fascia intertidale, un ambiente estremamente peculiare a ciascuna latitudine che, come si è detto a suo tempo, può avere giocato un importante ruolo nel permettere l'adattamento degli organismi alla vita subaerea. Ma esso influenza non poco anche la fascia subtidale condizionando le modalità di sedimentazione, le correnti locali, ecc.

D'altra parte, la geografia del passato è nota in modo sufficientemente dettagliato solo per aree e periodi limitati, altrimenti le nostre carte sono assai generiche e,

⁷³ Ben inteso, sappiamo benissimo che l'asse di rotazione della Terra ha un suo preciso moto e varia regolarmente rispetto al piano dell'eclittica determinando la precessione degli equinozi.

pertanto, non è facile giudicare quali siano stati i locali condizionamenti climatici sia dei mari sia degli ambienti terrestri e delle acque dolci.

Analogo ragionamento vale per altri fattori fondamentali: la posizione e l'estensione delle grandi masse continentali, come l'immensa Pangea, che necessariamente si accompagnano a estesi deserti continentali caratterizzati da escursioni termiche estreme, una situazione che, a sua volta, se le masse continentali si trovano a latitudini elevate, potevano essere determinanti nell'instaurarsi di condizioni glaciali. Queste, poi, con una classica reazione a catena, determineranno un abbassamento dei mari, quasi certamente una notevole riduzione delle acque epicontinentali. Insomma la geografia e la fisica terrestre hanno certamente sempre avuto un'importanza decisiva nel determinare i climi locali e le possibilità di diffusione o di migrazione degli organismi soprattutto terrestri e dulcacquicoli, ma anche in notevole misura di quelli marini. Un caso tipico a quest'ultimo riguardo è quello delle anguille: vi sono due specie, strettamente affini, la nostra anguilla (*Anguilla anguilla*), distribuita in tutta l'Europa, e l'anguilla americana (*Anguilla rostrata*), del Nord America. Entrambe le specie sono catadrome, cioè si sviluppano nelle acque dolci, ma la riproduzione avviene in mare, nell'Atlantico centro-occidentale, il Mar dei Sargassi. Se si ricordano le modalità di formazione dell'Oceano Atlantico, è evidente che avevamo, all'origine, una sola popolazione che si sviluppava nelle acque del profondo golfo che terminava al Nord la frattura atlantica, che fin dalla fine del paleozoico andava allargandosi e approfondendosi da Sud al Nord. Completata la separazione fra Europa e Nord America, le anguille, ormai separate in due specie, continuarono tuttavia fino a oggi a migrare fino alla loro zona di riproduzione, che coincide con quella degli inizi del cenozoico.

In un capitolo precedente si è accennato al fatto che l'evoluzione complessiva di ciascuna specie è, in fondo, il risultato di un compromesso fra esigenze diverse e talvolta contrastanti, in effetti la geografia è un fattore importante nel determinare le tendenze evolutive degli organismi non solo nel senso di porre limiti a taluni sviluppi, ma anche, non raramente, a rimuovere limiti esistenti. Ancora una volta ci riferiremo ad esempi di faune insulari. Abbiamo citato il caso di *Deinogaleryx*, il "riccio" gigante dell'isola fossile del Gargano, ma sono numerosi i casi analoghi, per esempio di uccelli: infatti, mentre Malta era popolata da elefanti nani, essa possedeva altresì un cigno gigante incapace di volare. Evidentemente, la mancanza di predatori, come in moltissimi casi di uccelli di isole senza predatori o solo con carnivori di piccole dimensioni, ha eliminato la necessità del volo; invece, se erano disponibili risorse abbondanti, ad esempio risorse marine, il vantaggio adattivo derivante dalle grandi dimensioni (vantaggio nella competizione sessuale intraspecifica, difficoltà per predatori di piccole dimensioni di attaccare un grosso animale,

rapporto peso-superficie, che per unità di peso produce una minore dispersione del calore e quindi consente un risparmio energetico ecc.) diviene prevalente.

Questi ultimi paragrafi ci hanno portato a considerare aspetti dell'evoluzione strettamente legati a situazioni geografiche che vengono spesso considerati nel contesto di studi di biogeografia.

Sono generalmente considerati tipici problemi di biogeografia le invasioni o colonizzazioni da parte di singole specie o di insiemi di specie che si verificano o si sono verificati mediante il trasporto passivo di organismi da parte di isole galleggianti derivate dal distacco di grandi aggallati dalle rive dei grandi fiumi (lambi di foresta amazzonica di centinaia di ettari cresciuti su aggallati sono stati occasionalmente segnalati a oltre 100 chilometri dalla foce del Rio delle Amazzoni) ovvero popolazioni relitte, sopravvissute in aree limitate grazie a condizioni particolari di isolamento, mentre la popolazione di cui esse erano parte si estingueva per una qualsiasi causa sul rimanente dell'areale originariamente occupato. Dal punto di vista dell'evoluzione, tuttavia, queste situazioni sono precisamente quelle che possono determinare l'inizio di quei fenomeni che abbiamo citati nelle pagine precedenti come "speciazione allopatrica" e "parapatrica". Del resto non esiste alcuna differenza sostanziale fra un processo di differenziamento iniziato da un piccolo gruppo isolato di colonizzatori di un habitat nel quale la specie era assente (effetto del fondatore) e un gruppo ugualmente piccolo di sopravvissuti in un cantuccio del loro vecchio areale che, mutate le condizioni che avevano portato all'estinzione di quasi tutta la popolazione precedente, veda comparire le condizioni per una nuova espansione del nucleo relitto, espansione che, peraltro, si verifica necessariamente nel contesto di un nuovo ambiente e soprattutto di una diversa biocenosi.

È qui opportuno riprendere nella prospettiva storica dell'evoluzione un argomento familiare nello studio dell'ecologia: il concetto di *nicchia ecologica*. La nicchia di ciascuna popolazione, ricordiamolo, altro non è che l'effettiva utilizzazione da parte della popolazione dell'insieme delle risorse ambientali, fisiche e biologiche. Per converso, essa è delimitata dall'insieme dei fattori limitanti che entrano in gioco in ciascun momento della vita di ciascun membro della popolazione. È evidente che i singoli membri di una popolazione possono avere nicchie diversissime nelle diverse fasi della loro vita: un bruco utilizza ed è vincolato ad una "nicchia" ben diversa dall'immagine (adulto) alla quale darà, eventualmente, luogo; individui dei due sessi hanno assai spesso esigenze ambientali ben diverse. Tuttavia spesso ci si dimentica che popolazioni ad ampia diffusione geografica occupano frequentemente nicchie assai differenti a seconda dei luoghi e che, nel caso di popolazioni migratrici lo stesso individuo può occupare nicchie diverse a seconda dei momenti. In realtà la nicchia non esiste indipendentemente dall'organismo che la occupa o che, piuttosto, la crea.

Il concetto di *nicchia vuota* in realtà non ha senso, anche se viene spesso usato in luogo del più corretto concetto di *nicchia potenziale*. Per chiarirci, facciamo un paragone: immaginiamo una casa perfettamente vuota. Per andarci ad abitare bisognerebbe portarci tutto l'essenziale per viverci: i mobili, le pentole ecc. cosa che, evidentemente piante e animali non potrebbero fare se andassero ad occupare un ambiente privo dei requisiti essenziali alla loro vita. Possiamo, invece, paragonare la "nicchia potenziale" ad un appartamento arredato nel quale il nuovo inquilino riordina gli arredi, nei limiti del possibile, in funzione delle proprie particolari esigenze ed eventualmente aggiunge o toglie qualche arredo. In effetti, nel corso dell'evoluzione, tanto a livello globale che locale, si sono verificate continuamente molteplici condizioni di nicchia potenziale nelle quali esistevano fattori ecologici tali da consentire a una qualche frazione di una popolazione, che occupava una certa nicchia in certe località, di penetrare in una nuova area e di stabilirvisi, creandosi la propria "nicchia". Molto spesso ciò che accadde anche in episodi ben noti e recenti è che, aprendosi una barriera (geografica, ecologica, legata all'estinzione di una o più specie ecc.) una o più specie provenienti da un'altra area hanno invaso un certo ambiente le cui risorse erano, interamente o quasi, occupate da altre specie. Si è così aperto un periodo più o meno lungo di competizione fra le diverse popolazioni, spesso formanti un complesso intreccio, che a seconda dei casi ha determinato l'estinzione di alcuni dei vecchi occupanti o una nuova ripartizione delle risorse ambientali con una relativa specializzazione della nicchia di ognuno dei componenti del nuovo assetto e, magari, una loro evoluzione morfo-fisiologica. Nelle pagine della parte precedente ne abbiamo ricordati alcuni casi spettacolari, come l'invasione del Sud America da parte di carnivori, di artiodattili ecc. e, in epoche più recenti, gli sconvolgimenti causati dall'arrivo degli uomini e del loro seguito di animali e piante.

XIII – Alcune considerazioni generali sulla riproduzione e le sue implicazioni evolutive

Premessa necessaria a questo capitolo è avvertire che non esamineremo il problema dell'origine della sessualità. Il problema è estremamente dibattuto, già che è addirittura banale l'asserire che la funzione principale della sessualità consiste nel costante rimescolamento o ridistribuzione, se vogliamo usare un termine più elegante, dei patrimoni genetici di ciascuna popolazione, così da conservare una fluidità o variabilità nel patrimonio genetico, che, a sua volta, mantiene un certo grado di variabilità fenotipica, utile da due punti di vista. Da un lato garantisce una maggiore probabilità di sopravvivenza alla popolazione in caso di variazione delle condizioni ambientali, poiché, in questo caso, quanto maggiore è la variabilità della popolazione per tutte le sue caratteristiche, tanto maggiore è la probabilità che siano presenti almeno alcuni individui con le caratteristiche necessarie per sopravvivere e riprodursi nella nuova situazione; dall'altro limitando, almeno nel caso degli organismi pluricellulari, il riassortimento casuale del patrimonio ereditario a una sola cellula, lo zigote, consentendo poi a questo, attraverso la realizzazione dei complicati sistemi che ci sono illustrati dalla genetica dello sviluppo, di disporre di un patrimonio omogeneo di base sul quale realizzare le necessarie specializzazioni cellulari.

Scambi di materiale genetico fra cellule batteriche⁷⁴ sono comuni e sono responsabili, fra l'altro, della diffusione abbastanza rapida della facilità con la quale i batteri acquisiscono la capacità di resistere agli antibiotici.

Nei protisti abbiamo condizioni diverse: in alcuni grandi gruppi (ad es. i Protomastigidi), finora non sono mai stati osservati fenomeni di sessualità. In altri (Ciliati, Sporozoi, Foraminiferi ecc.) si osserva la più o meno periodica comparsa di individui che si comportano come "gametogeni" che, a loro volta, producono i gameti con modalità assai diverse a seconda dei gruppi sistematici.

Anche prescindendo dal fatto che, come in certi Metazoi, in molti Protisti la gamia si verifica in condizioni ambientali particolari e per lo più quando queste si fanno difficili, si potrebbe visualizzare quanto accade a una popolazione di protisti

⁷⁴ La "coniugazione batterica" avviene tramite la formazione di filamenti proteici (**pili**) sulla superficie di alcune cellule batteriche.

come corrispondente a un metazoo le cui cellule non restano aggregate a formare un individuo, ma si disperdono, mentre i gametogeni corrisponderebbero alle cellule germinali.

Sostanzialmente, gli organismi devono risolvere un problema: riprodursi. Questo richiede di soddisfare a due condizioni: in primo luogo, mantenere la popolazione locale, dato che questa normalmente si trova in condizioni ambientali sufficientemente favorevoli; in secondo luogo è necessario che venga assicurata una sufficiente dispersione di nuovi individui che possano colonizzare eventuali ambienti che si rendono disponibili: ove la popolazione di partenza abbia a estinguersi, altre potranno continuare l'esistenza della "specie". Occorre anche notare che, almeno nel mondo attuale e per buona parte del passato, come abbiamo visto nella parte storica, molte biocenosi sono caratterizzate da una regolare successione di elementi via via dominanti (si veda il Capitolo XV sulla competizione) per cui le specie cosiddette *pioniere* sono, di massima, destinate a scomparire da ciascun luogo colonizzato e si perpetuano solamente grazie ai loro meccanismi di dispersione. Gli organismi fissi (la quasi totalità dei vegetali, moltissimi animali coloniali ecc.) devono, quindi, possedere un qualche mezzo di dispersione, ma ciò vale anche per tutti quegli animali che, pur essendo mobili, allo stato adulto hanno capacità di spostamento limitate (praticamente tutti i Molluschi, fatta eccezione per i Cefalopodi, la quasi totalità degli Echinodermi ecc.).

Le soluzioni adottate possono essere raggruppate in poche categorie, malgrado l'infinita varietà dei dettagli.

Per quello che riguarda gli animali marini fissi o poco mobili la soluzione generale è rappresentata dall'esistenza di una fase larvale planctonica la cui dispersione è sostanzialmente passiva, dato che le larve stesse hanno una mobilità ristretta (una *trocofora* o un *veliger* possono spostarsi attivamente per distanze dell'ordine di centimetri o poco più), ma le loro caratteristiche ne favoriscono il trasporto da parte delle correnti e può trattarsi, a seconda della durata della vita planctonica della larva e della velocità delle correnti, anche di centinaia di chilometri. Inoltre, generalmente tali larve sono prodotte dalla riproduzione sessuata, garantendo così il massimo grado di variabilità e quindi, malgrado le enormi perdite casuali normali in questo tipo di dispersione, sussiste la probabilità che almeno alcune possano insediarsi in una località adatta. In certi phyla (es. Celenterati), inoltre, in diverse specie si inserisce una fase riproduttiva agamica, che nelle specie coloniali conduce a un grande accrescimento della colonia e gioca una parte importante nel consentire la successiva riproduzione gamica, come diremo fra poco, mentre nelle specie come diverse meduse sia coloniali mobili (es. Sifonofori) sia solitarie, di regola abbiamo ugualmente lo sviluppo di individui natanti di notevoli dimensioni e successivamente i loro gameti verranno rilasciati a distanza dal luogo del primitivo inse-

diamento. In questi casi, da un lato la fase larvale si abbrevia, per cui la dispersione delle larve è ridotta, ed è invece l'adulto (individuo o colonia) a effettuare la dispersione.

Quest'ultimo fenomeno è sostanzialmente identico alla successione di generazioni dei parassiti che presentano uno o più ospiti intermedi; la sola differenza sta nel fatto che, anziché far dipendere la dispersione dalla combinazione di fattori fisici (le correnti) e dell'attività propria dell'individuo (il nuoto), è un altro animale (o più di uno in successione, qualora gli ospiti intermedi siano più di uno) che, suo malgrado, si incarica di portare a spasso per un certo tempo gli individui che si riproducono agamicamente. Questo tipo generale di processo è evidente anche nei vegetali nei quali si alternano gametofito e sporofito e la funzione di quest'ultimo è normalmente quella di garantire una fase suppletiva di dispersione di nuovi individui. A questi meccanismi di dispersione, nei vegetali si sommano molto spesso vari tipi di ulteriori adattamenti, ugualmente funzionali alla dispersione delle successive generazioni: tali sono gli involucri o altri organi che completano il seme e che ne facilitano il trasporto da parte del vento, le spine o uncini che ne permettono l'aggancio alle piume degli uccelli o, molto più di frequente, ai peli dei mammiferi, i frutti più o meno commestibili che vengono mangiati dagli animali così che i semi intatti vengono più tardi espulsi assieme alle feci stesse, che fungono da materiale fertilizzante; anzi, spesso nel seme sono contenute sostanze che ne inibiscono la germinazione a meno che non sia digerito da un uccello o da un mammifero, i cui succhi digestivi eliminano le sostanze stesse senza danneggiare le parti vitali del seme, che viene così messo in condizione di germogliare⁷⁵.

Si è accennato a un problema di dimensioni. Questo è un problema interessante da un punto di vista generale. Dobbiamo innanzitutto considerare che se la sopravvivenza di una linea filetica dipende dal successo riproduttivo medio dei suoi componenti (qualora la media dei figli che giungono a riprodursi sia inferiore a due nelle specie che formano coppie fisse o semi-fisse, la popolazione naturalmente diminuisce; invece per le specie poligame, o che abbiano altre modalità riproduttive, i rapporti possono essere diversi). Orbene sono possibili due strategie riproduttive

⁷⁵ Un caso particolarmente emblematico è quello di *Sideroxylon grandiflorum*, noto anche come *Calvaria major*, albero endemico dell'isola Mauritius del quale sopravvivevano anni fa solo pochi esemplari centenari i cui semi, avvolti da un robustissimo endocarpo, non germogliavano. Un botanico osservò che l'età dei pochi alberi superstiti corrispondeva approssimativamente alla data della scomparsa degli ultimi esemplari di Dodo (*Raphus cucullatus*), una specie di piccione dalle dimensioni di un tacchino e incapace di volare. Prelevati dunque alcuni frutti, ne eliminò, limandolo, buona parte dell'endocarpo e poi li fece ingoiare a forza a dei tacchini e diversi semi recuperati dalle feci di questi germogliarono perfettamente! Al lavoro originale che evidenziava questo legame sono state mosse alcune critiche, almeno in parte valide, che non possiamo riassumere. Comunque, anche tenendone conto, e come sembra, ammettendo che anche altre specie oltre al Dodo possano preparare i semi alla germinazione, la relazione fra le due specie appare essere stata effettivamente assai stretta.

fondamentali: a) formare un enorme numero di zigoti, accettando un tasso altissimo di mortalità durante lo sviluppo (selezione r); b) limitare le perdite grazie a meccanismi diversi: cure parentali, viviparità, protezione di alcune fasi dello sviluppo mediante opportune strutture come gusci, mascheramenti ecc. e in questo caso sarà possibile produrre un quantitativo minore di zigoti (selezione K). Naturalmente, le soluzioni sono generalmente dei compromessi fra le due soluzioni estreme, ad esempio: una tenia produce letteralmente milioni di uova fecondate, ma queste sono anche protette da un involucro resistente che le isola relativamente rispetto all'ambiente circostante rendendole estremamente resistenti e durature, aumentando così la probabilità che alcune di esse possano giungere a infettare l'ospite adatto all'ulteriore sviluppo del ciclo; un'elefantessa, invece, produce in tutta la sua vita una decina di cuccioli, ma questi, per le loro dimensioni sono di per sé protetti da quasi tutti i predatori, mentre le cure materne e l'azione complessiva del branco riducono ulteriormente la probabilità di perdite.

Comunque la riproduzione, per avere successo richiede un fortissimo investimento energetico e ciò spiega generalmente le strategie adattative degli organismi.

Un parassita interno che vive interamente a spese dell'ospite potrà, al limite, ridursi come adulto a un semplice apparato riproduttore (come nel caso di *Sacculina*, *Xenocoeloma* ecc.), mentre a un altro estremo della complicazione possiamo pensare a un comune formicaio, in cui, mentre un individuo non svolge altra attività che la produzione di uova, tutto il resto della comunità, nelle sue diverse specializzazioni, è interamente dedicato a produrre il surplus energetico necessario a portare a maturazione le larve. Potremmo anche considerare la nostra specie come un tipico esempio al riguardo; basta pensare alla quantità di risorse che investiamo nella produzione e allevamento della prole e che comprendono anche tutti gli investimenti necessari a cercare di “fare una posizione” ai figli. Queste considerazioni escludono, in pratica, la possibilità di considerare come probabile che i primissimi metazoi siano stati organismi minuti e strutturalmente semplicissimi come la tipiche larve di molti animali marini: trocofore, dipleurule, planule e simili.

È quanto mai verosimile che larve più o meno simili alle più semplici larve attuali siano esistite fin dall'origine dei metazoi (sono state descritte larve, o almeno embrioni in fasi avanzate di segmentazione, che risalgono all'Ediacariano inferiore, circa 7 milioni di anni dopo la fine della glaciazione Mariniana⁷⁶ e, come oggi, queste venissero prodotte in numeri grandissimi, pur se, forse, non esistevano predatori, ma a produrle dovevano essere gonadi di dimensioni abbastanza rispettabili o come gonadi di individui abbastanza grandi (e quindi necessariamente sufficienti-

⁷⁶ Si tenga, tuttavia, conto che gli organismi descritti come “embrioni” di metazoi in alcuni casi sono stati interpretati come strutture inorganiche formate dalla precipitazione di minerali, mentre in altri come fossili di batteri solfurei giganti somiglianti a *Thiomargarita*.

temente complessi) o come quelle che potremmo chiamare **gonadi collettive** cioè tantissime piccolissime gonadi, capaci di produrre solamente pochi gameti, ma che per essere parti di organismi coloniali, o che conducevano una vita in qualche modo associata, potevano collettivamente, produrre il numero di zigoti (o, se avevano alternanza di generazioni, di nuovi individui prodotti agamicamente) sufficiente ad assicurare la sopravvivenza e la variabilità della popolazione.

Partiamo dalla premessa che una **strategia riproduttiva** di successo deve rispondere alle seguenti esigenze: 1) il mantenimento della consistenza media nei tempi lunghi della popolazione, cioè che ogni individuo possa, in condizioni favorevoli, produrre un numero di discendenti sufficiente a consentire alla popolazione nel suo complesso di compensare in tempi abbastanza brevi eventuali perdite, 2) che almeno in alcune fasi della vita ciascun individuo possa sfruttare le possibilità che via via gli si presentano, colonizzando nuove aree o utilizzando nuove risorse e, trovando condizioni ambientali favorevoli, dare origine a una nuova popolazione, 3) che la popolazione sia soggetta a fattori di controllo che le impediscano di accrescersi in misura tale da evitare di distruggere o rarefare eccessivamente le risorse ambientali necessarie allo svolgimento dell'intero ciclo biologico.

Tutto questo comporta da un lato, che ogni popolazione tenda ad accrescersi e, dall'altro, che fattori interni o esterni alla popolazione (*fattori limitanti*) ne evitino l'eccessivo accrescimento.

Tipico e semplice, anche come spiegazione dei meccanismi evolutivi operanti, è il caso dei rapporti *preda-predatore* e il *comportamento territoriale*. Nel rapporto preda-predatore accade che, se una data popolazione-preda aumenta, essa diviene più facile da cacciare da parte del suo predatore, che a sua volta aumenta di numero, di conseguenza la popolazione delle prede subisce maggiori perdite e ritorna approssimativamente alla consistenza di partenza; d'altra parte, per la popolazione di predatori il peggioramento del rapporto numerico fra loro e le prede obbliga i predatori stessi a spostare la loro pressione, almeno in parte, su un altro tipo di prede, o obbliga i predatori ad ampliare il loro territorio, in modo da ristabilire il rapporto numerico con le prede, con la conseguenza di un aumento della competizione fra loro e, quindi o all'allontanamento degli individui in soprannumero, o alla limitazione del successo riproduttivo, e così al ristabilirsi dell'equilibrio.

Naturalmente, di norma i fattori di controllo reciproco che fanno funzionare le strategie riproduttive legate a questo tipo di rapporti sono molteplici e i risultati complessi. Comunque, il tutto funziona a condizione che la rete dei rapporti fra le popolazioni si sia sviluppata in tempi abbastanza lunghi, mentre abbiamo molti esempi, sia di invasioni di specie esotiche causate da eventi naturali, e ne abbiamo ricordati degli esempi nelle pagine precedenti, sia causati dall'uomo, nei quali inva-

sori particolarmente efficienti rispetto alle prede e ai predatori che occupavano in precedenza certi ambienti hanno causato vere ondate di estinzioni.

La grandissima varietà delle strategie riproduttive presenti nei viventi non consente di trattarne in modo approfondito in un testo come questo, ma solo di darne qualche esempio particolarmente interessante.

Ricordiamo innanzitutto che molti organismi, se non tutti, hanno il loro ciclo riproduttivo più o meno strettamente correlato a fattori climatici, stagionali o addirittura a precise condizioni astronomiche.

Per esempio, in molti uccelli le gonadi si accrescono e si sviluppano funzionalmente in rapporto alla durata del fotoperiodo, così che la schiusa e il periodo di allevamento delle covate corrisponde a quello della massima abbondanza di cibo. Ma la complessità del rapporto può essere assai maggiore: per fare un altro esempio, il fennec, la piccola volpe del deserto, va in amore esclusivamente se ha mangiato una quantità sufficiente di cavallette che, a loro volta, si siano nutrite delle foglie di alcune specie di piante durante il periodo della fioritura. Alcune specie di raganelle africane di ambienti subdesertici, dove le piogge sono irregolari ma intense per brevi periodi, depongono le uova e queste vengono fecondate, praticamente a data fissa, peraltro le uova vengono emesse sui rami dei cespugli sovrastanti delle depressioni del terreno e avvolte in una massa schiumosa, la cui superficie rapidamente si secca, conservando l'umidità al suo interno; quando finalmente giungono le piogge, queste sciolgono la schiuma e le larve, che a questo punto sono già formate, precipitano nell'acqua che, nel frattempo, ha riempito la depressione sottostante, dove terminano rapidamente il loro sviluppo come qualunque normale ranocchietto.

E così si potrebbero moltiplicare gli esempi: cure parentali, specializzazioni varie delle uova, degli embrioni, dei semi o dei frutti, funzionamento dei rapporti sociali ecc., in un'immensa varietà di soluzioni nelle quali spesso interagiscono specie diverse. L'importante è, in questa sede, riconoscere la *strategia adattativa* che essi realizzano.

Invece, è tutt'altro che semplice riuscire a immaginare i meccanismi che, caso per caso, hanno portato a determinate soluzioni, mentre è spesso possibile vedere, all'interno di uno stesso phylum, una medesima strategia di base, realizzata in modo più o meno complesso nelle singole specie. A mio parere, come vedremo a proposito dell'evoluzione delle simbiosi e delle molteplici forme del parassitismo, nonché delle relazioni fra parassita e ospite, il problema dell'evoluzione dei cicli biologici più complessi è il campo nel quale si trovano le maggiori difficoltà ad applicare un modello interamente stocastico di origine della variabilità, come pure sono difficili da immaginare le prime fasi evolutive di ciascun ciclo, dato che il modello classico della *new synthesis* difficilmente permette di immaginare come e

quali variazioni puramente stocastiche potrebbero aver dato presa a una selezione direzionale quale è suggerita dal risultato finale che osserviamo. Il *modello neutralista* potrebbe meglio rispondere a queste prime fasi, per dar luogo, una volta raggiunto in modo puramente casuale, un dato livello di differenziamento, a un'evoluzione *canalizzata* entro un *paesaggio adattativo* che ricorda l'andamento dello sviluppo dell'individuo secondo il modello di Waddington.

Il problema delle strategie riproduttive e della loro evoluzione naturalmente non si esaurisce con le considerazioni precedenti. Si è accennato all'alternativa che si presenta agli organismi fra il produrre un enorme numero di gameti che si disperdono nell'ambiente e il produrne assai meno, ma investire l'energia così risparmiata in più o meno complessi adattamenti strutturali o comportamentali destinati sia a garantire l'effettivo incontro dei gameti, sia a garantire protezione e risorse alla prole.

In realtà, ciò che si osserva praticamente sempre è un insieme variamente bilanciato delle due alternative. Negli organismi che vivono in ambiente acquatico è, bensì, frequente il semplice rilascio dei gameti nell'ambiente, ma ciò avviene generalmente in modo sincrono da parte di tutti gli individui di una colonia o di una popolazione assai densa, così che si produce quella che potremmo chiamare una *nuvola* di gameti che facilita l'incontro dei gameti stessi. Si deve anche notare che moltissime volte ciò avviene in concomitanza di precisi segnali ambientali, ad esempio maree di sizigia o presenza di determinate sostanze nell'ambiente. In molti casi, poi, come in molti pesci, pur essendoci fecondazione esterna, l'emissione dei gameti avviene al termine di un ciclo di corteggiamento che ne regola la sincronia. L'evoluzione di organi intromittenti è chiaramente la risposta, evolutasi in modo indipendente moltissime volte, così da limitare al massimo la dispersione dei gameti, ed è evidente che costituisce quasi un'assoluta necessità per gli animali strettamente terrestri, ma è presente anche in taluni animali acquatici (es. Squali, Cefalopodi). Comunque occorre riflettere sul fatto che il successo riproduttivo, in definitiva la *fitness*, il valore evolutivo dell'individuo e della popolazione nel suo complesso (i due aspetti non sono separabili, dato che la sopravvivenza della popolazione e la sua diffusione deriva dal successo riproduttivo medio dei suoi membri) dipende dal successo nel portare un numero sufficiente di nuovi individui a riprodursi a loro volta. Come vedremo con qualche esempio nei successivi capitoli, l'intero ciclo biologico di ciascuna specie può, anzi deve essere visto come il risultato evolutivo di una serie di delicati equilibri fra il numero degli individui che entrano in ciascuna fase di sviluppo, le continue perdite e la probabilità di raggiungere la fase successiva fino a produrre una nuova generazione che abbia la consistenza necessaria a perpetuare la popolazione. Quindi un flusso di energia, che viene investita in ciascuna fase in strutture e attività varie il cui saldo medio nel lungo

termine deve risultare in pareggio, giacché se risulta attivo (come del resto è accaduto un'infinità di volte), il risultato sarà la distruzione di una o più delle risorse ambientali utilizzate dalla popolazione stessa.

XIV – Coevoluzione e il caso particolare dell'evoluzione dei meccanismi di attacco e di difesa

Parlare di *coevoluzione* significa esaminare uno degli aspetti fondamentali dell'evoluzione. Si potrebbe quasi dire che sia sinonimo del termine evoluzione. Infatti, direttamente o indirettamente, ogni variazione di qualche componente di una biocenosi tende a ripercuotersi almeno su qualche altro costituente della biocenosi stessa e, a meno che non sia causa dell'estinzione della o delle specie interessate dall'iniziale variazione della specie che ha iniziato la reazione a catena, provoca una risposta adattativa nelle specie che ne vengono toccate. Prescindendo, per ora, dalle molteplici forme che prende l'evoluzione delle simbiosi in senso stretto, verranno discusse più oltre, anche le altre forme della coevoluzione hanno le caratteristiche più svariate. Gli esempi più diretti che vengono sempre ricordati sono quelli della *corsa agli armamenti* fra predatori e prede e quella della evoluzione del fiore e degli insetti floricoli.

È intuitivo che il successo riproduttivo di un predatore è funzione della sua efficienza nel catturare le prede, e quindi, vi sarà certamente un premio selettivo per tutto ciò che aumenta la sua efficienza: adattamenti morfologici per l'inseguimento delle prede; artigli, denti, ecc. per la cattura; perfezionamento degli organi di senso e del cervello che permettano di scoprire più facilmente la preda o di vanificarne le manovre elusive; colorazioni che, rendendo l'animale poco visibile, facilitano l'avvicinamento alle prede. Parallelamente si constata nelle sequenze paleontologiche degli erbivori il progressivo perfezionarsi dei meccanismi di locomozione atti a facilitare la fuga, l'evitamento ecc. nonché fenomeni che, se si considerano i comportamenti delle specie viventi, si devono essere accompagnati spesso all'evoluzione dei comportamenti sociali più idonei a mettere tempestivamente in allarme i branchi.

D'altra parte sembra del tutto evidente che la rapidissima estinzione di interi ordini endemici dell'America meridionale, quando la ricostituzione dell'istmo di Panama permise il passaggio al Sud di varie famiglie di placentati carnivori ed erbivori, sia dovuta al fatto che, nell'America del Sud, i grandi e medi carnivori erano tutti marsupiali, animali che hanno invariabilmente una mortalità giovanile più alta di quella dei placentati che ne costituiscono l'approssimativo equivalente ecologico

e avevano, a parità di dimensioni, un cervello più piccolo. Parallelamente i membri degli ordini di erbivori placentati che scomparvero in Sud America prima dell'arrivo dell'uomo hanno una capacità cranica nettamente inferiore a quella degli erbivori di massa equivalente provenienti dal Nord. Gli erbivori indigeni non erano dunque adeguati a difendersi dagli invasori e scomparvero in gran parte rapidamente e, nel contempo, gli erbivori invasori erano mediamente troppo efficienti nella difesa per i grandi carnivori marsupiali! Tutto questo è intuitivo, ma voglio richiamare ancora una volta il concetto che non esiste una differenza sostanziale fra il rapporto, diciamo, fra il leone e la gazzella e quello fra il coniglio e il cavolo. Pertanto appartengono a questa categoria anche i reciproci adattamenti nella morfologia e biologia degli erbivori e delle piante (per es. nell'apparato digerente).

Comunque, se le *specie preda* rimanessero invariate, ben presto si creerebbe uno squilibrio fra la produzione di nuovi individui da parte della preda e il prelievo da parte del predatore e la preda si estinguerebbe (precisamente quello che abbiamo visto essere accaduto in molti casi di improvvisa invasione di un territorio da parte di un predatore molto efficiente rispetto alle capacità delle specie preda e casi particolari del genere sono state le molte estinzioni causate dall'uomo⁷⁷). Ma, chiaramente, il predatore stesso esercita un'opera di selezione sulle prede, eliminando prevalentemente gli individui che per qualsiasi caratteristica sono i meno efficienti nella difesa. Verranno così selezionate positivamente le modificazioni morfologiche che aumentano la capacità evasiva delle potenziali prede, colori o forme che le rendano meno visibili, miglioramenti nel sistema sensorio e nel sistema nervoso centrale ecc.

Riprendendo il rapporto tra erbivori e piante, queste elaborano modificazioni nelle modalità di accrescimento, spine, sostanze repellenti o tossiche, ma soprattutto sviluppano capacità di riproduzione vegetativa mediante parti difficilmente aggredivibili, come stoloni, o addirittura utilizzano il rapporto in una forma di simbiosi. Utilizzando, cioè, l'animale come trasportatore di propaguli (per esempio, semi o frutti spinosi che si attaccano ai peli o alle penne degli erbivori), in moltissimi casi proteggendo i semi con involucri o con sostanze che ne inibiscono la germinazione e che possono essere eliminati nel tubo digerente dell'erbivoro, cosicché i semi possono germinare solo se sono stati incubati nell'apparato digerente dell'animale, con il vantaggio che il seme così attivato viene emesso insieme alle feci, cioè in un microambiente particolarmente favorevole alle prime fasi di germinazione (caso tipico e familiare i semi delle bacche dell'edera che necessitano per germinare di essere incubati nell'apparato digerente di diversi uccelli).

⁷⁷ Teniamo peraltro presente che in almeno la metà dei casi l'azione dell'uomo è stata duplice: prelievo eccessivo e alterazione dell'ambiente, reso meno favorevole.

Un altro caso di coevoluzione particolarmente complesso e sul quale torneremo a proposito delle simbiosi è quello dell'evoluzione di simbiosi fra piante e animali che collaborano alla difesa della pianta (a es. piante mirmecofile).

Se la frequente (o direi generalizzata) coevoluzione del sistema preda-predatore è, in linea di principio, estremamente semplice da interpretare, in pratica spesso non lo è, dato che la maggior parte dei predatori non sono degli assoluti specialisti e, quindi attaccano tutte o quasi le prede possibili, data quella che possiamo chiamare la loro *attrezzatura*. Ugualmente le prede non devono, normalmente, guardarsi da un solo nemico. Il risultato è, molto spesso, una specie di compromesso tra esigenze diverse e, non raramente, si osserva che, se i mezzi di difesa che si sono evoluti sono notevolmente efficaci contro quelli che potremmo definire nemici occasionali, lo sono assai meno nei riguardi dei nemici specializzati.

Infine, a complicare il quadro dobbiamo ricordare che gli *adattamenti* possono riguardare anche aspetti particolari della fisiologia e del comportamento. Tanto per fare un paio di esempi tolti dal mondo degli uccelli: in moltissime specie, se il nido e le relative uova vengono predati prima che inizi la cova, si riapre il ciclo riproduttivo, viene costruito un nuovo nido e deposta una seconda e, perfino, una terza covata, se pure più scarse⁷⁸; ancora più curioso è quanto si verifica nel caso del Falco della Regina (*Falco eleonorae*): questa specie nidifica sulle scogliere costiere e preda quasi esclusivamente sui piccoli uccelli in volo sul mare. Orbene, anziché nidificare in primavera come gli altri falchi, nidifica in autunno, così che la schiusa corrisponde al periodo della migrazione autunnale, quando le prede hanno la massima densità e sono in buona parte costituite da giovani dell'anno, assai meno efficienti nelle manovre di evasione!

L'altro caso emblematico, la contemporanea evoluzione delle piante con fiori (coi loro nettarii) e degli ordini e delle famiglie degli insetti floricoli ci introduce nel vastissimo campo dell'evoluzione delle simbiosi. Spesso si indicano come *simbiosi* solamente quelle relazioni di mutua dipendenza o, addirittura di commistione organica, fra organismi di specie diverse. In realtà, il concetto copre un'infinità di condizioni diverse e vedremo vari esempi. Occorre ricordare che nel rapporto dell'insetto col fiore, l'uno ricava il vantaggio dell'alimento e l'altro (a parte la maggioranza delle piante erbacee e le altre a impollinazione anemofila) dipende dagli insetti per la riproduzione, l'unica differenza (non costante) che c'è fra il rapporto mutualistico pianta-insetto e una stretta simbiosi obbligata è che per lo più il fiore non dipende per l'impollinazione da una sola specie di insetto floricolo e,

⁷⁸ Poiché, molto spesso, le covate possono subire perdite catastrofiche per un andamento stagionale sfavorevole, il fatto che una certa percentuale di nidi venga normalmente predata ha come effetto indiretto di prolungare la stagione riproduttiva, così che aumenta la probabilità che almeno un certo numero di schiuse avvengano in condizioni ambientali favorevoli: in pratica, non tutto il male vien per nuocere!

simmetricamente, l'insetto usa foraggiare su diverse specie di fiori. Naturalmente, anche in questo caso abbiamo casi estremi di specializzazione; fra questi, è emblematico il caso del rapporto fra il fiore di *Yucca* e la farfalla *Tegeticula yuccasella*: la femmina di questa specie, visitando i fiori di yucca, raccoglie attivamente il polline mediante le mandibole modificate, lo manipola con l'aiuto delle zampe in una pallina che, tenuta fra quelle anteriori, viene trasportata su di un altro fiore e introdotta nel pistillo e solamente in fiori che siano giunti allo stadio di sviluppo più appropriato per la fecondazione. In tal modo, fecondati uno alla volta tutti gli ovuli, la farfalla depone le uova, generalmente in uno ogni quattro ovari, così che le larve possono alimentarsi a spese di circa un quarto degli ovuli, senza compromettere la riproduzione della pianta, anzi essendo la loro presenza determinante nel consentirla!

Infine vale la pena di ricordare, per la sua complessità, ciò che avviene molti Imenotteri Icneumonidi e Calcidoidei e anche nei Ditteri Tachinidi che sono definiti *parassitoidi*. Questo termine definisce una forma particolare di parassitismo di diverse specie di insetti e che differisce dalle forme più tipiche di parassitismo per tre aspetti: a) solo gli stadi larvali del parassitoide possono essere considerati parassiti poiché vivono a spese dell'ospite, mentre gli adulti, esclusa la modalità di ovodeposizione che consiste nel deporre l'uovo nel corpo dell'ospite (larve di altri insetti, ragni ecc.), non differiscono nel loro stile di vita dalle altre specie; b) la larva alla fine, consumando progressivamente l'ospite vivo ma paralizzato, ne provoca la morte che coincide con lo sfarfallamento del parassitoide adulto; c) il parassita è relativamente grande rispetto alla specie ospite.

In certi casi, nel genoma dell'imenottero è stato incorporato, forse fin dal Mesozoico, un particolare tipo di virus; questo viene trasmesso di generazione in generazione come normale parte del genoma, ma ha conservato intatti i suoi meccanismi per la produzione di nuove particelle virali; queste, iniettate nell'insetto parassitato (normalmente, una larva di lepidottero), ne bloccano il sistema immunitario, per cui l'animale, non accorgendosi che al suo interno una larva lo sta divorando, si comporta normalmente fino al completo accrescimento della larva e, muore solo quando è ridotto virtualmente a una vuota esuvie!

Un aspetto particolare dei meccanismi di attacco e difesa è costituito dai molteplici fenomeni che vengono raggruppati nel concetto di *mimetismo*.

Vedremo, facendo una serie di esempi di complessità crescente, le varie forme che il mimetismo può assumere e alcuni altri fenomeni che spesso sono considerati a esso collegabili. Se da un lato tutte le varie forme di mimetismo hanno un evidente valore adattativo (alcune apparenti eccezioni, alle quali accenneremo, sono riconducibili a un adattamento reso superato da variazioni climatiche relativamente recenti), chiaramente tutte presumono che nell'evoluzione delle caratteristiche mi-

metiche, in particolare nei casi del cosiddetto *mimetismo batesiano* (Figg. 14.1; 14.4), ci sia stato il modello da imitare. D'altra parte, anche nei casi nei quali il fenomeno è stato studiato a fondo e ne conosciamo i meccanismi (ad esempio quelli genetici) e sappiamo come funziona attualmente, è comunque generalmente arduo immaginare le modalità attraverso le quali si è giunti alla situazione attuale; sul problema torneremo alla conclusione di questa sezione.

La forma più semplice di mimetismo è quello *criptico*, cioè che consente all'animale di essere poco visibile. Naturalmente l'essere poco visibili rappresenta un vantaggio tanto al fine di esercitare la predazione che di sfuggirvi. Tutti conosciamo casi di colorazioni, macchie, disegni, come pure di forme che rendono poco distinguibile l'animale mimetico rispetto all'ambiente in cui si trova ed è un fatto pressoché generale. Generalmente i casi più perfetti si osservano da un lato in organismi che sarebbero altrimenti estremamente vulnerabili (es. i Fasmidi, moltissime farfalle notturne ecc.) (Fig. 14.2) o in predatori che normalmente cacciano d'agguato (es. Mantidi, vari pesci, anfibi, rettili). In diversi gruppi di vertebrati (vari pesci, diversi anuri, i camaleonti ecc.) si è sviluppata la capacità di cambiare rapidamente colore in rapporto all'ambiente in cui si trovano. Un'alternativa comune allo sviluppo di colorazioni appropriate, è lo sviluppo di colorazioni disgiuntive, cioè a chiazze, strisce ecc, che rendano più difficile il riconoscimento della sagoma dell'animale. Infine un caso particolare, specialmente frequente nei pesci che vivono in banchi, è lo sviluppo di superfici riflettenti, che funzionano in rapporto ai movimenti dell'animale. In questo caso gli animali, muovendosi rapidamente in una zona luminosa, causano dei riflessi cangianti, dei lampi di luce che rendono relativamente difficile l'individuazione di ciascun individuo e della sua forma, tanto più che in molti casi ciò si accoppia all'abitudine di questi pesci di vivere in gruppi densi e che si muovono in modo coordinato, cambiando spesso direzione, così che al predatore in avvicinamento viene presentata quella che appare come una superficie lampeggiante nella quale i singoli individui non sono praticamente individuabili.

Naturalmente, come si è accennato, le colorazioni e le forme criptiche facilitano anche l'avvicinamento alle prede da parte dei predatori e sono quindi utili tanto nell'offesa che nella difesa. Ciò rende ragione del fatto che il mimetismo criptico sia un carattere pressoché universale. Solo erbivori estremamente grandi e quindi pressoché immuni da predazione o animali che vivano in ambienti privi di predatori o, infine, le cui carni siano tossiche possono permettersi il lusso di non essere in qualche modo mimetici. In questo caso possono presentare una *colorazione aposematica* (o ammonitrice o di avvertimento) (Fig. 14.3C1-2) così da pubblicizzare la loro pericolosità, come nella farfalla monarca (*Danaus plexippus*), il cui bruco si alimenta di *Asclepias* sp.; piante che contengono glicosidi cardiocinetici tossici per

mammiferi e uccelli. Questo tipo di mimetismo viene imitato dalla *Limenitis archippus*, farfalla appetibile, che imita l'adulto di *D. plexippus* traendone vantaggio, mentre allo stadio di bruco ha una colorazione criptica, assomigliando agli escrementi degli uccelli.

Si deve, comunque, ricordare che il mimetismo criptico può assumere caratteristiche diverse durante lo sviluppo dell'individuo, in rapporto al grado di efficienza degli altri suoi mezzi di difesa o di attacco. Così le larve di moltissimi insetti o i giovani di diversi Vertebrati (*Heliobolus lugubris*) sono assai meglio mimetizzati delle fasi adulte (Fig. 14.4B), non solo, ma il modello può mutare radicalmente nelle varie fasi dello sviluppo.

Il mimetismo criptico è il più semplice da spiegare in termini neo-darwiniani: gli esperimenti già citati su *Biston* e su altri insetti dimostrano perfettamente come variazioni di colorazione, postura e forme anche relativamente modeste possano rappresentare un fattore sufficientemente significativo di sopravvivenza, presentare quello che si dice *un premio di selezione* e, quindi, variazioni casuali favorevoli tenderanno necessariamente a sommarsi.

Del resto, dato che l'esistenza di reti trofiche complesse con l'evidente presenza di predatori anche di livello elevato è ben nota fin dai complessi faunistici del Cambriano inferiore e, presumibilmente, deve risalire a tempi ancora precedenti⁷⁹, è evidente che la spinta selettiva verso il mimetismo criptico ha certamente operato fin dall'antichità più remota in ogni ambiente.

Un'interessante alternativa al semplice mimetismo criptico, al quale, peraltro, è generalmente associata, è la capacità di molti animali di cambiare improvvisamente forma, colori ecc., come nei pesci palla che, se disturbati, si gonfiano improvvisamente e, in diverse specie, erigono le squame spinose che li ricoprono.

Molto più complesse da spiegare nei loro possibili meccanismi sono, invece, le varie forme che può assumere il cosiddetto *mimetismo batesiano* in senso lato, e cioè il fatto che determinati organismi, non solo animali, anziché essere semplicemente criptici, assomigliano molto, in non pochi casi in modo sorprendente, ad altri organismi, magari appartenenti a linee filetiche lontanissime; non solo, ma in questi casi la somiglianza è verso specie che, anziché essere criptiche, sono ben visibili e si difendono a loro volta in vario modo: mediante una difesa attiva, in quanto capaci di infliggere ferite più o meno gravi all'aggressore, o perché velenose o disgustose. In molti casi l'animale effettivamente velenoso è, per forma e colori, molto vistoso, sembra che dica: «Attenzione, io sono qui, girate al largo!» Facciamone qualche esempio.

I casi più semplici, che possono essere interpretati come dovuti ai medesimi meccanismi che hanno determinato il normale mimetismo criptico, sono quelli in

⁷⁹ Non dimentichiamoci, comunque, che moltissimi protozoi sono dei predatori.

cui un animale innocuo somiglia a un animale velenoso o, comunque pericoloso. Ne sono esempi classici molti Ditteri Sirfidi e alcune farfalle, che per forma e colorazione somigliano a vespe (Fig. 14.1D), e analogo è il caso di ditteri innocui, per es. *Eristalis vinetorum* che riproduce in volo il ronzio dell'imenottero aculeato *Apis mellifica*. Al solito i segnali più diversi possono essere imitati non solo a scopo difensivo. A tutti sono famigliari i casi nei quali segnali luminosi vengono usati per facilitare l'incontro dei sessi, come accade per le lucciole. Orbene, le femmine di una specie del genere *Photuris*, nelle foreste nord americane, imitano le emissioni luminose delle femmine di almeno una specie del genere *Photinus* e così ne attirano i maschi e li divorano.

Già molto più complessi sono i casi di *colorazione aposematica*, per esempio quelle di taluni Molluschi nudibranchi e delle Zigene e Itiomidi (Fig. 14.3A1-3, B1-5). Nei Nudibranchi abbiamo un meccanismo assai curioso: alcuni di questi molluschi si nutrono di Celenterati e ne mangiano anche le cellule urticanti, le cnidocisti, tuttavia non solo riescono a mangiarle senza che queste scattino iniettando in chi le tocca il loro liquido urticante, come sa bene chi ha avuto occasione di toccare i tentacoli di una medusa, ma le cnidocisti passano intatte attraverso la parete intestinale alla cavità generale del corpo del mollusco e da qui vanno a posizionarsi nei ciuffi di papille dorsali vivacemente colorate, che svolgono anche la funzione di branchie; qui esse riprendono la loro funzione difensiva. In altri termini, l'animale si arma efficacemente riutilizzando l'equipaggiamento difensivo-offensivo degli animali dei quali si nutre e, così equipaggiato, segnala colla propria colorazione la propria pericolosità!

Il caso delle Zigene è ancora più complesso: queste sono una famiglia di farfalle diurne dal volo assai lento e con ali blu scure con vistose macchie rosse; in un solo caso sono bianche: *Zygaena ephialtes* (Fig. 14.3A1-2), pure velenosa, è essa stessa un mimo di una specie velenosa appartenente a un'altra famiglia, *Amata phegea* (Fig. 14.3A3). Le larve si nutrono di piante che contengono sostanze tossiche e disgustose, queste passano immutate nei tessuti della larva e poi nell'adulto. Una semplicissima sperimentazione dimostra che un uccello inesperto afferra la prima zigene che incontra, ma immediatamente la sputa, dopo di che, non solo evita le altre zigene con macchie dello stesso colore, ma anche i diversi mimi (*mimetismo mülleriano*). Si ha così una situazione simile a quella già ricordata tra *Danaus plexippus* (specie tossica) e la *Limenitis archippus* (specie appetibile) che mima la prima.

Non raramente le colorazioni aposematiche si combinano col mimetismo criptico e con speciali comportamenti, per esempio diversi anfiabi possiedono ghiandole cutanee velenose, una colorazione dorsale tipicamente criptica e, invece, una colorazione ventrale a colori molto vivaci; orbene in condizioni abituali è esposta la su-

perficie dorsale, ma l'animale, se si sente minacciato da vicino, assume improvvisamente una posizione che espone la colorazione aposematica ventrale!

Nell'ambito complesso dei mimetismi del tipo batesiano sono state riconosciute molte varietà, alle quali sono stati dati nomi diversi: gruppi di specie mimetiche comprendenti specie molto velenose, poco velenose e innocue, coppie o gruppi di specie tutte velenose, ecc.; in tutti i casi, comunque vale il fatto che i potenziali predatori, trovando difficile distinguere tra le varie specie, tendono a evitarle tutte.

Un caso ancor più complesso è costituito da varie specie di farfalle, nelle quali non soltanto il mimo è costituito dalle sole femmine mentre i maschi non sono mimetici, ma le femmine in areali diversi mimano specie diverse e in qualche caso, nella medesima località troviamo mimi di due diverse specie-modello. Fra questi probabilmente uno dei più studiati e complessi è quello di *Papilio dardanus* (Fig. 14.4A). In questo caso le popolazioni dell'altopiano etiopico e del Madagascar, dove mancano le specie imitate altrove, hanno i due sessi praticamente identici ed estremamente simili nelle due regioni, ciò indica che questa è la condizione primitiva, considerando la data approssimativa di isolamento del Madagascar. Tuttavia, nelle zone dell'Etiopia a quote relativamente basse, mentre i maschi, come in tutto il resto dell'Africa orientale, conservano l'habitus tipico della specie, le femmine mimano *Amauris niavius* (Fig. 14.4A6), e, per esempio in Uganda, mimano anche *Amauris echeria* e *Danaus chrysippus* (Fig. 14.4A4), talvolta nella stessa regione.

In linea di massima i *mimi* sono simpatrici coi loro modelli, ma si verificano anche casi nei quali i mimi si trovano solamente in zone adiacenti a quelle nelle quali i *modelli* sono presenti. Ciò ha dato luogo a diverse discussioni, ma, per quanto mi è lecito giudicare, l'ipotesi più probabile mi sembra che l'attuale distribuzione sia legata a un'originale simpatia delle specie in questione, che tuttavia si accompagnava a diverse specializzazioni di nicchia, successivamente le due nicchie si sono separate geograficamente (come in Africa per esempio, dove a causa dei mutamenti climatici che hanno caratterizzato i periodi pluviali e interpluviali del Pleistocene vi sono state estinzioni locali rispettivamente dei modelli e dei mimi, così che oggi i rispettivi areali di distribuzione risultano separati).

Come accennato, tutte le molteplici forme di mimetismo che esistono hanno una funzione evidente, che in moltissimi casi è stata verificata sperimentalmente. Si è anche detto che in taluni casi ne è stato anche indagato il determinismo genetico. Resta da vedere come darne una spiegazione in termini di meccanismi evolutivi.

Si è ugualmente sottolineato come il mimetismo criptico, almeno nelle sue forme più semplici, possa essere spiegato in modo soddisfacente ammettendo un probabile premio di selezione anche per quelle modeste variazioni casuali che abbiano portato a un'iniziale, sia pur lieve, rassomiglianza col modello, dopo di che può bene essere ipotizzata un'evoluzione canalizzata che premiava costantemente le va-

riazioni che avvicinavano maggiormente i soggetti al modello. Anche nell'ipotesi che durante il processo il modello stesso potesse modificarsi, sia pure in modo un po' più complesso, la coevoluzione del mimetismo criptico in base alle condizioni ambientali non pone difficoltà, come è stato ben dimostrato nel caso, semplice ma paradigmatico, di *Biston betularia* (Fig. 11.1C).

Molto più dubbie sono le ipotesi formulate per spiegare le molteplici forme del mimetismo batesiano e altri casi dei quali si è dato qualche esempio.

Mentre, come si è detto, l'evoluzione del mimetismo criptico si può adeguatamente spiegare con un classico modello neo-darwiniano: una selezione positiva, anche di modesta entità ma che porta al continuo sommarsi delle varianti più efficaci (si noti, tuttavia, che negli esperimenti classici come il sempre rammentato studio su *Biston betularia* quella che si è constatata è la selezione positiva del mutante scuro, già esistente sporadicamente all'inizio delle osservazioni, così come si è constatato, dopo che sono cessati i fenomeni di inquinamento che annerivano i tronchi delle betulle, il rapido «ritorno» della prevalenza degli individui chiari), una spiegazione per l'evoluzione dei casi di mimetismo batesiano presenta maggiori difficoltà.

Una delle ipotesi che sono state formulate per spiegare tanto la rarità del classico mimetismo batesiano nei lepidotteri maschi che il suo affermarsi nelle femmine e, si badi, solo per essi (certamente non per casi come quello di una lucertola, *Helicobolus lugubris* (Fig. 14.4B1-2), del deserto del Kalahari, in cui il giovane è un mimo batesiano dei coleotteri del genere *Anthia* (Fig. 14.4B3)) è la seguente: il fatto che i maschi siano mimetici molto più di rado delle femmine si spiegherebbe col fatto che i maschi normalmente si accoppiano con diverse femmine, mentre le femmine di moltissime specie si accoppiano una sola volta; i maschi, già che essi devono interagire tanto con altri maschi che con diverse femmine, dovrebbero essere facilmente riconoscibili e perciò soggetti a una decisa selezione stabilizzante, mentre, poiché appunto un solo maschio può fecondare diverse femmine, la perdita di un certo numero di maschi avrebbe un costo irrilevante per il successo riproduttivo della popolazione. Il contrario vale per le femmine; per queste si postula un'iniziale mutazione, possibilmente dominante, che casualmente porta il mimo ad avere una qualche somiglianza iniziale col modello, sufficiente a determinare un vantaggio selettivo; successivamente, il fenotipo mimetico sarebbe perfezionato da una selezione canalizzata di piccole mutazioni a loci modificatori. Come si è accennato, in diversi casi, particolarmente fra i papilionidi, i meccanismi genetici operanti attualmente per il controllo del fenotipo sono noti, tuttavia questa spiegazione mi convince fino a un certo punto, ipoteticamente è certamente possibile, ma richiede tutta una serie ben concatenata di mutazioni *ad hoc*.

Infine non dobbiamo dimenticare che, accanto alla grande varietà dei mimetismi batesiani degli animali, non mancano, anche se più rari, analoghi fenomeni fra le piante. Non sono rare, infatti, piante (e funghi) che *mimano* corrispondenti piante velenose vi sono anche casi di piante i cui fiori nella forma, disegni, colori e odori *mimano* degli animali: classico è il caso di un'orchidea (*Ophrys insectifera*) (Fig. 14.4C) i cui fiori per forma e colori somigliano alle femmine di un imenottero e così attirano i maschi che, nel tentativo di copulare il fiore, ne determinano l'impollinazione!

Se consideriamo la grande varietà degli organismi che presentano una qualche forma di mimetismo batesiano, è ben possibile che, in realtà, si siano seguite nella sua realizzazione molte vie diverse.

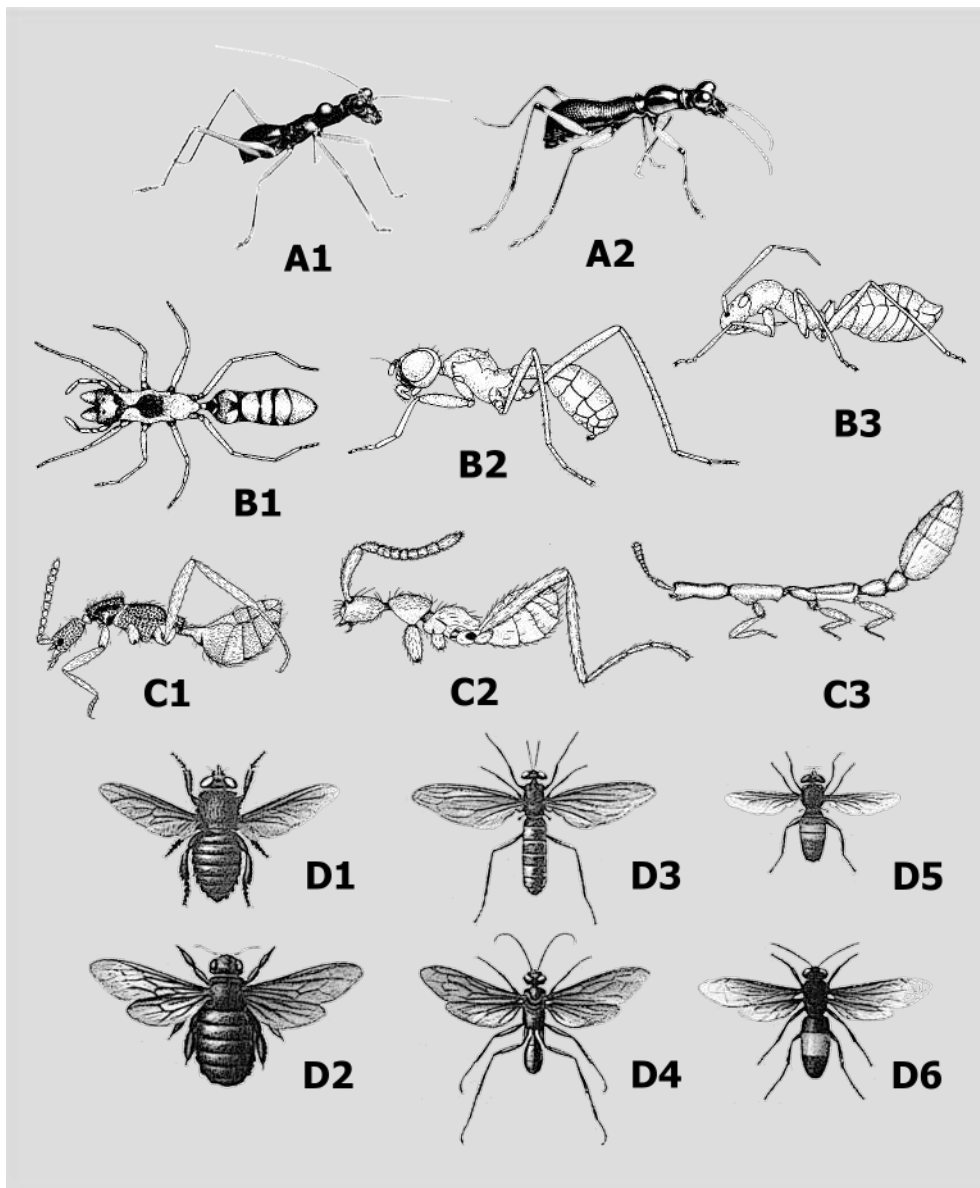


Figura 14.1 – Mimetismo batesiano: (A1) *Condylodera* (Orthoptera: Tettigoniidae), (A2) *Tricondyla* (Coleoptera: Carabidae). – B) Alcuni esempi di mirmecomorfismo (mimetismo spesso correlato alla vita del mimo in stretta associazione con le formiche): (B1) *Sphecotypus* (Araneidae: Clubionidae), (B2) *Badisis* (Diptera: Micropezidae), (B3) un rincote (Hemiptera: Miridae). – C) Stafilinidi mimetici viventi insieme alle formiche combattenti: nelle Americhe (C1) *Mymeciton antennatum* simbiote di *Labidus* e (C2) *Ecitosius gracilis* simbiote di *Neivamyrmex*, (C3) *Mimanomma spectrum* simbiote di *Anomma*. – D) Ditteri che imitano imenotteri: (D1) *Hyperechia fera* (Dipt.: Asilidae) mimo di (D2) *Xylocopa violacea* (Hym.: Apidae), (D3) *Mydas* sp. (Dipt.: Mydidae) mimo di (D4) *Macromeris violacea* (Hym.: Pompilidae), (D5) *Milesia vespoides* (Dipt.: Syrphidae) mimo di (D6) *Vespa cincta* (Hym.: Vespidae).

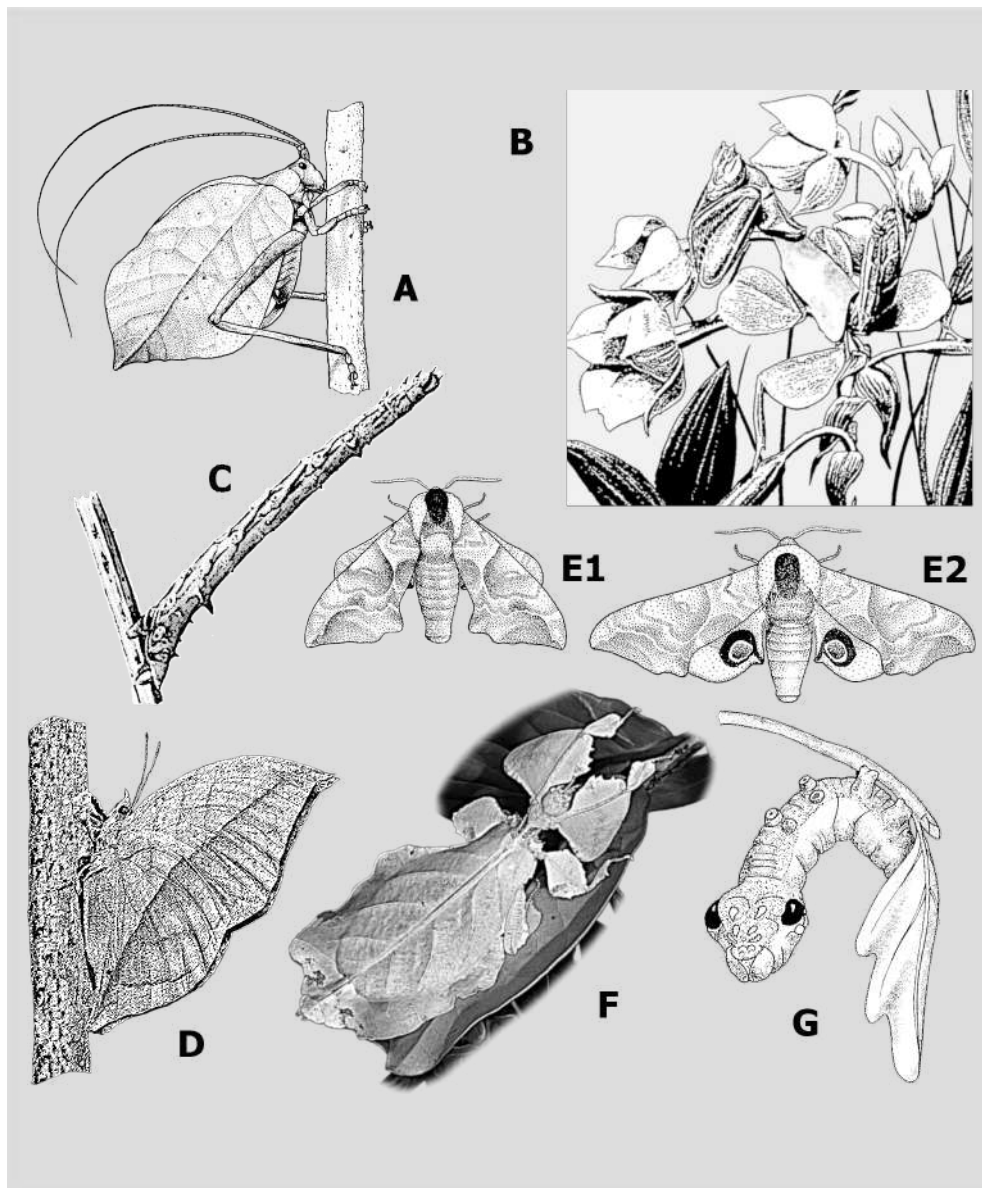


Figura 14.2 – Mimetismo criptico: **A**) *Mimetica mortuifolia* (Orthoptera: Tettigoniidae); **B**) *Hymenopus coronatus* (Mantoidea: Hymenopodidae) [mantide che imita la forma dei fiori di orchidea]; **C**) bruco di *Angerona prunaria* (Lepidoptera: Geometridae); **D**) *Kallima inachus* (Lepidoptera: Nymphalidae); **E**) *Smerinthus ocellatus* (Lepidoptera: Sphingidae) in posizione di riposo (**E1**) e quando è disturbata (**E2**) in cui sono visibili i finti occhi; **F**) *Phyllium giganteum* (Phasmatodea: Phylliidae); **G**) bruco di *Hemeroplanes ornatus* (Lepidoptera: Sphingidae), quando è disturbato gonfia la parte anteriore mimando un piccolo serpente mostrando falsi occhi e oscilla sibilando.

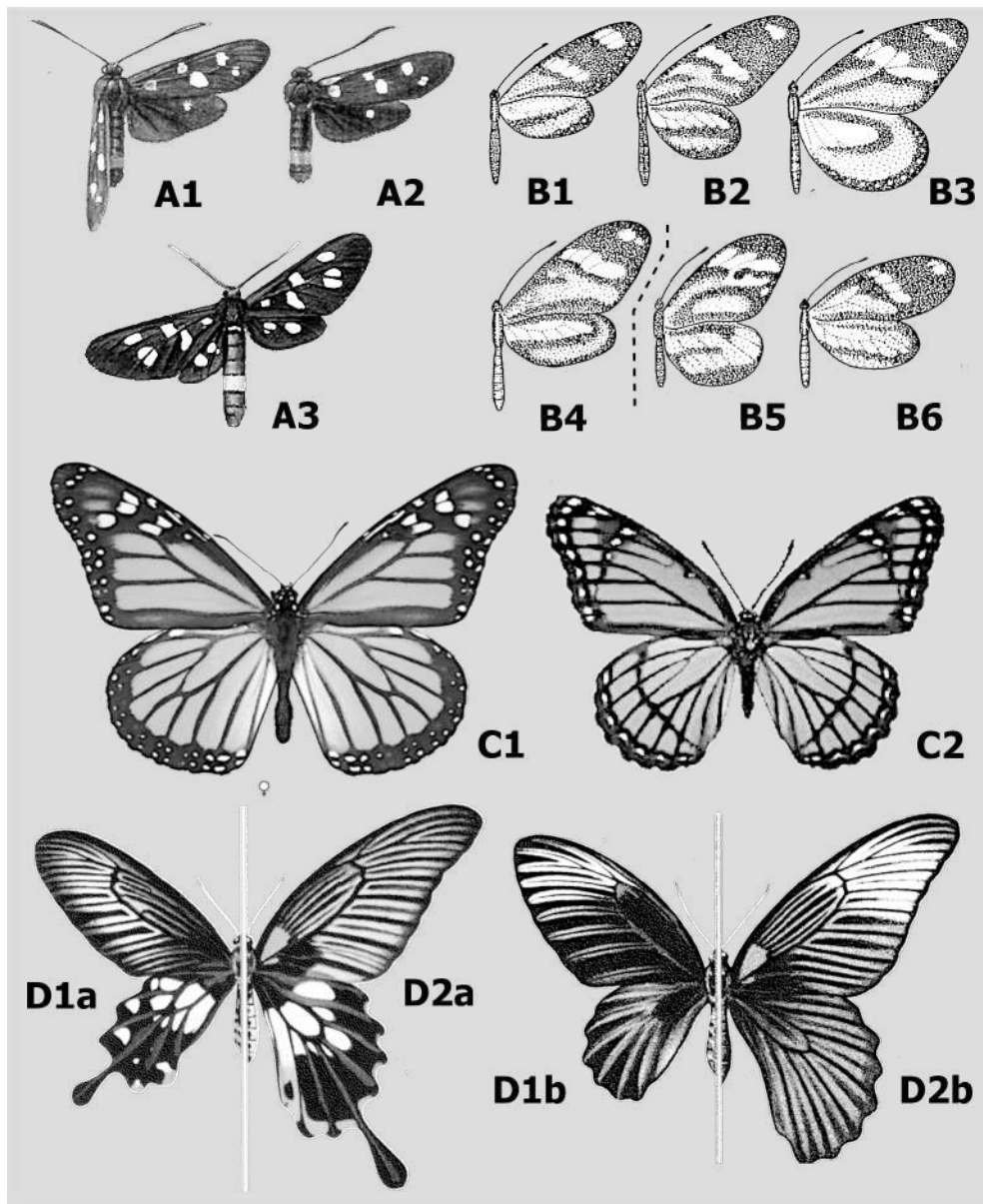


Figura 14.3 – Mimetismo mülleriano: **A1**) *Zygena ephialthes ephialthes* (Lepidoptera: Zygaenidae), **A2**) *Zygena ephialthes coronillae*; **A3**) *Amata phegea* (Lepidoptera: Erebidae). – **B**) Ithomiidae (Lepidoptera): le specie (**B1-B4**) sono tossiche e simili tra loro mentre le (**B5-B6**) sono edibili, ma mimano quelle velenose (*mimetismo batesiano*). – **C1**) *Danaus plexippus* (Lep.: Nymphalidae); (**C2**) *Limenitis archippus* (Lep.: Nymphalidae) [ambidue le specie sono tossiche e presentano una colorazione di avvertimento (*aposematica*)]. – Mimetismo batesiano: ♀♀ polimorfe di *Papilio memnon* (specie edule), la forme (**D2a** e **D2b**) mimano due specie tossiche di *Atrophaneura* (**D1a**) *A. nox* e (**D1b**) *A. coon*.

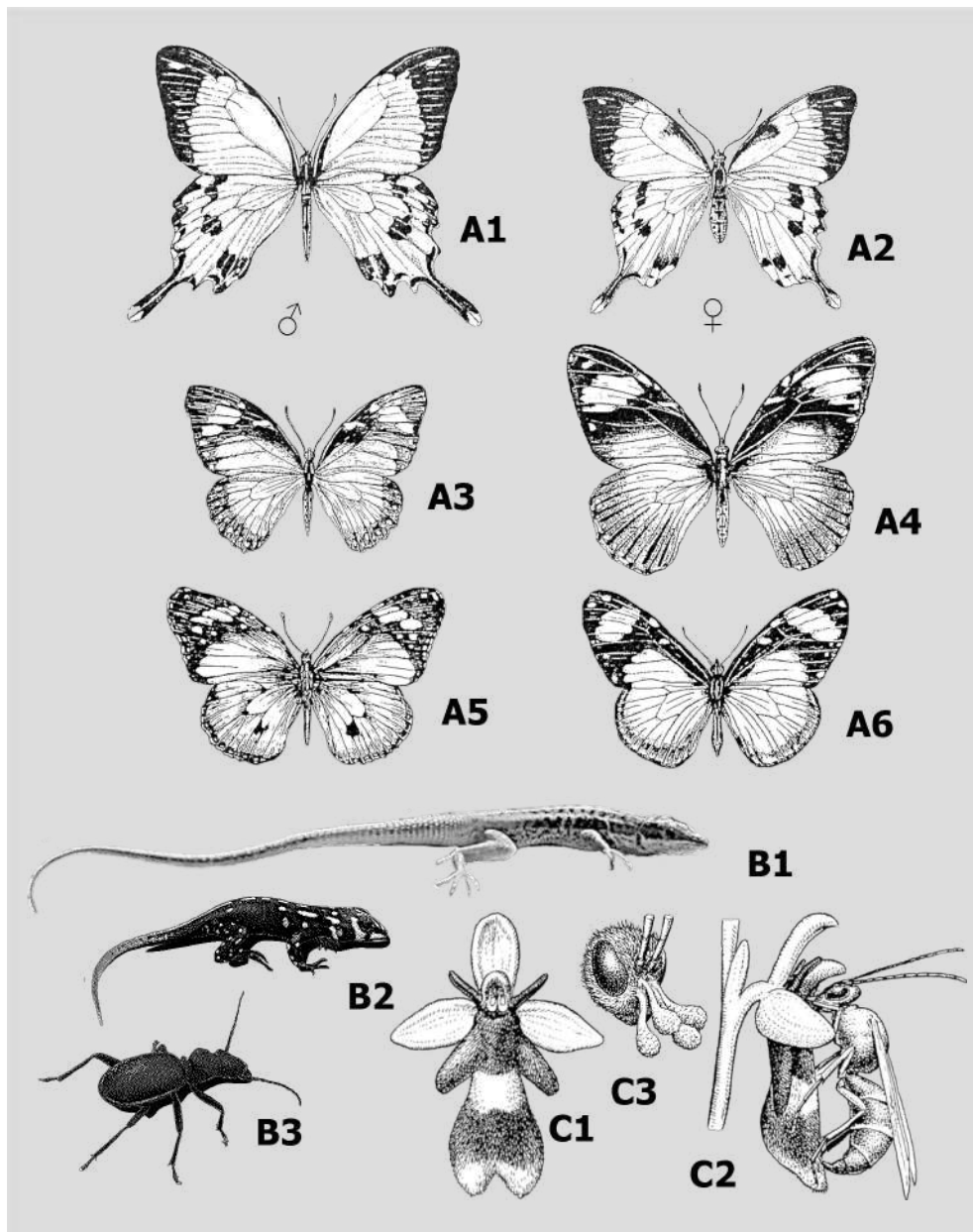


Figura 14.4 – Mimetismo batesiano: **A)** Le femmine della specie africana *Papilio dardanus* (Lepidoptera: Papilionidae) [(A1-A2) maschio e femmina nella forma tipica], a seconda delle popolazioni, imitano farfalle tossiche; qui sono riportati due esempi: la ♀ della f. *trophonius* (A3) mima *Danaus chrysippus* (Papilionidae) (A4) e la ♀ della f. *hippocoon* (A5) mima *Amauris niavius* (Nymphalidae) (A6). – Mimetismo criptico: **B)** *Heliobolus lugubris* (Reptilia: Lacertidae): adulto (B1), il giovane (B2) mima *Anthia* (Coleottero: Carabidae) (B3). – Mimetismo pouyanniano: **C)** *Ophrys insectifera* (Orchidaceae) [riproduzione entomofila mediante imenotteri] il cui fiore mima le ♀♀ delle specie di *Argogorytes mystaceus* e *fargeii* (Crabonidae); (C1) fiore; (C2) ♂ in atto di conulare e (C3) testa del ♂ con incollati i sacchi nollinici

XV – COMPETIZIONE

La competizione come fattore dell'evoluzione è un fenomeno profondamente diverso dal rapporto preda-predatore. Dobbiamo, infatti, distinguere fra competizione intraspecifica e competizione interspecifica. Nel rapporto preda-predatore il secondo utilizza la preda come fonte di cibo (e si è considerata la sostanziale identità concettuale fra la classica predazione, in cui il predatore uccide la preda, la predazione parziale, in cui il predatore, come potrebbe essere il caso di una sanguisuga o una zanzara, si nutre bensì a spese della preda, ma non la uccide e i casi degli erbivori che utilizzano un alimento vegetale anziché animale), viceversa nella competizione classica la morte o il danno che subisce il soccombente sono generalmente una conseguenza indiretta della competizione stessa, in quanto la competizione sottrae al perdente risorse essenziali (per es. risorse alimentari, spazi di nidificazione ecc.).

Sia la competizione intraspecifica che interspecifica sono importanti fattori nel determinismo dei fenomeni evolutivi.

Cominciamo con la *competizione intraspecifica*, già che ne abbiamo precedentemente fatto alcuni esempi e, per ora, ci limiteremo agli animali. Gli animali competono all'interno di una medesima popolazione sostanzialmente per due cose: il territorio e il rango gerarchico, entrambi cruciali nel determinare il successo riproduttivo. Molto spesso i due fattori sono operativamente congiunti. I casi più classici sono quelli nei quali abbiamo due competizioni parallele: una competizione fra maschi e una fra femmine. Generalmente, inoltre, la competizione è *ritualizzata*, cioè si svolge attraverso una serie di segnali reciproci o di scontri fisici che, tuttavia, non hanno in genere conseguenze gravi per i contendenti. Di fatto il maschio che si appropria di un territorio e lo difende con successo dimostra con ciò la sua forma fisica e, indirettamente, di possedere un buon patrimonio genetico⁸⁰. Per gli animali territoriali, le preferenze delle femmine vanno generalmente a quello che

⁸⁰ Fu Darwin il primo a sottolineare l'importanza evolutiva della selezione sessuale. Il problema, nei suoi meccanismi e nella sua evoluzione nei vari taxa, è estremamente complesso e sarebbe opportuno fare una certa esemplificazione per mostrarne varietà e complessità. Comunque è generale la constatazione che, posto che vi sia possibilità di scelta, le preferenze per l'accoppiamento vanno agli individui che sembrano dimostrare la migliore fitness fisica e, se territoriali, il territorio migliore.

ha il territorio migliore, cioè, in pratica, che può assicurare le maggiori risorse per l'allevamento della prole.

È estremamente raro, ma ve ne sono esempi ben documentati, che la competizione intraspecifica sia mirata alla distruzione dei competitori: si conoscono casi di conflitti spinti all'estremo fra formiche appartenenti alla stessa specie, ugualmente sono stati descritti conflitti sanguinosi fra comunità di ratti e almeno un caso nel quale un gruppo di scimpanzé distrusse un altro gruppo mediante una serie di agguati mortali. Più frequenti sono i casi di aggressioni mortali verso cuccioli. Comunque i casi di aggressioni mortali intraspecifiche sono, a quanto pare, quasi sempre e solamente legati a condizioni di forte stress ambientale e di estrema carenza di qualche risorsa essenziale.

La competizione intraspecifica, che attirò particolarmente l'attenzione di Darwin nell'aspetto di selezione sessuale, tende a selezionare costantemente gli individui che presentano la maggiore fitness ambientale e, eventualmente, a stimolare l'accentuazione di quei caratteri che per un qualsiasi motivo costituiscano un vantaggio ai fini riproduttivi. È stato osservato che, in certi casi, ciò può portare a forme iperteliche, nelle quali, cioè, determinati caratteri si accentuino in misura tale da divenire nocivi per qualche altro aspetto della biologia dell'individuo. In realtà ciò, di regola, non si verifica: lo svantaggio potenziale si manifesta solo qualora vi sia un rapido cambiamento nei parametri ambientali. Un caso del genere potrebbe essere stato quello dei Megaceri irlandesi nel Pleistocene. Si è accennato in precedenza al fatto che, in Irlanda, i megaceri raggiunsero misure relativamente gigantesche per un cervide e correlativamente i palchi dei maschi arrivarono ad avere una larghezza che poteva raggiungere i tre metri. È evidente che si ebbe un tipico caso di selezione sessuale che premiava i maschi più grandi. Nei cervidi, infatti, in diverse linee filetiche vi è un rapporto allometrico positivo fra la massa corporea e le dimensioni delle corna e il maschio di maggiori dimensioni gode di un vantaggio negli scontri con gli altri maschi per il controllo delle femmine. D'altra parte, durante il periodo che vide la massima diffusione dei grandi Megaceri, l'Irlanda era un paese essenzialmente coperto da praterie, con una scarsissima copertura forestale. Successivamente si ebbe una rapida modificazione climatica con la conseguente trasformazione della vegetazione, che divenne sostanzialmente costituita da foreste di conifere e poi di latifoglie. L'estinzione dei Megaceri giganti coincide con la diffusione delle foreste e si è argomentato che palchi come quelli dei Megaceri, impedivano praticamente a questi animali di muoversi nel nuovo ambiente e li rendevano particolarmente vulnerabili. Casi interessanti sono quelli di diversi uccelli (ad esempio nelle Paradisee, nei Fagianiani, Pavoni ecc.) In questi animali i maschi sono generalmente più grandi delle femmine e presentano piumaggi, caruncole ecc. vistosi e vivacemente colorati. Mentre lo sviluppo di questi caratteri sessuali secon-

dari rende i maschi più vistosi anche per i predatori, indirettamente potrebbe rappresentare un vantaggio per le femmine che vedrebbero diminuire la pressione di predazione a spese dei maschi⁸¹. Il loro grado di sviluppo è indicativo della condizione del maschio e attrae le femmine verso gli individui che così dimostrano condizioni fisiche particolarmente buone.

La *competizione interspecifica*, a giudicare da quello che è stato osservato in epoca storica, deve essere stata causa frequente di estinzione di popolazioni. Generalmente la competizione interspecifica è una competizione indiretta, cioè le due specie (o, in certi casi, complessi di specie) utilizzano entrambe una o più risorse terze ed è praticamente inevitabile che, prima o poi, la risorsa stessa non sia sufficiente ai fabbisogni di entrambe le popolazioni. Qualora la popolazione *A* per un meccanismo qualsiasi: maggiore prolificità, maggiori dimensioni ecc. riesca ad appropriarsi dell'intera risorsa, la popolazione *B*, esclusa, necessariamente si estingue. Come si è già detto, si attribuisce a questo fenomeno l'ondata di estinzioni che colpì buona parte della fauna del Sud America quando, col ripristino della comunicazione terrestre fra Nord e Sud America nel Pliocene, un buon numero di taxa nord-americani invasero l'America meridionale. Naturalmente, la competizione interspecifica può essere ridotta o eliminata dalla *specializzazione di nicchia* delle specie potenzialmente in competizione. La specializzazione di nicchia viene comunemente studiata in ecologia, ma deve essere sempre stata un importante fattore di speciazione. Sono significativi due fatti: da un lato non è rara la constatazione che, dove due specie potenzialmente competitive per qualche risorsa coabitano, esse tendono a occupare due nicchie ecologiche distinte, così da ridurre la competizione; mentre quando le risorse potenzialmente utili per entrambe divengono scarse, allora la competizione diviene evidente, in quanto una delle due specie comincia a invadere la nicchia dell'altra. In pari tempo, se per una ragione qualsiasi in una zona dove esistono tutte le risorse necessarie a entrambe le specie ne sia presente una sola, anche a densità relativamente basse, la specie presente utilizza almeno in parte tutte le risorse che sarebbero caratteristiche della specie assente.

D'altra parte, in assenza di competizione, la specie che compare nel territorio che comincia a colonizzare, spesso non solo ha un'esplosione di popolazione, ma anche la sua variabilità tende ad aumentare, aprendo la via alla specializzazione di nicchia, spessissimo accompagnata da un differenziamento morfologico (il fenomeno è generalmente noto col nome di *effetto del fondatore*). Caratteristico è, a questo riguardo, il caso dei Ciclidi (Fig. 15.1) che popolano i laghi della frattura tettonica nota come "fessura del Rift" in Africa orientale, e quello, studiatissimo, delle Drosophile delle Hawaii.

⁸¹ In tutti questi casi si tratta di specie poligame, nelle quali è normale un certo squilibrio numerico dei sessi a vantaggio delle femmine.

D'altra parte, non sempre le estinzioni legate all'invasione di un territorio da parte di una specie proveniente da un'altra biocenosi sono il risultato di una competizione interspecifica. In alcuni casi non si è certamente trattato di competizione, ma dell'effetto dell'introduzione di uno o più predatori o di parassiti. Un caso perfetto di estinzione da predazione è quello dello scricciolo dell'isola Chatham, un uccellino strettamente terrestre (in quella piccola isola non c'erano predatori): quando vi fu costruito un faro, il primo guardiano vi portò il suo gatto, e gli unici esemplari conservati di questo uccello sono quelli che il gatto portò al suo padrone (che, fortunatamente, li conservò).

Un caso grandioso e del quale si è già detto, ma più complesso e discusso, è quello della rapida estinzione di diversi ordini di mammiferi sud americani, subito dopo la ricostituzione dell'istmo di Panama e l'invasione del Sud America da parte di molti ordini di mammiferi nord-americani. In realtà, in questo caso deve aver funzionato un doppio meccanismo: in Sud America, come si è detto, i soli grandi predatori presenti erano marsupiali e l'estinzione di vari erbivori fu, probabilmente, piuttosto l'opera dei predatori placentati provenienti dal Nord, e, solo in misura minore della concorrenza con gli erbivori nuovi arrivati. Viceversa, l'estinzione dei grandi predatori marsupiali dovrebbe essere stata l'effetto della scomparsa delle loro prede abituali dovuta al proliferare dei predatori placentati; il fenomeno cioè sarebbe riconducibile al sommarsi di predazione e competizione.

Talvolta la competizione interspecifica potrebbe essere stata il motore di alcune dei principali eventi dell'evoluzione. Durante il Triassico abbiamo visto la rapida radiazione e successiva estinzione di quasi tutti i Terapsidi, salvo i pochi, piccoli, che sopravvissero trasformati in Mammiferi. Abbiamo osservato che in pari tempo il Triassico vide una grande radiazione dei Rettili, in particolare degli Arcosauri. È plausibile supporre che, mentre i Terapsidi diurni soccombevano alla competizione con gli Arcosauri, questi, sostanzialmente eterotermi e diurni, lasciavano libero campo a un'ulteriore evoluzione dei piccoli terapsidi notturni insettivori, che avevano già raggiunto, almeno parzialmente, un grado di omeotermia (legato a un complesso di adattamenti dell'apparato masticatorio, respiratorio, del cervello olfattivo, della cute ecc.) che consentiva un'attività prevalentemente notturna. Un altro esempio probabile di estinzione per competizione è la scomparsa nel Cretaceo di tutti i piccoli rettili volanti, mentre si affermano le specie grandi e grandissime, e la parallela radiazione degli uccelli ancora di dimensioni modeste.

A proposito di competizione per l'uso di determinati elementi dell'ecosistema, è consuetudine presumere che funzioni regolarmente la cosiddetta *esclusione di nicchia*, cioè che la nicchia di ciascuna popolazione differisca almeno per l'uso di una risorsa dalle nicchie di tutte le altre popolazioni che costituiscono una data biocenosi. Sebbene questa sia una situazione estremamente frequente, ci sono delle

eccezioni. La teoria generale vorrebbe che, ove due popolazioni competano per tutti i fattori della nicchia o almeno per alcuni fattori essenziali, una delle specie in competizione debba soccombere. In realtà, talvolta si verifica un equilibrio fluttuante. Un caso tipico si dà quando le due specie in competizione siano attaccate dagli stessi predatori. In questo caso il/i predatori predano di preferenza sulla specie più comune. Se il competitore A è in vantaggio su B , esso tenderà ad aumentare e parallelamente verrà sempre più frequentemente attaccato dal predatore. Raggiunte certe densità può accadere che i predatori inducano una flessione nella popolazione di A cui consegue una diminuzione della pressione competitiva verso B che, quindi, aumenta a sua volta e così via. Analogo è il caso delle patologie epidemiche, che possono colpire esclusivamente il competitore potenzialmente dominante, ma che si manifesteranno come epidemie precisamente solo quando questo raggiunge una densità critica. Infine possono variare periodicamente o quasi alcuni parametri dell'ecosistema, così che si verifica una particolare esclusione di nicchia in cui l'uno o l'altro dei competitori si trova temporaneamente avvantaggiato.

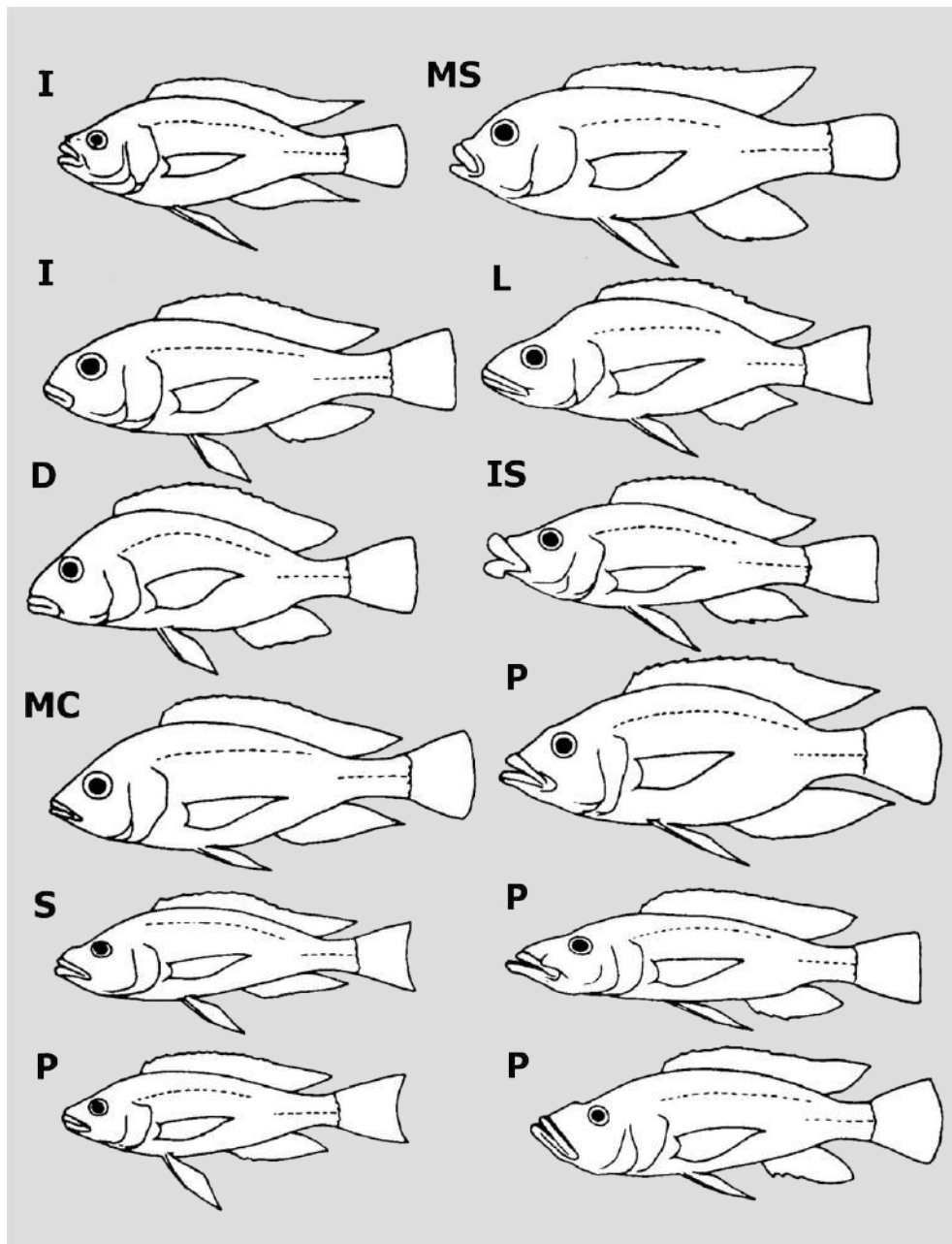


Figura 15.1 – Radiazione adattativa ed esclusione di nicchia nei Ciclidi del genere *Haplochromis* del Lago Vittoria in Africa (le lettere indicano l'alimentazione): **I**) insettivoro, **IS**) insettivoro specializzato (estrae pupe e larve dalle tane), **D**) detritivoro, **L**) pedofago (preda uova o avannotti direttamente dalla bocca dei ciclidi che usano la bocca come incubatore), **MC**) mangiatore di molluschi che schiaccia con la faringe, **MS**) mangiatore di molluschi che estrae dalla conchiglia, **P**) piscivoro, **S**) mangiatore di scaglie. [Il Lago Vittoria ha avuto origine ca. 780.000 anni fa e conta 170 specie di ciclidi appartenenti quasi tutte a questo genere].

XVI – Simbiosi

(*Simbiosi mutualistiche, commensalismo e parassitismo, cicli biologici*)

A prima vista, i concetti di simbiosi, parassitismo e predazione sembrano semplici e intuitivi e si potrebbe passare semplicemente a illustrarne degli esempi per vedere quali interpretazioni darne in chiave di biologia evolutiva. In realtà non è affatto così. Appena si cerca di avvicinarsi al nucleo essenziale dei fenomeni raggruppati sotto queste etichette per cercare di giungere a una qualche generalizzazione, i problemi si moltiplicano a prescindere dal fatto che, ovviamente, non esiste una documentazione paleontologica che permetta di verificare la validità delle nostre ipotesi sui meccanismi che hanno condotto a rapporti spesso estremamente complessi.

Tanto per cominciare, il concetto di *simbiosi* alla lettera vuol dire “vita insieme” ed è comprensivo di ogni tipo di relazione stabile nell’economia vitale di due o più organismi. Pertanto, dovremmo considerare separatamente i rapporti *mutualistici*, nei quali tutti gli individui che partecipano alla relazione ne ricavano vantaggio; il *commensalismo*, nel quale una o più delle specie coinvolte approfittano dell’attività dell’ospite, ma senza che questi ne abbia danno; e infine i *rapporti parassitari*, nei quali una delle parti coinvolte nella simbiosi è più o meno gravemente danneggiata dall’altra. Comunque, come vedremo, anche queste distinzioni non sono nette, particolarmente nel caso di organismi a cicli complessi di cui esistono diversi esempi e qui ne ricorderemo almeno uno, nel quale il tipo di interazione è ambivalente: l’organismo ospitante, un’orchidea, ha assoluta necessità del suo simbiote, un fungo, ma lo confina nettamente in alcune zone e le ife fungine che passano tali limiti sono sistematicamente distrutte!

Si può tranquillamente affermare che tutti gli organismi, almeno in certi periodi della loro vita, sono partecipi di simbiosi e che molto presumibilmente così è stato fin dalle più remote ere geologiche, anche se vogliamo dimenticarci l’ipotesi, oggi generalmente accettata, che all’origine della cellula eucariote ci sia stato lo sviluppo di un complesso di rapporti simbiotici fra diversi procarioti.

Il livello di integrazione, cioè di interdipendenza fra gli organismi simbiotici può essere diversissimo: dalla totale interdipendenza, nella quale tutti gli organismi coinvolti non possono sopravvivere in assenza di uno dei partecipanti normali del rapporto, a un rapporto estremamente lasso, pressoché facoltativo. Naturalmente,

poi, nel caso dei parassiti, l'ospite ne farebbe senz'altro a meno ed è il parassita ad essere strettamente obbligato alla simbiosi.

Nel rimanente di questo capitolo esamineremo un certo numero di casi esemplari, cercando di darne un'interpretazione e di sottolinearne le eventuali difficoltà. Una forma estremamente primitiva ma ugualmente assai importante di simbiosi mutualistica è costituita dalle **endosimbiosi** presenti in certi protozoi, ne citiamo tre esempi.

Il primo riguarda il ciliato *Paramecium bursaria*, che come tutti i ciliati, è un eterotrofo e si alimenta normalmente, tuttavia di regola contiene un gran numero di alghe verdi unicellulari e si è constatato che gli esemplari di paramecio che non contengono clorelle, quando le incontrano le fagocitano, ma non le digeriscono fino a che queste non raggiungono una certa densità nel citoplasma del paramecio, dopo di che, se altre clorelle vengono ingerite, queste ultime vengono regolarmente digerite. Normalmente si ha uno scambio di nutrienti fra il paramecio e le alghe, ma se il paramecio viene privato completamente di alimenti, allora, per così dire, si decide a digerire anche le sue clorelle simbiotiche. Generalmente si considera che questo possa rappresentare un modello paragonabile alla simbiosi con batteri fotosintetici che si pensa stiano all'origine dei plastidi.

Ugualmente suggestiva è l'endosimbiosi presentata dall'ameba gigante *Pelomyxa palustris*. Questa, quando è priva di simbiotiche, è un saprobio anaerobio che metabolizza particelle organiche complesse fino ad acido lattico. Peraltro, *P. palustris* frequentemente forma simbiosi con dei batteri aerobi. In questi casi, per sopravvivere l'ameba richiede tassativamente di assorbire ossigeno, passa, cioè a un metabolismo aerobio, fornendo ossigeno ai suoi simbiotiche che le procurano energia in modo molto simile al meccanismo di funzionamento dei mitocondri.

Il terzo esempio che faremo è quello di *Myxotricha paradoxa*, un flagellato polimastigino, a sua volta simbiotico nell'intestino di alcune termiti e che possiede relativamente pochi flagelli apicali, tuttavia su tutta la sua superficie sono attaccate due specie di spirochete che oscillano in modo rigorosamente coordinato e che sono il principale mezzo propulsivo del flagellato.

Un caso di simbiosi particolarissimo per i suoi effetti, in quanto causa di incompatibilità riproduttiva, è la cosiddetta **incompatibilità citoplasmatica** fra uova e spermatozoi di specie diverse, che è stata constatata in diversi gruppi di ditteri (drosofile, zanzare) e di imenotteri (varie vespe parassite). In questi casi i gameti contengono dei procarioti simbiotici che distruggono il genoma dello spermio privo del simbiotico "giusto". Comunque, se i batteri vengono distrutti da un trattamento antibiotico l'ibridazione diviene possibile!

Le simbiosi mutualistiche in ambienti terrestri

Dovendo necessariamente scegliere degli esempi in un campo praticamente illimitato, mi limiterò a prendere in considerazione quelli che caratterizzano popolazioni terrestri, anche se, in certi casi, l'uno o l'altro partecipe della simbiosi ha una qualche fase acquatica nel suo ciclo biologico.

Tuttavia, non si può mancare di far cenno ai tanti esempi di animali marini, in particolar modo spugne e celenterati, i cui tessuti, piuttosto trasparenti, ospitano clorelle, xantelle, ecc., cui si devono in gran parte gli straordinari colori delle barriere coralline. Sotto il profilo della storia dell'evoluzione, le simbiosi con alghe e batteri fotosintetici potrebbero aver giocato in modo decisivo nella transizione fra Protozoi o Protisti che dir si voglia e Metazoi. Infatti, se è vero che ciò che differenzia una colonia di protozoi da un metazoo è il fatto che in quest'ultimo esistono dei collegamenti fra le cellule (desmosomi), la coesione nelle colonie di protozoi è dovuta solamente ai glicocalici che funzionano da collante. In pratica, la coesione dei tessuti animali è sempre dovuta o al collagene o a composti a esso molto affini, inoltre occorre ricordare che la loro sintesi richiede tassativamente di avvenire in un ambiente ossidante. Ma, come si è visto, l'atmosfera, quando sono comparsi i primi metazoi, era ancora povera di ossigeno e ben poco doveva esserne sciolto nelle acque, così che queste sintesi essenziali dovevano essere relativamente difficili. Tuttavia, la situazione poteva essere ben diversa per organismi abbastanza trasparenti da ospitare simbionti fotosintetici, che avrebbero creato un microambiente endocellulare ben ossigenato e, quindi, capace di una regolare sintesi del collagene.

Riprendendo il nostro discorso, viene naturale citare come primo esempio quello dei Licheni, in cui le ife fungine costituiscono un feltro nelle cui maglie si sviluppano le alghe, dando origine a una serie di organismi caratteristici, "specie" ben riconoscibili. Naturalmente, sia i funghi che le alghe, con opportuni accorgimenti possono essere coltivate separatamente e, quindi oggi i botanici tendono a dare a ciascuno dei componenti del lichene un proprio nome specifico. Comunque è importante concettualmente sottolineare come i licheni siano tipici organismi pionieri, fra i primi, cioè, a colonizzare ambienti privi di vita. È quanto mai verosimile che essi siano stati anche i primi colonizzatori delle terre emerse.

Possiamo praticamente dividere i casi di *simbiosi mutualistica* per quanto riguarda gli animali in tre categorie e in altre tre per quanto riguarda i vegetali e i funghi: simbiosi fra animali, simbiosi fra animali e piante, simbiosi fra animali e batteri, simbiosi fra piante, simbiosi fra piante e funghi e simbiosi fra piante e batteri.

Cominceremo la nostra scelta di esempi con la premessa che le simbiosi fra vertebrati non sono generalmente obbligatorie per nessuna delle due specie partecipanti.

Si possono facilmente osservare negli ambienti tropicali due tipi di simbiosi fra uccelli e altri vertebrati terrestri: tale è il caso delle Bufaghe (*Buphagus erythrorhynchus*) africane, piccoli uccelli che si posano su erbivori sia selvatici che domestici e ricercano fra il pelo i parassiti, specialmente zecche, che infestano i loro ospiti; analogo è il caso del cosiddetto Guardiano dei coccodrilli (*Pluvianus aegyptius*), che visita alla ricerca di cibo le bocche aperte dei coccodrilli, che riposano sulle rive (il tenere aperta la bocca serve ai coccodrilli per la termoregolazione, esattamente come, per es. nei cani, l'ansimare, magari con la lingua fuori).

Un secondo tipo di rapporto è indiretto ed è presentato in modo caratteristico dall'Airone guardabuoi (*Ardeola ibis*), che vive normalmente in mezzo al bestiame domestico o ai branchi di ungulati selvatici, cibandosi degli insetti che sono attratti dagli escrementi del bestiame. Si noterà che tutti questi casi sono delle simbiosi imperfette, in quanto il rapporto è da una parte di semplice tolleranza e solo un membro ne ricava un sostanziale vantaggio. Tali casi sono frequenti e spesso complessi, ma sono meglio indicati col termine di **commensalismo** (Fig. 16.1). Essi, tuttavia, possono, almeno in alcuni casi, essere indicativi di vie attraverso le quali si sono evolute vere simbiosi mutualistiche.

Più interessante, anche perché è un esempio delle molteplici complessità dei rapporti interspecifici, il caso del rapporto Mellivora-Indicatore. La Mellivora (*Mellivora capensis*) è una specie di Tasso africano, estremamente ghiotta di miele, mentre l'Indicatore (*Indicator indicator*) è un piccolo uccello. Quest'ultimo usa, quando incontra una Mellivora, attrarne l'attenzione, e poi si mette a svolazzare per la foresta alla ricerca di un alveare, seguito dalla Mellivora; quando, finalmente, la ricerca ha successo, l'uccello attira sull'alveare l'attenzione della Mellivora. Questa, protetta dalla fitta e dura pelliccia e dalla robustissima pelle, non ha problemi a distruggere l'alveare, mangiarsi il miele e le larve, infischiosene della furiosa reazione delle api. Quando poi la mellivora si allontana e lo sciame si disperde, l'indicatore scende a cibarsi dei favi rotti. A parte il fatto che abbiamo qui una vera, anche se occasionale collaborazione, il fatto interessante è che l'Indicatore può digerire la cera grazie a speciali batteri simbiotici che vivono nel suo ingluvie e che attaccano la cera, demolendola parzialmente a composti digeribili per l'uccello. Per di più l'Indicatore è anche un uccello parassita che, come il Cuculo, depone le uova nel nido di altre specie e il cui pulcino, alla nascita, è dotato di un becco robusto e uncinato, che gli permette di uccidere i pulcini della coppia che lo ospita via via che le uova si schiudono!

Le simbiosi mutualiste o parassitarie fra animali terrestri più complesse e interessanti si verificano negli insetti, specialmente fra gli insetti sociali. Scegliamo i nostri esempi fra gli insetti che contraggono rapporti con le Termiti e le Formiche. Vi sono, naturalmente, molti gradi nel livello di interdipendenza fra questi animali, e si osservano casi di semplice commensalismo, casi nei quali vi è stretta interdipendenza e mutuo vantaggio e perfino casi che possono essere definiti di vero parassitismo.

Molti artropodi, che vivono abitualmente come commensali nei termitai e nei formicai: Acari, Araneidi, Isopodi, Coleotteri ecc., possono essere anche altamente specializzati, ad esempio per vivere attaccati alle mandibole delle operaie potendo così approfittare delle briciole lasciate dai loro ospiti. Spesso questi animali sono morfologicamente modificati in modo da somigliare essi stessi a formiche (vd. Cap. 14: Fig. 14.1B1-B3, C1-C3).

Diverse sono le relazioni che esistono fra le formiche guerriere (ad es. del genere *Eciton*) e talune Lepisme e millepiedi, che vivono indisturbati nei formicai temporanei (accampamenti) di queste insaziabili formiche, che normalmente attaccano ogni essere vivente che incontrano; sia le lepisme che i millepiedi seguono le colonne delle formiche quando esse si spostano e, durante le soste, dato che si nutrono di detriti, tengono pulito l'accampamento. Del resto le colonne delle formiche guerriere sono abitualmente seguite da insetti volanti, generalmente Imenotteri e Ditteri, che attaccano varie specie di insetti che fuggono davanti alle formiche, ma non molestano queste ultime.

Nelle relazioni fra Formiche e Omotteri, sia Afidi che Coccidi, possono verificarsi varie possibilità. In generale, moltissime specie di formiche accarezzando con le antenne gli afidi che incontrano, li stimolano a emettere goccioline di liquido ricco di zuccheri e aminoacidi, liquido che le formiche succhiano con entusiasmo. Tuttavia vi sono casi più spinti, nei quali certe specie possono nutrirsi esclusivamente o quasi di tali liquidi, così che esse sono rigorosamente legate agli omotteri. In altri casi le formiche catturano gli afidi o i coccidi e li trasportano nel formicaio, o li raggruppano in particolari punti, eventualmente costruendo appositi locali in cui tenerli, oppure gli afidi vengono semplicemente sistemati su una pianta della quale si nutrono. Si conoscono anche specie che nutrono attivamente il proprio gregge. Del resto, alcune specie di formiche ricercano attivamente i bruchi di alcune farfalle appartenenti ai Licenidi; questi bruchi iniziano la loro vita liberamente su alcune Papilionacee, ma non completano mai il loro sviluppo se restano allo stato libero; catturati dalle formiche, vengono tenuti in speciali locali e portati di notte a pascolare, scortati da pattuglie di formiche. Questi bruchi possiedono delle ghiandole addominali speciali, che vengono parzialmente estroflesse per facilitare alle formiche la raccolta del secreto.

Questa passione delle formiche per le secrezioni di diversi insetti condiziona la vita di parecchie specie di Coleotteri (molti Stafilinidi, tutti i Carabidi Paussini, ecc.) (vd. Cap. 14: Fig. 14.1C1-C3) che assumono un aspetto curiosissimo. La maggioranza degli insetti che vivono nei termitai e nei formicai sono dei veri simbiotici mutualisti, in quanto vengono nutriti in cambio dei loro secreti senza che ne derivi alcun danno al formicaio, ma alcune specie si possono considerare dei veri parassiti e questi sono incredibilmente numerosi: si stima infatti che gli insetti sociali (Imenotteri, Termiti) siano attaccati da circa 10.000-15.000 specie diverse, in prevalenza altri insetti! A questo proposito ricordiamo due esempi particolarmente illustrativi delle complessità che spesso si osservano nei rapporti simbiotici e parassitari.

Il Licenide *Phengaris arion* (noto anche come *Maculinea arion*) si era estinto in Inghilterra nel 1979, malgrado gli sforzi per salvarne le popolazioni, ma è stato reintrodotta con successo con nuovi metodi di conservazione. La sua estinzione fu dovuta ad alcuni fattori che hanno effetto sullo sviluppo larvale. I bruchi della farfalla, dopo un breve periodo di vita all'aperto sul timo, passano nei formicai di *Myrmica sabuleti* delle cui larve si nutrono in cambio dei loro secreti. Nell'imminenza della metamorfosi le larve lasciano il formicaio e si portano nuovamente sull'erba dove avvengono l'impupamento e la metamorfosi. Tuttavia *Myrmica sabuleti* è l'unica specie di formica risultata idonea a consentire il regolare sviluppo delle larve di *Phengaris* e la presenza della *M. sabuleti* è legata al pascolamento quasi a raso dei prati. L'abbandono del pascolo ovino intensivo e la contemporanea moria dei conigli selvatici per l'epidemia di mixomatosi nell'areale di distribuzione di *Phengaris* causò un certo aumento nella lunghezza media dell'erba e *M. sabuleti* venne sostituita dalla congenerica *M. scabrinodis* che, nei riguardi delle larve di *Phengaris*, si comporta allo stesso modo. Tuttavia le larve che si nutrono di quelle di *M. scabrinodis* o muoiono alla metamorfosi o, le poche che sfarfallano, sono sterili!

Interazioni di questo tipo sono probabilmente frequenti e sono tuttora pochissimo comprese. Studi successivi hanno infatti dimostrato che tutte le specie del genere *Phengaris* sono parassite di varie specie del genere *Myrmica*, tuttavia le larve di alcune specie vengono nutrite dalle formiche per *trofallassi*, mentre altre predano attivamente sulle larve dell'ospite. Ciascuna specie del genere *Phengaris* è strettamente legata, nella prima fase del suo sviluppo larvale, a una sola specie vegetale. Successivamente le larve vengono trasportate nel formicaio in quanto le larve di tutte le specie emettono un secreto cutaneo identico a quello delle larve delle formiche, peraltro, le larve trasportate nel nido di una specie "sbagliata" finiscono col morire, per cui il successo riproduttivo di ciascuna specie di farfalla dipende dal fatto che la specie di formica "giusta" per lei sia la specie nettamente prevalente

nelle vicinanze del luogo di deposizione delle uova. Se poi nel formicaio si verificano condizioni di carestia, le larve del parassita vengono uccise, mentre in almeno una specie queste mimano i secreti cutanei delle regine del formicaio, vengono, quindi, considerate di alto rango e, se necessario vengono nutrite con le proprie larve dalle formiche stesse. Infine, in almeno una specie di *Phengaris* ad ampia distribuzione, pur rimanendo la stretta dipendenza delle larve da una sola specie ospite di formica, questa è diversa a seconda delle regioni.

Un caso di parassitismo ancora più estremo è quello del coleottero stafilinide *Lomechusa strumosa* su *Formica sanguinea*, una delle più diffuse formiche schiaviste europee. *L. strumosa* è attivamente ricercata dalle formiche, che la trasportano nel formicaio sebbene sia un predatore specifico di questa specie e, una volta installata nel formicaio, finisce generalmente col distruggere tutte le larve provocando l'estinzione della colonia. Casi di questo genere sembrerebbero decisamente disadattativi e difficili da spiegare.

Un tipo di rapporti che non saprei definire se simbiotici mutualisti o parassitari sono quelli che esistono fra i due sessi in vari animali. Ad esempio, in alcuni pesci (*Haplophryne mollis*, *Ceratias holboelli*) i maschi nani si attaccano alla femmina (Fig. 16.2A-B) e, addirittura, gli apparati circolatori dei soggetti entrano in comunicazione formando funzionalmente un unico sistema circolatorio. Analogo è il classico caso, nel quale entra in gioco anche la determinazione del sesso, di alcuni Echiuridi, ben conosciuto per *Bonellia viridis* (il cui colore verdastro in vita è dovuto a un pigmento secreto dalla femmina) (Fig. 16.2C); in questo caso, quasi tutte le larve, se cadono sul fondo marino, si sviluppano in femmine di grandi dimensioni, mentre se giungono a fissarsi sulla proboscide di una femmina si trasformano in minuscoli maschi parassiti con organi rudimentali, tranne l'apparato genitale.

Passiamo a qualche esempio di simbiosi mutualistica fra piante e animali. Di gran lunga la più importante, già che fin dal Cretaceo superiore condiziona buona parte degli ecosistemi terrestri, è la relazione fra fiori e insetti (in qualche caso anche Uccelli e Mammiferi, questi ultimi pipistrelli e piccoli marsupiali che si cibano di nettare); il complesso della composizione e dinamica delle biocenosi dipende dall'impollinazione e questa per circa il 70% delle piante terrestri dipende dagli insetti. Questi, dal canto loro, ricavano dal fiore cibo, a seconda dei casi sotto forma di polline o di nettare, quest'ultimo prodotto da speciali ghiandole, i nettarii. I fiori, nel loro complesso, presentano una serie di strutture e secreti che attirano gli insetti: parti colorate, profumi ecc.; nella maggior parte dei casi i nettarii, sono posti in modo che l'insetto, per raggiungerli, deve strusciare sulle antere, caricandosi di granuli di polline. Nell'ambito di questa situazione generale vi sono, tuttavia, casi particolari, estremamente specializzati, che meritano un ricordo. Si è citato in un capitolo precedente il caso del rapporto fra le yucche e la *Tegeticula yuccasella*;

ugualmente interessante è il caso, già ricordato, di diverse orchidee che simulano per forma e colorazione le femmine di insetti diversi (vd. Cap 14: Fig. 14.4C). Ad esempio *Ophrys insectifera* ha dei fiori che assomigliano per forma e colore alle femmine di imenotteri del genere *Argogorytes* (Crabronidae): i maschi di *A. mystaceus* e *A. fargeii* fecondano il fiore nel tentativo di accoppiarsi con esso! In alcuni casi i nettarii dei fiori secernono molecole simili a quelle dei feromoni femminili delle specie di insetti che il fiore attira, sommando, quindi, i due segnali attrattivi, visivo e chimico.

Altro caso, o meglio insieme di casi, dato che tanto le piante che presentano in varia forma il fenomeno che le specie di formiche interessate, sono assai numerose, è quello delle piante mirmecofile. Qui prenderemo in considerazione solo quello delle Acacie, anche per un motivo storico: il nostro botanico Delpino fu un pioniere nello studio di queste simbiosi e, negli anni seguenti la pubblicazione dell'*Origin of species*, ebbe un nutrito scambio epistolare con Darwin (fra i due vi era grande stima reciproca) già che, appunto, il Delpino non riusciva a spiegare in termini darwiniani i casi che stava studiando.

Tutte le Acacie in senso lato sono piante spinose e, indubbiamente, le spine le proteggono, fino a un certo punto, da un eccessivo brucamento. Ora, non poche specie tropicali possiedono dei nettarii, oltre che nei fiori, anche all'ascella delle foglie, dove generalmente sono poste le spine, e talvolta all'apice delle foglie come in *Acacia sphaerocephala* (Fig. 16.3A). I nettarii attirano le formiche del genere *Pseudomyrmex* che si insediano alla base delle spine, qui i tessuti reagiscono formando una specie di galla, così che la base della spina diviene rigonfia e al suo interno le formiche scavano i loro alloggiamenti; ne risulta, in definitiva, un formicaio costituito da un grande numero di piccoli nuclei. Le formiche non solo reagiscono attivamente alla brucatura degli erbivori, ma, ricche di acido formico, oppongono anche una barriera chimica.

Già che siamo a discorrere di formiche, merita di essere ricordato per la sua complessità il caso delle formiche coltivatrici di funghi (anche alcune specie di Termiti hanno sviluppato tecniche analoghe). Vi sono varie specie di formiche coltivatrici, le cui abitudini sono alquanto diverse ma, in generale, il rapporto fra le formiche e i funghi si sviluppa secondo le linee seguenti. Nel formicaio esistono locali appositi, nei quali le formiche formano una lettiera di piccolissimi frammenti di foglie fresche, che esse stesse staccano dalle piante; su questo letto di foglie marcescenti, che viene tenuto accuratamente pulito da muffe e altri organismi che non siano i funghi desiderati, vengono poste le spore raccolte all'esterno del formicaio, queste germinano e le formiche si nutrono delle ife. La lettiera viene regolarmente rinnovata, non solo, periodicamente le formiche consentono a parte del micelio di giungere a maturazione e sviluppare i corpi fruttiferi. Per lo più, come di

regola nei funghi, i corpi fruttiferi maturano alla superficie del formicaio, così che le spore possono disperdersi, ma in qualche caso sono le formiche stesse a portare le spore in superficie, così che il vento possa disperderle. Pertanto, periodicamente la fungaia viene distrutta, quanto resta della lettiera viene eliminato e il ciclo ricomincia avendo rinnovato quello che possiamo ben chiamare un *cultivar*! Un altro tipo di simbiosi o, se vogliamo, di semplice coevoluzione, dato che riguarda indifferentemente vari tipi di insetti è quello che coinvolge i fiori di *Aristolochia acuminata* (= *A. tagala*), presente nel sud-est asiatico e parte dell'Oceania. Questi fiori hanno una corolla fornita di peli ricurvi diretti in dentro; quando un insetto, generalmente un piccolo dittero, penetra nel fiore, i peli si alzano intrappolando l'insetto, questo trovandosi in trappola si agita furiosamente sparpagliando il polline. Avvenuta la fecondazione, i peli si abbassano nuovamente, lasciando uscire l'insetto (Fig. 16.3B). Ugualmente numerose e importanti sono le simbiosi fra insetti e funghi, più specialmente fra insetti mangiatori di legno e funghi dei legnami. A seconda dei casi, in queste relazioni l'insetto ricava vantaggi diversi dai funghi le cui ife si sviluppano nelle sue gallerie: in taluni casi semplicemente se ne nutre, mentre il fungo può prosperare proprio per le caratteristiche del microambiente creato dall'insetto. In altri casi il fungo attacca parzialmente il legno, rendendolo più facilmente utilizzabile da parte dell'insetto ecc. Almeno in certi casi il fungo deve la sua presenza all'insetto che ne trasporta le spore in particolari cavità del suo tegumento o attaccate alle uova, partecipando così attivamente alla diffusione del fungo. In Europa sono specialmente i coleotteri Ipidi a presentare le maggiori specializzazioni in tal senso.

Infine, per ricordare uno dei pochi casi di simbiosi fra piante e vertebrati che non riguardino la riproduzione, ricorderemo che i Bradipi, da vivi, hanno un colore verdastro, altamente mimetico, colore che è dovuto a speciali alghe che vivono in particolari scanalature dei peli di questi mammiferi!

Delle molte e svariate relazioni mutualistiche fra piante e animali che riguardano la riproduzione faremo qualche esempio più oltre.

Di enorme importanza sono le simbiosi fra animali e protozoi o batteri. Talvolta i simbionti sono ospitati in particolari organi, come è il caso per i batteri responsabili delle emissioni di luce in diversi insetti, molluschi cefalopodi, pesci ecc. ed è interessante come l'emissione del segnale luminoso sia generalmente controllata dal sistema nervoso dell'ospite. Comunque, di gran lunga più importante e ubiquitario è il caso dei simbionti mutualisti che vivono nell'intestino di tutte o quasi le specie animali. Si tratta di insiemi complessi ed eterogenei le cui componenti spesso svolgono ciascuno ruoli diversi nell'elaborazione dei prodotti che passano attraverso l'intestino: ad esempio, tutti sappiamo come alcuni elementi della nostra flora batterica intestinale elaborino le diverse provitamine o composti intermedi a par-

tire dai quali l'organismo sintetizza vitamine, mentre altri svolgono un ruolo determinante nella digestione di particolari alimenti come il latte. Un intero grande gruppo di protozoi, i Flagellati polimastigidi, vivono esclusivamente nell'intestino delle specie più primitive di Termiti e in alcune specie di blatte (nelle altre la funzione è svolta da batteri). Questi grossi protozoi fagocitano le minute schegge di legno mangiate dalle termiti e le digeriscono fino a ridurle ad acidi grassi che le termiti assorbono e ne costituiscono il reale alimento. Analogamente, e questo comporta anche un'importante modificazione anatomica, nei mammiferi ruminanti la cavità del rumine ospita una complessa popolazione di protozoi e batteri che ha una funzione essenziale nella digestione degli animali.

Infine, per sottolineare la varietà delle relazioni fra animali e batteri, si è osservato che lo strato esterno delle uova di alligatore, estremamente robusto e fortemente calcificato al momento della deposizione, viene progressivamente corrosivo dagli acidi prodotti dal metabolismo dei batteri del nido. L'irregolare corrosione del guscio determina prima un aumento della permeabilità all'aria, che permette di far fronte alle crescenti esigenze respiratorie dell'embrione, e poi lo screpolamento, facilitandone la schiusa.

Passiamo ora a qualche cenno sulle simbiosi mutualistiche nei vegetali e di questi con funghi e batteri.

Ricorderemo solo il caso dei licheni, del resto già citato. Nei licheni il feltro costituito dalle ife fungine ospita, nelle sue maglie, delle cianofite o delle clorofite unicellulari o filamentose. Mentre le due componenti possono, con opportuni accorgimenti, essere coltivate separatamente, gli stretti rapporti che si stabiliscono fra le cellule algali e quelle del fungo, il loro modo naturale di riproduzione mediante soredi (pacchetti di cellule fungine e algali) e la morfologia caratteristica di ciascuna "specie" di lichene, ci pone un elegante problema teorico per quanto riguarda il concetto di specie e di popolazione, per il quale rimandiamo appunto al relativo capitolo (Cap. 10); del resto, questo è un problema che, in linea di principio, si pone per tutte le simbiosi obbligatorie.

Fra le piante superiori un tipo di relazione che potremmo considerare corrispondente al commensalismo e alla foresia negli animali è quello che si verifica fra le piante rampicanti o epifite e il loro "tutore", tanto le une che le altre sono presenti in ordini diversissimi, e possono riguardare singoli generi o intere famiglie. Le epifite, piante che crescono su altre piante, si sviluppano in micro-ambienti particolari, come le raccolte di humus che si formano all'ascella dei rami o in altri punti opportuni sui grandi alberi delle foreste tropicali, ed è il caso di molte Bromeliacee, che sono, altrimenti piante normali, tanto che possono essere facilmente coltivate su supporti artificiali adatti; e così molti muschi, certe felci, ecc.

Non mancano, tuttavia, casi di particolari specializzazioni in rapporto a questo particolare habitat: talune orchidee, come *Epidendrum elongatum*, hanno lunghe radici che scorrono lungo il tronco dell'albero e sono rivestite da uno strato spugnoso di cellule morte, il *velamen*, particolarmente capace di assorbire e trattenere l'acqua piovana che scorre sul tronco portatore. Come vedremo, diverse piante parassite sono verosimilmente derivate da epifite che, in ambienti almeno stagionalmente aridi, hanno acquisito radici o particolari sottori che permettono loro di assorbire dalla pianta ospite l'acqua e i minerali necessari.

Il caso delle piante rampicanti (anche qui appartenenti a famiglie diversissime) è un po' diverso. In queste piante i fusti e i rami sono troppo sottili in rapporto alla loro lunghezza per poter sostenere la pianta in posizione eretta. Si verificano pertanto una notevole varietà di adattamenti: dal più semplice, la capacità di fusto e rami, quando entrano in contatto con un possibile supporto, di crescere avvolgendolo, come fa il convolvolo, fino allo sviluppo di speciali organi, come i viticci della vite, che sono specialmente demandati ad agganciare il rampicante al tutore. Molti rampicanti ed epifite possiedono radici avventizie, talvolta robuste e lunghissime, alcune funzionanti solo come apparati di fissazione, mentre in altri casi (come nei Filodendri) raggiungono il suolo e suppliscono all'insufficiente assorbimento che dalla radice principale non potrebbe raggiungere in misura adeguata le parti periferiche a causa del debole sviluppo del fusto.

Le simbiosi mutualistiche fra clorofite e funghi sono moltissime e assai diverse fra loro e non raramente sono assai complesse, ne sceglieremo qualche esempio.

Cominciamo con le orchidee, che ci offrono un esempio particolarmente complesso.

Ciascun fiore di orchidea produce un numero straordinariamente alto di semi, per esempio un singolo fiore della nostra piccola orchidea spontanea *Dactylorhiza maculata* (= *Orchis maculata*) produce più di 6.000 semi e si può giungere a un milione in certi generi tropicali (*Stanhopea*)! È ovvio, e già lo aveva fatto notare Darwin, che se tutti germogliassero in poche generazioni la Terra sarebbe interamente ricoperta di orchidee discendenti da una sola pianta. Tuttavia, e appunto Darwin vi si sofferma, è strano come queste piante, benché producano un enorme numero di semi, che per le loro stesse dimensioni possono essere facilmente dispersi dal vento, colonizzino ambienti assai limitati. La spiegazione è questa: sotto un tegumento assai sottile, l'embrione è formato da poche cellule indifferenziate (i semi sono privi di albume). La germinazione e il differenziamento cellulare avvengono a condizione che alcune cellule siano invase dal micelio di funghi specifici, appartenente ai Basidiomiceti, i cui miceli, coltivati allo stato puro su substrati artificiali, si sviluppano ma non producono mai corpi fruttiferi.

Se prendiamo l'esempio delle nostre Orchidaceae (generi *Orchis*, *Ophrys* ecc.), queste, dalla primavera all'autunno hanno un apparato radicale formato da due tubercoli costituito ciascuno da un pacchetto di radici concreescenti. Uno dei due tubercoli è scuro e rugoso, da esso, nella sua parte superiore, si diramano alcune radici brunastre, le foglie e lo stelo florale. Questo tubercolo si è venuto formando l'anno precedente e gli organi aerei, foglie e fiori si sviluppano utilizzando i materiali di riserva accumulati nel tubercolo; dopo la maturazione dei semi il tubercolo, completamente esaurito, va in disfacimento, mentre foglie e fiori si seccano. Nel frattempo l'altro tubercolo, chiaro e liscio, porta un germoglio alla sua estremità superiore che si sviluppa a partire dalla primavera accumulando materiali di riserva e in autunno emette alcune radici chiare. La primavera seguente, divenuto bruno, vedrà lo sviluppo del nuovo apparato aereo e così via. L'interessante è che, mentre il tubercolo chiaro si sviluppa, esso non ospita alcun micelio fungino, ma a fine estate ne sono invase le radici a partire da quelle prossime al nuovo germoglio. Le radici stesse reagiscono all'invasione tumefacendosi e fondendosi in parte, completando la formazione del nuovo tubercolo, che entrerà in funzione la primavera successiva. Quindi, il regolare sviluppo ciclico della pianta sembra dipendere da una invasione annuale di queste speciali micorrize.

Altre orchidee presentano, invece, simbiosi permanenti coi miceli fungini e possono presentare una fortissima o completa riduzione della fotosintesi, come in *Neottia nidus-avis* (Fig. 16.4B), con la quasi scomparsa dell'apparato fogliare; l'orchidea vive quasi interamente a spese dei materiali assorbiti ed elaborati dai funghi, i cui miceli formano intricati gomitoli in ciascuna delle cellule dei due strati più superficiali del parenchima. È infatti notevole che, generalmente, l'invasione dei miceli viene strettamente contenuta entro limiti ben definiti, talvolta a livello delle singole cellule, altre volte a determinati strati cellulari o a parti determinate dell'apparato radicale e i miceli che superano tali limiti vengono prontamente distrutti!

Se i casi che abbiamo descritto sono particolarmente complessi ed emblematici, le piante le cui radici partecipano a simbiosi sono svariatissime, come del resto sono le micorrize: pini, abeti, varie querce, moltissime piante arbustive e non poche erbacee ecc.; in certi casi i funghi si sviluppano attorno alla radice ed eventualmente fra le cellule del parenchima corticale (micorrize ectotrofe), in altri, invece le ife formano dei gomitoli all'interno delle cellule della pianta ospite (micorrize endotrofe). I funghi che formano micorrize sono assai diversi fra loro, alcuni appartengono in prevalenza agli Ascomiceti o ai Basidiomiceti. Le radici invase dai funghi si presentano, almeno localmente, modificate e le piante che generalmente hanno micorrize sono perenni, mentre fra le annuali predominano largamente quelle che ne sono prive. In alcuni casi sperimentali è anche stato evidenziato che, quando

piante normalmente perenni, sono fatte sviluppare senza micorrize, si modificano assomigliando a quelle di specie o generi affini, ma annuali; pertanto, si ritiene che le micorrize influenzino la longevità delle piante. Inoltre, è anche molto probabile che le micorrize entrino in gioco sia nel metabolismo delle sostanze azotate, sia in quello del carbonio, visto che alcune piante con micorrize sono povere o prive di clorofilla.

Funzionalmente comparabili alle micorrize sono i tubercoli delle radici delle leguminose, che sono dovuti a simbiosi con batteri. È ben nota l'importanza fondamentale che queste associazioni hanno nel regolare sviluppo delle piante che le presentano.

In tutti gli esempi che abbiamo fatto, e questi si potrebbero moltiplicare all'infinito, si rileva facilmente come, in realtà, l'evoluzione abbia necessariamente comportato una serie presumibilmente armonica di reciproci adattamenti fra organismi diversissimi, adattamenti che coinvolgevano intere popolazioni. In diversi casi, come vedremo anche per quanto riguarda i cicli degli organismi parassiti, il confronto fra quanto si verifica nei casi più semplici e quelli più complessi permette di ricostruire in modo plausibile le tappe successive attraverso le quali è verosimile che si sia giunti alle situazioni più complesse. Tuttavia resta problematica, allo stato attuale delle conoscenze in materia di genetica di popolazioni, l'elaborazione di modelli che ne spieghino in modo soddisfacente i meccanismi.

Il Parassitismo

Per i molteplici problemi che esso pone, anche il parassitismo, cioè l'insieme di quelle che a stretto rigore linguistico si devono definire *simbiosi antagoniste*, in quanto una delle due parti nel rapporto utilizza l'altra come risorsa, al punto, in certi casi, dal determinarne la morte, mentre l'ospite non ne trae alcun vantaggio, deve essere preso in considerazione nel quadro della biologia evoluzionistica. Fra gli animali intere classi e alcuni phyla sono costituiti esclusivamente da parassiti e le modalità dei loro cicli sono indicative di gradi diversi di specializzazione.

Una forma speciale di parassitismo, a metà strada tra predazione e parassitismo vero, è presente in diversi gruppi di Imenotteri e Ditteri definiti come *parassitoidi*.

Ricorderemo brevemente, come semplice esempio, quello di diverse specie di Imenotteri, tra i quali non pochi Icneumonidi, che depongono le uova all'interno del corpo di altri Artropodi e le cui larve vivono all'interno dell'animale così parassitato nutrendosene, per così dire, "artisticamente" in modo che l'ospite, praticamente svuotato, muore esattamente quando la larva è pronta alla metamorfosi. L'aspetto forse più straordinario e difficile a spiegarsi sul piano evolutivo, è non tanto la "sapienza" con la quale le larve divorano l'ospite senza lederne fino all'ultimo gli organi più vitali, quanto il comportamento degli adulti: alcuni, che

attaccano larve che scavano gallerie nel legno, sono capaci di localizzare le vittime nelle loro gallerie e presentano un lunghissimo ovopositore capace di perforare il legno e raggiungere la vittima. Altre specie attaccano esclusivamente ragni e ne colpiscono i gangli nervosi, così da paralizzarli e poi li trasportano in camerette sotterranee dove per ogni ragno, depongono un uovo!

Ben inteso, dato che i fossili non ci dicono praticamente nulla, in rari casi possiamo osservare lesioni che, confrontate con quelle dei parassiti attuali, possono indicare a quale gruppo di organismi esse sono probabilmente dovute. Non di rado, il confronto fra le strategie adattative dei vari parassiti sembrerebbe permettere un ordinamento che descriva le tappe di una progressiva specializzazione. Ma ciò è illusorio, poiché, se le concause che verosimilmente hanno giocato nello sviluppo di determinate strategie adattative e che, comunque, dovevano essere compatibili con la morfofisiologia dei diversi gruppi di organismi, possono, almeno in certi casi, essere state le medesime e aver operato in modo simile, tuttavia ciò che possiamo effettivamente osservare sono soltanto le situazioni attuali.

In linea di massima, per quanto riguarda i parassiti interni, notiamo due strategie generali. Nel caso di specie molto mobili a vita interamente libera, gli adulti ricercano attivamente ed efficacemente le vittime che devono ospitare le uova, e sia gli adulti che le larve hanno un comportamento altamente evoluto e specializzato. Viceversa, per le specie che sono parassite in tutte o quasi le fasi della loro vita, dobbiamo osservare, riflettendo sulla "strategia" dei diversi organismi parassiti, che vi è una regola generale e ben comprensibile, anche se poi immaginare i meccanismi specifici che hanno funzionato nell'evoluzione dei singoli casi è un'altra faccenda: tanto più strettamente un parassita è legato alla vita integralmente parassitaria su un singolo ospite, tanto più l'apparato riproduttore tende a diventare predominante nella morfologia del parassita, mentre regrediscono gli altri apparati. In definitiva, si deve notare che la probabilità che un singolo uovo o individuo prodotto trovi la vittima adatta nelle condizioni necessarie per insediarsi, è sempre molto scarsa e tanto più quanto più complesso è il ciclo. A questa difficoltà i parassiti rispondono: a) aumentando e prolungando la produzione di nuovi individui (uova, o nuovi individui nel caso di cicli complessi nei quali si inseriscono fasi riproduttive successive), b) in tutti i casi nei quali vi sia un ospite intermedio, questo riceve dal parassita il massimo danno (generalmente i parassiti provocano un danno fisico o comportamentale che rende la vittima particolarmente vulnerabile all'attacco dell'ospite definitivo e, non raramente, la uccide), mentre il danno prodotto all'ospite definitivo viene ben tollerato, così che il parassita può essere ospitato a lungo e, quindi, godere della possibilità di produrre un alto numero di discendenti.

In altri casi, come l'infezione da parte del cirripede rizocefalo *Sacculina carcini* (parassita del granchio *Carcinus moenas*) (Fig. 16.5A), la larva una volta che è pe-

ne trata nell'ospite ne prende il controllo determinando l'inversione del sesso nei maschi, il blocco della muta e della rigenerazione delle appendici nonché un cambio nel comportamento a favore di una migliore dispersione⁸².

Fra i trematodi, che presentano generalmente più generazioni successive e che si riproducono agamicamente (sporocisti, redia, e cercaria che si metamorfosa in adulto nell'ospite definitivo), in *Urogenimus macrostomus* (= *Leucochloridium macrostomum*) la sporocisti (manca la fase di redia) che si insedia nell'epatopancreas della chiocciola d'acqua dolce *Succinea putris*, a maturità si ramifica fino a penetrare con dei filamenti azzurri nei tentacoli cefalici del mollusco. A questo stadio il parassita fa cambiare il comportamento della chiocciola che si porta verso la luce, normalmente sfuggita, e poiché i tentacoli sono trasparenti e i filamenti vivacemente colorati, questi attirano i piccoli uccelli (generalmente silvidi) che scambiandoli per bruchi li mangiano divenendone così gli ospiti definitivi! (Fig. 16.6A).

Si è detto che non raramente i parassiti modificano in modo specifico il comportamento degli ospiti intermedi rendendoli più suscettibili a essere mangiati dall'ospite definitivo. La Fig. 16.6B mostra il caso del *Dicrocoelium dendriticum* le cui cercarie, penetrate nel secondo ospite intermedio, una formica, si sistemano nel suo intestino, tranne una che penetra nel ganglio toracico dell'ospite; a partire da questo momento, la formica ogni giorno lascia all'alba il formicaio, si arrampica su uno stelo d'erba alla cima del quale si attacca colle mandibole e rimane fino al tramonto in attesa che un erbivoro brucando la mangi, ingerendo così tutte le metacercarie. Le larve di molti Acantocefali modificano il comportamento dell'ospite che, anziché nascondersi si comporta in modo particolare, così da essere facilmente predato.

Per chiarire concretamente quanto abbiamo detto, il lettore consideri anche le Figure 16.7 e 16.8. che mostrano gli schemi generali dei cicli parassitari dei Nematodi e delle due principali classi parassite dei plattelminti (Cestodi e Trematodi) (Figg. 16.9, 16.10), nonché gli schemi di alcuni particolari cicli (Fig. 16.11). Naturalmente gli esempi non sono sufficienti a illustrare tutta la varietà di cicli esistente in natura e si deve ricordare che esistono phyla o classi, che non abbiamo rammentato, che sono interamente composti da parassiti, oltre a tanti generi, famiglie di-

⁸² La presenza del parassita inibisce lo sviluppo delle gonadi dei granchi, la muta e quindi la possibilità di rigenerare le appendici perse. Nei maschi induce un allargamento dell'addome, mentre nelle femmine ne causa un restringimento con la perdita dei pleopodi (zampe addominali). Le uova del parassita, che si sviluppano all'esterno, sono portate a giro sia dai maschi che dalle femmine sotto l'addome fino a quando non saranno liberate nell'ambiente dal granchio stesso. [Sperimentalmente è stato visto che se il parassita viene rimosso, le femmine dei granchi generalmente rigenerano gli ovari mentre i maschi a seguito del cambiamento di sesso rigenerano anch'essi ovari (Cheng T. C., 2012 – General Parasitology. Elsevier Science, pp. 756-757)].

sparatissime che hanno qualche specie parassita, spesso profondamente trasformata rispetto ai membri del suo taxon che, invece, conducono vita libera. La Figura 16.5 mostra sia crostacei che gasteropodi parassiti altamente modificati e ridotti a soli organi riproduttivi. Nulla diremo dei casi nei quali sono solo le fasi larvali o giovanili a essere parassite, nei modi più diversi; ne citeremo solo uno: il cuculo (*Cuculus canorus*) che, impossibilitato a covare le proprie uova, dato che non si sviluppa l'area incubatrice della cute, depone le uova nei nidi di altre specie, e il neonato, subito dopo la schiusa, fa cadere fuori dal nido le vere uova dei suoi "ospiti", così da essere il solo a essere allevato da essi⁸³.

Numerosissimi sono gli animali parassiti di piante, anche se è difficile tracciare un limite netto di separazione fra le specie che, siano esse vertebrati o invertebrati, semplicemente si nutrono della pianta e quelli che provocano nella pianta una reazione caratteristica che può essere considerata una malattia più o meno grave. Molti insetti depongono le loro uova sopra o dentro la pianta che reagisce sviluppando una *galla*, cioè un'escrescenza, non raramente caratteristica a seconda dell'insetto invasore, la cui larva si sviluppa al suo interno (Fig. 16.3C-F). Come vedremo, questo tipo di reazione di molte piante si manifesta anche con le invasioni fungine (Fig. 16.4H-I). Mentre la produzione di galle è confinata alle parti aeree delle piante, nei casi in cui i parassiti attaccano le radici, queste reagiscono con tumefazioni, infeltrimenti e altre deformazioni. Buona parte delle parassitosi degli animali sulle radici delle piante sono dovute a nematodi; certe specie, penetrando attraverso la radice, raggiungono i vasi del legno e da qui le foglie (e queste, di regola, reagiscono formando piccole galle). Considerando l'evoluzione di questi parassiti, di solito questa non presenta particolari complicazioni, almeno per quanto riguarda la morfologia: per esempio, nel caso di insetti abbiamo la perdita delle ali, salvo, spesso, la loro presenza nei maschi, in certi casi la comparsa di un'alternanza di generazioni partenogenetiche e sessuate; nei nematodi è comune l'ipertrofia dell'apparato riproduttore, specialmente di quello delle femmine. Anche per quanto riguarda le possibili tappe, che possono aver condotto all'evoluzione dei parassiti attuali, è di solito possibile immaginare una sequenza assai più lineare di quelle che sembrano necessarie per molti cicli parassitari su animali. In linea di massima si può pensare a organismi del suolo, come nel caso dei nematodi che originariamente si nutrivano in modo discontinuo delle piante, poi vi si sono fissati stabilmente e, infine, penetrati più o meno completamente all'interno, mentre le loro fasi larvali ripetono tuttora le tappe evolutive della specie, assicurandone, con la loro fase libera, la dispersione. Per gli insetti, ad esempio nel caso degli Emitteri Omotteri, come la fillosse-

⁸³ Gli uccelli parassiti appartengono in realtà a parecchie specie diverse, appartenenti a più ordini, con gradi altrettanto diversi di parassitismo: da specie i cui piccoli vengono semplicemente allevati dagli "ospiti" assieme ai propri piccoli, a quelle che uccidono i compagni di nido.

ra, la presenza di una fase moltiplicativa in loco per via partenogenetica non ha nulla di straordinario, dato che praticamente tutti gli afidi che attaccano in modo sporadico o massiccio le parti aeree si riproducono per partenogenesi ciclica.

Parassitosi fra piante

Così come esistono numerosissimi animali che sono parassiti di piante, non mancano i parassiti vegetali e fungini di altre piante. Naturalmente, anche in questo caso, a voler considerare tutti i casi noti, il limite fra le tipiche simbiosi mutualistiche e le tipiche parassitosi diviene sfumato; così, anche per ragioni di spazio, ci limiteremo a qualche esempio tipico.

Nella nostra fascia climatica per esempio, le Orobanchaceae *Rhinanthus minor* (= *R. crista-galli*) e *Melampyrum pratense* (Fig. 16.4F-G), piante apparentemente normali nelle quali se alla germinazione la radicina della plantula non può fissarsi sulle radici di una pianta ospite la pianta muore, mentre se si fissa al giusto ospite la radice si trasforma in un sistema di austori, che prelevano dall'ospite acqua e sali minerali. Analogo è il caso di parassiti epifiti, come il vischio (*Viscum album*) (Fig. 16.4D) la cui radice è trasformata in un complesso ed esteso sistema di austori che assorbono, anche qui, acqua e sali minerali.

Non poche "piante verdi", parassite su altre clorofite, sono piante più specializzate per la vita parassitaria (per esempio la nostra Cuscuta, *Cuscuta europaea*) (Fig. 16.4A), che appartiene a un genere diffusissimo delle convolvulacee è comune nei prati, specialmente nei medicaï), sono piante povere o addirittura prive di clorofilla, generalmente con apparato fogliare e radici estremamente ridotte, che formano lunghi filamenti giallastri attaccati alle foglie delle piante parassitate mediante austori che penetrano nelle foglie e ne suggono la linfa. A differenza della cuscuta e di molte altre specie parassite che attaccano le parti aeree dell'ospite, non mancano i casi di parassitosi delle radici, ad esempio in *Orobanche* (Fig. 16.3C), che però conserva un fusto aereo fiorifero con piccolissime foglioline.

Il caso estremo di questo tipo di parassitosi è rappresentato dalle Rafflesiacee (Fig. 16.4E), interamente prive di clorofilla, nelle quali la pianta si riduce a un sistema di austori sui quali si sviluppa direttamente il fiore, spesso gigantesco.

Piante come il vischio o la cuscuta sono, molto verosimilmente, derivate da piante epifite nelle quali la radice o le radici avventizie trasformate in austori hanno consentito, in misura maggiore o minore l'assorbimento di nutrienti già elaborati, permettendo alla pianta di svilupparsi anche con una fotosintesi insufficiente o assente. Probabilmente, l'acquisizione della capacità di sfruttare gli elaborati della pianta ospite ha consentito la riduzione delle capacità di fotosintesi.

Parassiti fungini su piante

I parassiti fungini sulle piante sono moltissimi e appartengono a gruppi diversi (ruggini, oidi, carboni, ecc.) e non pochi sono specie-specifici.

È possibile o addirittura probabile che le parassitosi fungine delle piante siano piuttosto antiche, ma non ne abbiamo le prove e le caratteristiche proprie di ciascuna infestazione non ci dicono quasi nulla sull'evoluzione di queste relazioni, a parte la probabilità che, dato che i funghi in generale sono dei saprobii e molte specie colonizzano i tronchi morti, vari stipiti possano essere passati dallo stato di decompositori sui legni morti a epifiti, condizione comune a molte specie, e da questa possano essere passati alla condizione parassitaria.

Parassiti fungini su animali

Le parassitosi dei funghi su animali, le "micosi", vanno ricordate semplicemente per completezza, infatti non ne abbiamo alcuna documentazione paleontologica e, dato che colpiscono solamente le parti molli o, al più cornee dell'animale parassitato, ciò è naturale.

Qualche considerazione generale

Mentre possiamo fare solo supposizioni circa l'epoca della comparsa delle moltissime forme di simbiosi mutualistica conosciute, il fatto che possediamo fossili ordoviciani di parassiti assai specializzati può essere considerato come un'indicazione che, sebbene i rapporti mutualistici e parassitari si siano evoluti moltissime volte in modo del tutto indipendente e in epoche diverse, questi fenomeni devono essere comparsi pressoché agli albori dell'evoluzione sia degli animali che delle piante superiori. Infatti i più antichi parassiti conosciuti con certezza sono larve silicizzate e perfettamente conservate di Linguatulidi, risalenti all'Ordoviciano. I Linguatulidi o Pentastomidi, come si vogliono chiamare, sono un piccolo gruppo strettamente legato agli Artropodi, se non derivato da qualche Artropodo vero e proprio⁸⁴. Tuttavia, mentre le larve ordoviciane, come morfologia generale, sono nettamente più vicine agli Artropodi di quelle attuali, alcune larve fossili sono prive di bocca, ciò indica un grado di specializzazione per la vita parassitaria addirittura superiore a quella delle specie viventi.

Possiamo ora porci il quesito dell'interpretazione da dare ai complessi fenomeni dei quali si è dato solo qualche esempio. Naturalmente, quelli che sarebbero i "dati storici", cioè la documentazione paleontologica, non esistono né possono esistere. Unico dato certo, e lo si è ricordato, è che parassiti notevolmente specializzati esi-

⁸⁴ Personalmente, pur convinto del monofiletismo degli artropodi, non sono altrettanto convinto della validità delle tradizionali classificazioni di questo phylum.

stevano certamente nell'Ordoviciano, ma è estremamente probabile che in realtà simbiosi di varia natura siano state pressoché contemporanee all'origine stessa degli organismi pluricellulari. Parlare delle simbiosi quasi certamente non è altro che esaminare casi particolari del fenomeno generale: la coevoluzione. Peraltro la complessità dei fatti coevolutivi implicati nell'evoluzione di molte simbiosi, parassitosi comprese, cicli obbligati assai complessi, iperparassitosi, danno l'impressione che nel loro determinismo il modello classico neodarwiniano non sia sufficiente. Forse richiede, quanto meno, la considerazione che, come almeno in parte aveva previsto Waddington, l'evoluzione possa essere fortemente canalizzata e questa *canalizzazione* sia reciproca fra i vari componenti del sistema sopraspecifico considerato, che per motivi in parte abbastanza chiari e che in parte ancora ci sfuggono, le risposte possibili di ciascun sistema siano vincolate a una gamma limitata di opzioni, che inducono numerose convergenze o parallelismi. Insomma un sistema semistocastico che può consentire fasi piuttosto veloci nell'evoluzione di ogni taxon.

A queste considerazioni si deve aggiungere una riflessione sugli *ecotoni*. È appena il caso di ricordare che accanto agli ecosistemi in fase *climax*, cioè che hanno raggiunto una condizione di equilibrio stabile e si mantengono per lungo tempo sostanzialmente invariati a meno che non intervengano significative modificazioni climatiche o, come accade sempre più spesso che vengano alterati a opera dell'uomo, possono esserci due biocenosi *climax* o, spesso, fasi di una successione, che quando sono a contatto creano una fascia più o meno ampia di ecotono. Questo è un ambiente di transizione nel quale, accanto a popolazioni di specie proprie legate alle caratteristiche generali di transizione del sistema, si trovano anche alcune specie proprie degli ecosistemi climax confinanti. Questi ecotoni, che possono avere un'ampiezza variabile da qualche metro a chilometri sono anche generalmente legati alle caratteristiche del suolo e non hanno limiti netti. Comunque, dato che si tratta di sistemi estremamente instabili, spesso variabili a seconda dell'andamento stagionale, da un lato possiedono specie proprie per lo più caratterizzate da una notevole valenza ecologica, dall'altro, come si diceva, sono penetrati da elementi caratteristici dei climax vicini. Il complesso è assai dinamico: da un lato gli elementi propri dell'ecotono, sia vegetali sia animali, che tendono a invadere i climax vicini, dall'altro gli ecotoni rappresentano un filtro che, per le sue caratteristiche progressivamente meno favorevoli alle specie di un climax che via via si avvicina alle condizioni del climax che si trova dal lato opposto, tende a impedire il passaggio di molte specie da una biocenosi all'altra. Ovviamente nella fascia di ecotono le piccole popolazioni provenienti dai climax vicini sono sottoposte a una selezione particolarmente severa e, quindi, se qualche elemento riuscirà ad attraversare tutta la fascia di ecotono e a stabilirsi nel climax confinante sarà, molto probabilmente al-

meno nelle sue caratteristiche fisiologiche, profondamente diverso dalla popolazione di origine. In pari tempo, le popolazioni proprie dell'ecotono tenderanno generalmente a espandersi nei due climax confinanti, ma ciò sarà possibile solo a patto che i colonizzatori "premino" le caratteristiche necessarie per avere successo nelle nuove sedi. È, pertanto, molto probabile che sia precisamente a livello degli ecotoni che si abbiano le condizioni più favorevoli per il continuo, simultaneo differenziamento di diverse popolazioni.

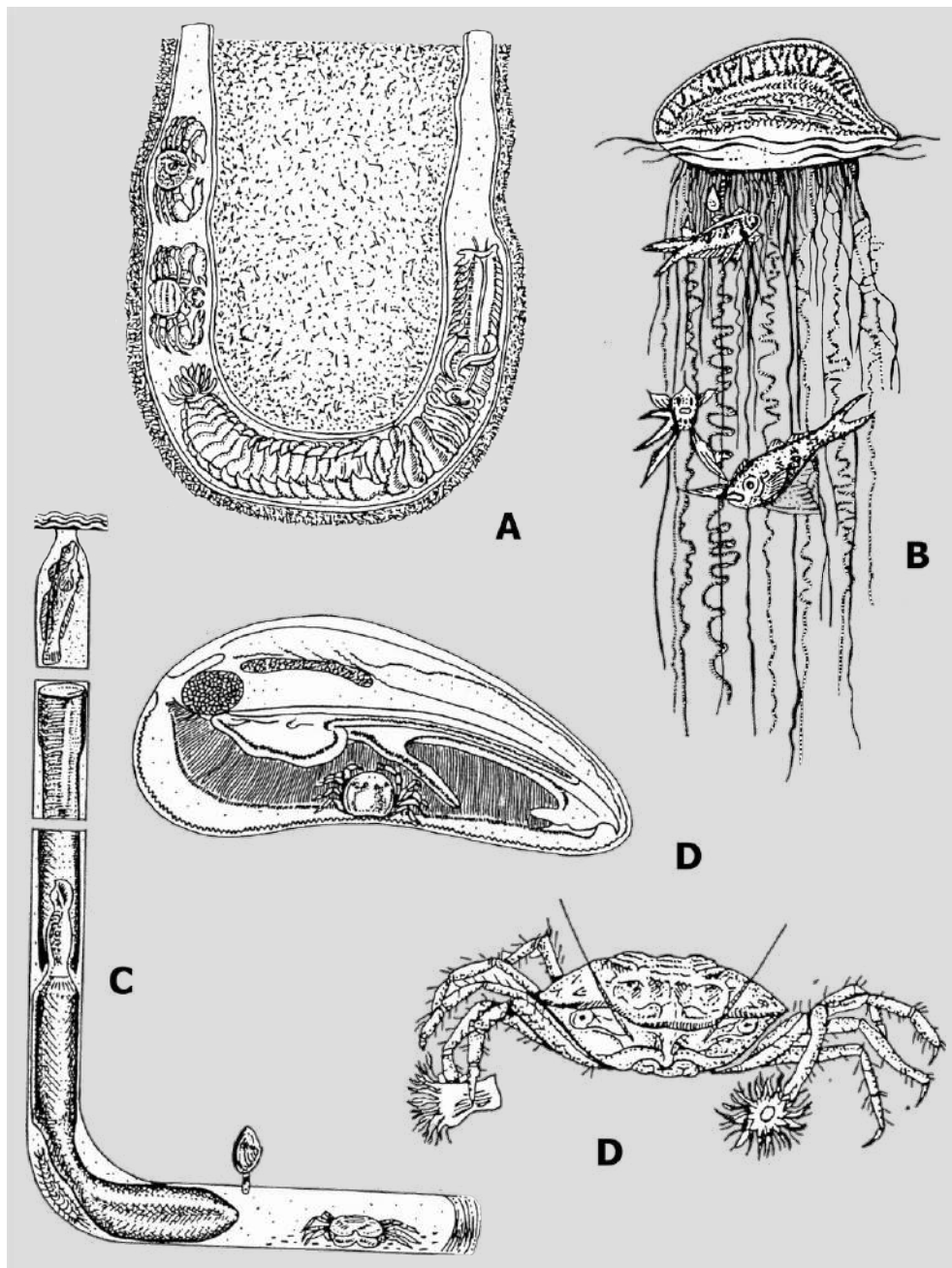


Fig. 16.1 – Alcuni esempi di commensalismo: **A**) *Chaetopterus* sp. (anellide polichete sedentario) che ospita nel suo tubo una coppia di granchi porcellanidi. **B**) *Physalia* sp. (celenterato idrozoa sifonoforo) che ospita tra i suoi tentacoli alcuni pesci commensali. **C**) *Urechis* (echiuride) nel cui tunnel vivono, come commensali varie specie di pesci, anellidi policheti, bivalvi, crostacei decapodi. **D**) *Mytilus* con un *Pinnotheres* (granchio decapode) commensale. **E**) *Lybia tessellata* (granchio decapode) che convive con un piccolo anemone di mare (antozoo) portato con le chele e usato come arma di difesa.

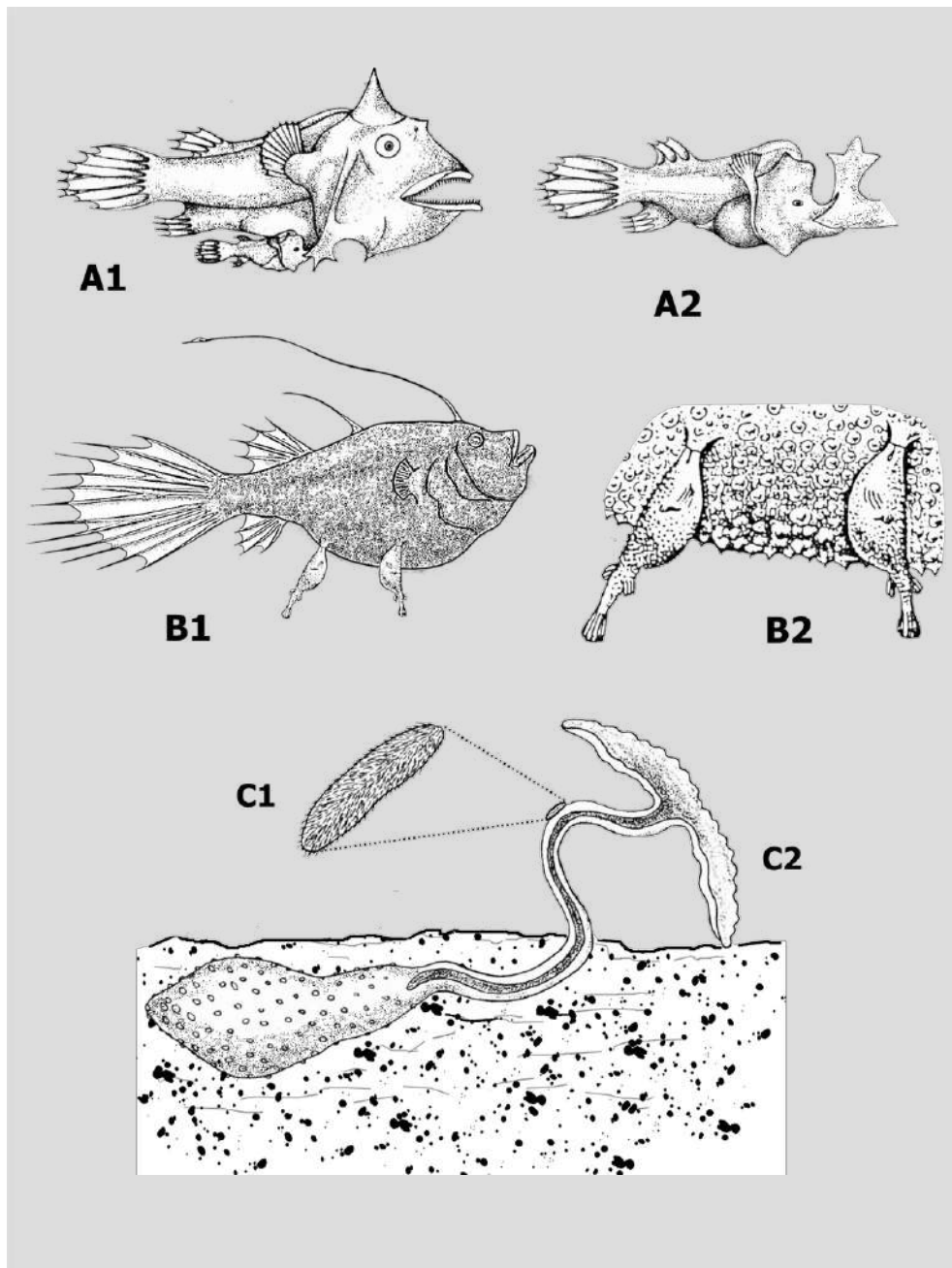


Fig. 16.2 – **A**) *Haplophryne mollis* (Linophrynidae): **A1**) femmina; **A2**) maschio nano attaccato alla femmina. **B**) *Ceratias holboelli* (Ceratiidae): **B1**) femmina; **B2**) maschi nani attaccati alla femmina. **C**) *Bonellia viridis* (Bonelliidae): **C1**) maschio (ca. 2 mm) ingrandito sulla proboscide della femmina; **C2**) femmina (ca. 30 cm) con il corpo nella sabbia e la proboscide libera.

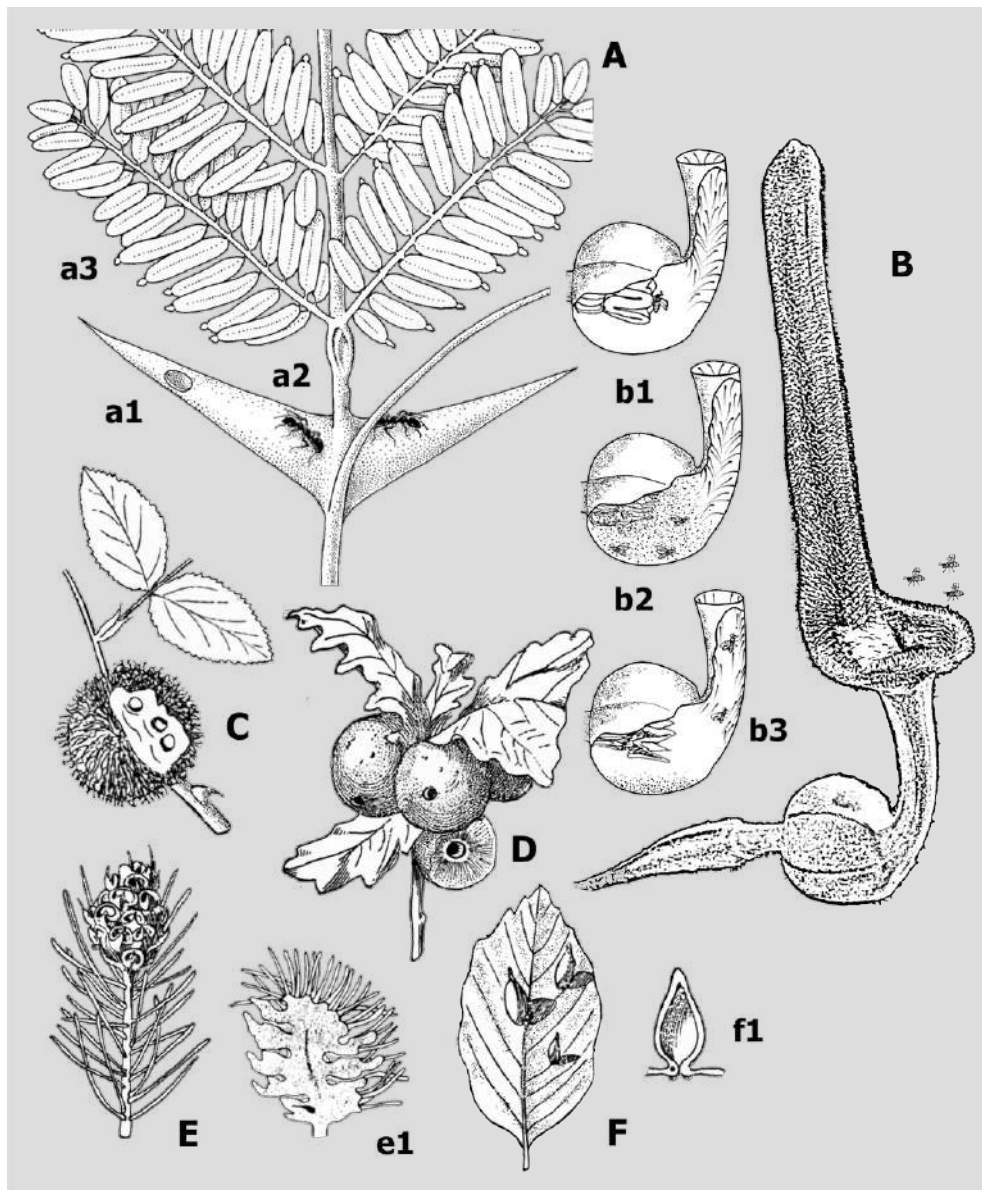


Fig. 16.3 – **A**) *Acacia sphaerocephala* (Fabaceae) della regione neotropica: **a1**) coppia di spine cave occupate da formiche del genere *Pseudomyrmex*; **a2**) nettario extraflorale; **a3**) corpi del Belt [(**a2**) e (**a3**) sono utilizzati dalle formiche come alimento]. **B**) *Aristolochia acuminata* (= *A. tagala*) (Aristolochiaceae): **b1**) quando il fiore è aperto entrano ditteri chironomidi portando il polline; **b2**) lo stigma appassisce e le antere si aprono liberando il polline, che ricopre le moschine; **b3**) i peli del tubo florale avvizziscono e permettono agli impollinatori di uscire portando con se il polline. **C**) Galla a forma di riccio ricoperta da lunghi filamenti, indotta da *Diptolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae) su ramo di rosa. **D**) Galla indotta da *Andricus kollari* (Hymenoptera: Cynipidae) su un ramo di quercia. **E**) Galla ad ananas e sua sezione (**e1**) prodotta da *Sacchiphantes abietis* (Hemiptera: Adelgidae) su un ramo di *Picea excelsa*. **F**) Galle piriformi di *Mykiola fagi* (Diptera: Cecidomyiidae) su foglia di faggio: **f1**) sezione longitudinale di una galla.

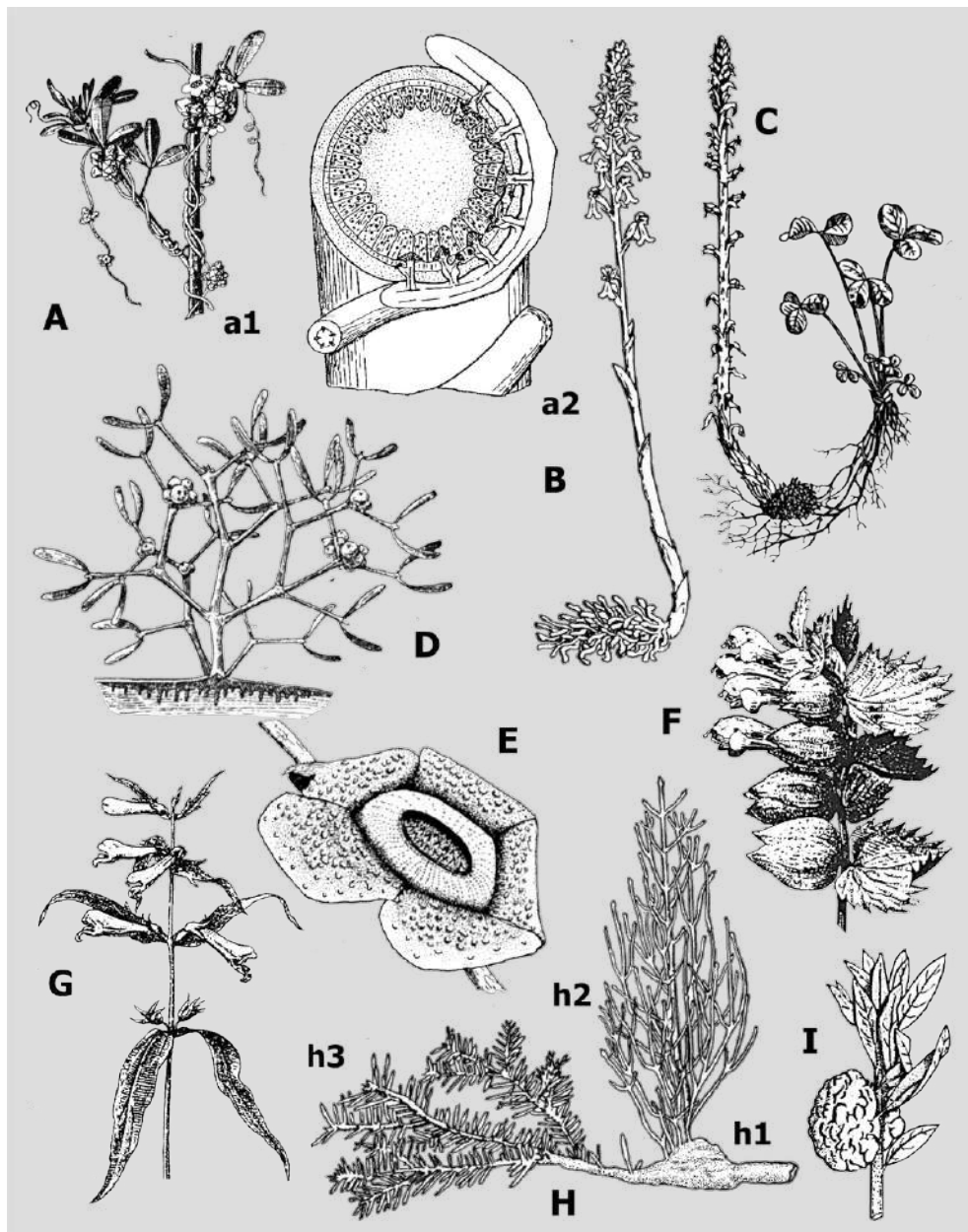


Fig. 16.4 – **A**) *Cuscuta* sp.(Convolvulaceae) su erba medica (**a1**) e sezione trasversale (**a2**) di un fusticino della pianta ospite mostrante l'intimo rapporto con il viticcio del parassita. **B**) *Neottia nidus-avis* (Orchidaceae). **C**) *Orobanche minor* (Orobanchaceae) parassita sulle radici di trifoglio. **D**) *Viscum album* (Santalaceae). **E**) *Rafflesia micropylora* (Rafflesiaceae). **F**) *Rhinanthus minor* (= *R. crista-galli*) (Orobanchaceae). **G**) *Melampyrum pratense* (Orobanchaceae). - Funghi parassiti: **H**) *Melampsorella elatina* (basidiomicete) su un ramo di un abete bianco (*Abies alba*) (Pinaceae): nel punto di inserzione si forma una galla legnosa (**h1**) e il ramo (**h2**) durante l'inverno perde le foglie a differenza dei rami sani (**h3**). **I**) Galla prodotta dal fungo basidiomicete *Exobasidium rhododendri* su *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae).

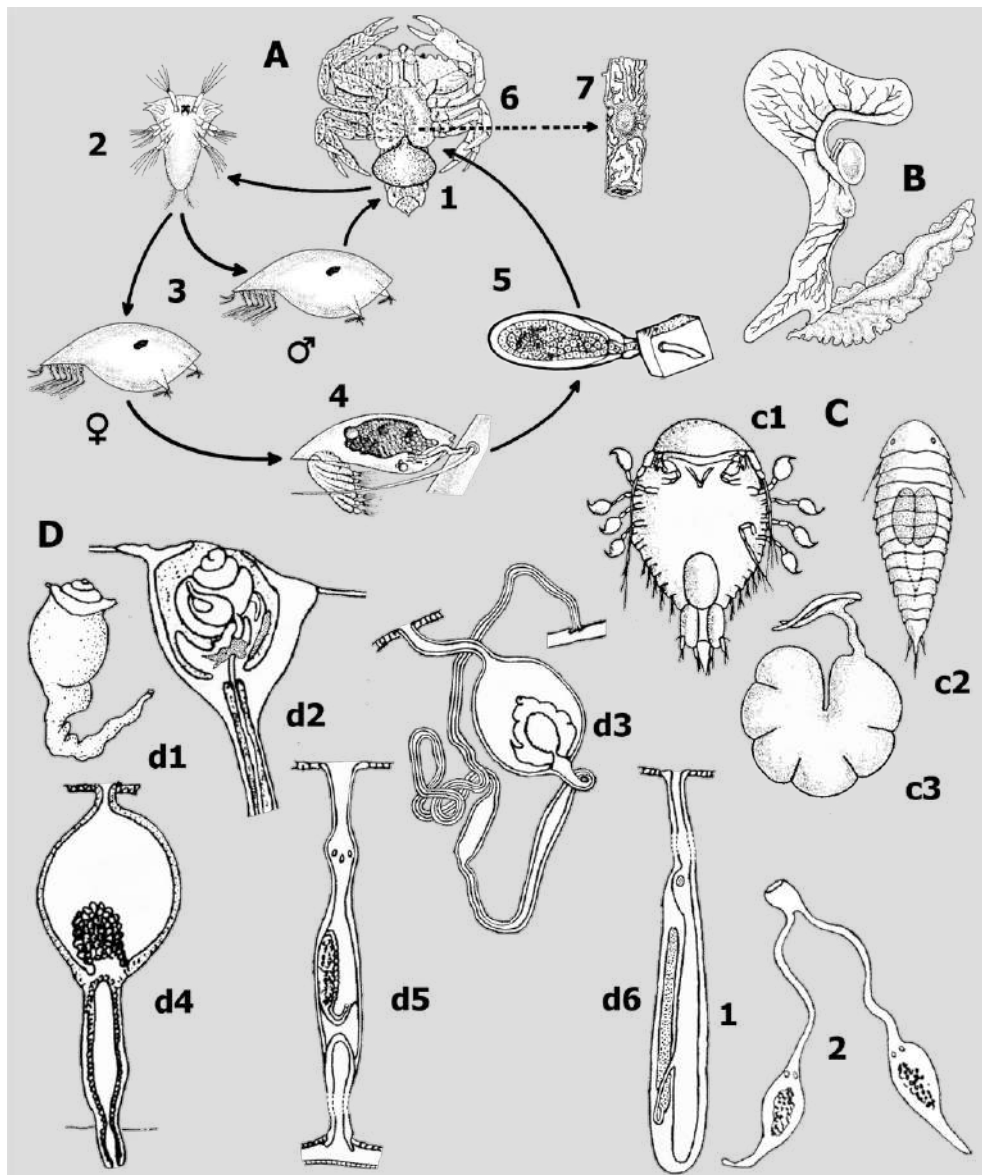


Fig. 16.5 – A) Ciclo del cirripede rizocefalo *Sacculina carcini* parassita del granchio *Carcinus moenas*: 1) parte esterna della femmina di *Sacculina* sull'addome del granchio; 2) nauplio; 3) *cypris*: la larva maschile si attacca alla parte esterna di *Sacculina* e ne deriveranno gli spermatozoi che fecondano le uova, mentre la larva femmina si attacca alla base di un pelo (4) e si trasforma in *kentrogon* (5) che mediante uno stiletto inietta un ammasso di cellule (6) che si attacca ventralmente all'intestino medio (7) producendo radici che invadono tutto l'ospite. – B) *Portunion maenadis* (Isopoda) parassita di *C. moenas*. C) Stadi di *Danalia curvata* (Isopoda) parassita della parte radiceforme della *Sacculina*: (c1) larvale, (c2) maschile e (c3) femminile (parassita). D) Alcuni gasteropodi, Eulimidae parassiti interni degli echinodermi asteroidei: d1) *Stilifer celebensis* parassita di *Choriaster*, d2) *S. linkiae* parassita di *Ophidaster multiforis* e oloturoidei: d3) *Gasterosiphon*, d4) *Entocolax*, d5) *Entoconcha*, d6) *Enteroxenos*: 1) giovane, 2) adulto libero nel celoma dell'ospite.

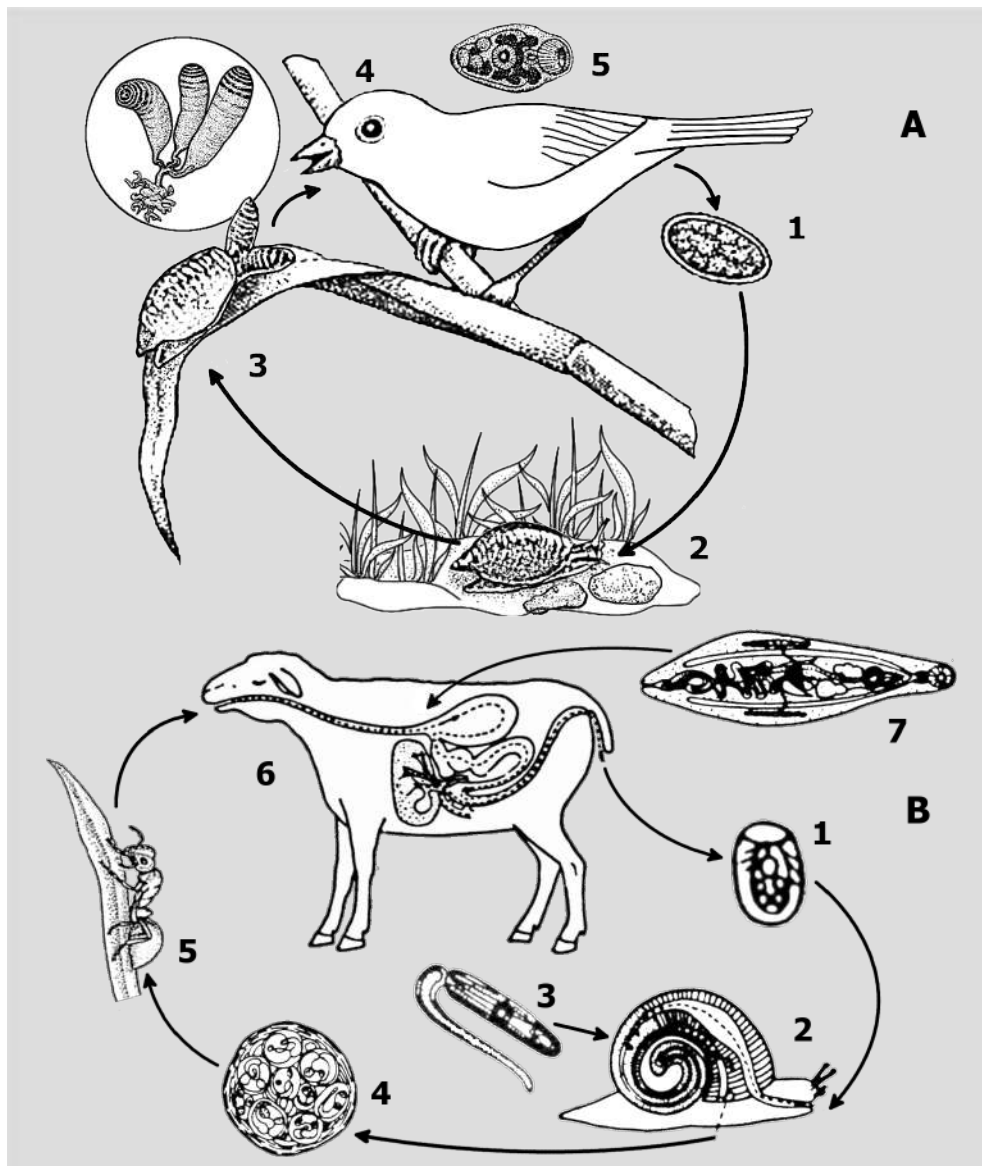


Fig. 16.6 – Platyhelminthes: Trematoda – **A**) Ciclo di *Urogenimus macrostomus* parassita dell'intestino dei passeracei (ospiti finali): le uova (1) sono espulse con le deiezioni dell'ospite e vengono ingerite (2) dalla chiocciola *Succinea putris* (ospite intermedio) dove le larve si sviluppano in sporocisti ramificate (3) vistosamente colorate che penetrano nei suoi tentacoli ingrossandoli (4) attirando l'attenzione degli uccelli, che se ne nutrono infettandosi; le sporocisti ingerite si trasformano in adulti (5). – **B**) Ciclo di *Dicrocoelium dendriticum*, parassita dei ruminanti che ha come 1° ospite intermedio un mollusco e una formica come 2° ospite intermedio: le uova emesse con le feci dell'ospite (1) sono ingerite da una chiocciola (2) dove si completa il loro sviluppo fino a cercarie (3), che vengono rilasciate nell'ambiente dal poro respiratorio della chiocciola in un ammasso di schiuma (4), successivamente sono ingerite dalle formiche e si trasformano in metacercarie cambiando il comportamento (5) delle formiche stesse; l'ospite definitivo (un erbivoro) si infetta pascolando (6) e le metacercarie ingerite raggiungono il fegato trasformandosi in adulti (7).

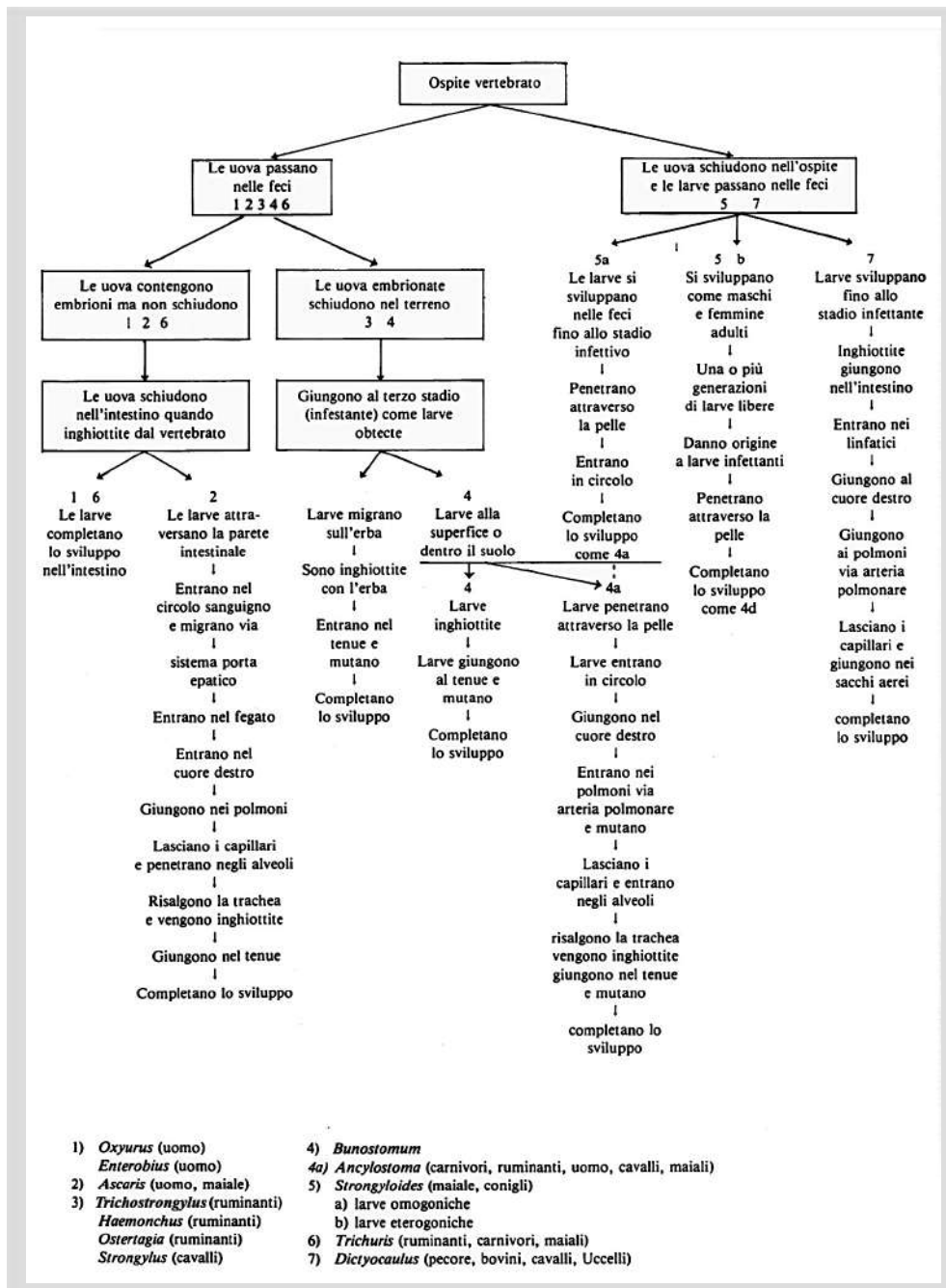


Fig. 16.7 – Schema generale dei cicli dei Nematodi monoxeni. (In basso sono elencati i principali generi e i loro ospiti definitivi. I numeri riportati nello schema corrispondono ai generi riportati nell'elenco).

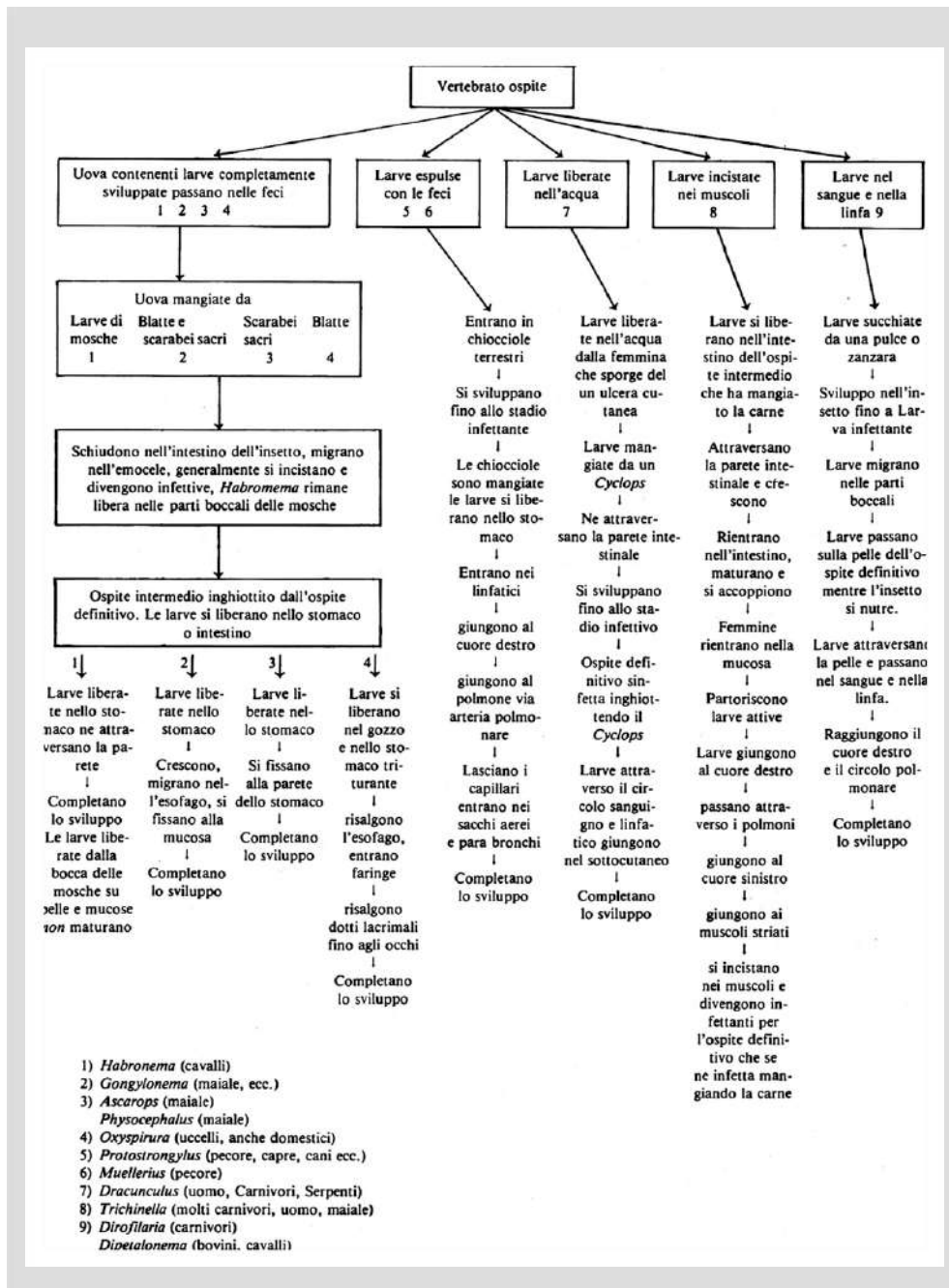


Fig. 16.8 – Schema generale dei cicli dei Nematodi eteroxeni. (In basso sono elencati i principali generi e i loro ospiti definitivi. I numeri riportati nello schema corrispondono ai generi riportati nell'elenco)..

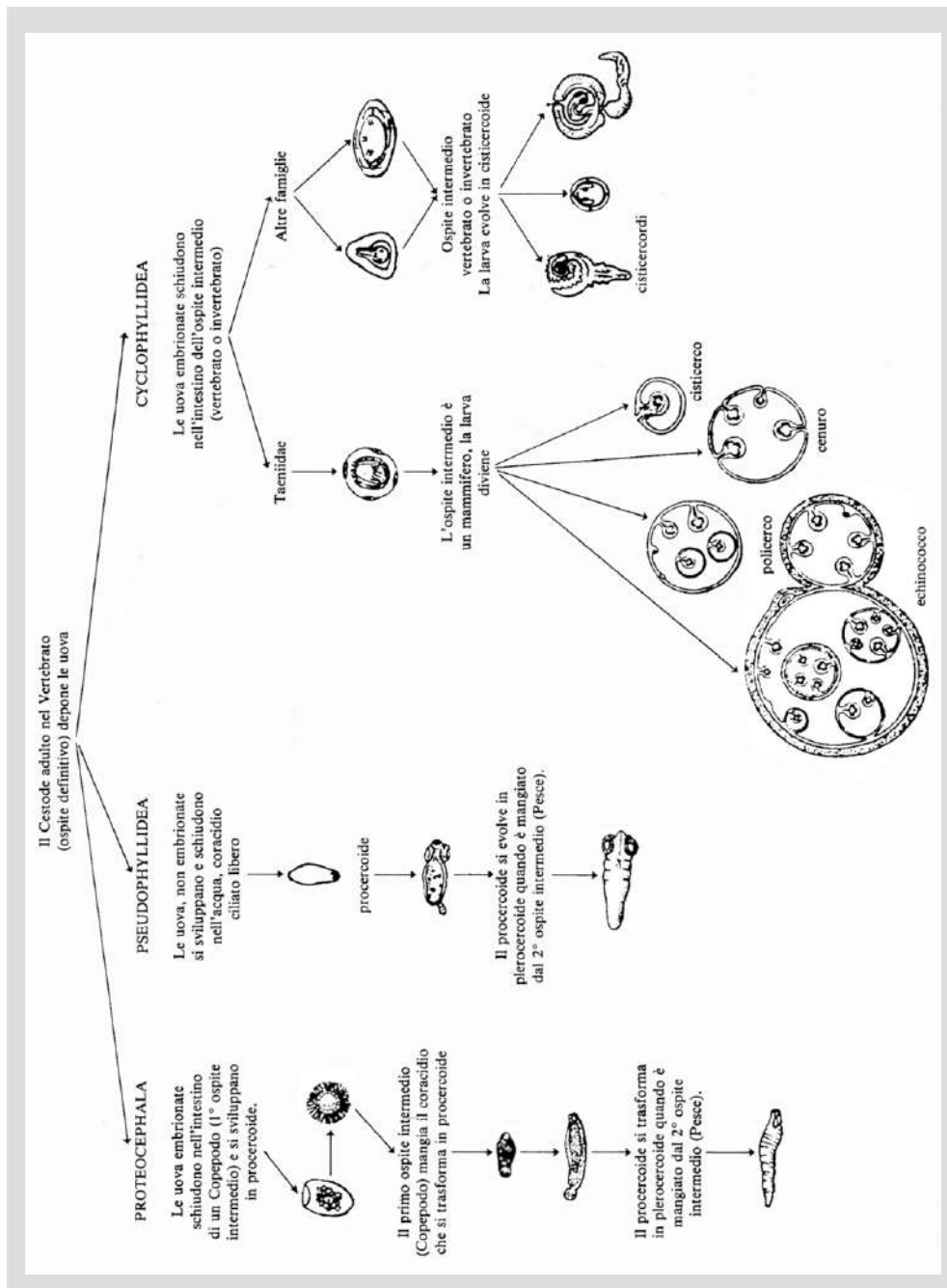


Fig. 16.9 - Cicli di sviluppo larvali dei Cestodi: si osservi che i cicli sono diversi e caratteristici per i vari gruppi tassonomici parassitati..

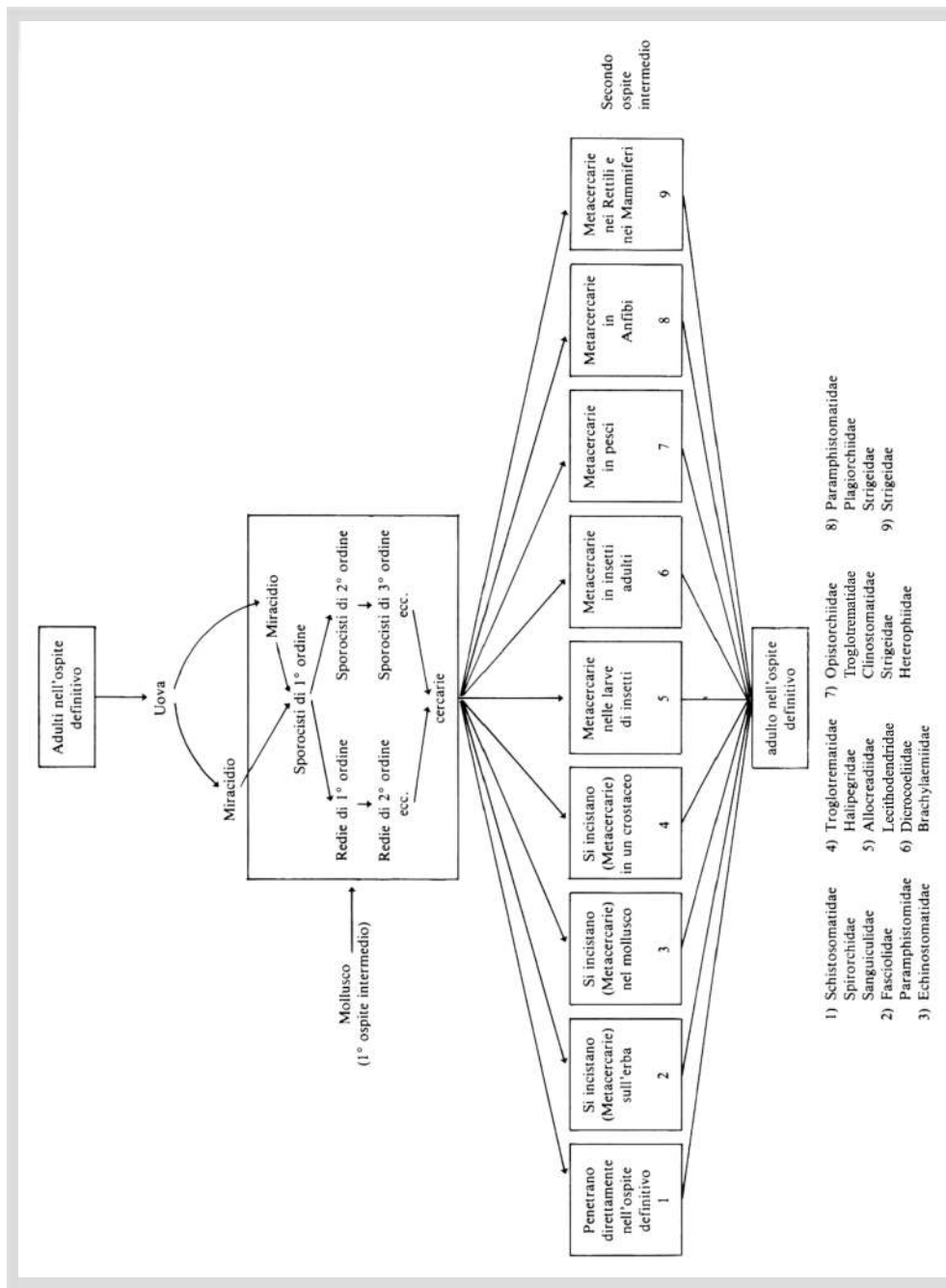


Fig. 16.10 - Schema generale dei cicli dei Trematodi Digeni.

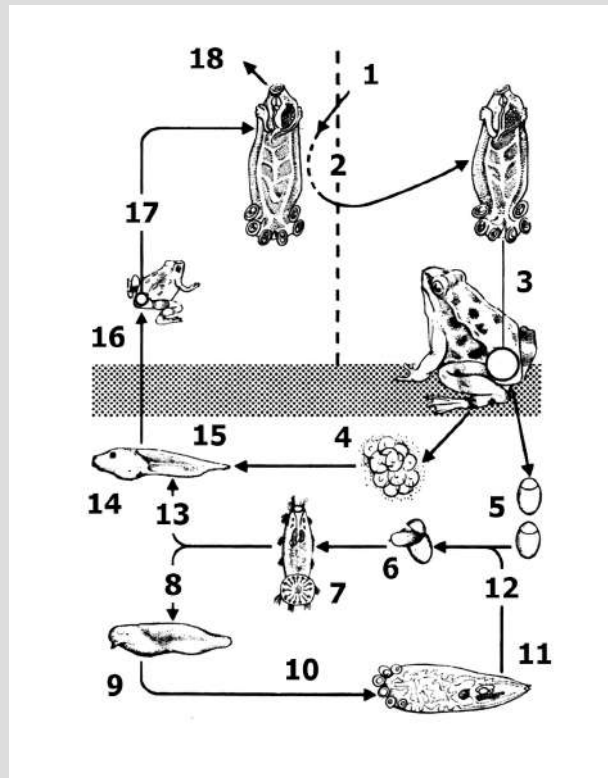


Fig. 16.11 – Ciclo di *Polystoma integerrimum* (Platyhelminthes: Monogenea): 1) la liberazione delle gonadotropine agisce sulle gonadi dell'ospite con liberazione di ormoni sessuali; 2) stimolazione della maturità del parassita; 3) maturazione sessuale quando la rana entra nell'acqua; 4) deposizione delle uova della rana e (5) del parassita; 6) schiusa; 7) larva girocotiloide; 8) comportamento atipico: la larva si fissa alle branchie esterne del girino (9) e dopo tre settimane (10) si forma un adulto neotenco (11) con genitali modificati, che produce uova normali (12); 13) comportamento tipico: la larva entra nel poro branchiale e si fissa sulle branchie interne (14); 15) metamorfosi del girino; 16) la larva si sposta nella vescica urinaria; 17) accrescimento della larva (tre anni); 18) adulto con gonadi non funzionanti.

PARTE QUARTA

Nelle pagine precedenti abbiamo visto una serie di esempi delle complesse relazioni fra organismi che sono il risultato dei processi evolutivi; vediamo ora quali dati vengono usati nella ricostruzione della filogenesi degli organismi.

XVII – La morfologia come strumento di ricostruzione filogenetica

Lo studio della struttura degli organismi è stato storicamente il primo a essere usato per stabilire il loro grado di affinità. È, si può dire, intuitivo che due cose che si somigliano, e tanto più si somigliano, vadano incluse nella stessa categoria mentale. Il nostro cervello⁸⁵ ragiona per categorie che hanno un grado di comprensività crescente, basta pensare a un qualsiasi tipo di oggetti; per esempio, parlando di un gruppo di uomini, distingueremo se appartengono alla stessa famiglia, alla stessa città, nazione, religione ecc., avremo una categoria bicchieri che potrà essere suddivisa per dimensioni, materiali, se a stelo o meno ecc. e tutte queste categorizzazioni sono basate sulla comunanza di un maggiore o minor numero delle caratteristiche che usiamo per riconoscerli (di questo aspetto della logica ci siamo già occupati e dovremo tornarci quando discuteremo della validità di certe teorie, o piuttosto ipotesi). Inoltre, se ci si pensa un momento, la rassomiglianza di aspetto è il criterio che ci si presenta con immediatezza quando dobbiamo “riconoscere” un dato oggetto, cioè includerlo o meno in uno dei raggruppamenti concettuali che abbiamo in testa (il che non esclude affatto che l’oggetto ci appaia così nuovo e diverso da quelli che conosciamo da richiedere la creazione, nel nostro cervello, di una nuova categoria o classe).

Dunque, bene o male, gli organismi sono sempre stati classificati in base alla loro forma (ivi compresa l’anatomia interna), ma è stato solo alla fine del ‘700 che si è cominciato a usare il concetto di “morfologia”, introdotto da Goethe. Ci si è posti, cioè, il problema di scoprire, al di là della mera rassomiglianza, quale ne fosse il significato, si è cominciato a chiederci perché determinate strutture si rassomigliano. Naturalmente, non appena venne acquistando credibilità l’idea che gli orga-

⁸⁵ In realtà in qualche modo tutti gli animali, anche i più semplici, “riconoscono” date categorie di segnali (immagini, suoni, odori ecc.) e, almeno per i mammiferi, il meccanismo è dello stesso genere del nostro. È anche interessante osservare come il riconoscimento di certi segnali sia innato in ciascuna specie. Anche nell’uomo è stato dimostrato che il neonato, pur non avendo alcuna esperienza precedente, riconosce alcune caratteristiche morfologiche e termiche della madre, normalmente essenziali per la sua immediata sopravvivenza, e dispone prestissimo della capacità di classificare i segnali che riceve in categorie e, di fronte a un segnale che non possa rientrare nelle categorie conosciute, reagisce tipicamente con una doppia attività: esplorazione e diffidenza.

nismi attuali fossero il risultato di un processo storico, di un divenire con progressive modificazioni da uno o pochi antenati comuni, magari molto diversi dai loro discendenti, si è considerata la possibilità di interpretare le strutture osservate tanto negli organismi attuali che nei fossili come testimonianze di questo processo.

È il caso di ricordare che, da un lato, eminenti anatomici, come Cuvier, negando l'evoluzione, seguitarono a usare lo studio dell'anatomia degli animali tanto fossili che attuali alla ricerca di quelli che potremmo dire "i caratteri essenziali" che accomunano i vari organismi, approfondendo e raffinando, in definitiva, quello che era l'atteggiamento tradizionale; oppure, come von Baer, lo scopritore delle fondamentali rassomiglianze nello sviluppo embrionale di animali diversi, che, essendo un antievoluzionista, si rifiutò di interpretare le somiglianze fra embrioni come indici di affinità filogenetiche; oppure Goethe, il cui concetto di evoluzione non conteneva l'elemento tipicamente storico del *tempo*. Tutti questi autori usarono dati morfologici, in vista di uno sviluppo delle diverse strutture a partire da un archetipo. Del resto, la più classica delle definizioni del concetto di "omologia", concetto fondamentale per l'interpretazione dei dati anatomici, si deve a Owen, che non accettò mai il modello darwiniano di evoluzione.

Il realtà, il primo che usò coscientemente la morfologia nel senso moderno fu Étienne Geoffroy Saint Hilaire (anche se lo sviluppo successivo delle conoscenze dimostrò che, proprio nel caso da lui studiato, le conclusioni a cui era arrivato erano errate).

Comunque, occorre sottolineare che, mentre l'Anatomia descrive gli organismi, la Morfologia, per così dire, li *spiega* da diversi punti di vista fra loro complementari: da un lato *interpreta* la struttura osservata in ciascun organismo come il risultato di una catena di modificazioni avvenute nel tempo, dall'altro *considera* tutti gli aspetti funzionali connessi a ciascun passo di queste modificazioni. Infatti, si deve presumere che le variazioni che gli organismi presentano possano essere o eliminate, se non adatte alle condizioni ambientali cui l'organismo deve far fronte, oppure svilupparsi se neutre o vantaggiose, sempre prescindendo dal fatto che in un rilevante numero di casi gli individui che presentano o presenterebbero qualsiasi tipo di variazione saranno eliminati da fattori puramente casuali (ad esempio un grandissimo numero di larve si perdono sempre, ma se una parte di queste avesse la possibilità di raggiungere comunque lo stadio adulto, forse queste avrebbero una fitness maggiore della media). I dati raccolti, sia con la sperimentazione che in natura, sono sufficienti a confermare che, statisticamente, eventuali variazioni vantaggiose hanno una ragionevole probabilità di essere selezionate positivamente. D'altra parte sono le varie condizioni ambientali a porre le esigenze selettive e sono, nel medesimo tempo, sempre presenti condizionamenti strutturali che rendono possibili determinati *trend* evolutivi e non altri.

È opportuno fare qui una digressione. Waddington (1952, 1957) introdusse una metafora dello sviluppo, rappresentandolo come un paesaggio montano dove l'individuo che si sviluppa si comporta come una pallina che scende progressivamente verso il basso, in un paesaggio dotato di vallate degradanti. Passando di valle in valle, la pallina imboccherà l'una o l'altra, ma ben difficilmente, una volta imboccata una valle, potrà saltare in una limitrofa. In questo modello di paesaggio come metafora dello sviluppo, la pallina (cellula o gruppo di cellule) passa da una condizione indifferenziata, multipotente, a condizioni sempre più canalizzate e specifiche.

Trasformando ora il modello di Waddington da una metafora dello sviluppo a una rappresentazione del "paesaggio adattativo" in cui si evolve una popolazione, ci rende intuitivamente conto di come, in condizioni ambientali complessivamente stabili o, meglio, che si evolvono nel loro insieme in una data direzione, l'evoluzione venga "canalizzata". La pallina, in questo caso, è la popolazione e le valli sono gli scenari ambientali in cui essa si evolve. Resta il problema che, normalmente, sono molti i caratteri che si modificano in modo coordinato, il che è congruente con un modello neodarwiniano a evoluzione molto lenta (relativamente al numero di generazioni, non in tempi assoluti, dato che un secolo per un elefante sono tre o quattro generazioni, per un topo un centinaio e per un protozoo decine di migliaia) ed è compatibile anche con un modello del tipo "equilibri intermittenti". Infatti, se si ammette che i "pendii" della valle possano essere, di tanto in tanto, assai ripidi, cosicché la "pallina" rotola molto velocemente, e che in questi punti si sommino sia gli effetti di un'intensificata pressione selettiva sia un aumento della frequenza di mutazioni, pur con fortissime perdite (e conseguente rarefazione degli esemplari), vi è comunque la probabilità che un certo numero di individui possa adattarsi in modo soddisfacente. Tuttavia, in moltissimi casi sembra decisamente impossibile che i singoli caratteri si evolvano in modo potenzialmente indipendente. Per fare un solo esempio, e se ne potrebbero fare moltissimi, prendiamo il rapporto fra evoluzione della statura, della dentatura, delle proporzioni e architettura del cranio e della relativa muscolatura. È facile riconoscere che l'aumento di statura possa procurare diversi vantaggi: in competizioni territoriali o sessuali, l'individuo più grande ha un vantaggio rispetto al competitore più piccolo; l'individuo più grande è più difficile da catturare da parte dei predatori; il rapporto massa/superficie è più favorevole, nel senso che tanto più grande è l'organismo, tanto minore è la sua superficie relativa, quindi per un animale omeotermo significa minore assorbimento e dispersione di calore e, di conseguenza, per mantenere la temperatura corporea approssimativamente costante⁸⁶ occorrerà per unità di peso

⁸⁶In realtà, generalmente vi sono anche altri adattamenti morfo-fisiologici per la termoregolazione anche di singole parti del corpo.

un minore apporto calorico. Tuttavia, la quantità assoluta di cibo assorbita aumenta con l'aumento della statura e questo è possibile, specialmente se l'animale è vegetariano, cioè consuma cibo a basso contenuto calorico, a condizione di aumentare la superficie triturante dei denti e la loro resistenza all'usura. Mentre per la resistenza all'usura l'ispessimento e la pieghettatura dello smalto, la corona alta di premolari e molari (ipsodontia) e lo sviluppo del cemento sono sufficienti per aumentare la superficie triturante, è inevitabile l'allungamento dell'arcata dentaria che, a sua volta, comporta mutamenti nelle proporzioni del cranio e del palato, nonché della muscolatura; naturalmente sono necessari cambiamenti sia morfologici che funzionali dell'apparato digerente. Tutte queste modificazioni, strettamente correlate, si spiegano facilmente in termini morfo-funzionali e il loro sviluppo è spesso ben documentato dai fossili e, come si è detto, gli esempi si possono moltiplicare a volontà. Più difficile è spiegarli in termini di genetica tradizionale e di modelli di meccanismi evolutivi strettamente neo-darwiniani. I progressi della genetica negli ultimi anni e lo sviluppo dei cosiddetti modelli "evo-devo" e delle teorie sui sistemi caotici, pur sembrando più promettenti, sono ancora lontani dal potersi considerare sufficienti.

I problemi, peraltro, si complicano ulteriormente quando in gioco vi sono delle simbiosi complesse in cui due, tre o anche più popolazioni devono evolversi in modo coordinato, il che sembra complicare moltissimo le cose.

Tornando al problema della comprensione del significato dei dati morfologici, prenderemo in considerazione alcuni esempi concreti del modo in cui funzionano le correlazioni morfologiche. Prendiamo il caso, al quale si è accennato, dell'evoluzione delle praterie e della relativa fauna di erbivori durante il Miocene e il Pliocene e limitiamo il nostro esame al rapporto mammiferi-piante erbacee e specialmente graminacee. Queste sono particolarmente adatte a colonizzare ambienti temperati o temperato caldi relativamente aridi formando steppe, praterie o miste con radi nuclei di vegetazione arborea e savane. La formazione di queste biocenosi offriva un'opportunità di colonizzazione a diversi tipi di Mammiferi vegetariani. Peraltro la vegetazione erbacea, specialmente le Graminacee, ha foglie più dure (nel caso delle Graminacee è ricca di silice) rispetto alla media delle foglie di alberi e arbusti caratteristici di ambienti più umidi. Pertanto, animali che si nutrono di questi vegetali hanno una dentatura soggetta a un'usura maggiore di quella alla quale sono soggetti i corrispondenti mammiferi forestali. La risposta naturale a questa situazione è rappresentata dall'evoluzione di denti più alti e con una struttura che mescoli, sulla superficie che viene abrasa, lo smalto, particolarmente resistente, e la dentina e questo può ottenersi "pieghettando" la superficie del dente e riempiendo le scanalature più o meno complicate, mediante lo sviluppo del cemento. Al limite estremo, il sistema può culminare in denti ad accrescimento continuo.

Chi si ricorda dall'esame di Anatomia comparata la struttura dei vari tipi di denti ipsodonti, ha immediatamente presenti le tante varietà che questo schema manifesta nei diversi ordini. A ogni modo (trascurando, per il momento, Roditori, Lagomorfi e altre piccole specie, per le quali entra in gioco la breve durata della vita), l'evoluzione di una dentatura ipsodonte richiede un adeguato spazio, spazio che è anche richiesto dal fatto che il contenuto calorico dell'alimento è relativamente basso e ne occorre quindi un maggior quantitativo per fornire le calorie necessarie. Esisterà quindi una tendenza selettiva verso un incremento di dimensioni dell'animale, incremento che comporta anche un'economia metabolica, in quanto l'aumento della massa corporea consente un rapporto massa-superficie più favorevole dal punto di vista della dispersione del calore. Ma l'aumento delle dimensioni implica una maggiore assunzione complessiva di cibo e, quindi, uno sviluppo della superficie triturante complessiva dei molari, ecc.; entreranno in gioco fattori come gambe lunghe e sottili che consentono maggiori velocità e manovrabilità, ma pongono automaticamente limitazioni al peso complessivo dell'animale, e così via. In altri termini si aprono all'evoluzione di un mammifero vegetariano relativamente primitivo una vasta gamma di possibili vie evolutive, ma quale che sia quella imboccata, la coevoluzione con i vari fattori ambientali e la competizione con gli altri organismi che operano nello stesso ambiente, comporterà che le singole caratteristiche morfologiche non potranno evolvere indipendentemente le une dalle altre o al massimo potranno farlo in modo molto limitato e dovremo invece considerare un'evoluzione correlata di interi "pacchetti" di caratteristiche.

Un secondo esempio che, per la sua semplicità, è istruttivo. Esaminiamo alcuni aspetti dell'evoluzione dei plesiosauri. Questi si dividono in due gruppi: "elasmosauride" e "pliosauride". Gli elasmosauri (Fig. 17.1a4-a6) sono caratterizzati da collo lungo e testa piccola ed erano evidentemente mangiatori di pesci o molluschi pelagici relativamente piccoli, i pliosauri (Fig. 17.1.a1-a3), invece hanno collo relativamente corto, testa grande e, soprattutto, un muso e una bocca assai allungati che permettevano di attaccare prede più grandi. Tutti i plesiosauri usavano come mezzo di propulsione le appendici pari che possiamo chiamare "pinne". La relativa potenza dei muscoli che muovevano questi "remi" è valutabile dalle loro superfici di inserzione sulle ossa degli arti e sui cingoli scapolare e pelvico. Se esaminiamo il cingolo scapolare e l'arto anteriore è possibile rappresentare mediante vettori le forze che vengono esercitate sia nei movimenti di protrazione che in quelli di retrazione (Fig. 17.1C). Ora, se esaminiamo queste strutture in varie specie di elasmosauri e di pliosauri cronologicamente successive si osservano delle trasformazioni progressive del tutto divergenti. Negli elasmosauri lo sviluppo delle strutture ossee (e quindi della muscolatura) poste anteriormente all'articolazione con l'omero aumenta progressivamente fino a essere equivalente a quello della porzione posteriore

(Fig. 17.1b4-b6). Al contrario, nei pliosauri la porzione che progressivamente si sviluppa è quella posta caudalmente all'articolazione (Fig. 17.1b1-b3). In termini di risultato funzionale, il crescente sviluppo dei muscoli retrattori nei pliosauri permetteva un "colpo di remo" propulsivo sempre più efficace, e di fatto si accompagna a un relativo aumento della superficie della pinna, cioè a una maggiore possibilità di accelerazione in avanti. Negli elasmosauri, invece, tanto la muscolatura che permette di remare in avanti, quanto quella che consente di remare indietro divengono progressivamente equivalenti, senza un aumento della superficie delle pinne rispetto al tronco; contemporaneamente si ha un progressivo allungamento del collo, con aumento del numero delle vertebre, così da renderlo più flessibile. La conclusione è chiara: mentre i pliosauri erano dei predatori che inseguivano prede relativamente grandi e la loro evoluzione rispondeva al bisogno di sempre maggiori accelerazioni, gli elasmosauri erano nuotatori lenti che sfruttavano la lunghezza e flessibilità del collo per raggiungere piccole prede, meccanismo favorito dalla possibilità non solo di muovere indifferentemente in avanti e indietro, ma soprattutto di ruotare remando "in avanti" con le appendici di un lato del corpo e "indietro" con quelle dell'altro lato.

Un ulteriore esempio, che pure riguarda dei vertebrati fossili, ci permette alcune considerazioni sui fenomeni di convergenza, tanto frequenti, che spesso pongono problemi notevoli nelle ricostruzioni filogenetiche.

Seguendo un vecchio, ma brillante studio di Watson, prenderemo in considerazione i crani (ma non solo) in tre gruppi di Labirintodonti (Fig. 17.2): brachiopidi, capitosauri e afanerammidi⁸⁷. Nei capitosauri, in visione dorsale (Fig. 17.2A.a3-a4), non si osservano modificazioni importanti, dato che le variazioni nella regione otica non cambiano le proporzioni generali e i rapporti fra le singole ossa. Nei brachiopidi, invece, le proporzioni mutano nel senso di un evidente accorciamento del cranio (Fig. 17.2A.a1-a2), mentre, al contrario, negli afanerammidi si osserva un forte allungamento, specialmente della porzione anteriore (Fig. 17.2A.a5-a7). Se ora passiamo a esaminare gli stessi crani in visione ventrale, osserviamo invece una serie di mutamenti importanti e simili in tutti e tre i gruppi: i condili articolari con la mandibola si spostano in avanti relativamente all'articolazione della colonna vertebrale col cranio, fino a rendere le tre articolazioni nei capitosauri coassiali, mentre negli afanerammidi e nei brachiopidi, i due condili finiscono col trovarsi spostati in posizione decisamente craniale rispetto all'articolazione occipitale. L'articolazione occipitale stessa si modifica per riduzione del basioccipitale, così che a una giustapposizione fra parti ossee e cartilaginee di un condilo occipitale

⁸⁷ Il lettore tenga conto che, nella figura, i crani non sono in scala, ma sono stati ridotti, per facilitare il confronto, per ciascuna serie, alla stessa larghezza in corrispondenza dell'articolazione della mandibola.

unico con superficie articolare piatta e una corrispondente superficie vertebrale (chiaramente consentivano limitatissimi movimenti reciproci) si sostituisce gradualmente un'articolazione a due condili occipitali (Fig. 17.2B.b1-b4), fra i quali si inserisce un vero processo odontoideo della vertebra, che rende possibile un'estesa rotazione della testa dal basso in alto e viceversa. In tutti i casi, le fosse pterigoidee si ampliano e la sutura fra parasfenoide e pterigoidi si estende, aumentando la rigidità del palato (vista ventrale della Fig. 17.2A.a1-a7). Se poi si considerano le modificazioni generali del corpo, si osserva una tendenza generale alla riduzione degli arti e delle relative ossificazioni e a un parallelo appiattimento del cranio e del tronco. Considerate dal punto di vista funzionale, tutte queste modificazioni ci appaiono correlate; mentre le forme più antiche dei capitosauri, animali con arti robusti e capaci di locomozione terrestre tenendo la testa sollevata del terreno, per aprire la bocca abbassavano la mandibola in parte per gravità e in parte per l'azione di deboli muscoli depressori della mandibola (Fig. 17.2C.c1, c3), le forme più tardive erano, esclusivamente o quasi, acquatiche e dovevano stare abitualmente appoggiate al fondo, così che per aprire la bocca dovevano ruotare in alto il cranio (Fig. 17.2C.c2, c4), onde la necessità di rendere coassiali le articolazioni occipitale e mandibolari, così che il cranio poteva ruotare come una porta attaccata allo stipite con tre cerniere.

Le nostre conoscenze sui brachiopodi e gli afanerammidi sono più frammentarie e una spiegazione funzionale precisa come per i capitosauri non è, per ora, possibile, ma anche per essi sono evidenti il progressivo appiattimento, soprattutto nei brachiopodi, e la riduzione di parti dello scheletro di origine condrale.

Naturalmente, oggi come oggi non abbiamo alcuna idea del come e perché, indipendentemente e in epoche diverse, si siano sviluppate in tre famiglie di labirintodonti analoghe tendenze evolutive. Il fatto resta, peraltro, come buon esempio sia dell'opportunità, quando possibile, di considerare l'insieme dei cambiamenti evolutivi in ciascun gruppo come potenzialmente correlati e funzionalmente significativi, sia della necessità di considerare come il medesimo tipo di specializzazioni possa manifestarsi indipendentemente in diverse linee filetiche di uno stesso grande gruppo.

Se il morfologo prenderà in esame altre situazioni, come la morfologia funzionale degli uccelli o dei pesci, dovrà tener conto delle esigenze relative a velocità e manovrabilità che pone la fisica del mezzo aereo o acquatico in cui l'animale si muove e non solo, ma anche il tipo di ambiente frequentato, le capacità dei nemici ai quali presumibilmente deve sfuggire, ecc. Così, sempre per fare un esempio semplice: il carico alare di un qualunque organismo o mezzo volante, cioè il rapporto fra il suo peso e la superficie complessiva delle ali (almeno in prima appros-

simazione) determina la quantità di energia che ci vuole per tenerlo in aria⁸⁸, cioè, tanto minore è la superficie alare rispetto al peso, tanto maggiore deve essere la potenza erogabile dal motore (o dalla muscolatura), dovendo le ali battere con maggiore frequenza. Ciò comporta una serie di conseguenze che, per essere analizzate in modo sufficientemente completo, richiederebbero almeno una cinquantina di pagine, e, quindi, ci limitiamo a ricordare due soli fatti: mentre nei pipistrelli la superficie alare è sempre molto ampia rispetto al peso complessivo dell'animale, un'economia di peso può essere realizzata mediante la pneumatizzazione delle ossa; le ossa pneumatizzate si trovano sia negli Pterosauri che negli Uccelli, anzi, negli Pterosauri questa è ancora maggiore che negli Uccelli. Considerando tutto l'insieme delle caratteristiche di questi ultimi due gruppi di animali è evidente che la pneumatizzazione è stata realizzata indipendentemente anche se a partire verosimilmente da un sistema di sacchi aerei che esisteva già in diversi Rettili. In animali come Pterosauri e Uccelli, per poter far funzionare i muscoli alari i sacchi aerei devono svilupparsi correlativamente a un cambiamento di struttura del polmone, quest'ultimo dovuto al fatto che la gabbia toracica, per fornire un'inserzione valida alla muscolatura alare, deve essere rigida o quasi e, contemporaneamente, il volo comporta un alto dispendio di energia e quindi richiede una respirazione molto attiva. Infine, un carico alare forte (cioè ali corte rispetto al peso) richiede un ritmo di battito molto alto e questo implica un alto dispendio energetico in tempi brevi, reso possibile da un metabolismo muscolare basato sul glicogeno (a rapido metabolismo, ma scarsa riserva calorica per unità di peso), mentre un minore carico alare, richiedendo una frequenza di battito minore, può consentire un metabolismo muscolare basato sui lipidi (a metabolizzazione più lenta, ma con maggiore riserva calorica per unità di peso). Così muscoli alari a fibre bianche (funzionanti a glicogeno) predomineranno negli uccelli a forte carico alare, per es. Galliformi, con un volo rapido, ma che non può essere sostenuto a lungo, mentre muscoli a fibre rosse (funzionanti a lipidi) predomineranno nelle specie a basso carico alare e volatori su lunghe distanze (es. piccioni).

Questi scarni esempi dovrebbero dimostrare sufficientemente come nello studio morfologico dell'evoluzione, se può essere inevitabile un esame limitato a una o poche strutture, si deve presumere che normalmente un gran numero di caratteri evolvano in modo strettamente correlato, ciò necessariamente crea notevoli complicazioni nell'elaborazione di modelli delle modalità evolutive.

Un esempio particolarmente elegante del fatto che non è corretto considerare *a priori* che un identico carattere morfologico sia omologo anche in gruppi tassonomici vicini, è stato fornito qualche anno fa da Ferrara *et al.* (1990), studiando

⁸⁸In realtà il problema è più complesso e deve tener conto anche delle caratteristiche meccaniche delle ali.

l'apparato respiratorio di varie specie di Isopodi terrestri appartenenti alla famiglia Eubelidae. Essi hanno potuto mettere in evidenza esattamente le stesse modificazioni delle superfici respiratorie e dello sviluppo dell'apparato tracheale nelle specie esaminate e che palesemente sono in rapporto al grado di aridità media dell'ambiente frequentato da ciascuna specie (Fig. 17.3). Come si vedrà quando discuteremo brevemente delle teorie correnti, è evidente che sia un fenetista sia un cladista molto probabilmente considereranno nei loro calcoli ciascuna "tappa" nell'evoluzione di questo apparato come un singolo carattere, col rischio che, se nella matrice questo fosse anche solo l'unico carattere ad avere seguito uno sviluppo parallelo, i loro risultati ne verranno falsati.

Si deve comunque riconoscere che l'apprezzamento del significato morfologico di ognuno dei caratteri che ci capita di esaminare è molto spesso difficile e, generalmente, presumerebbe una valutazione contestuale di quanti più caratteri possibili, del loro rispettivo grado di integrazione in un sistema funzionale, delle morfologie, in quanto conoscibili, dalle quali sono derivati, con l'evidente rischio di cadere in argomentazioni circolari.

Embriologia e morfologia

Non dovrebbe essere necessario ricordare che lo sviluppo dell'individuo inizia con la prima divisione del nucleo zigotico e si completa col pieno raggiungimento della maturità fisica, e in certi casi più oltre, come accade in certi pesci che presentano regolarmente un'inversione del sesso durante il loro ciclo vitale, raggiungendo prima la morfologia e le funzioni di maschio riproduttore e poi di femmina, o, come, nella maggior parte dei pesci, rettili ecc. continuando ad accrescersi, sia pure sempre più lentamente, fino alla morte. Tuttavia, è talmente invalso l'uso di considerare come distinti lo sviluppo embrionale, terminante con la schiusa dell'uovo o con la nascita nelle specie vivipare, lo sviluppo larvale e lo stadio adulto, che merita di essere sottolineato come, in realtà, questa sia una distinzione puramente di comodo per suddividere artificialmente un processo continuo, così come ci sembra opportuno ricordare che quelle spesso chiamate "fasi di sviluppo", cioè le varie fasi del ciclo di certi animali, tanto liberi che parassiti, sono in realtà generazioni distinte nelle quali adulti con una data morfologia (ad esempio, una redia di un Trematode) si riproducono, dando origine ad altri adulti con diversa morfologia ecc., che si riproducono a loro volta.

Anche se ci è generalmente familiare col nome di "Legge di Haeckel" (che, erroneamente, afferma che lo sviluppo embrionale recapitola la filogenesi, il fatto che molto spesso durante alcune fasi dello sviluppo embrionale si somigliano mol-

tissimo organismi assai diversi da adulti, e che, per lo più, queste somiglianze sono tanto più accentuate quanto più precoce è lo stadio di sviluppo, era stato constatato da tempo prima di Haeckel ed era stato oggetto di una sistematica trattazione da parte di von Baer.

In realtà, come qualsiasi studente ricorda facilmente, di solito (specialmente nei vertebrati, che sono stati maggiormente studiati) la morfologia delle primissime fasi di sviluppo dei diversi animali è in larghissima misura regolata dalla quantità di vitello disponibile nell'uovo e dalla sua collocazione (segmentazioni totali, parziali, superficiali) ed è in un secondo momento, quando alcune caratteristiche essenziali del piano di organizzazione dell'organismo hanno cominciato a delinearci, che, in realtà, cominciano a manifestarsi le somiglianze transitorie che ci interessano.

Nei fatti, ciò che accade è che lo sviluppo embrionale, come ogni altra caratteristica di ogni organismo, ha subito un'evoluzione: dato che, se in un più o meno remoto antenato esisteva un certo "programma" di sviluppo, questo può essere stato più o meno modificato indipendentemente in ogni sua parte, mentre si conservavano quelle parti del programma che erano compatibili con le innovazioni che venivano introducendosi; anzi, presumibilmente, queste parti sarebbero state soggette alla normale selezione stabilizzante e possono essere state conservate con cambiamenti nulli o minimi.

Pertanto lo studio comparativo dello sviluppo di organismi diversi spesso permette di individuare fasi identiche o quasi, ovvero la temporanea comparsa di caratteri che a un certo momento divergono e le cui progressive modificazioni possono essere anch'esse indicative delle vie evolutive seguite. Anche la presenza transitoria di dati caratteri può fornire utili indicazioni; infatti, è tutt'altro che raro che determinate strutture, raggiunto un certo grado di sviluppo vengano, per così dire, "riciclate" verso destini diversi, come le strutture genitali di diversi insetti che derivano da ex appendici addominali o come i gonopodi di diplopodi e granchi, o, semplicemente, vengono perdute.

Esistono attualmente due problemi, per quanto riguarda l'utilizzazione a scopo di ricostruzione filogenetica dei dati embriologici e dello sviluppo post-embriale. Il primo problema è emerso con il più recente sviluppo della genetica: fino a una decina di anni fa, avevamo difficoltà per raccordare ciò che sapevamo dei meccanismi mediante i quali le informazioni contenute nel genoma si traducevano nella realizzazione morfo-fisiologica progressiva dell'individuo. I più recenti progressi, però, hanno posto in evidenza che, se da un lato il genoma molto spesso funziona come un'unità piuttosto che come un mosaico di geni praticamente indipendenti fra loro e ciascuno preposto a una determinata funzione, dall'altro il genoma è capace di modulare le proprie risposte in funzione delle informazioni che riceve

dall'ambiente, non solamente aumentando o diminuendo la produzione di dati enzimici, ma anche riorientando l'attività dei geni stessi; pertanto, occorre certamente ripensare anche ai non pochi aspetti del controllo dello sviluppo. Un secondo problema è rappresentato dalla relativa scarsità di indagini comparative sullo sviluppo normale dei diversi organismi.

Lo studio dell'embriologia comparata ha avuto un periodo di grande fioritura negli ultimi decenni dell'800 e nei primi anni del '900, poi l'interesse dei biologi si è prevalentemente spostato sui molti aspetti della embriologia sperimentale, che aprivano la via a una sempre maggiore comprensione dei meccanismi che determinano lo sviluppo stesso. Così si è avuta spesso la tendenza a generalizzare ipotesi che, in realtà, erano basate sullo studio di pochissime specie, normalmente le più facili da mantenere nei laboratori. Tanto per fare un esempio: chi volesse provare a ricavare dai dati embriologici noti informazioni sulla filogenesi dei Carnivori (Mammalia, Carnivora), scoprirebbe che, mentre i carnivori viventi assommano a diverse centinaia di specie, raggruppate in 7 famiglie (Canidi, Ursidi, Felidi, Viverridi, Mustelidi, Procionidi, Ienidi), non contando il sottordine Pinnipedi (Foche ecc.), abbiamo informazioni esaurienti sul cane e sul gatto, un unico lavoro su un unico stadio di sviluppo di un Viverride e un unico lavoro ancora su di un solo stadio di sviluppo su uno ienide (dato e non concesso che il Protele sia veramente uno Ienide!) e niente su Ursidi, Mustelidi e Procionidi. E questo è un esempio preso praticamente a caso, dato che la situazione è effettivamente questa per tutti gli ordini di animali.

Per quanto ne so le nostre conoscenze in materia di sviluppo dei vegetali non sono migliori, sebbene si tratti di un processo assai più semplice,

Conclusione

Dovrebbe, comunque, essere evidente come, nello studio dei rapporti filogenetici fra organismi, lo studio dei caratteri morfologici sia sempre di importanza fondamentale. Infatti in primo luogo questi sono i soli caratteri che, allo stadio attuale delle conoscenze e delle tecniche, possiamo studiare negli animali del passato⁸⁹, in secondo luogo, se il materiale è adeguato, esso fornisce molte indicazioni anche sulle relazioni che l'organismo aveva col suo ambiente. Peraltro ogni interpretazio-

⁸⁹ Sono stati fatti molti tentativi, e i risultati sono certamente interessanti, per studiare i genomi fossili: in effetti, con le tecniche disponibili, è possibile recuperare, amplificare e rendere studiabile, materiale genetico anche molto antico.

ne deve sempre tener conto di ogni possibile elemento di confronto e giova qui citare un paio di esempi di errori di interpretazione assolutamente tipici. Il nostro primo esempio riguarda il genere di *Microbrachis*, un microsaurio (anfibi carboniferi e permiani) cui è stato attribuito un habitat acquatico. In questo caso i paleontologi che hanno formulato il suggerimento hanno considerato la lunghezza del tronco e la sua flessibilità nonché la gracilità delle appendici, evidentemente inadatte a una tipica locomozione quadrupede, e non hanno tenuto conto della morfologia della coda, corta e non espansa. Se avessero confrontato il materiale con la struttura di molte specie di scincidi attuali di ambienti sabbiosi che, per così dire, “nuotano” nella sabbia, si sarebbero accorti che la soluzione morfo-funzionale degli afanerammidi corrisponde molto da vicino a quella dei grossi scincidi delle sabbie: l’animale doveva essere un organismo strisciante o, forse, addirittura scavatore in un ambiente di suoli incoerenti.

Un errore per certi versi analogo è stato compiuto da Ostrom che, come si è detto nella prima parte (vedi Cap. VII), ha notato in primo luogo l’estrema rassomiglianza, a prescindere dalle dimensioni, fra la mano di *Archaeopteryx* e quella di *Deinonychus*, un Teropodo del Cretaceo molto *sui generis*. In quest’ultimo, evidentemente un buon corridore, il primo dito delle zampe inferiori è dotato di un’enorme unghia che era chiaramente l’arma usata nella caccia per produrre profonde ferite nelle sue vittime. Peraltro, *Deinonychus* ha anche delle braccia singolarmente lunghe e, come si è detto, una mano capace di complessi e precisi movimenti di estensione e di pronazione, assolutamente non paragonabili a quelli possibili nella grande maggioranza degli altri dinosauri bipedi. L’errore interpretativo compiuto è stato quello di ritenere che *Deinonychus* assalisse le prede con un balzo, colpendole immediatamente coll’unghia gigante, senza tener conto che, per il terzo principio della dinamica (terza legge di Newton) a ogni azione corrisponde una reazione uguale e contraria, per cui, se *Deinonychus* avesse attaccato in tal modo, sarebbe stato proiettato lontano dalla preda dalla stessa forza propulsiva delle sue gambe. L’unico modo di procedere per il nostro dinosauro era quello di afferrare solidamente la preda con le zampe anteriori e, tenendosi saldamente, pugnalarla con l’unghia gigante delle zampe posteriori. La mobilità della mano e le lunghe dita avevano necessariamente questa funzione e avevano avuto uno sviluppo parallelo nell’uccello e nel dinosauro, a parte, come si è detto, le dimensioni (*Deinonychus* ha all’incirca la statura di un uomo, mentre *Archaeopteryx* è grande poco più di un piccione), precisamente in quanto in *Archaeopteryx* servivano, come nel pulcino dei viventi hoazin (*Opisthocomus hoazin*), per afferrare i rami e per orientare le remiganti primarie, che erano impiantate sul secondo e terzo dito. Il risultato della mancata comprensione della correlazione funzionale fra la morfologia delle appendici anteriori e posteriori, è stata la tesi, purtroppo largamente accettata sulla

base della meccanica applicazione di metodi cladistici, di una stretta parentela fra uccelli e i Dromeosauri o addirittura di una derivazione degli uccelli dai Dromeosauri. Ben inteso il nostro commento non esclude affatto che i Dromeosauri siano i rettili più affini agli uccelli: come abbiamo visto nel capitolo VII, alcuni di essi avevano il corpo almeno parzialmente coperto da una qualche sorta di “piumino” (presente anche in alcuni Pterosauri, come *Surdus pilosus*, con evidente funzione di isolante termico) e in un caso (*Caudipteryx*) la coda, relativamente corta, possedeva una raggera di “penne” la cui funzione era, molto probabilmente, di aumentare la superficie caudale e permetterne una relativa rotazione del piano caudale, utile nell’equilibrio e manovrabilità nella corsa in un animale a coda corta (dati paleontologici recenti hanno posto in evidenza che fossili di diversi dinosauri avevano vere piume).

Infine, occorre sempre tener presente che anche delle specie viventi, quasi sempre, ciò che conosciamo sono uno, pochi, o molti esemplari, conservati in qualche museo; esemplari che, come materiale di studio, ben poco differiscono, se ci si pensa, da un Mammut ben conservato nel permafrost. Il fatto che lo studio della morfologia degli organismi viventi sia oggi poco coltivato rispetto ad altri approcci ha svariati motivi storici, ma è ugualmente un grave errore: i morfologi dell’800 o del ‘900 hanno studiato poche centinaia di specie, cominciando, naturalmente, da quelle più comuni o, comunque, più facilmente disponibili o, in certi casi, da specie particolarmente “strane”; perciò non si può assolutamente considerare che i dati finora raccolti rappresentino veramente un campione rappresentativo dell’intero mondo vivente, al contrario, si deve considerare che anche il riesame di casi apparentemente già studiati in modo esauriente potrebbe, affrontato con tecniche migliori, riservare gradite sorprese.

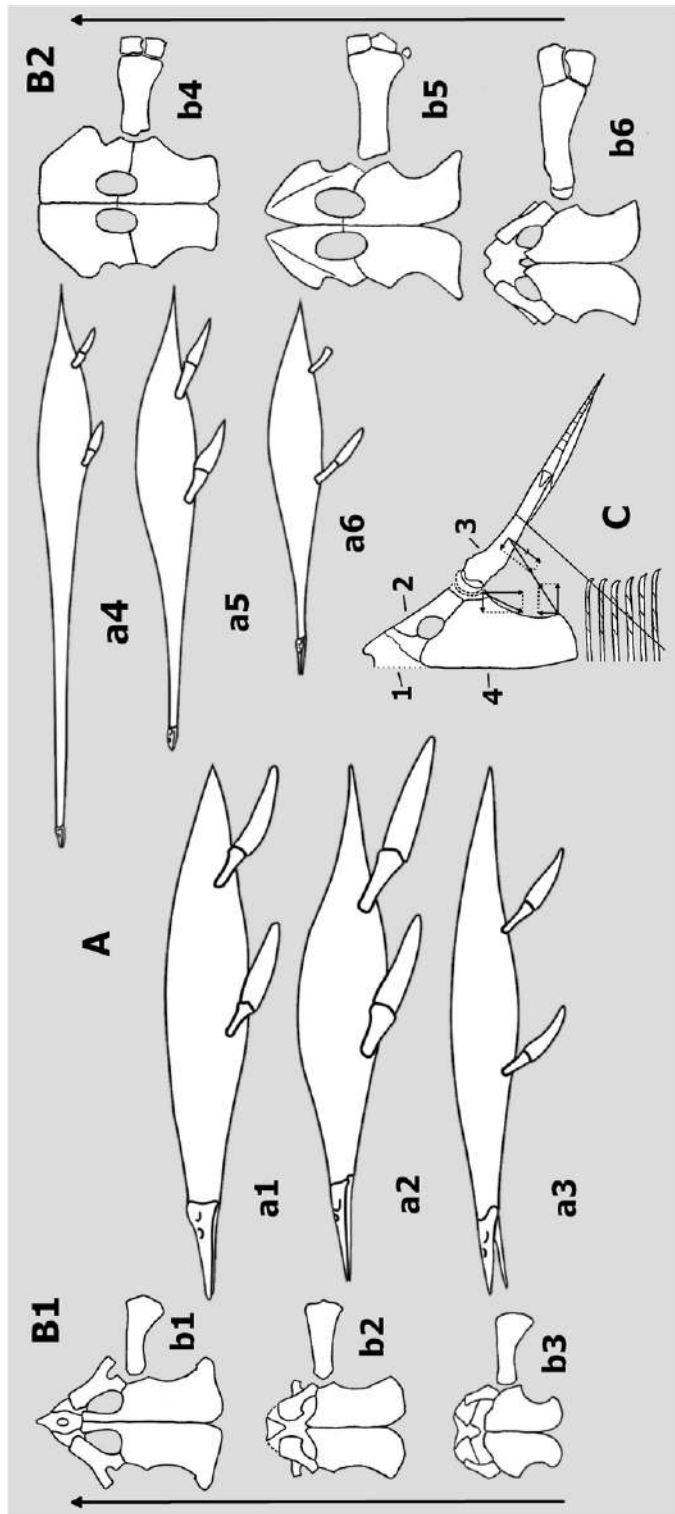


Fig. 17.1 - A) Confronto tra le proporzioni dei Pliosauri (a1-a3) e gli Elasmosauri (a4-a6) [I profili dei due gruppi sono stati portati alla stessa lunghezza per facilitare il confronto; si noti anche che i Pliosauri dal Lias inf. al Cretaceo sup. mantengono costanti le proporzioni, mentre negli Elasmosauri dello stesso periodo si ha un allungamento del collo]. **B1-B2)** Differenze tra i cingoli scapolari dei Pliosauri in cui si sviluppa maggiormente la parte posteriore all'articolazione (b1-b3) [sec. il senso della freccia]; negli Elasmosauri invece la parte prearticolare aumenta progressivamente fino a equivalere per dimensioni a quella posteriore (b4-b6) [sec. il senso della freccia]. **C)** Strutture del cingolo scapolare e la direzione dei vettori che si applicano alla pinna di un Pliosauo durante il nuoto in avanti (1. interclavicola, 2. scapola, 3. omero, 4. coracoide). [a1. *Dolichorhynchops osborni* (= *Polycoylus osborni*) (Cretaceo sup.); a2. *Peloneustes philarchus* (Oxfordiano); a3. *Plesiosaurus rostratus* (Lias inf.); a4. *Elasmosaurus* sp. (Cretaceo sup.); a5. *Microcleidus* sp. (Giurassico inf.); a6. *Attenborosaurus conybeari* (= *Plesiosaurus conybeari*) (Lias inf.); b1. *Trinacromerum* sp. (Cretaceo sup.); b2. *Peloneustes* sp. (Oxfordiano); b3. *Sthenosaurus* sp. (Lias inf.); b4. *Elasmosaurus* sp. (Cretaceo sup.); b5. *Colymbosaurus* sp. (Kimmeridgiano); b6. *Plesiosaurus conybeari* (Lias inf.)].

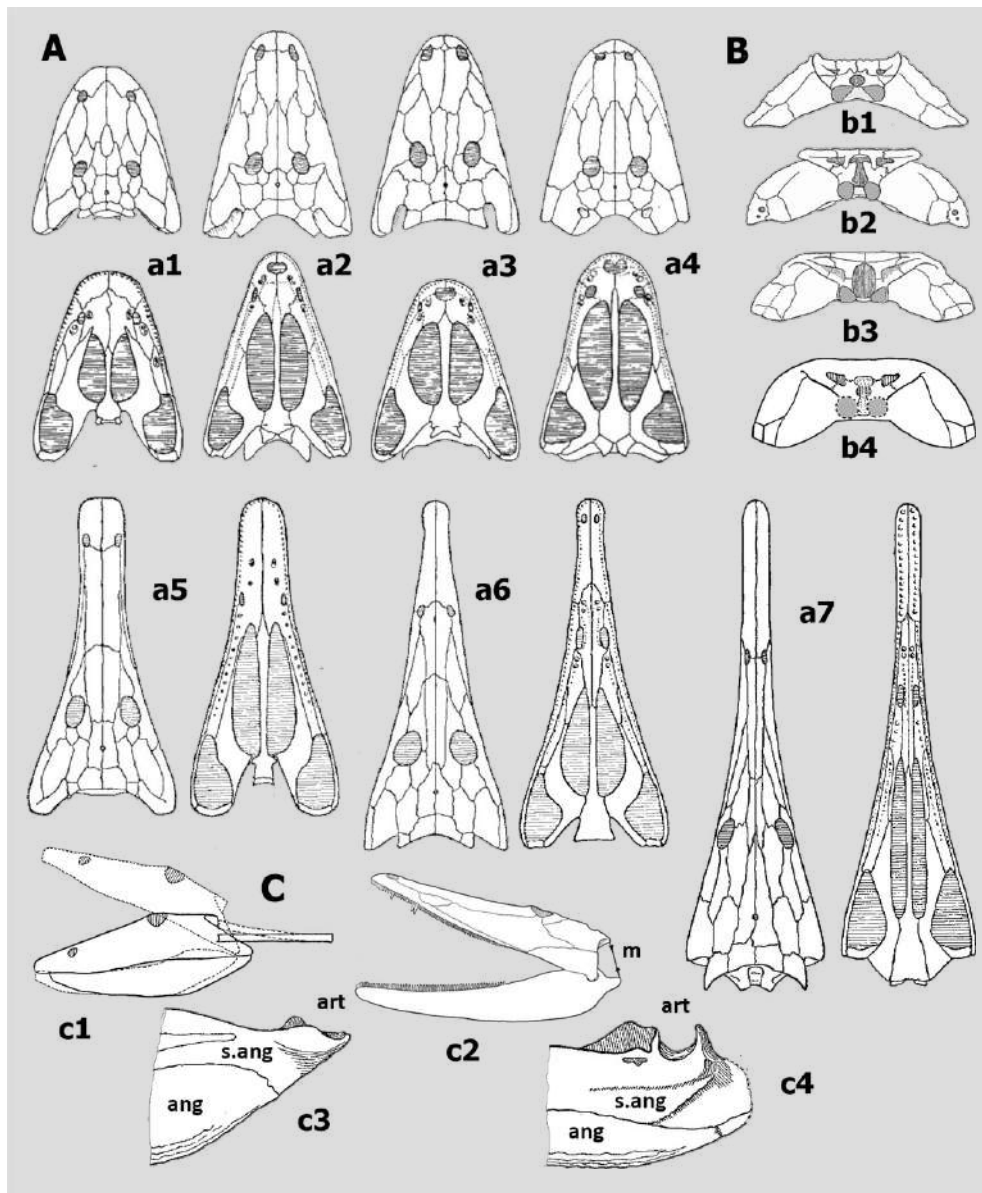


Fig. 17.2 – Crani di alcuni brachiopodi, capitosauridi e aphanerammidi che sono stati ridotti alla stessa larghezza in corrispondenza dell'articolazione della mandibola per facilitarne il confronto e disposti secondo una successione temporale. – **A**) Vista dorsale e ventrale nei brachiopodi: **a1**) *Eryops*, **a2**) *Rhinesuchus*; nei capitosauridi: **a3**) *Capitosaurus*, **a4**) *Cyclotosaurus*; negli aphanerammidi: **a5**) *Archegosaurus*, **a6**) *Platyops*, **a7**) *Aphaneramma*. – **B**) Vista caudale dei crani di alcuni capitosaurini: **b1**) *Eryops*, **b2**) *Capitosaurus*, **b3**) *Cyclotosaurus*, **b4**) *Aphaneramma*. – **C**) Differenza nel meccanismo di apertura della bocca in *Eryops* (**c1**) [anfibia terrestre] e in *Capitosaurus* (**c2**) [anfibia acquatico] e conseguente modificazione dell'articolazione tra cranio e mandibola in *Eryops* (**c3**) e in *Capitosaurus* (**c4**) [**m**: muscolo depressore della mandibola, **art**: superficie articolare, **s.ang**: sopra-angolare, **ang**: angolare] – [**a1**, **a5**, **a6**: Permiano inf.; **a2**: Permiano sup.; **a4**: Triassico sup.; **a7**: Triassico medio].

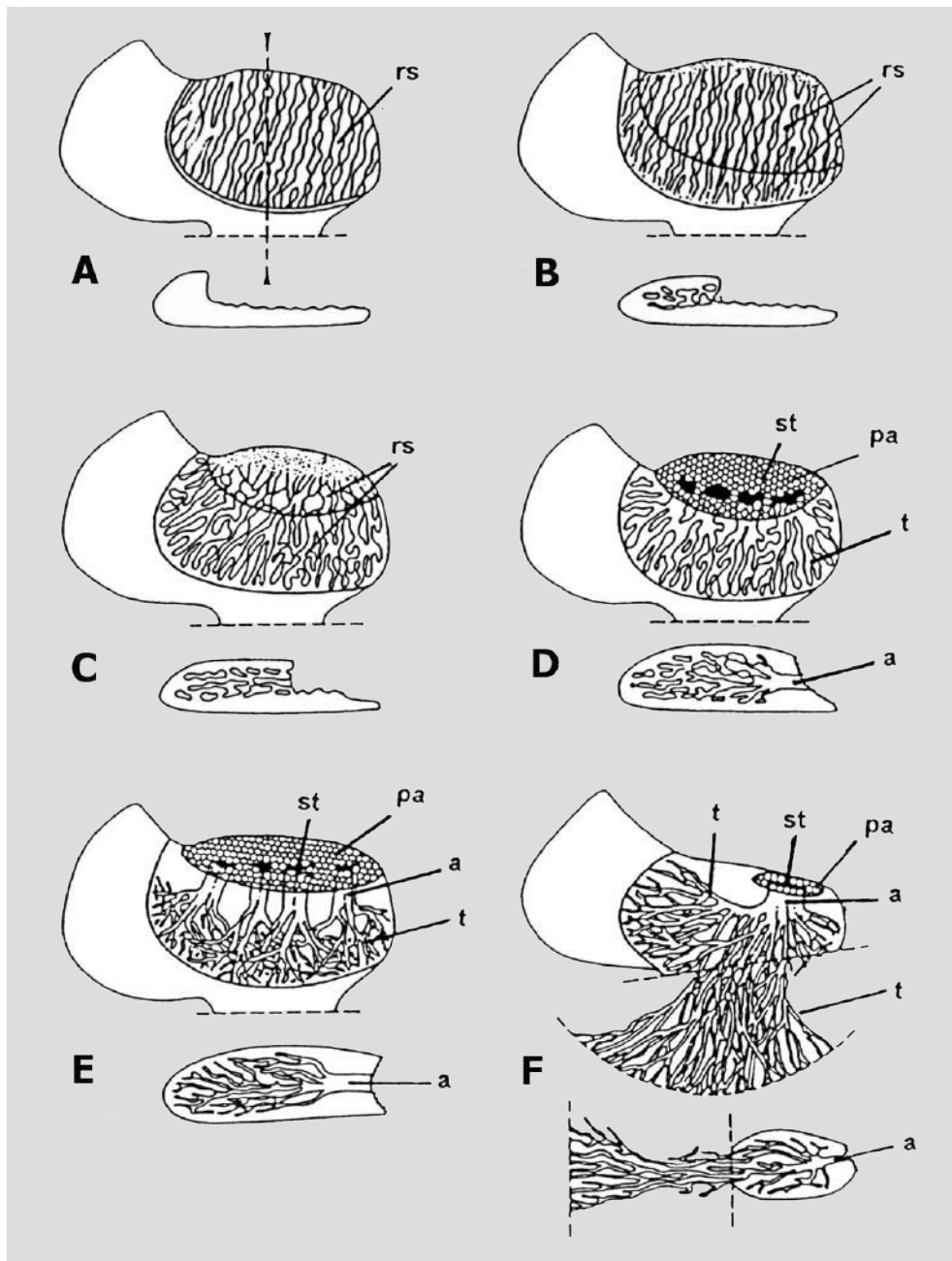


Fig. 17.3 – Rappresentazione schematica della morfologia dei sistemi respiratori nei pleopodi negli isopodi terrestri della famiglia Eubelidae: **A)** *Atracheodillo marmorivagum*; **B)** *Eubelum instrenum*; **C)** *Gerutha pila*; **D)** *Eubelum lubricum*; **E)** *Somaloniscus taramassoi*; **G)** *Periscyphis arabicus*. [Sopra: vista caudale del primo exopodite; sotto: lo stesso in sezione trasversale. Le frecce indicano il piano della sezione: **a**: atrio; **pa**: area perispiracolare; **rs**: superficie respiratoria; **st**: stigma; **t**: trachee (modificato da Ferrara et al., 1990)].

XVIII – La genetica come strumento per lo studio della filogenesi

Darwin, nelle successive edizioni dell'*Origin of Species* e in altre sue opere, naturalmente si pose il problema della trasmissione delle caratteristiche morfologiche da una generazione all'altra e dell'origine della variabilità. Che si trattasse di un problema essenziale per la formulazione di qualsiasi teoria sull'evoluzione è sempre stato ovvio, e non solo per i naturalisti "selezionisti", ma altrettanto per i sostenitori di qualsiasi teoria che supponesse un'evoluzione esclusivamente "per cause interne".

Sostanzialmente i primi passi concreti furono compiuti solamente quando divenne possibile identificare i geni, localizzarli (inizialmente) sui cromosomi in genere e poi sui singoli cromosomi, quando furono identificati i genomi dei mitocondri e furono chiariti natura e funzionamento dell'RNA ribosomale.

Furono i classici esperimenti sulle drosofile e su qualche altro organismo, nei quali i fenomeni erano particolarmente semplici come interpretazione, che se da un lato la loro scelta fu una fortuna (o merito, soprattutto di Morgan), dall'altra costituiscono il rovescio della medaglia. Infatti, la stragrande maggioranza dei biologi che utilizzarono i dati genetici per interpretazioni filogenetiche e tentarono di ricavarne anche dati cronologici, operarono, e spesso operano anche oggi, nella presunzione che ciò che accade negli allevamenti di qualche organismo in laboratorio o ipotizzato sulla base di un puro modello di simulazione, accada e sia sempre accaduto in natura nella totalità dei casi, mentre in realtà non è così. Non solo, ma si è avuta anche una diffusa tendenza a sottovalutare l'importanza che in natura ha l'interazione fra genoma e stimoli ambientali che generalmente ne modulano l'espressione. Lentamente, ma con crescente successo da una trentina d'anni, si sta facendo strada da un lato una scuola di pensiero interessata a quella che tecnicamente si chiama *Evolutionary developmental biology*, spesso chiamata familiarmente *Evo-devo*, mentre i più recenti progressi nella genetica molecolare mostrano sempre più la necessità di una revisione profonda nelle interpretazioni tradizionali dei meccanismi di funzionamento del genoma.

Un fenomeno relativamente inatteso e certamente importante è che il grado di plasticità consentito dal genoma varia da specie a specie, spesso all'interno del medesimo genere, e il grado di plasticità, almeno in qualche caso, è legato alla maggiore o minore instabilità dell'ambiente utilizzato dall'organismo. Un esempio del genere lo troviamo in *Polygonum persicaria*, che, in diverse condizioni ambientali, modifica le dimensioni dei semi, alcuni caratteri e dimensione delle foglie, la capacità di fotosintesi e la lunghezza delle radici (e in questa specie i fattori ambientali decisivi sono l'illuminazione, la disponibilità di acqua e di nutrienti). Viceversa, nell'affine *Polygonum hydropiper*, più specializzato, la plasticità rispetto ai medesimi fattori è minima. Gli esempi possono moltiplicarsi e persino, come vedremo, la plasticità rispetto agli stimoli ambientali non di rado si manifesta nel singolo individuo. Infine, da alcuni anni si sono potuti anche accertare i meccanismi ormonali di attivazione o blocco di dati geni che, a seconda dei casi, modulano la risposta dell'organismo e del suo genoma agli stimoli ambientali. Del resto, che la risposta del corredo genetico nel suo complesso sia più o meno plastica in ciascun individuo, tanto nei tempi lunghi che in quelli brevi, è banale. Basta pensare al graduale dispiegarsi dei programmi di accrescimento e delle eventuali metamorfosi nella vita degli individui, come pure alle risposte che di momento in momento l'organismo dà, sia ai segnali ambientali che percepisce sia ai segnali interni dei suoi organi, attraverso tutti i suoi complessi meccanismi di controllo e reazione, che in definitiva, direttamente o indirettamente, sono sempre pilotati dal suo corredo genetico.

Dovremmo, dunque, esaminare il contributo che la genetica fornisce agli studi evolutivisti da tre punti di vista:

- 1) considerare quali sono i meccanismi che portano a variazioni nel genoma e che, eventualmente, modulano la sua espressione;
- 2) quale contributo può dare lo studio del genoma alla ricostruzione dei rapporti filogenetici fra organismi;
- 3) se e in quale misura i dati genetici permettano di stimare il tempo intercorso fra la situazione odierna e il momento in cui due o più linee filetiche si sono separate.

Il primo gruppo di problemi è tipicamente oggetto della genetica evolutivista ed è stato notevolmente approfondito, anche se occorre rilevare come i dati che sono venuti accumulandosi da una ventina di anni inducano attualmente una profonda revisione dei modelli che spesso hanno ancora cittadinanza nei libri di testo. In particolare, per quanto riguarda le mutazioni e il funzionamento del genoma, sono specialmente importanti le seguenti constatazioni: a) che il filamento cromosomale non è uniforme sotto il profilo meccanico, ma presenta sempre dei punti di maggiore fragilità, per cui le rotture che sono all'origine di varie mutazioni (inversioni

ecc.) possono bensì avvenire in qualsiasi punto del cromosoma, ma statisticamente avvengono di preferenza in punti predeterminati; b) che le sequenze geniche possono, almeno in certi casi, essere lette alternativamente nei due sensi del filamento; c) che spesso un unico gene è in grado di codificare un gran numero di proteine diverse.

Dati gli scopi di questo scritto, il punto (1) non richiede un esame approfondito. Esamineremo invece con una certa attenzione i successivi due punti.

Per quanto riguarda il contributo che lo studio del genoma può dare alla ricostruzione della filogenesi dei vari organismi, ci troviamo di fronte a un complesso di problemi piuttosto intricato. Certo, è giustificato ritenere che tanto più due organismi differiscono nel loro corredo genico tanto maggiore può essere ritenuta la loro distanza filogenetica. Tuttavia, in pratica, ciò che possiamo studiare sono determinati settori del genoma di ciascun organismo. Un programma come quello *genoma umano* che ha condotto alla mappatura dell'intero corredo genico dell'uomo e ora viene esteso a un numero crescente di altre specie, animali e vegetali.

A questo punto sorgono diversi problemi. In primo luogo, tutti i metodi di analisi dei dati che sono stati finora elaborati per ricostruire i rapporti filogenetici fra gli organismi sulla base di dati genetici, sia che riguardino dati *diretti* (ricerche su determinati geni o su determinate porzioni del genoma complessivo) sia *indiretti* (come sarebbero i dati elettroforetici ricavati dalla cosiddetta analisi dei "sistemi gene-enzima") usano algoritmi rigorosamente dicotomici; presumono cioè che l'evoluzione del genoma sia avvenuta per successive dicotomie, il che è estremamente improbabile quando si consideri ciò che avviene in natura.

Un'ulteriore limitazione per l'interpretazione dei dati è costituita dal fatto che, ovviamente, possiamo analizzare solo organismi viventi ed è impossibile stabilire se e quanti gruppi estinti possano essere esistiti, intercalati fra i rami della nostra filogenesi molecolare.

Altro problema nasce dalla constatazione che certe molecole funzionali (come le emoglobine) in organismi diversissimi sono o le stesse o estremamente simili sia come struttura sia nelle vie metaboliche che portano alla loro sintesi; esse devono essere state inventate ripetutamente. Giustamente Darwin aveva posto in guardia contro una facile interpretazione in chiave filogenetica di somiglianze in strutture destinate alle medesime funzioni. Abbiamo, infatti, sottolineato nel capitolo relativo alla morfologia e all'interpretazione dei dati morfologici, come constatiamo spesso forti o magari fortissime convergenze adattative a livello delle strutture. Ugualmente non si può escludere che alla base delle convergenze che constatiamo, posto che per determinati problemi funzionali vi sia solo una limitata gamma di soluzioni possibili, ci sia anche una serie di corrispondenti convergenze a livello di

struttura o di funzionamento del genoma e dei composti prodotti da diversi organismi.

Infine, gli algoritmi usati presumono sempre che l'evoluzione sia avvenuta attraverso una sequenza di generazioni distinte. Questo è bensì vero, almeno fra i viventi, in parecchie specie e precisamente nelle solite drosofile, ma non è affatto vero per gli organismi che vivono diversi anni nei quali si verifica quasi sempre un intreccio di generazioni in cui la medesima femmina può essere fecondata da diversi maschi. Ricordo, ad esempio, che una volta raccolsi in Africa un nido con una femmina di un topo arboricolo (*Grammomys*) e i suoi quattro cuccioli, bene: i cuccioli avevano addirittura numeri cromosomici diversi! E tutto questo si dice degli animali, che dire di certi alberi che vivono migliaia di anni?

Anzi, come si è già rilevato, è stato dimostrato come nelle piante non sia particolarmente raro il caso di specie che si sono originate per ibridazione fra quelle preesistenti e che, sia pure raramente, ciò si è verificato anche negli animali.

In questi ultimi anni, come si è detto, il concetto "un gene = una proteina", è stato messo in discussione. Non solo, almeno in certi casi le sequenze codificanti possono essere *lette* in entrambi i sensi di allineamento nel cromosoma, ovviamente con risultati completante diversi. Inoltre, si è accertato che il cosiddetto *junk genome* (genoma spazzatura), formato da tutte quelle copie di ciascun gene ridondanti e non codificanti, che spesso presentano piccole differenze fra loro e considerate prive di ogni funzione, interagisce con i geni codificanti modulandone l'espressione. Ancora, l'espressione del genoma può essere condizionata dalle condizioni ambientali, come nei casi descritti del differente portamento di certe piante in ambienti diversi e fra parti diverse dello stesso organismo posto in ambienti diversi.

Infine, è certo che la frequenza delle mutazioni è tutt'altro che costante, ma è influenzata dai fattori ambientali. Almeno in un caso poi (*Drosophila*) in conseguenza di uno shock termico applicato alle pupe, gli adulti che se ne sviluppano presentano in alta percentuale la rottura di una certa nervatura dell'ala e questa nuova caratteristica è ereditaria!

In definitiva, oggi si può dire che non sappiamo mai se e in qual misura siano effettivamente applicabili gli algoritmi finora elaborati per la ricostruzione dei rapporti filogenetici su base genetica o molecolare.

Un esempio caratteristico dei gravi errori che possono essere causati dall'applicazione dei metodi di analisi cladistica ai dati molecolari (e, come si è detto, attualmente sono quasi i soli che vengono usati) è il seguente. Un lavoro del 1994 di un nutrito gruppo di autori mirava a stabilire, tramite lo studio del DNA mitocondriale e dei microsattelliti, la posizione del cosiddetto "Lupo del Simien" (*Canis simensis*), uno dei carnivori più rari. In questo caso, ancora una volta il ri-

sultato, palesemente del tutto discutibile, pone questa specie come particolarmente vicina a un campione di lupo americano e dell'ugualmente americano coyote, cosa incredibile in base ai dati paleontologici e zoogeografici. Questo risultato non dipende da un qualche errore tecnico, ma dal fatto che, da un lato si è introdotto in un campione di specie molto omogeneo, il Licaone, che è un genere del tutto particolare, mentre si è usato come *outgroup* per, come si dice, "radicare" il cladogramma, la volpe grigia americana, una specie poco diversa dalla nostra volpe rossa, trascurando il semplice fatto dimostrato che la topologia dei cladogrammi cambia a seconda della specie usata come *outgroup*. In altri termini è stato usato, ben inteso in modo ineccepibile, un metodo di analisi del tutto inattendibile!

Ciò non vuole affatto dire che i dati genetici e molecolari non siano rilevanti. Infatti, la probabilità che uno o più dei fenomeni indicati come potenziali fonti di errore sia significativa è chiaramente tanto più alta quanto più lontani filogeneticamente saranno gli organismi esaminati, dato che maggiore sarà il numero delle generazioni implicate nel processo evolutivo studiato tanto maggiore sarà la probabilità che fattori casuali possano essere entrati in gioco. Non c'è dubbio che i dati genetici e molecolari possono giocare un ruolo risolutivo nel consentire una risposta al problema del grado di affinità e, in molti casi, anche delle particolari modificazioni del genoma che sono entrate in gioco nel caso di organismi strettamente affini; ne abbiamo citato esempi a proposito di fusioni robertsoniane, evoluzione di certe forme di mimetismo batesiano, ecc.

Quando poi si passa all'interpretazione cronologica dei dati, il cosiddetto "orologio molecolare", sorgono altre difficoltà. Questo non solo presume che l'evoluzione sia avvenuta per generazioni distinte, ma presume anche che queste, almeno per le molecole prese in esame, si siano succedute con un ritmo abbastanza costante fin nel lontano passato, ma ciò evidentemente non può essere mai vero. Basta, infatti, riflettere sul fatto che un elefante attuale non si riproduce prima dei vent'anni, ma discende da un mammifero triassico che non era più grosso di un topo e probabilmente raggiungeva la maturità sessuale all'età di pochi mesi vivendo al massimo due o tre anni! Non solo, ma, nell'ambito della medesima specie, conosciamo molti casi nei quali popolazioni viventi in ambienti temperato-caldi hanno più generazioni nel corso dell'anno, mentre quelle degli ambienti freddi ne hanno una sola. E si potrebbe continuare.

In definitiva, tutti i tentativi di calibrare i dati molecolari con riferimento a quelli paleontologici sono da ritenere inutili, perché il ritmo delle generazioni, dato che è impossibile conoscere se e come sia variato anche in tempi brevi e su singole popolazioni, possiamo solo essere certi che deve essere stato parecchio modificato.

Si è accennato al fatto che gli algoritmi usati per la ricostruzione delle filogenesi molecolari sono tutti basati sulla presunzione che l'evoluzione sia avvenuta per

successive dicotomie. A questo proposito, occorrerebbe distinguere fra quelle che presumibilmente sono state le successive modificazioni sia del genoma che delle molecole e quella che è stata l'evoluzione delle popolazioni.

Sempre con la premessa che, in realtà, variazioni legate a una mutazione di un singolo *locus* (il famigerato “gene per...”) sono certamente molto rare e normalmente le modificazioni fenotipiche sono modulate da insiemi dei geni che, spesso indirettamente, si controllano a vicenda, possiamo cercare di proseguire nella nostra analisi usando il termine *mutazione* nel senso tradizionale.

A tale riguardo si hanno vari modelli. Per la teoria neutralista di Kimura e dei suoi allievi, la maggior parte delle mutazioni vengono immagazzinate diffondendosi nel patrimonio ereditario di ciascuna specie senza avere alcun effetto sensibile, cioè, almeno per un certo tempo, sono indifferenti ai fattori selettivi operanti e potranno quindi accumularsi o perdersi per il gioco puramente casuale dei processi riproduttivi. Peraltro, una volta accumulate in misura sufficiente, esse produrranno nella popolazione una adeguata variazione tale da originare una selezione che condurrà alla *speciazione*, che solo in un secondo momento (che potrà anche essere notevolmente lontano nel tempo, rispetto al momento in cui ha avuto inizio il differenziamento genetico), si manifesterà come novità evolutiva. Potrà altresì accadere che la variabilità accumulata nella popolazione divenga, per mutate circostanze, rapidamente o anche improvvisamente cruciale. Senza entrare nei dettagli di questo modello, se ammettiamo che il nostro metodo ci permetta di stabilire i passi seguiti da una certa via genica per passare da *A* a *B* e che il modello neutralista sia presumibilmente applicabile in un certo numero di casi, sarà giustificato correlarlo con i successivi eventi dell'evoluzione di una certa linea filetica? A me ciò sembra quanto meno molto discutibile, pur dovendosi ammettere che rappresenta una delle non poche possibilità che possono verificarsi o che si sono verificate in natura.

Ugualmente possibile, anzi probabile, è l'affermarsi di un classico *modello neo-darwiniano*, cioè la casuale comparsa di un mutante, meglio se immediatamente dominante, che presenta un qualche vantaggio in termini di *fitness*. È ovvio che le mutazioni, specie se puntiformi, hanno una certa tendenza a ripetersi, quindi potrà presto o tardi accadere che qualcuna possa diventare selettivamente vantaggiosa, dando immediatamente inizio, se tutto va bene, a un processo adattativo.

Tuttavia, è sempre stato obiettato che questi modelli, se possono essere realmente operanti a livello di *microevoluzione* (cioè l'evoluzione di specie o sottospecie), ben difficilmente possono essere invocati per spiegare la *macroevoluzione* cioè l'emergere di piani morfo-funzionali che rappresentino innovazioni profonde quali quelle che sembrano necessarie per originare nuovi ordini o phyla. Si tratta, invero, di un problema estremamente dibattuto e sul quale tanto i dati paleontologici che quelli relativi agli organismi viventi dicono ben poco. Rimanendo nel campo

che mi è più familiare, gli animali, si può osservare che la separazione fra i piani fondamentali, il *Bauplan* dei diversi phyla, sembra molto netta fin dalle origini e che questa in taluni casi bene accertati (Molluschi, Artropodi ecc.), risalga certamente all'Ediacarano e forse anche prima, così che è giustificato supporre che ciò possa valere anche per gli altri phyla. La successiva evoluzione e differenziazione di quelle che chiamiamo classi, ordini ecc., appare generalmente un processo graduale e le lacune della nostra documentazione sembrerebbero dovute sostanzialmente alla bassa probabilità di trovare il "fossile giusto". Il problema, caso mai, per l'evoluzione dal Cambriano in poi è quello della velocità con la quale possono essere avvenuti dati processi e la probabilità relativamente scarsa di trovare i "fossili giusti".

D'altra parte, ritornando ai modelli di evoluzione proposti e alla genetica, come si è visto esaminando i meccanismi evolutivi, là dove in natura osserviamo processi di speciazione in atto, questi non ci appaiono affatto dicotomici. Di regola, invece, se la specie presa in esame ha una diffusione piuttosto ampia si osservano quasi sempre più o meno numerosi focolai di differenziamento che spesso sono fin dall'origine o assai precocemente, dei veri *isolati demici*. Parimenti conosciamo, e in taluni casi ne abbiamo anche la documentazione paleontologica, popolazioni rigorosamente isolate in aree limitate, come nel caso di molte popolazioni insulari, che subiscono nette o anche profonde trasformazioni senza che a queste si accompagni alcuna radiazione. In questi casi (*ortoevoluzione*) dobbiamo ricordare che per non pochi cladisti rigorosi, per quanto modificate possano essere le ultime generazioni rispetto alle prime, non vi sarebbe stata alcuna speciazione, ma il bello è che si hanno casi in cui la popolazione isolata, che ha subito un'ortoevoluzione iniziata nettamente dopo il suo isolamento, una volta rientrata in contatto con la popolazione parentale, che nel frattempo non ha subito alcun cambiamento, risulta con essa intersterile. In casi di questo genere, che poi sarebbero esempi tipici di speciazione allopatrica⁹⁰, la dicotomia richiesta dal modello hennighiano si è verificata sì, ma causata da un fattore totalmente estraneo alla natura degli organismi interessati e prima che sia comparsa qualsiasi traccia di *apomorfia*! Il lettore provi a rigirare i fatti in tutti i modi: non c'è verso di farli tornare tutti nel quadro di un unico insieme di regole ben determinate.

Francamente, mi sono sempre chiesto perché nella storia degli studi sull'evoluzione compaia in molti studiosi la pregiudiziale pro-dicotomie.

Comunque, non vi è dubbio che il rilevamento dei dati direttamente o indirettamente legati al genoma è di grande utilità anche se, come non ci stancheremo mai di ripetere, molto raramente un solo tipo di dati è sufficiente per comprendere il

⁹⁰ Diversi casi del genere sono stati studiati in Africa, dove, come conseguenze delle fasi pluviali e interpluviali le foreste umide equatoriali si sono ripetutamente frammentate e ricongiunte.

passato e i meccanismi che hanno giocato nel plasmarlo. In particolare, i dati relativi al corredo cromosomico e al genoma sono spesso decisivi per determinare l'effettivo grado di affinità fra popolazioni viventi e morfologicamente indistinguibili o quasi (specie criptiche) e forme ibride, poliploidi ecc.

A ogni modo, è utile un breve cenno ai metodi più correnti in uso per lo studio dei problemi di evoluzione dal punto di vista genetico-molecolare.

Questi sono di duplice natura: diretti e indiretti.

I metodi *diretti* sono quelli che mirano a identificare caratteristiche proprie del genoma studiato; senza entrare negli aspetti tecnici, essi vanno dal semplice conteggio dei cromosomi alla loro mappatura più o meno completa e approfondita, allo studio di sequenze geniche, allo studio di singole frazioni del DNA mitocondriale ecc.

Potranno così essere messe in evidenza non solo differenze, per così dire "grossolane" come nei casi di poliploidia, ma anche delezioni, fusioni robertsoniane, inversioni para e pericentriche ecc., che spesso divengono dei rompicapi per il puro sistematico. Ad esempio, le fusioni robertsoniane (fusione dei centromeri di due cromosomi acrocentrici, che dà origine a un metacentrico) non producono alcuna variazione nel corredo genico, ma possono indurre intersterilità fra individui ed eventualmente fra popolazioni in cui si siano affermate fusioni diverse. Per fare un caso concreto, in Italia nel nostro topolino delle case *Mus musculus domesticus* (= *Mus domesticus*) sono state identificate numerose popolazioni caratterizzate da numeri cromosomici diversi e con diversi assortimenti di fusioni robertsoniane, ma tutte derivate da una popolazione tuttora esistente con corredo cromosomico interamente formato da acrocentrici. Ora, mentre la fusione di due acrocentrici qualsiasi non crea problemi se l'individuo portatore si incrocia con un individuo a corredo interamente acrocentrico, dato che nell'ibrido, alla meiosi, i due acrocentrici corrispondenti al metacentrico si allineeranno con le braccia loro corrispondenti del metacentrico, nel caso invece che un individuo con metacentrico formato dagli acrocentrici 1 e 2 si incroci con un individuo in cui il metacentrico è formato dagli acrocentrici 1 e 3, la meiosi nell'ibrido non potrà avvenire regolarmente, per cui gli ibridi saranno più o meno sterili. Accadrà così, e se ne conoscono diversi casi in natura, che popolazioni con corredo genico identico e morfologicamente uguali risultino intersterili, si comportano cioè come buone specie se il criterio della sterilità degli ibridi viene posto alla base del concetto di specie dal povero sistematico. Identici risultati potranno dare le inversioni cromosomiche o le traslocazioni.

Una parola di cautela va detta anche a proposito dell'uso, attualmente molto diffuso, del DNA mitocondriale nelle ricostruzioni filogenetiche, il cui studio è particolarmente attraente per la sua rapida evoluzione, caratteristica che ha in comune coi procarioti dai quali presumibilmente derivano i mitocondri. Lo studio del ge-

noma mitocondriale viene generalmente compiuto mediante tecniche relativamente semplici e non molto costose di ibridazione in vitro del DNA ed è giustificato dalla presunzione che il corredo mitocondriale sia trasmesso per via puramente femminile e sia quindi immune dalla variabilità immessa dalla gamia nel corredo genico nucleare. Ora, la premessa è, almeno in certi casi, sicuramente falsa. Si conoscono infatti diversi casi, in vari phyla, vertebrati compresi, di passaggio di mitocondri paterni nella prole. Il fatto, del resto, è tutt'altro che inatteso e probabilmente non è nemmeno raro. Evidentemente, negli organismi nei quali penetra nell'ovulo solo la testa dello spermatozoo, l'intero corredo mitocondriale sarà di origine materna, ma in casi, e sono molti, nei quali penetrano testa e colletto o addirittura l'intero spermatozoo, è evidente che penetra anche il corredo mitocondriale paterno. Viene forse successivamente eliminato? Possibile, ma almeno in certi casi è dimostrato il contrario e, quindi: a) la premessa sulla quale si basa la valutazione dei dati andrebbe verificata caso per caso, b) posto che si sappia quanto richiesto al punto (a), dovremmo anche presumere che la medesima condizione si sia costantemente verificata durante tutto il tracciato filogenetico che ci interessa, cosa evidentemente non verificabile. Ben inteso, sono state eseguite ricerche che non hanno potuto dimostrare la presenza di genoma di origine paterna, anche in casi in cui questa appariva possibile, e se ne è concluso che la presunzione di origine materna era comunque giustificata. In realtà, si sarebbero dovute considerare alcune caratteristiche dei mitocondri che non sembrano trascurabili: in primo luogo l'ovulo è sempre straordinariamente ricco di mitocondri rispetto alle cellule somatiche, mitocondri che si moltiplicano enormemente durante la maturazione; il corredo mitocondriale dello spermatozoo è sempre molto limitato e questo viene inevitabilmente "diluito" nello zigote. Se poi fossero possibili scambi genici fra mitocondri (che in realtà sono probabili, visto che lo sono tra i batteri), il contributo paterno sarebbe ben difficilmente rintracciabile, esso potrebbe portare un contributo di informazione capace di diffondersi rapidamente e contribuire significativamente alla nota variabilità del genoma mitocondriale.

Pure molto usato è lo studio di alcune frazioni di RNA ribosomale, anche in questo caso nella presunzione di una sua eredità puramente per via agamica.

Peraltro, come si è visto da quel paio di esempi citati, tutti questi approcci non sempre danno risultati attendibili e i casi dubbi o chiaramente inattendibili sono tanto più frequenti quanto più la ricerca tenta di cogliere fasi precoci dell'evoluzione, ciò che non è affatto sorprendente, quando si consideri come le cause di errore che abbiamo indicate tendano a moltiplicarsi e a sommarsi sul lungo tempo trascorso dagli eventi che si vorrebbero chiarire.

I metodi *indiretti* di studio del genoma si basano in particolare sullo studio degli enzimi, che rappresentano gli strumenti attraverso i quali l'informazione contenuta

nei geni viene trasferita nelle molecole, e specialmente, nelle proteine dell'organismo. Nello studio dei sistemi gene-enzima si usano tecniche diverse, anche semplici e poco costose, per cui questa è stata una via battuta con entusiasmo in passato. Anche questo gruppo di tecniche, comunque, soffre di limitazioni, esso trova il suo principale fondamento nel concetto "un gene = una proteina", passando necessariamente attraverso uno o pochi precisi enzimi⁹¹. Pur non negando affatto l'utilità dello studio dei sistemi gene-enzima, ancora una volta ci troviamo a dover decidere caso per caso tenendo conto di tutte le altre fonti di informazione. Sappiamo anche, e ne conosciamo i meccanismi, che i geni sono modulati nelle loro attività dalle informazioni che ricevono dall'ambiente e dall'insieme stesso del genoma non codificante. Infine, non solo il genoma viene attivato o inibito in modo differenziale a livello dei singoli tessuti e organi, ma spesso si verificano nei tessuti dell'organismo mutazioni che non trovano riscontro nel genoma delle cellule della linea germinale. È quindi chiaro che i metodi indiretti, come quelli diretti, danno risultati che vanno valutati caso per caso e, soprattutto, comparati ai dati risultanti da altri approcci.

⁹¹ Oggi si ritiene che mediamente nell'uomo ciascun gene sia implicato nella sintesi di 10-15 proteine, ma vi sono casi estremi: in *Drosophila* è stato dimostrato che un singolo gene può codificare per 38.000 proteine diverse e che le oltre 2000 "neurorexine", proteine essenziali nell'uomo per le connessioni fra neuroni, sono codificate da soli tre geni!

XIX - I dati biogeografici

Anche assai prima dell'affermarsi della possibilità di usare i dati genetici in senso lato, i dati che potevano scaturire dallo studio della distribuzione geografica degli organismi sono stati utilizzati nello studio dei fenomeni evolutivi. Tradizionalmente il "padre fondatore" della biogeografia è considerato Wallace, in un certo senso (come si è visto nel capitolo I) coautore della teoria darwiniana, anche se molte, più o meno sporadiche osservazioni erano state fatte da tempo e il Barone von Humboldt ne aveva posto le premesse coi suoi studi sulle flore considerate nel loro insieme.

Del resto, è tradizione che, in occasione del suo arrivo a Parigi, Linneo si recasse per prima cosa ad assistere a una lezione di Antoine de Jussieu al Jardin du Roi, lezione nella quale il botanico francese mostrò alcuni campioni appena giunti dall'America, al che Linneo si narra osservasse: «Questa pianta ha un aspetto americano!» e De Jussieu, sorpreso, esclamasse: «Lei è Linneo!».

Comunque, finché non venne dimostrata la deriva dei continenti, l'interpretazione dei dati biogeografici risentì della necessità, per interpretare i dati relativi a situazioni che si erano determinate più anticamente, di inventarsi più o meno fantastici "ponti intercontinentali" che sarebbero esistiti in passato, ma sarebbero poi inspiegabilmente scomparsi (praticamente, la soluzione proposta nel '600 da Padre Kircher!).

Non appena accertata la lenta mobilità delle terre emerse, tutti i dati sono stati rivisti e moltissime cose sono andate a posto. Anzi, in certi casi, il dato biogeografico ha permesso di ipotizzare situazioni paleogeografiche che sono state poi verificate con i normali metodi geologici, come lo studio del paleomagnetismo.

Già nei capitoli precedenti abbiamo ricordato parecchi esempi dell'evolversi di situazioni strettamente correlate a determinate condizioni paleogeografiche o geografiche e, poiché mi sembra che il miglior modo di chiarire i possibili significati che possono assumere i dati biogeografici sia attraverso la considerazione di esempi concreti, cercherò di dare qualche idea mediante il commento su alcune situazioni diverse, da una scala intercontinentale a quella regionale. Si può, comunque, dire che in genere i taxa da considerare vengono in primo luogo giudicati più o meno affini sulla base di criteri morfologici o genetici, dopo di che la loro distribuzione geografica conosciuta viene valutata e risulta spesso conforme alla distribu-

zione attuale delle terre e dei mari (infatti, grandi insiemi di famiglie, ordini ecc. risultano avere una distribuzione geografica corrispondente alle attese); in altri casi, ciò non si verifica e richiede una spiegazione.

Mentre una spiegazione plausibile ci può essere in moltissimi casi, non mancano, tuttavia, casi che ancora non sono spiegabili con le nostre attuali conoscenze. Un caso caratteristico è la presenza di un tipico Xenartro, anzi già un primitivo formichiere, come *Eurotamandua*, nell'Eocene medio della Germania (infatti, a parte quest'unico esemplare, gli Xenartri precedenti alla ricostituzione dell'istmo di Panama sono esclusivamente Sud Americani e quelli che successivamente passarono nell'America del Nord non si diffusero mai in Asia ed Europa; inoltre, *Eurotamandua* ha una morfologia sorprendentemente moderna per la sua epoca).

Comunque, ecco qualche esempio con le relative considerazioni.

I Dipnoi attuali e gli Apodi hanno una distribuzione rigorosamente limitata ad aree facenti parte un tempo del supercontinente Gondwana, mentre gli Urodeli sono, dal canto loro, accantonati nella Laurasia, salvo un paio di specie arboricole di Pletodontidi che penetrano in un'area ristretta del Sud America (penetrazione evidentemente successiva alla ricostituzione dell'istmo di Panama). In questo caso, la distribuzione dei Dipnoi (che sappiamo essere esistiti, sia pure con specie notevolmente diverse dalle attuali, fin dal Siluriano) si deve considerare una *distribuzione relitta*, in quanto si tratta di pochissime specie appartenenti a soli tre generi, ciascuna strettamente limitata a poche aree di ciascuno dei tre continenti derivati dalla frammentazione del Gondwana e quivi limitate allo specialissimo ambiente di aree regolarmente inondate durante la stagione delle piogge, ma che si prosciugano nelle stagioni secche e nelle quali possono sopravvivere i Dipnoi viventi, che possono passare vari mesi allo stato quiescente respirando solo coi loro rudimentali polmoni.

Gli Apodi, invece, sono animali scavatori che si sono adattati, anche nelle modalità riproduttive, a un altro tipo di ambiente particolare: i suoli sempre umidi delle foreste equatoriali pluviali, come dimostra la loro distribuzione nell'America meridionale, nell'Africa subequatoriale e nell'Asia centro-meridionale. Il loro centro di origine deve essere stato africano e il loro differenziamento posteriore all'apertura dell'Atlantico meridionale e al successivo distacco della massa indiana da quella africana.

L'attuale distribuzione dei Tetraonidi (galli cedroni, pernici bianche ecc.) in Europa e in Asia è limitata a zone settentrionali o di alta montagna, dove abbiamo ancora condizioni climatiche simili a quelle delle glaciazioni pleistoceniche, salvo in Scozia dove, fa bensì abbastanza freddo, ma soprattutto non sono mai giunti i Fasianidi (fagiani, pernici, starne ecc.), un gruppo complesso, che ha presentato una radiazione verso Nord in tutti gli ambienti temperati e altre verso le zone tropicali

(francolini, quaglie e forme affini verso il medio oriente e le zone relativamente aride dell'Africa, pavoni ecc. nelle zone forestali dell'Asia meridionali e Indonezia). Infine, nell'America settentrionale, dove i Fasianidi sono stati introdotti dall'uomo solo di recente, ritroviamo soltanto i Tetraonidi che, essendo sempre legati ad ambienti freddi o temperati, non sono mai riusciti a superare la barriera delle foreste equatoriali dell'America centrale e nell'America meridionale sono sostituiti da altri ordini e famiglie, che si erano evoluti in loco durante il lungo periodo di isolamento di questo continente.

Naturalmente, sarebbe facile elencare esempi di ogni sorta di organismi le cui distribuzioni geografiche, sia attuali che passate, ci forniscono indicazioni importanti per comprenderne le origini e la storia evolutiva.

Conclusione

Tutti i metodi di studio ai quali si è accennato possono darci dati significativi con i quali ricostruire le relazioni filetiche che legano gli organismi conosciuti, occorre peraltro ricordare che nessuno di essi è risolutivo. In altri termini, il peso da attribuire, caso per caso, ai vari dati può essere diverso e ogni volta che ciò sia possibile, tutti i dati scaturiti dalle diverse indagini (morfologiche, genetiche ecc.), devono essere fra loro confrontati. Qualora apparissero contraddittori ci si dovrà porre il quesito di quale possa essere la causa della contraddizione e quali possono essere le cause che limitano, nel caso particolare, la significatività di un certo tipo di dato che, in altri casi, si era dimostrato risolutivo. Ovviamente, ci verrà obiettato che si rischia così un alto grado di soggettività nell'interpretazione dei dati, ma non dobbiamo dimenticare che i fattori che hanno giocato in ogni momento nell'evoluzione degli organismi sono sempre stati estremamente numerosi e variabili. Il lavoro dello studioso di evoluzione somiglia molto a quello del detective dei migliori romanzi gialli, per il quale, come diceva Sherlock Holmes, anche il dato «che non c'è» può essere la chiave per la giusta soluzione.

XX - Le teorie moderne

Premessa necessaria a quest'ultimo capitolo è che tutto il testo precedente è stato necessariamente una specie di florilegio di considerazioni generali, esempi ecc., e non poteva essere diversamente dati i limiti di spazio e tempo disponibili per l'esposizione di questa disciplina. Quest'ultima, in definitiva, rappresenta in larga misura la somma ponderata di tutte le conoscenze acquisite nel campo delle scienze naturali; la discussione che segue deve essere considerata solo come un breve cenno ai dibattiti in corso, dato che una trattazione realmente adeguata richiederebbe più o meno lo spazio di tutti i capitoli precedenti, ma anche un'analisi molto tecnica e, quindi, molto indigesta.

Qui cominciamo con l'osservazione che, sebbene molte volte i due aspetti vengano confusi o sfumino l'uno nell'altro, occorrerebbe distinguere fra teorie evolutive e teorie relative alla ricostruzione degli alberi filogenetici.

Ad esempio, la controversia fra cladisti hennigiani e anticladisti, sostanzialmente, non riguarda una teoria dell'evoluzione. Differenze radicali si troveranno, invece, nei metodi usati per ricostruire i rapporti filogenetici fra i taxa presi in considerazione e, spesso, nei risultati ottenuti.

Nella formazione delle opinioni correnti in merito alle modalità dell'evoluzione si potrebbero distinguere varie fasi successive. Negli anni '40 del secolo scorso era evidente che bisognava trovare una sintesi fra documentazione morfologica, geografica ecc. e i progressi della genetica. Infatti, al momento della formulazione della *modern synthesis* o "teoria neodarwiniana" erano già state determinate le prime mappe cromosomiche (sostanzialmente, quelle di varie specie di *Drosophila*) e compreso in buona parte i meccanismi di molte mutazioni e, proprio per determinare le mappe cromosomiche, erano stati studiati a fondo, soprattutto in *Drosophila*, i meccanismi di crossing-over. Appariva, pertanto, evidente che i meccanismi che assicuravano la variabilità erano quelli genetici legati alla perdita, acquisto o spostamento dei geni, mentre questi apparivano come dei precisi determinanti. Pur se molte mutazioni osservate si traducevano in un danno evidente per l'individuo che le presentava fenotipicamente, le conoscenze sul funzionamento dei cromosomi e la localizzazione dei geni portavano a interpretare l'evoluzione secondo un modello abbastanza semplice: il gioco completamente casuale delle mutazioni causa una certa variabilità nelle popolazioni; variabilità sulla quale, a sua volta, gioca la sele-

zione naturale, cioè il complesso dei fattori che eliminano o riducono il successo riproduttivo dei varianti meno idonei alle condizioni ambientali, mentre parallelamente favoriscono gli individui più idonei, che finiscono eventualmente per sostituire quelli che presentano la costellazione di caratteri che aveva caratterizzato la popolazione parentale.

Sia esperimenti di laboratorio (che peraltro, come si è visto, corrispondono necessariamente a situazioni estremamente semplificate rispetto a qualsiasi fenomeno in natura), sia constatazioni su popolazioni naturali apparivano e tuttora in molti casi appaiono pienamente conformi al modello. Ne sono esempi le variazioni climatiche di tante popolazioni o molti casi studiati di differenziamento geografico nelle popolazioni insulari che risultano generalmente conformi al modello, anche se, salvo i casi di radiazione con differenziamento di nicchia ecologica, spesso non si vede chiaramente quali possano essere i vantaggi selettivi di certi differenziamenti raziali.

Tale modello differiva da quelli proposti da Darwin sostanzialmente in due aspetti: 1) fin dalla prima edizione dell'*Origin of Species*, Darwin aveva pensato piuttosto a una variabilità complessiva degli organismi, mentre nel *modello neodarwiniano* gli individui risultano piuttosto un mosaico di caratteristiche, che possono variare abbastanza indipendentemente le une dalle altre ed essere selezionate, a loro volta, in modo relativamente indipendente fra loro; 2) l'effetto dell'ambiente in questo modello è del tutto indiretto, la variabilità è puramente casuale (compatibilmente con la struttura dei cromosomi) ed è in questo gioco del lotto che la selezione pesca le combinazioni vincenti. Viceversa, Darwin, specialmente nelle edizioni più tarde dell'*Origin* che incorporano la sua ipotesi delle *gemmule*, ammette una certa influenza diretta dell'ambiente, e fu per questo aspramente criticato per avere implicitamente fatto importanti concessioni al lamarckismo.

La successiva scoperta della "doppia elica" e l'affermarsi del concetto "un gene = una proteina" è stata facilmente incorporata nella teoria, rendendola forse più rigida. Inoltre, con la messa a punto delle diverse tecniche di analisi del genoma, ha dato la spinta a un gran numero di ricerche che miravano, partendo dalla misurazione delle distanze genetiche, a ricostruire e datare i processi filogenetici su basi strettamente genetiche e molecolari. Ne abbiamo discusso in precedenza e non staremo a ripeterci. Piuttosto c'è da domandarsi se non sarebbe possibile un riesame delle conclusioni di questo immenso lavoro alla luce dei cambiamenti che stanno avvenendo proprio in genetica.

In alternativa alla *modern synthesis* ortodossa è stata proposta la cosiddetta *teoria neutralista*. Questa, inizialmente proposta dal giapponese Kimura, semplificando al massimo, differisce dal modello precedente in quanto sottolinea che un gran

numero di mutazioni appaiono essere prive di conseguenze sulle quali possa far presa la selezione naturale.

Kimura e i suoi continuatori sostanzialmente ritengono che una gran quantità di mutanti vengono incorporati o perduti dal patrimonio genetico di ogni singola linea filetica in modo casuale e la fanno gradualmente deviare non per opera della selezione naturale, ma per semplici fatti di deriva genetica, mentre la selezione naturale entra in gioco solamente quando una popolazione si è differenziata da quella originaria in misura sufficiente.

Che anche questa possibilità esista e possa essersi effettivamente verificata nel corso della filogenesi dei vari gruppi è estremamente probabile, ma che sia un fenomeno generale è abbastanza improbabile.

La teoria dei *punctuated equilibria* (equilibri intermittenti), proposta da Gould ed Eldredge, in realtà non costituisce una vera alternativa alla “nuova sintesi”, ne è piuttosto una variante. Semplicemente, constatato che è del tutto eccezionale trovare nella documentazione fossile le forme intermedie fra due taxa ben distinti, questi autori hanno sostenuto che normalmente la selezione naturale ha un effetto stabilizzante, limitando, piuttosto che promuovere, l’evoluzione del genoma, e solo saltuariamente si verificano le condizioni per una rapida trasformazione di una specie, o di parte di essa, in una nuova specie.

Sostanzialmente, una più o meno brusca variazione di qualche parametro ambientale pone nuovi e diversi limiti alla variabilità della popolazione in oggetto, almeno su parte del proprio areale di distribuzione, così che rari individui che presentavano i nuovi caratteri vengono più o meno rapidamente premiati dalla selezione e in breve tempo si affermeranno caratterizzando una nuova e diversa popolazione.

L’evoluzione, in realtà, avverrebbe normalmente durante brevi periodi critici.

Questa tesi non è, ben inteso, una tesi realmente saltazionista come le teorie che invocavano la comparsa degli *hopeful monsters*. Gould stesso afferma che semmai potrebbe trattarsi di periodi molto brevi (100.000 anni o magari meno), che ben difficilmente possono essere apprezzati nella documentazione paleontologica o lasciare sequenze di fossili facilmente interpretabili.

Anche in questo caso si possono citare a sostegno della teoria un certo numero di casi ben documentati⁹² e, del resto, quando si è accennato all’esplosione evolutiva delle Ammoniti mesozoiche, con una durata media delle specie oggi ben cali-

⁹² In questo senso è paradigmatico il caso dei Ciclidi dei grandi laghi dell’Africa orientale, dato che per ciascuno di essi si conosce con notevole precisione la data della loro formazione e non solo la radiazione dei Ciclidi risulta effettivamente molto rapida, ma, dato che il numero di specie in ciascun lago è abbastanza approssimativamente proporzionale all’età del lago, abbiamo un’indicazione abbastanza precisa del tempo necessario per un dato gruppo di organismi per subire una significativa radiazione adattativa (in condizioni eccezionalmente favorevoli).

brata a circa 1.000.000 di anni, è evidente che, almeno in certi gruppi e in certe fasi della loro evoluzione, questa è una procedura per così dire *a singhiozzo*. Peraltro vi sono anche un buon numero di casi nei quali è ben documentata un'evoluzione estremamente graduale in tempi molto lunghi.

In realtà basta riflettere un momento per rendersi conto che i fattori ambientali responsabili, nel loro insieme, della selezione operante su una certa popolazione, possono restare a lungo invariati e opereranno in senso stabilizzante. In queste circostanze possiamo precisamente pensare che si possano verificare le condizioni previste dal modello neutralista: l'accumulo di una variabilità latente o, comunque, irrilevante sotto il profilo selettivo. Quando poi le condizioni ambientali, e quindi le pressioni selettive, cambiassero rapidamente, la variabilità latente nel genoma o qualche caratteristica fino ad allora irrilevante per i meccanismi selettivi operanti fino ad allora potrebbero risultare premianti ed essere rapidamente selezionate, come prevede il modello degli equilibri intermittenti; altrimenti, ove il genoma della popolazione interessata dal cambiamento non possedesse nella propria riserva di variabilità gli elementi necessari, la popolazione semplicemente si estinguerebbe.

È evidente che situazioni di questo genere si saranno certamente verificate, ma è altrettanto evidente che si sono verificati eventi per i quali date popolazioni, anziché essere soggette a lunghe fasi di condizioni ambientali costanti (*selezione stabilizzante*) alternate a cambiamenti molto o relativamente rapidi (*selezione fortemente direzionale*), sono state invece soggette a mutamenti lenti e costanti, quasi delle pressioni selettive durante le quali si devono essere realizzate le condizioni previste dal modello neodarwiniano classico. Anzi, è possibile che nell'ambito di una metapopolazione distribuita su di un vasto areale, mentre alcune sub-popolazioni erano soggette a determinate condizioni di selezione, altre si trovassero in condizioni diverse.

Comunque questi modelli, basati su quella che potremmo chiamare "genetica classica", sono stati sempre attaccati da chi sosteneva che questi potevano spiegare l'evoluzione di cambiamenti relativamente modeste (diciamo, sotto il profilo tassonomico, capaci al massimo di portare all'evoluzione di nuove specie o eventualmente generi), ma non spiegavano quei mutamenti profondi che si poteva pensare fossero stati necessari per originare i piani di organizzazione superiori. Tanto per fare un esempio: l'anatomia comparata ci dice che, indubbiamente, le penne degli uccelli sono squame cornee modificate, mentre la stessa anatomia e i fossili ci dimostrano che gli uccelli sono un ramo che si è staccato dal ceppo degli Arcosauri⁹³, ma è certamente difficile immaginare attraverso quali fasi intermedie, funzionalmente valide, possa essersi verificata la trasformazione delle squame in penne.

⁹³ In molti diagrammi filogenetici recenti gli uccelli sono indicati addirittura come un ramo dei dinosauri teropodi. Ne abbiamo discusso a suo luogo.

Un certo numero di biologi si sono sempre sentiti a disagio con l'elemento stocastico e il mosaicismo insiti nella sintesi neodarwiniana. Questi potrebbero dividersi in due gruppi: i sostenitori dell'*Intelligent design*, che, si badi bene, sono su posizioni ben diverse da quelle dei gruppi fondamentalisti che, particolarmente aggressivi negli Stati Uniti e in Australia, nel nome dell'assoluta verità letterale dell'intero testo biblico negano tassativamente l'evoluzione e sostengono la creazione in sei giorni pretendendo che o non si faccia menzione di evoluzione nelle scuole o che venga dedicato uguale tempo all'insegnamento del racconto biblico e alle dottrine evoluzioniste (ignoro se vi siano problemi nelle scuole islamiche, ma non mi meraviglierebbe). In realtà, i sostenitori dell'*Intelligent design* si rifanno alla distinzione di Sant'Agostino fra creazione *in potentia* e creazione *in actu*: l'evoluzione sarebbe il dispiegarsi di un programma "ideato" al momento del Big Bang.

Un altro gruppo è schierato su una posizione più aderente alle teorie di Darwin di quanto non sia la teoria sintetica. Questi autori tendono a considerare tanto l'organismo che il suo genoma come sistemi informatici capaci di una risposta globale agli stimoli esterni, che operano in modo variabile nel corso dello sviluppo di ciascun organismo, così come la selezione viene considerata come un complesso di pressioni che, prima di tutto, interagiscono fra loro e costituiscono un flusso costante di "informazioni" che, in modi diversi, condizionano le "risposte" degli organismi. D'altra parte essi considerano fondamentale il concetto di evoluzione canalizzata, quel "paesaggio adattativo" fatto di valli, per cui la pallina che rappresenta la popolazione, rotolando a valle, potrà più o meno casualmente imboccare l'una o l'altra delle valli che lesi aprono dinanzi, ma ben difficilmente potrà saltare da un sistema di valli in un altro. Il sistema tende, quindi, a comportarsi come un sistema semistocastico (e questo dà molto fastidio a non pochi studiosi, dato che, mentre il trattamento matematico dei sistemi deterministici e dei sistemi stocastici sono ben sviluppati, la matematizzazione dei sistemi semistocastici è tuttora rudimentale). Intuitivamente, queste teorie "olistiche" sono molto attraenti, ma si deve riconoscere che, almeno per ora, male si prestano a quel trattamento rigoroso che generalmente appare desiderabile per i problemi scientifici e, comunque, lasciano notevole campo a scelte soggettive da parte del ricercatore. A me sembra chiaro che gli sviluppi della genetica degli ultimi decenni richiederebbero un serio riesame di tutte le proposte finora avanzate e che, al momento, sia lecito presumere che un tale riesame probabilmente ci porterebbe a una sintesi delle varie posizioni attuali. Queste, infatti, mi sembrano adeguate ciascuna per una corretta interpretazione di determinati casi, ma non di tutti. In altri termini, mi aspetterei che nei prossimi anni i meccanismi evolutivi ci appariranno molto più complessi e flessibili di quanto propongono le singole teorie correnti. Specialmente promettenti sono le ri-

cerche che dimostrano come nelle reti informatiche estremamente complesse (i sistemi “ambiente-individuo”, “ambiente-popolazione” e “individuo-individuo” entro una popolazione sono quanto di più complesso si possa trovare), i legami non si stabiliscono mai in modo puramente casuale, ma si formano spontaneamente dei “nodi” che tendono a ordinare e canalizzare l’informazione.

La ricostruzione degli alberi filogenetici e la sistematica formale

La ricostruzione degli alberi genealogici dei vari gruppi di organismi è sempre stata parte essenziale del lavoro degli studiosi di evoluzione e, di conseguenza, vi sono stati continui dibattiti sia sulla validità dei modelli generali che venivano proposti circa le modalità che regolano i processi evolutivi, sia sui metodi più attendibili per la ricostruzione degli alberi filogenetici e sulla sistematica formale da adottare caso per caso. Come si è accennato, la formulazione dei modelli teorici che descrivono i meccanismi dell’evoluzione è un qualcosa sostanzialmente diverso dalla ricostruzione degli alberi filogenetici degli organismi, come pure dalla sistematica formale (classificazione degli organismi in phyla, classi, ordini, ecc.), pur costituendone la premessa. Ben inteso, è possibile una sistematica formale che non tenga alcun conto dei rapporti filogenetici fra gli organismi. Una sistematica del genere può essere benissimo assai pratica. Io posso ordinare la mia biblioteca dividendo i libri per argomento, poi ciascun argomento per autore e per ciascun autore ordinare i libri in base alla data di pubblicazione, ma potrei anche dividerli semplicemente per formato, colore della copertina ecc. al semplice fine di trovare un certo libro quando ne ho bisogno: posto che conosca i criteri usati per la collocazione, non avrò difficoltà a trovare il libro che mi occorre. Qualcosa di simile si è verificato per la sistematica. Infatti, prima della generale accettazione dell’idea di evoluzione e di una reale parentela fra gli organismi, questi venivano raggruppati empiricamente, di solito in base a somiglianze, in modo da costruire una scala di complicazione culminante, per gli animali, con l’uomo, ma talvolta, per le piante, perfino in base solo alle loro vere o supposte proprietà medicinali.

Una volta generalmente accettata l’idea di un potenziale albero genealogico di tutti gli organismi, viventi e passati, venne naturale utilizzare i vari criteri di somiglianza per valutare il grado di parentela fra gli organismi considerati (non dimentichiamo che la prima formulazione precisa del criterio di omologia, che tanta parte ha negli studi di filogenesi, è dovuta a Owen, generalmente ricordato come uno dei principali oppositori di Darwin, e come von Baer, uno dei padri dell’embriologia comparata, non accettò mai la tesi darwiniana). Tuttavia fu una critica ricorrente che i metodi impiegati lasciavano troppo spazio all’interpretazione soggettiva dei

dati. Nella ricerca di un metodo “a prova di bomba” o “obiettivo”, negli ultimi cinquant’anni sono emerse due principali tendenze: la cosiddetta “scuola fenetista” e la “scuola cladista”, a sua volta divisa fra “cladisti ortodossi” e “cladisti trasformati” (non raramente gli uni contro gli altri armati).

I fenetisti, sostanzialmente, rinunciano a un’interpretazione filogenetica dei loro risultati: se poi la classificazione alla quale si arriva rispecchia anche i rapporti filogenetici tanto meglio, se no poco male, l’importante sarebbe che le unità sistematiche (specie, o come i fenetisti preferiscono, OTU = *Operational taxonomic units*) siano esattamente riconosciute e descritte e ne vengano precisamente identificate le differenze che le separano da ogni altra unità tassonomica simile. In effetti, è almeno teoricamente possibile che le convergenze adattative imposte da un dato complesso ambientale siano tali da giustificare apparentemente l’inclusione di un OTU in un gruppo diverso da scuola sono stati elaborati soprattutto da entomologi come Sokal, ma soprattutto batteriologi come Sneath, che lavorano su organismi dalla morfologia molto povera. quello al quale realmente appartiene sotto il profilo filogenetico.

Peraltro questi metodi presumono due cose: a) un campione sufficientemente rappresentativo di tutte le popolazioni messe a confronto, ma molto spesso ciò non sempre è possibile vuoi per ragioni di forza maggiore (le raccolte esistenti possono, anzi spesso sono, limitate a pochi esemplari e lo studioso non è in condizione di arricchirle), vuoi perché non è facile determinare quanto grande deve essere un campione per risultare rappresentativo (per esempio, nell’ambito delle antilopi, le popolazioni delle diverse specie di *Oryx* sono estremamente omogenee e un campione di una dozzina di adulti per sesso è pienamente adeguato; viceversa, nel genere *Cephalophus* per avere un campione realmente rappresentativo occorrerebbero circa 200 esemplari!); b) essere certi che tutti i campioni sono stati raccolti con metodi e in condizioni uniformi.

Infatti, un problema può essere costituito dal fatto, soprattutto quando si tratta di misure, ma anche di forme, che apparenti discontinuità anche vistose possono dipendere sia da fattori ambientali che da condizioni occasionali. Abbiamo visto a proposito della morfologia come le dimensioni assolute degli individui possano determinare differenze nelle loro proporzioni. Orbene, in diversi casi (uomo compreso) le condizioni di alimentazione durante lo sviluppo, per esempio in molti insetti, determinano vistose differenze nelle dimensioni totali degli adulti, che in molte specie si accompagnano ugualmente a vistose differenze di proporzioni fra le diverse parti del corpo. Di conseguenza, qualora vengano posti a confronto due campioni della stessa località prelevati in anni diversi e che corrispondano ad anni con condizioni stagionali molto differenti, il metodo potrà trarre in errore esattamente come l’intuizione dell’osservatore. In conclusione, il contributo della scuola feneti-

sta allo studio dell'evoluzione storica degli organismi è virtualmente nullo e coscientemente tale, ma i metodi che questa ha elaborato sono estremamente utili in molti casi, purché i risultati ottenuti vengano valutati tenendo conto dei fattori che potrebbero essere entrati in gioco per deformarli.

Teoricamente molto diversa è la posizione cladista classica. Willi Hennig, il fondatore del cladismo, era in effetti un entomologo specialista di Ditteri e questo spiega, a mio parere, diversi aspetti delle sue idee. Sostanzialmente Hennig cade in partenza nel medesimo errore del Rosa⁹⁴: confondere una chiave dicotomica per l'identificazione delle specie con un albero filogenetico. Da notare che anche il buon Rosa⁹⁵ non aveva alcuna esperienza di lavoro sui fossili: era uno specialista di Oligocheti! Si deve aggiungere che Hennig era un puro sistematico di laboratorio, che (come, purtroppo non raramente accade anche ai paleontologi) non avendo esperienza degli organismi vivi nel loro ambiente non era in condizione di apprezzare la complessità e flessibilità dei fattori condizionanti l'evoluzione.

Tornando al cladismo, il nucleo essenziale del metodo è l'ipotesi che tutte le ramificazioni avvenute nel corso dell'evoluzione delle diverse popolazioni siano caratterizzate dall'acquisizione di un nuovo carattere o dalla modificazione di un carattere preesistente in uno dei due rami della dicotomia (carattere *apomorfo*), mentre l'altro conserverebbe il medesimo carattere invariato (carattere *plesiomorfo*); convenzionalmente, una specie raggrupparebbe tutti gli individui di una medesima linea filetica vissuti fra una dicotomia e la successiva, indipendentemente dalle eventuali modificazioni acquisite nel frattempo⁹⁶.

Hennig non ha fornito un metodo generale per rivelare la polarità del cambiamento di carattere. I suoi criteri (ordine paleontologico, sequenza ontogenetica, distribuzione geografica e correlazione delle serie di trasformazione) furono presto sostituiti dal metodo del confronto con *outgroup*, il cui successo dipendeva strettamente dall'implementazione nel computer di programmi basati su algoritmi di parsimonia.

Infatti, mentre lo stesso Hennig, operando manualmente, poteva prendere in considerazione un numero molto limitato di caratteri, i suoi epigoni, approfittando delle possibilità offerte dai calcolatori, hanno elaborato algoritmi estremamente sofisticati che permettono di esaminare matrici comprendenti sia un gran numero di

⁹⁴ È strano e dà da pensare il fatto che, mentre nei suoi lavori Hennig cita ripetutamente e riporta in bibliografia diversi lavori di Daniele Rosa, non cita mai la teoria dell'Ologenese, pur pubblicata da Rosa fin dal 1918 e che presenta diverse affinità con alcuni punti fondamentali delle tesi di Hennig.

⁹⁵ Rosa era un buon amico di mio nonno e rispondeva sempre con molta pazienza alle mie domande sulle bestie, mi regalò diversi libri e, quando avevo sette anni, mi scrisse due volte per incoraggiarmi a perseverare nella collezione e studio degli insetti.

⁹⁶ A stretto rigore l'analisi cladistica, così come concepita da Hennig, permette di stabilire l'ordine di successione dell'acquisizione dei caratteri, non la successione delle "speciazioni", ma in pratica i risultati delle analisi vengono interpretati comunemente come indicato nel testo.

caratteri che un gran numero di specie. L'analisi cladistica, inoltre, non prende in considerazione solo i possibili alberi "radicati" (*rooted*), per i quali si presume una determinata condizione, rappresentata da un determinato insieme di caratteri quali avrebbero dovuto essere presenti nel taxon considerato il più plesiomorfo dell'insieme o un ipotetico taxon ancestrale e, partendo da questo insieme si procede all'analisi, costruendo un dendrogramma che ha un preciso punto di inizio. Per ridurre al massimo l'eventuale soggettività nella scelta iniziale dei caratteri, si considerano pure alberi "senza radici" (*unrooted*) in cui i programmi di cladogenesi utilizzati indicano un certo assetto di caratteri centrale o un taxon centrale, dal quale possono partire diramazioni anche dirette verso ambiti adattativi opposti. In pratica le situazioni plesiomorfe complete risultano poi essere meramente teoriche, non corrispondono cioè ad alcun organismo conosciuto.

Ipoteticamente, o almeno così pensava Hennig, prendendo in modo puramente casuale un buon numero di caratteri ed esaminandone le relazioni in modo puramente meccanico, sarebbe stato possibile evitare l'accusa di interpretare i dati in modo soggettivo, accusa che era stata spesso mossa agli studiosi di evoluzione. Prenderemo più oltre in considerazione altre obiezioni che possono essere mosse ai principi e metodi della cladistica, ma non possiamo trascurare, a questo punto, il fatto, facilmente constatabile, che i risultati dell'analisi sono largamente influenzati dalla scelta dell'*outgroup*, scelta che è inevitabilmente dettata o da un elemento puramente casuale, come la disponibilità di dati materiali, o dalla scelta fatta dal ricercatore e dettata necessariamente da considerazioni soggettive. Ambedue, condizioni che pregiudicano a priori la supposta "obiettività" del metodo!

Parallelamente all'elaborazione di metodi progressivamente più complessi, i cladisti si sono suddivisi in varie sottoscuole. Tanto per cominciare, una parte, detta dei "cladisti trasformati", a fronte di varie critiche sulla effettiva capacità del sistema di identificare correttamente le relazioni filogenetiche fra i taxa, hanno formalmente rinunciato a sostenere il punto fondamentale della tesi Hennigiana, cioè che il metodo serva a identificare i rapporti filogenetici fra gli organismi esaminati. Per i cladisti trasformati l'analisi cladistica serve a stabilire il grado complessivo di affinità fra gli organismi, se poi questo corrisponde anche al reale grado di parentela fra questi, tanto meglio. In tal modo, i cladisti trasformati sono venuti a trovarsi su posizioni molto simili a quelle dei fenetisti. La differenza sostanziale fra le due scuole, fenetista e cladista, è che l'analisi cladistica non solo consente di esaminare dati morfologici, ma può essere applicata a dati genetici, biochimici, all'analisi del comportamento ecc.⁹⁷

⁹⁷ La fenetica o tassonomia numerica è utilizzata come la cladistica anche per dati genetici e biochimici oltre che morfologici. Inoltre, ambedue i metodi utilizzano gli stessi algoritmi in massima parte. Semmai cambia il modo di pesare i caratteri. In fenetica la "pesatura del carattere" è assente /

Un altro problema sul quale i cladisti si sono divisi è se sia lecito dare un diverso peso, una diversa importanza, ai caratteri presi in considerazione. Da un lato appare evidente che ci sono caratteri più importanti e altri meno, ad esempio sembra ovvio che il colore delle antenne di un insetto sia meno significativo della struttura del suo apparato boccale, ma se introduciamo nel metodo un criterio di valutazione di importanza dei caratteri da immettere nella matrice oppure, con opportuni artifici, li facciamo “pesare” diversamente nell’analisi, ecco che rientra dalla finestra quell’elemento soggettivo che avevamo cacciato dalla porta. Altro problema: quando la matrice prende in considerazione un numero elevato di caratteri e di taxa, accade che il programma utilizzato ci offra la scelta fra un notevole, a volte grandissimo, numero di alternative; in questo caso, come effettuare una scelta? Moltissimi autori hanno optato per procedere, a questo punto, con un’analisi di parsimonia, cioè per ritenere preferibile l’albero filogenetico che presume il minor numero di passaggi di stato per il complesso di caratteri preso in considerazione.

Anche questo criterio è stato messo in discussione, dato che nulla ci dice che la via seguita nello sviluppo filogenetico dallo stato **A** allo stato **B** debba essere stata la più semplice e diretta, anzi abbiamo un buon numero di esempi che tendono a dimostrare come ci siano percorsi spesso tortuosi e che situazioni a prima vista primitive, quando esaminate a fondo, sono in realtà recuperi parziali di situazioni che erano state abbandonate e che adattamenti secondari a diverse condizioni ambientali hanno reso nuovamente utilizzabili. Il primo esempio che viene in mente sono le branchie esterne degli anfibi urodela. Branchie esterne erano certamente presenti nelle larve dei labirintodonti, che dovevano averle ereditate dai loro antenati Crossopterigi, dato che branchie esterne sono attualmente presenti nelle larve dei Dipnoi e dei Polipterini, nonché, sia pure ridotte, negli adulti di una specie di *Protopterus* (dipnoo) e molto probabilmente in quelle di tutti gli anfibi paleozoici. Attualmente le branchie esterne sono presenti nelle larve degli Urodela e, sempre negli Urodela, compaiono occasionalmente negli individui neotenici di molte specie, come pure in diverse specie che sono diventate esclusivamente acquatiche solo in un secondo tempo. Si deve aggiungere che, per poter applicare il principio di parsimonia, è stato dimostrato che è essenziale presumere che l’evoluzione sia lenta e proceda con un ritmo abbastanza uniforme, presunzioni entrambe interamente ingiustificate. Infatti esse sono entrambe contraddette da una quantità di ben documentati esempi, che dimostrano che l’evoluzione, a seconda delle linee filetiche, si svolge spesso con velocità molto variabili, perfino all’interno dei singoli gruppi sistematici. Ciò è assolutamente naturale quando si consideri che l’evoluzione è la

presenza (1,0) o (+,-), ma come sostengono Dunn & Everitt (1982) il numero dei caratteri può anche essere basso, in pratica è in funzione dell’esperienza e conoscenza del gruppo in esame da parte di un ricercatore.

risposta che ciascuna popolazione di organismi dà al variare delle condizioni ambientali, condizioni che, lo sappiamo, possono sì rimanere invariate a lungo o mutare molto gradualmente, ma che, tanto su scala locale che generale, possono anche subire variazioni rapide o addirittura brusche. Tutti gli algoritmi che usano il principio di parsimonia ignorano questi fatti e non possono fare diversamente, quindi, penso che sarebbe opportuno rinunciare a usarli e, in questo caso, resteremo senza un criterio di scelta fra le decine e talvolta centinaia di cladogrammi generati dal programma usato per l'analisi filogenetica!

Comunque, sia le osservazioni di campo sia i modelli sperimentali lasciano presumere che le suddivisioni dicotomiche siano rare nelle grandi popolazioni diffuse su vasti areali, nelle quali, per quanto ne sappiamo dei meccanismi evolutivi, si differenziano di volta in volta nuclei di popolazione relativamente piccoli, così come rilevanti cambiamenti evolutivi possono accadere in piccole popolazioni isolate senza che questo dia luogo ad alcuna divisione (questo è il caso tipico di moltissime popolazioni insulari o di grotte, bacini chiusi ecc.). Poiché è impossibile sapere se e quando nella storia passata di una linea filetica si siano verificate le condizioni per una politomia oppure per un'ortoevoluzione, a me sembra evidente che le basi teoriche del cladismo sono presumibilmente errate. È invece probabile che, al fine dell'ordinamento di gruppi limitati a generi o al più famiglie, per le quali manchino o siano frammentari gli elementi paleontologici, zoogeografici e paleogeografici i metodi di analisi cladistica, applicati preferibilmente insieme all'analisi morfologica e a quella molecolare, e presi *cum granu salis*, possano dare una ragionevole indicazione non tanto sui veri rapporti filogenetici quanto su un certo grado di vicinanza degli organismi presi in esame.

Confesso, infine, che non riesco assolutamente a capire come facciano molti botanici ad applicare metodi di analisi cladistica alle piante quando è ben noto, e ne abbiamo parlato, che in gruppi adeguatamente studiati sono state identificate frequenti relazioni filetiche a rete. Infine, si dovrebbe sempre tener presente il fatto che attualmente esistono organismi che hanno ritmi e modalità riproduttive peculiari (ad esempio, non si ibridano mai), ma ciò non può assolutamente farci presumere che i medesimi ritmi e le medesime modalità, si siano verificati in un remoto passato.

In definitiva, personalmente sono convinto che, allo stato attuale delle nostre conoscenze, il mondo dell'evoluzione degli organismi è un mondo senza regole generali, esattamente come lo è la storia dell'umanità in cui il caso e la fatalità preordinata sono inesorabilmente mescolati. Si pensi, per esempio, a due fatti storici che hanno determinato la storia dell'umanità del secolo passato: 1) la decisione estemporanea, e dovuta a circostanze del tutto impreviste, che determinò l'Arciduca Francesco Ferdinando a ordinare all'autista di fare una certa strada e co-

sì lo portarono a tiro della pistola di Gavrilo Princip, quello dei quattro attentatori che programmavano la morte dell'Arciduca che era in attesa sul percorso ritenuto meno probabile, e misero così in moto la reazione a catena che fece scoppiare la prima guerra mondiale; 2) il fatto che Adolf Hitler, contro ogni probabilità, sopravvivesse alla prima guerra mondiale in buona salute, con le relative conseguenze. Ben inteso, né l'uno né l'altro fatto avrebbe avuto conseguenze gravi se il quadro generale delle situazioni interne e internazionali fosse stato diverso, ma date la circostanze generali, se non ci fossero stati quei due individui in certe circostanze, la storia avrebbe avuto un corso diverso. Chissà quale?

XXI - CONCLUSIONE

Giunti al termine dell'esposizione dei fatti essenziali noti e delle principali riflessioni, ipotesi e teorie che su di essi possono essere formulate, il quadro generale che possiamo delineare e che sostanzialmente ricalca le tesi generali proposte da Darwin potrebbe essere molto schematicamente il seguente.

In primo luogo e indipendentemente dal peso che vorremo attribuire ai diversi fattori che modulano o hanno modulato l'evoluzione, non c'è alcun dubbio che gli organismi che conosciamo sono il risultato di una lunga storia di successive e più o meno grandi modificazioni rispetto ai loro antenati, così come le biocenosi nel loro complesso e, in ultima analisi, l'intero sistema Terra si sono venuti modificando nel tempo e tuttora si modificano. In altri termini, l'evoluzione è un fatto di portata globale e l'evoluzione delle singole linee filetiche è teoricamente descrivibile come qualsiasi altro processo storico.

Come ogni processo storico, la storia delle singole linee filetiche potrà essere ricostruita in misura più o meno completa a seconda della ricchezza di documentazione che possediamo e della nostra abilità nel leggerla. È esattamente il problema che ci si presenta quando vogliamo ricostruire l'albero genealogico della nostra famiglia, la storia di una città, di uno stato, di una regione, di un'epoca. Certe relazioni di parentela potranno essere stabilite con facilità, certi periodi o episodi della storia di un popolo saranno narrati in modo esauriente da documenti inoppugnabili; per altre generazioni o per altri periodi storici di un dato popolo, la documentazione sarà frammentaria, i resoconti e le tradizioni ci potranno apparire poco attendibili e la nostra ricostruzione sarà più o meno congetturale o dovremo addirittura lasciare delle pagine bianche.

Una volta che abbiamo ricostruito la storia evolutiva di un certo gruppo di organismi, e come si è visto non ci sono regole assolute e un certo grado di soggettività nell'interpretazione dei dati è inevitabile, potremo porci il problema pratico di raggruppare gli organismi che abbiamo studiato in classi, procedere cioè come la Bibbia ci racconta, nel libro della Genesi, che avrebbe fatto Adamo dando a ciascuno un nome (e, grazie alle regole internazionali di nomenclatura, se sarà un nome nuovo, diverremo immortali, anche se a nessuno dei posteri interesserà sapere chi diavolo era quel signor Tale che nell'anno talaltro ha battezzato *Xus albus*, una certa bestia o una certa pianta). Questo è un lavoretto indispensabile per avere un vo-

cabolario col quale intendersi e può anche succedere di farlo inavvertitamente, come è successo a me, che ho bensì battezzato diverse “specie” e “sottospecie” in piena coscienza, ma ho battezzato un Phylum (Lobopoda) proprio senza pensarci e me lo sono ritrovato più o meno generalmente accettato.

Assai diverso è il problema che ci poniamo quando non ci accontentiamo di ricostruire un segmento più o meno ampio di filogenesi. Qui il problema non è: «Che cosa è avvenuto?», ma «Come è avvenuto?» e, possibilmente, «Perché è avvenuto?».

In un certo senso, potremmo dire che ci poniamo il problema di studiare la “politica di investimenti” delle singole popolazioni o delle biocenosi nel loro complesso. Naturalmente, vi è una sostanziale differenza tra le “strategie di investimenti” di una famiglia, una ditta o uno stato e quella che correntemente viene indicata come “strategia adattativa” di un gruppo di organismi, ma la similitudine può chiarire alcuni problemi degni di riflessione.

Nella società umana, prescindendo da quegli investimenti in attività e risorse che vengono spesi all'interno della società stessa per conquistare o mantenere il prestigio sociale, nei limiti delle risorse complessivamente disponibili, una parte viene sempre investita in vista del futuro proprio e dei propri eredi. Quando facciamo un'assicurazione, evidentemente speriamo di non incassarla mai ed è una spesa che ci priva di disponibilità per il nostro uso immediato, ma è da ognuno considerata una saggia misura prudenziale. Quando una ditta investe in ricerca, in nuovi impianti ecc. lo fa in vista della necessità di far fronte alla concorrenza e, possibilmente, batterla conquistando nuovi spazi di mercato; se, invece, o sbaglia nell'investimento o non accumula riserve o, per una ragione qualsiasi, anziché investire in modernizzazione spende tutte le sue entrate immediatamente, prima o poi salterà fuori il concorrente che produrrà merce migliore e più a buon mercato o ci sarà qualche altra crisi, per cui i prodotti della nostra ditta diverranno invendibili e la ditta fallirà, cioè, in termini evolutivisti, si estinguerà.

Se noi esaminiamo quello che succede in natura, vediamo che accade qualcosa di molto simile (e non a caso Darwin ci racconta nel suo diario dell'effetto illuminante che ebbe per lui la lettura di Malthus, un economista). Fin dalle origini della vita, il “sistema Terra”, pur avendo attraversato diverse gravi crisi (se vogliamo continuare a giocare con il paragone della società umana potremmo dire, per esempio, che una glaciazione corrisponde al famoso Martedì nero di Wall Street che scatenò su scala mondiale la “Grande depressione” o a quella che stiamo vivendo attualmente), funziona sostanzialmente come una macchina termica: tra il calore proprio che nel suo seno si produce dal decadimento degli elementi radioattivi e l'energia che ci giunge dal sole, ha a disposizione una certa quantità totale di energia variabile nel tempo. Parte di essa viene utilizzata dagli ecosistemi per il loro

funzionamento; in taluni periodi, durante le glaciazioni, è probabile che la Terra abbia irradiato nel cosmo più energia di quanta ne abbia ricevuta dal Sole, ma, complessivamente, essa è riuscita a catturare sistematicamente dal Sole una quantità di energia superiore a quella che ha speso via via per il suo bilancio energetico quotidiano e investendo il saldo attivo in adattamenti che hanno permesso una graduale espansione della biomassa e soprattutto della biodiversità. Ciò è stato realizzato nel solo modo possibile per accumulare energia: aumentando la complessità del sistema. Via via che vengono prodotte molecole più grandi e complesse, una quantità sempre maggiore di energia viene immagazzinata come “energia di legame”, così come l’accrescimento dei singoli organismi, le interazioni fra gli organismi ecc. realizzano un ulteriore accumulo di energia che può essere immagazzinata (si pensi ai combustibili fossili, alle foreste, ecc.). Così, mentre alcune linee filitiche si ramificavano e si trasformavano, altre, che non risultavano attrezzate per far fronte al mutare dei fattori ambientali o alla concorrenza diretta o indiretta di altre specie, si sono estinte.

Non vi è dubbio che, fino all’inizio della “rivoluzione industriale”, la Terra nel suo complesso è venuta accumulando energia sotto forma di complessità. A partire da quel momento e in misura sempre crescente, però, il “bilancio energetico” del sistema è divenuto passivo tendendo, necessariamente, a semplificarsi e a impoverirsi.

D’altra parte, in fondo, pur nella loro estrema varietà di modalità, l’investimento energetico degli organismi prende sostanzialmente due forme: la produzione di un grandissimo numero di individui, oppure la produzione di un numero più limitato di individui, ma con modalità e accorgimenti che diminuiscano sensibilmente la mortalità nelle prime fasi di sviluppo.

Mi spiego: un protista si moltiplica asessualmente con grande rapidità, producendo una popolazione di individui-cellule che si accresce in maniera esponenziale (pur con pesanti perdite costanti, almeno in condizioni naturali) e parte di questi potranno avere la capacità o l’occasione di colonizzare qualche nuova area, poi, a un certo punto e generalmente in risposta a dati segnali ambientali, almeno in alcuni phyla (Ciliati, Apicomplexi, Foraminiferi ecc., fra i phyla viventi) vengono prodotti gli individui adatti, per così dire, a produrre variabilità e, quindi, c’è la probabilità che qualcuno ricominci il ciclo. Ma questo non è sostanzialmente diverso da ciò che accade a noi stessi, semplicemente le nostre cellule, invece di disperdersi come nei protisti non coloniali, rimangono aggregate e portano a spasso e proteggono quelle cellule che sono deputate alla riproduzione con mantenimento o aumento della variabilità (e si badi: non in tutti i phyla dei metazoi esiste la differenziazione in linea somatica e linea germinale, che, del resto, non esiste nelle piante). Poi non solo gli organismi investono un enorme capitale energetico nel “soma”, ma

ben spesso investono considerevole energia in adattamenti particolari a vantaggio della prole: involucri protettivi degli zigoti, deposizione in ambienti protetti, adattamenti per il nutrimento o la protezione della prole ecc.

L'altra strategia, quella del produrre un numero di elementi riproduttivi altissimo, va naturalmente a scapito delle disponibilità da investire nella complicazione delle strutture o degli adattamenti fisiologici e trova la sua espressione estrema in alcuni dei parassiti interni dei quali si è parlato a suo tempo, che, non dovendo svolgere alcuna attività per assicurarsi le risorse energetiche, sono ridotti, da adulti, alle sole gonadi. Naturalmente, fra i casi estremi di diversi Vertebrati (vertebrati nei quali risorse energetiche vengono investite non nella produzione, l'allevamento e la protezione della prole fino alla maturità, ma che ne dedicano addirittura, per es., all'addestramento alla caccia, come in molti falchi, nei grandi carnivori e in *Homo sapiens*, che cerca addirittura di "fare una posizione" ai figli), e una *Sacculina* o uno *Xenoceloma*, si è evoluta un'infinità di soluzioni, che esaminate sotto questo profilo potrebbero disporsi in un ventaglio continuo.

Lo studioso, si tratti di un naturalista o di un umanista, quando consideri i problemi che lo interessano sotto un profilo storico, deve necessariamente rendersi conto di trovarsi costantemente di fronte a sistemi instabili. L'universo che conosciamo è nel suo insieme un sistema instabile, costituito, a sua volta, da una gerarchia di sottosistemi dotati ciascuno di propri fattori di instabilità, nei quali giocano costantemente forze o fattori, che tendono alla stabilità o omeostasi del sistema, e fattori che tendono a destabilizzarlo, entrambi volta a volta prevalenti in un precario equilibrio. Tale gerarchia di sistemi più o meno instabili si ramifica inevitabilmente fino al "sistema-individuo", e ciascuno di noi può ben rendersene conto riandando a considerare nei dettagli la storia della propria vita e apprezzerà la massima latina *Ducunt volentes fata, nolentes trahunt* (Il destino è guida per coloro che vogliono, trascina coloro che non vogliono). Tutti noi cerchiamo la nostra stabilità e sicurezza sia personale che per le nostre famiglie, eppure con maggiore o minore frequenza abbiamo dovuto adattarci a nuove circostanze, cercando di sfruttare le risorse o le opportunità che si presentavano e sulle quali avevamo contato, ma una volta che queste sono venute a mancare abbiamo dovuto "mutare strategia".

Non c'è dubbio che, considerando le cose da un certo punto di vista, la cosiddetta "ipotesi Gaia" che vede la Terra (Gaia appunto, dal nome greco della "Terra divina") come una specie di super-organismo del quale ogni essere, ogni cellula, ogni roccia è parte, appare assai attraente, ed è appunto il nucleo essenziale del panteismo degli stoici greco-romani.

Pur se ne è già parlato in un capitolo precedente, non voglio chiudere queste pagine senza far cenno al dibattito che appare di tanto in tanto sui giornali: evolutio-

nisti e antievoluzionisti, sostenitori dell'*Intelligent design* contro sostenitori del *Blind watchmaker*, darwinisti e anti-darwinisti.

Una valutazione dei problemi che presentano i vari modelli generali dell'evoluzione è già stata fatta e non la riprenderemo. Degli antievoluzionisti si è già detto: o sono degli ignoranti o sono in mala fede, i fatti sono lì, alla portata di tutti e raccontano precisamente una lunghissima storia di trasformazioni continue. Sia chiaro, ai tempi di Cuvier l'ipotesi delle creazioni successive poteva essere sostenibile: si era ai primordi della paleontologia e quindi, soprattutto per i Vertebrati, non si conosceva alcuna sequenza che mostrasse la trasformazione di una morfologia in un'altra. Oggi non è più così. Infatti, sebbene sia scarsa la probabilità che in un dato luogo possano depositarsi regolarmente i fossili di una singola linea filetica così da seguire le regolari modificazioni, vi sono tuttavia alcuni casi studiati in modo esauriente riguardanti phyla diversi come Protozoi, Molluschi, Vertebrati ecc. e quindi sarebbe assurdo pensare che vi siano state contemporaneamente tanto un'evoluzione più o meno graduale che successive creazioni.

Il timore che agita certi gruppi fondamentalisti, specialmente americani, cioè che l'insegnamento dell'esistenza dell'evoluzione e delle teorie che ne propongono una spiegazione possa minare i fondamenti dell'etica della società in cui viviamo è ugualmente assurdo. L'etica può avere basi teoriche diverse, ma ciò che conta sono le sue conclusioni pratiche. Orbene, l'etica cristiana dei primi secoli della nostra era è la fotografia dell'etica stoica che pervadeva la cultura romana dell'epoca imperiale e che, naturalmente, aveva radici greche. Anzi, dove l'etica cristiana per qualche particolare, in realtà non sostanziale, si differenziava da quella affermata nella Torah, era precisamente dove aveva recepito elementi greco-romani, poi i principi fondamentali comunemente accettati non variano di molto in tutti i popoli della Terra. D'altra parte, se si riflette sulle conclusioni, sia pure necessariamente provvisorie, dello studio dell'evoluzione del comportamento, un'etica derivata da quelle che sono le nostre attuali conoscenze in materia è certamente meno egoista e permissiva di molte idee correnti, dato che pone inevitabilmente l'accento sul fatto che noi, come individui, siamo spendibili ed esistiamo in funzione delle future generazioni. Probabilmente non sarà un'etica necessariamente pacifista o che predichi la fratellanza universale, ma dovrebbe, comunque, date le nostre capacità di analisi e di previsione, far considerare in termini di costi, ricavi e vantaggi per le successive generazioni la coesione di gruppo e che il gruppo ha necessariamente delle dimensioni ottimali in rapporto ai singoli problemi che deve affrontare.

Resta da dire qualcosa delle due tesi generalmente indicate come quella del *Blind watchmaker* e dell'*Intelligent design*. I due termini inglesi fanno sostanzialmente riferimento al medesimo problema tradizionale. È generalmente attribuita al Reverendo William Paley, che la propose nel 1802, l'idea che la perfetta armonia

che egli credeva di rilevare fra i fenomeni dell'Universo e in particolare tutti i fini adattamenti che si osservano negli esseri viventi e nelle loro relazioni, fossero paragonabili agli ingranaggi, complessi ma mirabilmente aggiustati di un orologio e che sono, quindi, prova dell'esistenza dell'orologiaio che lo ha concepito (il disegno o progetto intelligente).

Sostanzialmente, la tesi dell'*Intelligent design* risale a Sant'Agostino. Questi, nella sua discussione fra esistenza *in potentia* e *in actu* conclude che nella mente di Dio tutto quanto è stato, è e sarà, esiste, anzi è esistito, da prima della creazione, ma che questo pensiero divino si realizza poi gradualmente nel tempo. Egli fa, a questo proposito, un paragone: nel seme l'albero esiste potenzialmente, non certo in realtà; il seme dovrà germogliare e crescere e l'albero sarà albero dopo molti anni. L'ipotesi dell'*Intelligent design* non è dunque un'ipotesi anti-evoluzionista e, posta in questi termini, mi sembra che l'ipotesi dell'*Intelligent design*, almeno allo stato attuale delle conoscenze, non sia né dimostrabile né "falsificabile" in senso popperiano. Caso mai, potrebbe avere come corollario la negazione di quanto disse Einstein, quando non volle accettare il principio di indeterminazione: «il Vecchio non gioca ai dadi col mondo», dato che la storia dell'evoluzione sembra proprio un ben organizzato gioco nel quale siano incredibilmente commisti il gioco d'azzardo e gli scacchi. Del resto, questa era stata una preoccupazione di diversi teologi della fine del '700, quando si cominciò a parlare di specie estinte, cosa che non ammettevano in quanto, a loro giudizio, avrebbe implicato che la creazione, opera dell'Essere perfettissimo, non fosse perfetta. Cuvier, comunque, non ci vedeva nulla di male e Cuvier era un fermo credente cristiano (non ho mai saputo a quale chiesa protestante appartenesse) e doveva intendersene abbastanza di teologia per poter fare il Ministro di Stato per i culti non cattolici.

Ai critici dell'*Intelligent design* può, credo, essere mosso un appunto di carattere generale. Gli attivisti dell'*Intelligent design* si agitano prevalentemente negli Stati Uniti e sono in grandissima misura identificabili con ambienti creazionisti che, in un modo o nell'altro, si richiamano a una visione di Creatore e creazione di origine biblica. Gli evoluzionisti neodarwiniani e gli altri a essi vicini hanno identificato il problema teorico generale con il particolare aspetto che esso ha preso in alcune comunità cristiane. Non è qui il caso di entrare nelle difficoltà che il modello darwiniano in senso lato pone alle religioni monoteiste "salvazioniste" e che in un modo o nell'altro si rifanno alla Genesi per incardinarvi una visione dell'origine del male. Ma, pur se le critiche rivolte ai fautori americani (e a qualche fautore nostrale) dell'*Intelligent design* sono tutte o quasi corrette, questi studiosi dovrebbero considerare che il problema per un Induista o un Buddista o, in casa nostra, per esempio, per uno stoico romano, si pone in termini totalmente diversi. Viceversa, a tutt'oggi, non mi risulta che il problema sia stato preso in considerazione. Tanto

per fare un esempio familiare a chi ha studiato i classici: naturalmente, Greci e Romani non si posero mai il problema dell'evoluzione del cosmo e degli organismi, ma la risposta che diedero al problema del destino dell'uomo può indicarci quale sarebbe potuta essere la loro risposta: il destino di ognuno è filato dalle Moire e tentare di sfuggirvi è Hybris che viene punito da Temi, la giustizia, ma le Moire sono esse stesse cieche! Vi è un disegno, ma non uno scopo.

A questo concetto si è contrapposto fin dai tempi di Darwin (ma non da Darwin) il concetto di una variabilità puramente casuale, nella quale pesca la selezione. Tale concetto in questi anni è stato sostenuto con estremo vigore in molte pubblicazioni dal biologo inglese Dawkins, soprattutto in un libro di grande successo intitolato appunto *The blind watchmaker* (L'Orologiaio cieco). All'ipotesi di un'evoluzione "programmata"⁹⁸ si oppongono dunque i modelli puramente stocastici.

Se ci sono difficoltà enormi con l'*Intelligent design*, non si può negare che ce ne siano anche col *Blind watchmaker*. A mio parere, è soprattutto nel campo dell'origine di certe simbiosi estremamente complesse e di certi cicli parassitari, soprattutto se con più ospiti intermedi, dove sembrerebbe che la probabilità di un'esatta concatenazione di eventi puramente casuali (quale quella implicata dalla *new synthesis* che porti alle situazioni che constatiamo, almeno nei tempi che ci vengono indicati dalla geologia) sia difficilmente spiegabile coi meccanismi proposti finora. In particolare, come abbiamo già avuto occasione di osservare, il modello neo-darwiniano ortodosso vede la variazione e selezione di ciascun carattere come un fenomeno indipendente, ciò che indubbiamente accade in qualche caso. Però, la probabilità che la somma di tali sequenze porti a risultati coordinati quando siano implicate simultaneamente più "specie" sia strutturalmente che funzionalmente diversissime e ciascuna soggetta indipendentemente a una quantità di pressioni selettive diverse, cioè sembra statisticamente talmente bassa da far presumere un risultato positivo assai raro, contrariamente a quanto si osserva nei fatti. Per lo più l'osservazione empirica suggerisce un'evoluzione di "pacchetti di caratteri" la cui variabilità è mutuamente vincolata.

Personalmente non sarei sorpreso se lo sviluppo delle più recenti acquisizioni della genetica, incorporando almeno alcuni aspetti del modello neutralista, dimostrasse la possibilità negli organismi di un accumulo latente di pacchetti di variabilità coordinate, fra i quali, caso per caso, quando occorre, pesca la selezione.

Sarà, comunque, straordinariamente interessante vedere quali risultati potrà dare il progresso della genetica combinato con una sistematica applicazione della mor-

⁹⁸ È doveroso ricordare che un'evoluzione "programmata" è stata sostenuta anche da studiosi positivisti o addirittura dichiaratamente atei, tale è la teoria dell'Ologenesi del Rosa, che ebbe, a suo tempo, un certo seguito.

fologia teorica e con lo studio dei sistemi caotici e le possibili applicazioni della “teoria delle catastrofi” del matematico René Thom, particolarmente nell’esame dei processi di riorganizzazione degli ecosistemi, quando fattori di qualsiasi natura li rendono strutturalmente instabili, determinando rapidi effetti a cascata. Ugualmente promettente, anche se finora ha avuto applicazione specialmente nel campo dello studio dell’evoluzione del comportamento, della sessualità e di alcuni problemi di genetica, sarà probabilmente una applicazione più generalizzata della teoria dei giochi, specialmente per lo studio delle situazioni che corrispondono a periodi di evoluzione graduale in ecosistemi relativamente stabili, come pure circa la probabilità del verificarsi simultaneo di multiple strategie evolutive divergenti in metapopolazioni distribuite su vasti aerali.

Infine, una riflessione. Lamarck aveva postulato che in tutti gli organismi vi fosse una tendenza innata al “perfezionamento” delle strutture e, sotto certi aspetti, la sua fede nella generazione spontanea ne era una conseguenza: protozoi e batteri erano organismi che si erano generati di recente, che ancora si stavano generando e che, quindi, erano agli inizi del loro cammino evolutivo; in un lontano futuro chissà quali complicati organismi ne sarebbero derivati. Naturalmente, quasi tutto il mondo scientifico allora e oggi ha rifiutato e rifiuta il postulato lamarckiano, per il quale non c’è ombra di elemento di sostegno. Tuttavia, qualcosa di vagamente simile si è effettivamente verificato. Fin dall’origine dell’universo questo è stato pervaso da un flusso di energie che si sono progressivamente organizzate in reti sempre più complesse. Rimanendo alla storia della nostra Terra, abbiamo visto come fin dall’inizio dell’aggregazione delle polveri cosmiche il nucleo di aggregazione ha ricevuto un apporto di energie dal cosmo e ne ha disperse, ma non altrettante: il bilancio energetico del sistema ha presentato un saldo attivo e l’unico modo possibile di immagazzinare energia è sotto forma di un aumento della complessità almeno di alcuni elementi del sistema, il che è precisamente quello che è avvenuto via via che il “sistema Terra” si organizzava. Si è visto che è plausibile ritenere che, date le condizioni prevalenti sulla Terra, si siano anche accumulati composti organici e poiché sappiamo che praticamente tutte le molecole organiche, per la loro struttura, hanno la capacità di aggregarsi e combinarsi secondo modelli preferenziali, vi è la probabilità, per quanto scarsa, che qualcuno di questi sistemi, nei quali si fissava una quota delle energie ricevute dal sistema Terra, possa aver raggiunto la complessità necessaria per cominciare a funzionare come un organismo vivente.

È comunque ancora un fatto che, salvo probabilmente per brevi periodi corrispondenti alle “grandi estinzioni”, si sia verificato un meccanismo a retroazione positiva, un *feed-back* specialmente legato al progressivo aumento della complessità degli ecosistemi e dei loro componenti, che ha permesso un incremento progressivamente più rapido dell’entropia negativa, cioè della capacità di immagazzinare

energia. Sotto questa angolatura l'evoluzione complessiva del sistema Terra, in particolare delle biocenosi e delle loro singole componenti, potrebbe essere vista come la conseguenza ineluttabile, anche se non scontata caso per caso, del processo di incremento del livello energetico potenziale del sistema.

APPENDICE

Un cenno sull'origine dell'uomo

Nel quadro generale che ci siamo proposti, il problema dell'origine di *Homo sapiens* non presenta un interesse maggiore di quello dell'origine di qualsiasi altra specie. Di fatto, la nostra congenita vanità, motivi etici, religiosi, non raramente politici, ne hanno fatto un problema scottante fin da quando furono proposte le prime ipotesi evoluzioniste. Come tutti gli argomenti che possono trovare ospitalità su giornali o altri mezzi di comunicazione col grande pubblico, gli studiosi che si occupavano dell'argomento, specialmente quando avevano in mano un pezzo d'osso, raramente resistevano alla tentazione di battezzarlo con un nome specifico e spesso anche generico nuovi; un ottimo sistema per aumentare la confusione. Negli anni '40 e '50 del secolo scorso è cominciato un movimento in senso opposto: si sono continuate a battezzare allegramente nuove specie, ma tutti gli organismi che, certamente o presumibilmente, usavano qualche genere di strumento venivano collocati nel genere *Homo*⁹⁹ e, spesso, ci si aggiungevano i membri di quello che è certamente il gruppo degli australopitechi, dal quale hanno tratto origine gli uomini in senso stretto. Poi la moda è ancora cambiata: in parte per la sacrosanta ragione che la moltiplicazione dei nomi specifici è un notevole inconveniente nella ricerca, in parte perché si è temuto che non fosse *politically correct* parlare di varie specie di *Homo*, e ai fossili che sono stati via via scoperti sono stati dati nomi informali o sigle: Lucy, numeri d'inventario ecc., il che, in pratica, non diminuisce affatto la confusione.

Come zoologo, non mi riesce di capire perché il materiale umano o che coll'evoluzione dell'uomo ha stretti legami debba essere trattato con criteri diversi da quelli usati per qualsiasi altro mammifero: oggi il genere *Elephas* è rappresentato dal solo elefante indiano e il genere *Loxodonta* dal solo elefante africano, ma in passato di specie ce ne sono state diverse di entrambi i generi¹⁰⁰.

⁹⁹ Un ritorno a Linneo: nel *Systema Naturae* lo Scimpanzé è collocato nel genere *Homo*, come *Homo troglodytes* e nella *Mantissa Altera* del 1771 anche il Gibbone è collocato nel genere *Homo*.

¹⁰⁰ Lo stesso discorso vale per le razze o sottospecie: nessun naturalista si sogna di considerare che, tanto per restare fra le scimmie, *Cercopithecus mitis mitis* e *Cercopithecus mitis albogularis* sia-

Lasciamo, comunque, agli antropologi stabilire il grado di affinità fra i vari esemplari che possediamo e contentiamoci di riassumere qui le grandi linee dell'evoluzione dell'uomo.

Nel Miocene la famiglia Hominidae, o superfamiglia Hominoidea, è già ben differenziata: il Miocene del Kenya ci ha dato molti esemplari di varie specie riferibili al genere *Dryopithecus* di statura medio-grande e *Limnopithecus* più piccoli. Peraltro in questi ultimi anni, sempre in Africa, sono stati scoperti fossili riferibili con quasi assoluta certezza alla linea filetica umana propriamente detta.

Mentre i Pliopitechi *sensu lato* sono molto probabilmente alla base della linea filetica attualmente rappresentata dai Gibboni, oggi accantonati nell'Asia sud-orientale, i Driopitechi si ramificarono in maniera complessa e sono conosciuti prevalentemente dall'Europa e dall'Asia, purtroppo su materiale generalmente più frammentario di quello africano. Comunque, è chiaro che nel Miocene superiore la linea filetica che porta agli attuali Oranghi e, probabilmente, ai Gigantopitechi, si era già individuata nell'ambito di questa radiazione, mentre la linea filetica che porta agli attuali Gorilla e Scimpanzé continuava in Africa (almeno presumibilmente, dato che, trattandosi di animali forestali, manca una consistente documentazione paleontologica, mentre i dati genetici e molecolari sono chiari), e sempre nell'ambito dei Driopitechi tardivi deve essersi differenziato, nel Miocene superiore, il ramo che porta agli Ominidi in senso stretto (*Sahelanthropus tchadensis* 7-8 mbp¹⁰¹; *Orrorin tugenensis* 5,8 mbp.; *Ardipithecus kadabba* 5,8 mbp; *Ardipithecus ramidus* 4,3 mbp).

In Africa nel Pliocene fa seguito a questi una gamma di individui informalmente raggruppabili come Australopitechi, certamente suddivisi in più specie (*Australopithecus afarensis* 3,6-3,0 mbp, *Australopithecus anamensis* 4,2-3,8 mbp, *Australopithecus barhelgazali* 3,5 mbp, *Australopithecus africanus* 3,0-2,5 mbp, *Australopithecus garhi* 2,5 mbp, *Kenyanthropus platyops* 3,5 mbp, *Paranthropus robustus* 2,0-1,5 mbp, *Paranthropus boisei* 2,3-1,4 mbp, *Paranthropus aethiopicus* 2,5 mbp), ma le cui relazioni reciproche sono ancora alquanto discusse. Gli australopitechi erano certamente bipedi, anche se bacino, gambe e piedi (quando conosciuti), per certe caratteristiche, non erano perfettamente corrispondenti alle ossa degli uomini moderni. Le specie più piccole, che sono anche le più antiche, hanno una statura di 100-130 centimetri e naturalmente anche il cervello era assai più piccolo

no l'uno migliore o peggiore dell'altro, sono semplicemente un po' diversi e occupano areali separati. Il guaio è che, mentre per il naturalista il concetto di sottospecie o il suo equivalente "razza geografica" è un concetto assolutamente ed eticamente neutro, che ci dice solo che con quel nome viene indicata una popolazione un po' diversa da quelle che occupano le aree vicine, i due termini per l'uomo sono stati usati in modo aberrante e criminale, per cui è diventato anatema usarne, specie parlando appunto di umani.

¹⁰¹ L'acronimo mbp sta per «million years before present» = milioni di anni prima di oggi,

di quello degli uomini moderni (volume massimo, circa 500 cc, ma con una media intorno ai 440, che, peraltro, in proporzione alla statura e peso dell'animale, è più grande di quello delle grandi antropomorfe attuali, fra le quali solo qualche grande Gorilla raggiunge i 500 cc).

Contemporanei degli Australopitechi più tardivi, alquanto più grandi e con un cervello intorno ai 520 cc, sono i primi esemplari che potremmo, ancora informalmente, riunire come Pitecantropi (*Homo (Pithecanthropus) habilis* 2,3-1,6 mbp, *Homo (Pithecanthropus) rudolfensis* 2,5-2,0 mbp, *Homo (Pithecanthropus) erectus* 2,0 mbp-200.000 bp, *Homo (Pithecanthropus) ergaster* 2,0-1,0 mbp). Gli *Homo (Pithecanthropus) habilis*, approssimativamente della stessa statura dei più grandi Australopitechi, ma con un cervello di 600-800 cc. è praticamente certo che furono gli artefici dei primitivi strumenti di pietra. Da una quarantina d'anni i vecchi generi *Pithecanthropus*, *Sinanthropus* ecc. vengono abitualmente inclusi nel genere *Homo*. Si tratta di un fatto formale: decidere se riunire un dato gruppo di specie in un solo genere, suddividerlo fra due o più, farne un genere diviso in sottogeneri, è sostanzialmente un giudizio soggettivo dei singoli zoologi. Che tutti o almeno la maggior parte dei Pitecantropi siano responsabili delle più primitive industrie litiche è ormai certo e, se si considera l'uso e la fabbricazione di strumenti come criterio discriminante per considerare un certo animale un Uomo, l'inclusione dei Pitecantropi nel genere *Homo* è pienamente giustificata, anche se, nel frattempo, è stato accertato che alcuni gruppi culturali di Scimpanzé fabbricano all'occasione alcuni "strumenti" elementari e ciò vale anche per un paio di casi fra i Cercopitecidi¹⁰².

I Pitecantropi più tardivi (gruppo *erectus*) erano più alti, circa 160 cm, con una capacità cranica mediamente intorno ai 950 cc, ma che forse, in qualche caso, raggiungeva i minimi dell'Uomo attuale (1200 cc, mentre oggi la media è di 1360 e il massimo attorno ai 2000). Infine, nel Pleistocene, compaiono diverse specie riferibili al genere *Homo* in senso stretto (*Homo heidelbergensis* 700.000-300.000 bp, *Homo antecessor* 800.000 bp, *Homo rhodesiensis* forse 400.000 bp, individui di transizione fra *heidelbergensis* e *neanderthalensis*, informalmente detti pre Neanderthal circa 400.000 bp, *Homo naledi* 335.000-236.000 bp, *Homo neanderthalensis* circa 150.000-35.000 bp, *Homo floresiensis*, una popolazione pigmea rinvenuta nella sola isola di Flores in Indonesia ed estinta circa 12.000 anni or sono, *Homo sapiens*), fra le quali noi, *Homo sapiens*, si risale a circa 150.000-200.000 anni or sono.

Complessivamente sembrerebbe che l'elemento più caratteristico

¹⁰² È interessante che solo alcuni gruppi di scimpanzé facciano uso, in libertà e nel loro ambiente naturale, di strumenti (pietre di forme particolari usate come percussori e incudini per rompere gusci di frutti, fuscilli per stanare termiti e altri insetti) sono solo i membri di alcuni gruppi nei quali queste pratiche vengono trasmesse come fatto culturale e non geneticamente ereditario.

dell'evoluzione dell'umanità sia stato rappresentato dal progressivo e relativamente rapido aumento delle capacità di comunicazione intraspecifica; questa, naturalmente, prima di tutto orale e gestuale, e ancora oggi solo tale per alcune popolazioni, è stata progressivamente integrata dai vari sistemi via via escogitati e sempre più simbolici e tecnicamente elaborati, il tutto al servizio di un incremento della memoria collettiva, che ha permesso un accumulo progressivo e sempre più rapido di conoscenze e di sviluppi tecnici.

Anche per le specie nominali indubbiamente riferite al genere *Homo* c'è una notevole confusione: i sempre più numerosi fossili conosciuti sono stati collocati in relazioni filetiche sufficientemente ben documentate fra loro e con le popolazioni attuali, ma, al solito per i motivi accennati all'inizio di questa appendice, la tassonomia formale resta, sostanzialmente, per ragioni emotive, caotica.

Mi domando se non sarebbe il caso che il problema venisse affrontato da un mammalogo esperto che provasse ad applicare all'uomo e ai suoi più stretti parenti gli stessi metri di giudizio che sono abituali per i felini o le gazzelle. Un tentativo del genere fu fatto negli anni '20 del secolo scorso da Pocock, uno zoologo del British Museum che, avendo constatato che parecchi nomi specifici e sottospecifici erano stati assegnati alle diverse popolazioni o razze umane senza rispettare alcune esigenze delle «Regole internazionali di nomenclatura» e in particolare senza designarne i tipi, si mise al lavoro e, scegliendo nelle collezioni osteologiche del Museo, designò in modo formalmente ineccepibile, una lunga serie di lectotipi per un'altrettanto lunga serie di diverse decine di razze o sottospecie di *Homo sapiens*. Molto probabilmente, sulla base dei criteri correnti nello studio dei mammiferi, oggi il numero dei taxa andrebbe considerevolmente aumentato rispetto a quelli considerati validi dallo zoologo del British Museum negli anni '20, se non altro per potervi inquadrare non pochi fossili del Pleistocene. Comunque, per chiari motivi etici, attualmente la grande maggioranza degli antropologi rifiuta di riconoscere qualsiasi suddivisione nella specie *Homo sapiens*, ma nessuno si è preso la briga di riprendere il vecchio lavoro del Pocock, farne un appropriato esame e proporre formalmente di passare in sinonimia tutte le sottospecie a suo tempo considerate valide dallo zoologo inglese, per cui, formalmente, esse sono tutte lì pronte ad essere doverosamente elencate come valide se mai qualcuno farà una "check list" dei Primati comprensiva dei livelli sottospecifici.

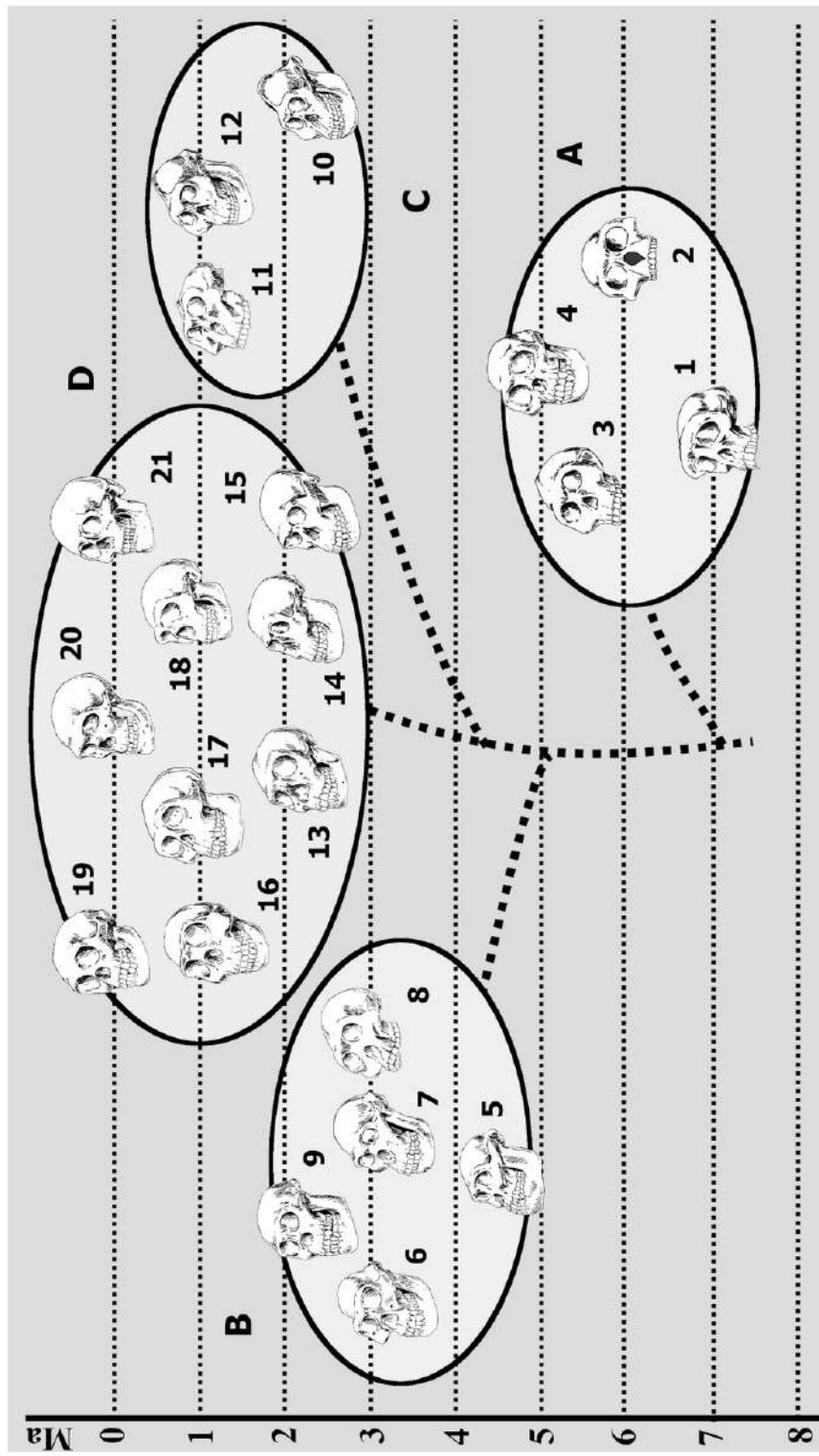


Figura App.1 - A: 1) Sahelanthropus tchadensis. 2) Ardipithecus kadabba. 3) Orrorin tugenensis. 4) Australopithecus ramidus. - B: 5) Australopithecus anamensis. 6) A. afarensis. 7) A. africanus. 8) A. garhi. 9) A. sediba. - C: 10) Paranthropus aethiopicus. 11) P. robustus. 12) P. boisei. - D: 13) Homo ergaster. 14) H. rudolfensis. 15) H. habilis. 16) H. naledi. 17) H. erectus. 18) H. heidelbergensis. 19) H. floresiensis. 20) H. neanderthalensis. 21) H. sapiens. [Ma = milioni di anni fa]

Origine delle figure dei seguenti capitoli

Cap. 2

Fig. 2.2. (*D1-2* da Dzik; *C1-6* adattati da Moczydlowska)

Fig. 2.4. (*D1* da Dzik & Ivantsov; *A2-3 B1-2* da Fedonkin)

Fig. 2.5. (*C* da Fedonkin & Ivantsov)

Fig. 2.6. (*A-B* da Fedonkin, Simonetta, Ivantsov)

Cap. 3

Fig. 3.2 (*A1-4* sec. Fenin; *B2* sec. Jell & Jell; *D* sec. Conway Morris & Pell)

Fig. 3.6 (*A-D, E-G* da Simonetta & Conway Morris)

Fig. 3.7 (*A-D* da Delle Cave, Simonetta, Insom)

Fig. 3.9 da Simonetta

Fig. 3.10 (*A1-3* da Simonetta & Conway Morris; *B* modif. da Hou & Bergström; *C1-2, D-E*, da Simonetta & Conway Morris)

Fig. 3.11 (*A1, B1-B3, C1-C2* da Simonetta; *A2*, da Simonetta & Delle Cave; *C3*, modif. da Hou & Bergström)

Fig. 3.12 (*A, B, C, D*, da Simonetta & Delle Cave)

Fig. 3.16 (*A*, da Insom, Pucci, Simonetta; *B*, modif. da Conway Morris & Caron; *B1-2*, da Simonetta & Insom; *C*, modif. da Dzik)

Cap.4

Fig. 4.1 (*A-C*, da Dzik; *E, F, G*, da La Greca)

Fig. 4.2 (*A* sec. Moor *et al.*; *B-H* da Simonetta)

Fig. 4.3 (*A-G* da Simonetta)

Fig. 4.4 (*A-B* da Simonetta)

Fig. 4.5 (*A, I* da Simonetta; *M1-3* sec. Shrock & Twenhofel)

Fig. 4.6 (*A-H* da Simonetta; *I* ricostruzione di M. Collins in Smith & Caron (2010))

Fig. 4.9 (*A-D, G* da Simonetta & Conway Morris)

Fig. 4.10 (*A, B, D, E, F* da Simonetta; *H* da Sansom *et al.*; *I* da Wilson & Calwell)

Fig. 4.11 (*A-E* da Simonetta; *F* sec. Schaeffer and Williams; *G* sec. Lund; *H* sec.

Zangerl; *I* sec. Coates & Sequeira; *J, M* sec. Schaeffer and Williams; *K, L* sec. Romer; *N* sec. German)

Fig. 4.12 (*A-C, E, G-L* da Simonetta; *D* da Goode; *F* da Dean)

Fig. 4.13 (*B* da Simonetta; *B1-3* da Jarvik)

Cap. 5

Fig. 5.1 (*D* da Forster & Gifford)

Fig. 5.2 (*C* da Forster & Gifford; *E* da Andrews)

Fig. 5.3 (*B* da Cootes; *B1-2* da Panchen; *E, E1-2* sec. Gregory; *D* sec. Milner)

Fig. 5.4 (*A* da Godfrey; *A1-2* sec. Smithson; *B* sec. Holmes; *C* sec. Panchen; (*D, D1-2* sec. Romer)

Cap. 6

Fig. 6.1 (*A* sec. White; *A1-2* sec. Williston & White; *B, C, D, D1-2, E, E1-2* da Romer; *C1-2* sec. Carroll)

Fig. 6.2 (*A* da Beccari; *B, B1* sec. McGregor; *C* sec. Carroll & Baird; *C1-2* sec. Carroll)

Cap. 7

Fig. 7.1 (*A* sec. Peyer; *A1-2* sec. Broili; *B1* ridisegnato da Voeten *et al.*; *D* sec. Jackel; *D1-2, E1-2, F1* sec. Andrews; *E* da Romer; *F* sec. Steel; *G* sec. Osborn; *G1* sec. Williston)

Fig. 7.2 (*A* modificato da Colbert & Kuhn; *B, C* sec. Marsh; *C1-2* sec. Heilmann; *D* sec. Galton & Martin; *E* sec. Rege & Raček; *F* sec. Osborn modificato)

Fig. 7.3 (*A, A1-2* sec. Broom; *B* sec. Pearson; *B1-2* sec. Ren & Hancox; *C1-2, F* sec. Romer; *D* da Simonetta; *E* modif. da Kemp; *G1-2* sec. Toun & Watson; *H, I* da Simonetta)

Fig. 7.4 (*A1-2* sec. Jaekel; *B1-3* sec. Wielaud; *C1-3* da Romer; *D1-2* da Ostrom; *E, E1* modif. da Perle *et al.*)

Fig. 7.5 (*C* sec. McGregor; *C1-2, F1-2* sec. Andrews; *D, D1-2* sec. Colbert & Mook;

EI-2 sec. Broili & Schroeder; (*GI-2* ridisegnato da Mook; *HI-2* ridisegnato da Colbert)

Fig. 7.6 (*A, C* da Williston; *B* sec De Wilde; *D* sec. Eaton)

Cap. 8

Fig. 8.1 (*A1, A3* sec. Burmeister; *A2* modif. da Lyddekker; *B1* sec. Leomys & Gaudry; *B2-3* sec. Leomys; *C* sec. Storch; *D* sec. Matthew; *E, F1* sec. Scott)

Fig. 8.2 (*A, C* sec. Riggs; *B* modif. da Owen; *C1* modif. da Simpson; *D1-2, E3* sec. Scott; *EI-2* sec. Burmeister; *F* da Liddekker)

Fig. 8.3 (*A, F, G* sec. Matthew; *B* sec. Cope; *C* modif. da Scott & Jepsen; *D, E* sec. Wortmann; *HI-2* sec. Osborn; *I* sec. Matthew & Gazin; *J* sec. Simons; *K* sec. Gazin)

Fig. 8.4 (*A* da Gidley; *A1* da Kellogg; *B1-2* da Andrews; *C1-2* sec. Abel; *D1-2* sec. Kellogg; *EI-2* sec. Cappellini; *F* sec. Domning; *G* da von Stromer)

Fig. 8.5 (*A, B, E, F* sec. Andrews; *D* sec. Gaudry & Andrews; *G* sec. Marsh)

Fig. 8.6 (*A, B, D, D1* sec. Osborn; *C* sec. Abel; *D, D1* sec. Osborn; *E* sec. Radinsky; *F* sec. Scott)

Fig. 8.7 (*A* sec. Zapfe; *B* sec. Gregory; *C* sec. Osborn; (*D* sec. Peterson; *E* sec. Lumis; *F* adattata da Rose)

Fig. 8.8 (*A* sec. Scott; *B* sec. Schultz; *C* sec. Falkenbach; *D* da Matthew & Granger; *E* da Andrew)

Cap. 11

Fig. 11.1 (*A1-2, B1-2* modif. da Futuyma; *C1-2* da Ricklefs)

Fig. 11.6 (basato su Lewis & Lewis)

Fig. 11.7 (da Simonetta)

Fig. 11.8 (da Simonetta)

Cap. 14

Fig. 14.1 (*A1-2, D1-6* da Wickler; *B1* da McAlpine; *B2* da Atkins; *B3* da Oliveira; *C1-3* da Seevers)

Fig. 14.2 (*A* da Belwood; *B* da Wickler; *EI-2* da Stanek; *G* da Robinson)

Fig. 14.3 (*B1-6, D1a-b, D2a-b* ridisegnate da Wickler)

Fig. 14.4 (*A1-6* da Sbordoni & Forestiero; *C1-3* da Wickler)

Cap. 15

Fig. 15.1 (da Simonetta)

Cap. 16

Fig. 16.2 (*A1-2* da Regan; *B1-2* da Saemundsson; *C1-2* sec. McGenitie & Genitie)

Fig. 16.3 (*A* modif. da Wheler; *C, D, E, F* da Houard)

Fig. 16.4 (*A1* da Demousseau; *A2* da Dodel-Port; *C* da Errera & Laurent; *D, F, G* da Belzung)

Fig. 16.5 (*A* sec. Hiekman *et al.*; *B* sec. Colosi; *C* sec. Coullery; *D1* modif. da Kükenthal; *D2* modif. da Koehler & Vaney; *D3, D6* modif. da Vaney)

Fig. 16.6 (*A-B* da Simonetta)

Fig. 16.7 – 16.11 (da Simonetta)

Cap. 17

Fig. 17.2 (modif. da Watson)

Bibliografia consigliata

TESTI

Parte I

- Mayr E. (1982) *The Growth of Biological Thought. Diversity, evolution, and inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge (Mass.) - London (trad. it.: *Storia del pensiero biologico*. Bollati Boringhieri ed., Torino, 1990).
- Omodeo P. (1984) *Creazionismo ed evoluzionismo*. Laterza, Bari.
- Simonetta A.M. (2003) *Short history of biology from the origins to the 20th century*. - Firenze: Firenze University Press.

Parte II

- Benton M.J. (ed.) (1993) *The fossil record 2*. London: Chapman and Hall.
- Benton M.J. (2015) *Vertebrate palaeontology*. Wiley-Blackwell.
- Benton M.J., Harper D.A.T. (2009) *Introduction to paleobiology and the fossil record*. Wiley-Blackwell.
- Clarkson E.N.K. (1998) *Invertebrate palaeontology and evolution*. Blackwell Science
- Gullan P.J., Cranston P.S. (2010) *The insects: an outline of entomology*. Wiley-Blackwell.
- Schoch R.R. (2009) *Amphibian Evolution: The Life of Early Land Vertebrates*. Hoboken (New Jersey): Wiley-Blackwell.
- Simonetta A.M., Conway Morris S. (eds.) (2009) *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Proceedings of an International Symposium held at the University of Camerino. Cambridge University Press.

Parte III - IV

- Cox C.B., Moore P.D., Ladle R. (2016) *Biogeography: an ecological and evolu-*

tionary approach. Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, Ltd. UK.

- Dunn G., Everitt B.S. (1982) *An Introduction to Mathematical Taxonomy*. New York: Cambridge University Press.
- Eldredge, N. and Cracraft, J. (1980) *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- Ferraguti M., Castellacci C. (a cura di) (2011) *Evoluzione. Modelli e processi*. Pearson Italia S.p.A.
- Forey P.L., Humphries C.J., Kitching I.J., Scotland R.W., Siebert D.J. (1992) *Cladistics: A Practical Course in Systematics*. The Systematic Association publication, 10. Oxford science publications, Clarendon Press, Oxford.
- Futuyma D.J. (2013) *Evolution*. Sunderland, Massachusetts U.S.A: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Futuyma D.J., Slatkin M. (1983) *Coevolution*. Sinauer Associates Inc.
- Giribet G., Edgecombe G.D. (2020) *The invertebrate tree of life*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Grimaldi D., Engel S. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Harvey P.H., Pagel M.D. (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana (English translation by D.D. Davis and R. Zangerl).
- Lewis E.E., Campbell J. F., Sukhdeo M.V.K. (2002) *The behavioural ecology of parasites*. CABI Publishing, UK.
- Libera de A. (1999) *Il problema degli universali. Da Platone alla fine del Medioevo*. Firenze, La Nuova Italia.
- Maioli B. (1973) *Gli universali. Alle origini del problema*. Roma: Bulzoni.
- Mayr, E. (1969) *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- Mayr, E., Ashlock, P.D. (1991) *Principles of Systematic Zoology* (Second Edition). McGraw-Hill, New York.
- Minelli A. (1993) *Biological Systematics. The State of the Art*. London: Chapman & Hall.

- Minelli A. (2009) *Perspectives in animal phylogeny and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Minelli A., Boxshall G., Fusco G. (eds.) (2013) *Arthropod Biology and Evolution. Molecules, Development, Morphology*. Heidelberg: Springer.
- Nelson G., Platnick N. (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nielsen, C. (2012) *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla*, 3rd Edition. Oxford: Oxford University Press.
- Pinzani R. (2018) *The Problem of Universals from Boethius to John of Salisbury*. Leiden, Brill.
- Ridley, M. (1986) *Evolution and Classification: The Reformation of Cladism*. Longman Group Limited, London
- Rohde K. (ed.) (2005) *Marine parasitology*. CABI Publishing, UK.
- Schoch R.R. (2009) *Amphibian Evolution: The Life of Early Land Vertebrates*. Hoboken (New Jersey): Wiley Blackwell.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. (1973) *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. W H Freeman & Co.
- Spade P.V. (ed.), (1994) *Five Texts on the Mediaeval Problem of Universals: Porphyry, Boethius, Abelard, Duns Scotus, Ockham*. Indianapolis, Hackett.
- Valentine, J.W. (2004) *On the origin of phyla*. Chicago, IL.: Univ. of Chicago Press.
- Waddington, C. H. (1956) *Principles of Embryology*. Macmillan, New York.
- Waddington, C. H. (1957) *The Strategy of the Genes*. Allen and Unwin, London.
- Zunino M., Zullini A. (2004) *Biogeografia. La dimensione spaziale dell'evoluzione*. Casa Editrice Ambrosiana.
- RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, 258: 1345-1348.
- Bonneville S., Delpomdor F., Pr at A., Chevalier C., Araki T., Kazemian M., Steele A., Schreiber A., Wirth R., Benning L.G. (2020) Molecular identification of fungi microfossils in a Neoproterozoic shale rock. *Science Advances*, 6: 1-11. eaax7599.
- Carroll, R.L. (1964) The earliest reptiles. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 45: 61-83.
- Carroll, R.L. (1969) A Middle Pennsylvanian captorhinomorph and the interrelationships of primitive reptiles. *Journal of Paleontology*, 43: 151-70.
- Conway Morris S. (2008) A redescription of a rare chordate, *Metaspriggina walcotti* Simonetta and Insom, from the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia, Canada. *Journal of Paleontology*, 82: 424-430.
- Conway Morris S.C., Caron J.-B. (2014) A primitive fish from the Cambrian of North America. *Nature*, 512: 419-422.
- Delle Cave L., Insom E., Simonetta A.M. (1998) Advances, diversions, possible relapses and additional problems in understanding the early evolution of the Articulata. *Italian Journal of Zoology*, 65: 19-38.
- Dunlop J.A., Tetlie O.E., Prendini L. (2008) Reinterpretation of the Silurian scorpion *Proscorpius osborni* (Whitfield): integrating data from palaeozoic and recent scorpions. *Palaeontology*, 51(2): 303-320.
- Dzik J. (2003) Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 114-126.
- Fedonkin M.A. (2003) The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. *Paleontological Research*, 7(1): 9-41.
- Fedonkin M.A., Simonetta A., Ivantsov A.Y. (2007) New data on *Kimberella*, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary. *Geological Society, London, Special Publications*; 286: 157-179.
- Gilbert S.F. (1991) Epigenetic landscaping: Waddington's use of cell fate bifurcation diagrams. *Biology and Philosophy*, 6: 135-154.

ARTICOLI

- Abzhanov A., Popadic A., Kaufman T.C. (1999) Chelicerate Hox genes and the homology of arthropod segments. *Evolution & Development*, 1(2): 77-89.
- Ballard, J.W.O., Olsen, G.J., Gaith, D.P., Odgers, W.A., Rowell, D.M., Atkinson, P.W. (1992). Evidence from 12S ribosomal

- Insom E., Pucci A., Simonetta A.M. (1995) Cambrian Protochordata, their origin and significance. *Italian Journal of Zoology*, 62(3): 243-252, (DOI: 10.1080/11250009509356072)
- Ivantsov A.Yu. (2011) Feeding Traces of Proarticulata – the Vendian Metazoa. *Paleontological Journal*, 45(3): 237-248.
- Ivantsov A.Yu. (2017) The most probable Eumetazoa among late Precambrian macrofossils. *Invertebrate Zoology*, 14(2): 127-133
- Kukalová-Peck J. (2009) Carboniferous protodonatoid dragonfly nymphs and the synapo-morphies of Odonoptera and Ephemeroptera (Insecta: Palaeoptera). *Palaeodiversity* 2: 169–198.
- Minelli, A. (2014) *Hennig, Emil Hans Willi (The Father of Cladism)*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. (DOI:10.1002/9780470015902.a0025061).
- Poschmann M., Dunlop J.A., Kamenz C., Scholtz G. (2008) The Lower Devonian scorpion *Waeringoscorpio* and the respiratory nature of its filamentous structures, with the description of a new species from the Westerwald area, Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, 82: 418-436.
- Schiffbauer J.D., Xiao S., Sen Sharma K., Wang G. (2012) The origin of intracellular structures in Ediacaran metazoan embryos. *Geology*, 40, 223-226.
- Simonetta A. M. (1993) Problems of systematics. Part 2. Theory and practice in phylogenetic studies and systematics. *Bollettino di Zooogia*, 60: 323-334.
- Simonetta A.M. (1983) The myth of objective taxonomy and cladism: much ado about nothing. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memorie, Serie B*, 89: 175-186.
- Simonetta A.M. (1988) Is *Nectocaris pterix* a chordate? *Bollettino di Zooogia*, 55: 63-68.
- Simonetta A.M. (1988) Logica, tassonomia e realtà. In: G. Ghiara (ed.). *Il problema della specie*. Collana U.Z.I. Problemi di Biologia e Storia della Natura. Mucchi, Modena, pp. 59-78.
- Simonetta A.M. (1992) Problems of systematics. Part 1. A critical evaluation of the «species problem» and its significance in evolutionary biology. *Boll. Zool.*, 59: 447-464.
- Simonetta A.M., Insom E. (1993) New animals from the Burgess Shale (Middle Cambrian) and their possible significance for the understanding of the Bilateria. *Bollettino di Zooogia*, 60: 97-107.
- Waddington, C. H. (1942) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150: 563-564.
- Waddington, C. H. (1959) Canalization of development and genetic assimilation of an acquired character. *Nature*, 183: 1654-1655.
- Wägele, J.W., Kück, P. (2014): Arthropod phylogeny and the origin of Tracheata (= Atelocerata) from Remipedia-like ancestors. In: *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life* (eds. J.W. Wägele, T. Bartolomaeus): 285-341.
- Wendruff A.J., Babcock L.E., Wirkner C.S., Kluesendorf J., Mikulic D.G. (2020) A Silurian ancestral scorpion with fossilised internal anatomy illustrating a pathway to arachnid terrestrialisation. *Scientific Reports*, 10: 14 (<https://doi.org/10.1038/s41598-019-56010-z>).
- Xiao S., Schiffbauer J.D. (2009) Microfossil phosphatization and its astrobiological implications. In: J. Seckbach and M. Walsh (eds.), *From Fossils to Astrobiology*, 89-117. Springer Science + Business Media.

Indice analitico

A

Acantodi, 95, 108
accrezione della Terra, 32
Acheron, 156
Acritarchi, 39, 40, 41
Actinopterigi, 106, 108, 109, 128
adattamenti, 153, 161, 263
– postura zampe posteriori, 153
– al volo, 161
Afanerammidi, 320
Agnati, 93, 94
– diplorini, 93
– monorini, 93
alberi filogenetici, ricostruzione degli, 350
Alessandro degli Alessandri, 7
alghe
– incrostanti, 68
– – Cianofite, 68
– – Clorofite, 69
– – Rodofite, 69
– terrestri, 102
Amata phegea, 267
ambiente subaereo, 68, 101
scambio dei gas disciolti, 101
Ammoniti, 106, 128, 150
anapsidi, 140
Anassimandro, 5, 6
Anfibi, 107, 109, 131, 138, 153
Anfichelididi, 156
Angiosperme, 151, 152, 161, 162
Anguilla anguilla, 250
Anguilla rostrata, 250
Anopheles gambiae, 234

Vallisnieri Antonio *senior*, 9
Antracosauri, 131
Anuri, 153, 192
apeiron, 202, 208
Apodi, 153, 342
apparato respiratorio degli Eubelidae (Isopodi terrestri), 322
Aracnidi, 109
Arcesilao, 205
Archaea, 36
Archaeopteryx, 158, 159, 160, 326
Archeano, 38, 50
Archeociatidi, 61
Arcosauri, 157, 160
Arduino G., 15
Aristotele, 6, 200-204, 207, 212
– principio di non contraddizione, 200
arti dei tetrapodi, 94
Artiodattili, 178, 193
Artropodi, 64, 67, 92, 109
Attinopterigi, 148
Australia, 180, 181
Australopitechi, 368
Avicenna, 7, 207
Avimimus, 159

B

banded iron formations (formazioni striate), 32, 37
Baragwanathia longifolia, 104

Basilosaurus, 177
Bauplan, 337
biogeografia, 251, 341
Biston betularia, 230
Blind watchmaker, 221, 361, 363
Boccaccio, 7
Boezio, 206, 207
Bolca, giacimenti di, 14, 15
Bonne, 12, 17
Bothriomyrmex decapitans, 220
Brachiopodi, 320
Brachiopodi, 64, 67, 88, 127, 150
Briofite, 103
Briozoi, 88, 92, 127
Buffon, 10-11, 16
Burgess Shale, 62, 63, 128

C

Calamites, 130, 138
Cambriano, 47, 51, 59, 62
– scogliere di origine biologica, 61
Camelidi, 180
Capitosauri, 320
Carbonifero, 125
– primi amnioti del, 140
– scogliere di origine organica, 127
Cefalopodi, 105, 128
Celenterati, 65
Celoscleritofori, 61
– *Halkieria*, 62
– *Wiwaxia*, 62
Cenozoico, 171

- Cetacei, 177
 Cetartiodattili, 177, 193
 chemiobatteri, 33
 Chilopodi, 109
 Chiniquodontidi, 146
 Chiroterri, 177
 cianobatteri, 4, 66
 Cicadee, 138, 151
 Ciclidi dei laghi della Rift Valley, 233
 Cinodonti, 153, 154
citotassonomia, 214
 cladismo 352
 – alberi radicati (*rooted*), 353
 – alberi senza radici (*unrooted*), 353
 – carattere apomorfo, 352
 – carattere plesiomorfo, 352
 – criterio della parsimonia, 354
 – trasformato, 353
Clarkia, 236
 climax, 299
 cline /-i, 215, 235
Cloudina, 65
 coanoflagellati, 49
 Coccodrilli, 149
 coccoliti, 69
 codice di nomenclatura, 213
 coevoluzione, 261, **299**, 319
 Collemboli, 110
 competizione, **275**
 – come fattore evolutivo, 275
 – interspecifica, 277
 – intraspecifica, 275, 276
 – – forme iperteliche, 276
 – – ritualizzata, 275
 Condilartri, 176
 condizioni tafonomiche, 125
 Condroitti, 106, 108, 128, 130, 148
 Condrostei, 148
Confuciusornis, 160
 Conodonti, 66, 90
 Conularidi, 64
Cordaites, 130
 correlazioni morfologiche, 318
 Creodonti, 176, 180
 Cretaceo, 145, **146**
 – biocenosi pelagica del, 150
 Criptodiri, 156
 Clorofite, 69
 Crossopterigi, 95, 106, 107, 108, 128
 Ctenofori, 64
 Cuvier G., 13, **17-18**, 316
 Cyanophyta, 37
- D**
 d'Holbach P.-H.-D., 14
 Darwin C., **19-21**, 29, 33, 210, 219, 233, 331, 333, 346, 357, 358
 – ipotesi delle gemmule, 224, 346
 Dawkins 363
 de Maillet B., 14
 de Maupertuis P. L. M., 14
Deinonychus, 158, 160, 326
 Delpino, 22, 288
 dentatura eterodonte, 154
 – ipsodonte, 319
 deriva genetica, 225
 Devoniano, 96, 107
 – ambienti terrestri, 96, 125, 129
 – composizione della biocenosi, 99
 – conquista terre emerse, 98-102
 – funghi, 103
 – fauna marina e lagunare, 105
 – piante terrestri, 103, 104
 – strutture coralline, 96, 97
Diadectes, 139
 diapsidi, 140
 Diatomee, 69, 192
Diatryma, 178
 Dicinodonti, 153
Dimetrodon, 139, 140
Dimorphodon, 161
 Dinocaridi, 65
 Dinosauri, 154, 156, 157, 158, 159
 – Saurischi, 157, 158
 – Ornitischii, 157
 Dipnoi, 95, 106
 – distribuzione, 342
 distribuzione relitta, 342
 DNA, 31, 34
 – mitocondriale, 334, 338
 Drepanidi delle Hawaii, 233
 Driopitechi, 368
 Dromeosauri, 157, 158, 327
Drosophila, 224
Dunkleosteus, 108
- E**
 Echinodermi, 65, 88
 – fissi, 92
 – mobili, 89
 ecotoni, 299
Edaphosaurus, 139, 140
 Ediacara, fauna di, 43, 44, 51, 65
 Ediacariano, 42, 46, 65
 effetto del fondatore, 232, 251, 277
eidos, 202
 Elasmosauri, 150, 319
 Eldredge, 347
 Empedocle, teorie di, **5**, 6
 endosimbiosi, 282
 Eocene, 177
 equidi dell'Oligocene, 180
 equilibri intermittenti, 216, 317, **347**
 Eocene, **177**
 Eosuchi, 160
Ernietta, 45
Eryops, 131
 esacoralli, 147, 172
 estinzioni e invasioni, 278
 Eugeneodontidi, 128
 Euripteridi, 92, 100, 105
Eurotamandua, 342
 Evo-devo, 238, 318, 331
 evoluzione, 357
 – canalizzata, 317, 349
 – cicli biologici più complessi, problemi, 258

- darwiniana, 22
- paesaggio adattativo, 317, 349
- prebiotica, 29
- problemi generali, 228, 229

F

- Facivermis*, 62
- Falco della Regina (*Falco leonorae*), 263
- fattori ambientali, 249, 348
- fattori limitanti, 251, 257
- fenetica
 - fenetisti, 351
 - OTU (*Operational taxonomic units*), 351
- Ferrara, 322
- fitness*, 238
- fitoplancton, 150, 172
- Fitosauri, 157
- Flagellati polimastigidi, 290
- Folidoti, 175
- Foraminiferi, 127, 172, 192
- formiche schiaviste, 219
- Fracastoro Girolamo, 7
- Fusulinidi, 127

G

- Galeazzi G., 14
- Gastornis*, 178
- genere, 202
- genetico-molecolare, analisi
 - metodi diretti, 338
 - DNA mitocondriale, 338
 - RNA ribosomale, 339
 - fusioni robertsoniane, 338
 - metodi indiretti, 339
 - sistemi gene-enzima, 340
- genoma, funzionamento del, 332
- umano, 333
- spazzatura (*junk genome*), 225, 334
- Ghiselin, 217
- Gigantopitechi, 368
- Gimnosperme, 151-152
- Ginkgo biloba*, 151

- Ginkgoali, 138, 151
- Giurassico, 145, **146**
- glaciazione di Pangola, 36
 - Mariniana, 42
 - Varangica, 37, 40, 41
- Globigerine, 192
- Glossopteris*, 130, 138, 155
- Gnatostomi, 93, 95, 96, 107
- gonadi collettive, 256
- Gondwana, 90, 146
- Gould, 347
- plasticità, grado di, 332
 - *Polygonium persicaria*, 332
- Graptoliti, 89
- Gryphaeidae, 149
- Gunflint, formazione di, 38

H

- Hadeano, periodo, 31
- Hiemalora*, **44**
- Hennig, 352
- Hesperornis*, 151, 160
- Hominidae, 368
- Homo*, 369

I

- ibridi stabili, 236
- Ichthyornis*, 151, 160
- Ichthyostega*, 109
- icnofossili, 40
- induttivismo baconiano, 205
- Inoceramidi, 149
- insetti sociali, 227
- Intelligent design*, 221, 349, 361, 362
- interazioni preda-predatore, 257
 - erbivori e piante, 262
- investimento energetico degli organismi, 359
- Ioliti, 63
- ipotesi Gaia, 360
- isolati demici, 337
- istricosfere, 69
- Itiosauri, 149, 150
- Ittiostegali, **109**

J

- Jamoytius*, 93
- John Ray, 9

K

- K-T, limite, 162
 - Gubbio, strato di, 162
- Kimberella quadrata*, 43, **46**
- Kimura, 347
- Kircher A., 3
 - teoria trasformista, 8
- Klagenfurt, drago di, 4
- Kotlassia*, 138

L

- Labirintodonti, 109, 131, 138
 - fenomeni convergenza, 320
- Lamarck J.-B.-P.-A., de Monet, **15-17**, 18, 364
- Latimeria*, 107
- Legami di Van der Waals, 30
- Legge di Haeckel, 323
- Legge di Hardy-Weinberg, 232
- Leibniz, **4**, **9**
- Leonardo da Vinci, 7
- Lepidodendrali
 - *Lepidodendron*, 129
 - *Selaginella*, 104
- Lepospondili, 131
- Licopodiali, 104, 129
- Limenitis archippus*, 266
- Linneo, **10**, 11, 201, 212, 341
- Lister M., 14
- Litopterni, 175
- Lobopodi, 64
- logici medioevali, 202
- Lupo del Simien (*Canis simensis*), 334

M

- macroevoluzione, 230, 237, 336
- Mammiferi Morganucodonti, 155
- Maniraptoridi, 158, 159
- Marsupiali, 174, 175

- Mazon Creek, fauna di, 128
 meccanismi di dispersione
 – animali marini fissi o poco mobili, 254
 – nei vegetali, 255
 Mediterraneo, disseccamento del, 195
Medullosa, 130
Meganeura, 130
Megazostrodon, 155
Melolontha melolontha, 214
 Mesosauri, 139, 140
Mesosaurus, 139
 Mesosuchi, 160
 Mesozoico, 145, **146**
 Messiniano, 195
Metaspriggina, 66
Microbrachis, 326
Microdictyon, 60
 microevoluzione, 336
 Miller S. L., 29
 mimetismo, 264-269
 – batesiano, 265, 266, 268
 – criptico, 265, 266
 – *Heliobolus lugubris*, 266, 269
 – colorazione aposematica, 267
 – *Danaus plexippus*, 265
 – *Limnitis archippus*, 265
 – *Nudibranchi*, 267
 – mülleriano, 267
 – *Zigene*, 267
 mimi
 – Lepidotteri, 268
 Miocene, **191**
 – biocenosi terrestre del, **193**
 – fauna marina, 192
 modello neodarwiniano, 224, 346
modern synthesis (teoria neodarwiniana), 345
 molecole organiche, 29, 30, 35
 molluschi, 89
Mononykus, 159
 Monotremi, 154
 morfologia, concetto di, 316
 Morgan, 331
 Mosasauri, 149
 Multitubercolati, 155
Mus musculus domesticus, 338
 mutazioni, 224, 332
- N**
 nicchia ecologica, 251
 – potenziale, 252
 – esclusione di nicchia, 278
 – specializzazione di nicchia, 277
 – vuota, 252
 nominalisti, 203, 208
 Notosauri, 148
 Nuova Guinea, 181
- O**
 Ockam, 209
Odobenocetops, 192
 odontodi, 94, 106
 Oligocene, **179**
 Ologenesi, 229
 Olostei, 148
 omeostasi, 360
Opabinia, 65
 orchidea (*Ophrys insectifera*), 270
 Ordoviciano, 87
 – ambiente subaereo, 101
 – crisi ordoviciana, 90
 – prime piante terrestri, 103
 – profilo della fauna, 87
 – scogliere organogene, 88
 orologio molecolare, 335
 ortoevoluzione, 337
 Ostracodermi, 95, 106-107
 – placche ossee, 94
 – sistema della linea laterale, 96
ousia, 202
 outgroup, 335
Oviraptor, 158
 Owen, 350
- P**
 Paleocene, 171, **172**, 173, 174
 – vegetazione terrestre, 172
 – fauna terrestre, 173
 Paleoscorpioni, 92
 Paley W., 361
 Pangea, 137
 – frammentazione della, 146
Paraceratherium, 179
 parapsidi, 140
 parassiti interni, 294
 – *Dicrocoelium dendriticum*, 295
 – *Sacculina carcini*, 295
 – *Urogonimus macrostomus*, 295
 parassitismo, 293
 – animali parassiti di piante, 296
 – fungino sulle piante, 298
 – vegetale, 297
 parassitoidi, **264**, 293
 Pelicosauri, 139, 141
Pelomyxa palustris, 35
 Pennatulacei, 43
 pensatori cristiani, **6**
 – creazione “potenziale”, 6
 – Gregorio di Nyssa, 6
 – Sant'Agostino, 6, 200, 206, 349, 362
 – Tommaso d'Aquino, 6
 pensatori medioevali, 207-208
 Perissodattili, 178, 193
 Permiano, 137
 – estinzione fauna marina, 141
Pholiderpeton, 131
Phororhacos, 179
 Piroteri, 175
 Pitecantropi, 369
 Placentati, 154, **174**
 – del Sud America, 175
 Placodermi, 95, 106, 107, **108**, 127
 placodi, derivazione dei, 93, 94
 Placodonti, 148
 Pleistocene, 194
 Plesiosauri, 148, 150
 – evoluzione dei, **319-320**
 Pleuroacantodi, 130

- Pleurodiri, 156
 Pliocene, 194
 Pliopitechi, 368
 Pliosauri, 150, 319
 pneumatizzazione delle ossa, 322
 Pocock, 370
 polimorfismo, 226
 Polipteriformi, 107
 Polmoni, 107
 pool genico, 213, 218
 popolazione, **219-220**
 – dimensione, 255-256
 – puntiforme, 230
 – relitta, 251
 – variabilità, 226
 Popper Karl, 205
 Priapulidi, 64
 Primati, 176, 177, 194
 Produttidi (Brachiopodi), 127
Proganochelys, 156
 proteobatteri, 33, 36, 50
Proterogyrinus, 131
 Protisti, 35, 253
 Protoavis, 158
 Protosuchi, 157, 160
 Pseudosuchi, 157
Pteranodon, 161
 Pteridosperme, 130, 138
 Pterobranchi
 – *Cephalodiscus graptolitoides*, 90
Pterodactylus, 161
 Pterodattili, 151, 161
 – adattamento al volo dei, 161
 Pterosauri, 159, 161
 equilibri intermittenti
 (*punctuated equilibria*), 347
- Q**
Quetzalcoatlus, 151, 161
- R**
 rana verde *complex*, 236
 Ranforinchi, 161
Rangea, 42, 43, 45, 65
- Redi Francesco, 8
 Regole internazionali di nomenclatura, 370
 respirazione aerobia, 35
 Rettili, 131, **139**, 140, 150, 151, 154
 Rincocefali, 156
 RNA, 31, 34
 – messaggero, 225
 – ribosomiale, 321, 376
 riproduzione ed evoluzione, **253**
 Robinet J. B., **15**, 16
 Rosa D., 229
 Rudiste, 149, 150
 Rugosi, 88, 92
- S**
 Saint Hilaire G. E., 15, **18**, 316
 saprobii, 36
 scheletro branchiale, 94
 scincidi, 326
 Seimouriamorfi, 131, 138
 Selaginelle, 104
 selezione naturale, 19, 21, 223, 224, 238
 selezione stabilizzante, 348
Seymouria, 138
Sigillaria, 129
 Siluriano, 91
 – scogliere, 92
 simbionti mutualisti, 289
 simbiosi, 281
 – antagoniste, 293
 – fra animali e protozoi o batteri, 289
 – fra insetti e funghi, 289
 – fra piante e animali, 287
 – – piante mirmecofile, 288
 – mutualistiche o parassitarie, 283, 285
 – – *Phengaris arion*, 286
 – – insetti sociali, 285
 – commensalismo, 284
 – formiche-afidi, 285
 – formiche-licenidi, 285
 – endosimbiosi
 – – *Myxotricha paradoxa*, 282
 – – *Paramecium bursaria*, 282
 – – *Pelomyxa palustris*, 282
 – nei vegetali, 290
 – – orchidee, 291
 – – piante rampicanti, 291
 – permanenti coi miceli fungini, 292
 – micorrize, 292-293
 simmetria triradiata, 45
 – *Tribrachidium sigillum*, 45
 sinapsidi, 139, 140
 Sirenidi, 178
 sistema nervoso, 94
 sistema solare, formazione del, 10, 31
 sistemi caotici, 318
 sorgenti termali sottomarine, 33, 34
 speciazione allopatrica, 231, 251, 337
 – parapatrica, 231, 251
 – per poliploidia, 236
 – simpatrica, 233
 specie, 199, 202-216, 236
 – anadrome, 231
 – catadrome, 231, 250
 – complessi integrati di, 220
 – concetto evolutivistico di, 216
 – evoluzione del concetto di, 212
 – concetto biologico di specie, 213
 – distribuzione ad anello, 235
 – intesa come individuo, 217
 – parentali, 236
 – per ibridazione, 235
 – pioniere, 254
 – problema della, 199, 210
 – reti di, 214
 – tassonomica, 218
Sphenodon, 156
 Squamati, 140, 156
 squame
 – ganoidi, 106

- placoidi, 106
 - Stetacantidi, 128
 - *Falcatus*, 129
 - *Stethacanthus*, 129
 - Stoici, 203-204
 - strategia adattativa, 258, 358
 - riproduttiva, 257-259
 - Stromatoliti, 36, **37-38**, 41, 46, 98
 - Stromatoporidi, 88, 92, 98, 127
 - successione di generazioni dei parassiti, 255
 - Sud America, 175
- T**
- Tabulati, 88
 - *Favosites*, 88
 - Talattosauridi, 149
 - Tegeticula yuccasella*, 264
 - teleostei, 107, 148, 150
 - Temnospondili, 131
 - Teniodonti, 176
 - Teofrasto, 3, 5, 6, 212
 - teoria neutralista di Kimura, 336, 346
 - teoria delle catastrofi di R. Thom, 364
 - Terapsidi, 141, 146
 - distribuzione dei, 155
 - terminismo, 209
 - Tetide, 146
 - Theia, 32
- U**
- Thylacosmilus*, 175
 - Tingamarra*, 174, 175
 - Tommotiano, 46, 60, 61
 - Tracheofite, 103
 - trasformismo, 3, 18
 - trash genome* (genoma spazzatura), 334
 - trasposoni, 34
 - Traupidi delle Galapagos, 233
 - Triadobatrachus, 153
 - Triassico, 145, **146**
 - Trilobiti, **62**, 67, 88, 90, 92
 - Agnostidi, 62
 - Olenellidi, 62, 67
 - Turrilepadidi (*Machaeridia*), 87
- U**
- Uccelli, 154, 158, 160, 178, 235
 - unicorno di Otto von Guericke, 4
 - universali, 199, 202, 203-213
 - Urodeli, 153, 342
- V**
- Vanini Giulio Cesare, 9
 - variante “neutralista” del modello neodarwiniano, 225
 - vegetazione terrestre, 172
- vertebrati, 89, 93, 94, 106
- virus, 30, **34**
- vis petrefaciens* (forza pietrificante), **5**, 7
- Volta S., 14
- von Baer, 350
- von Goethe W., **13**, 315
- von Humboldt, 341
- W**
- Waddington, 317
 - Wallace A. R., **20**, 341
 - Watson, 320
 - Weissmann, 224
 - Winteracee, 152
- X**
- Xenartri, 175, 342
 - Xiphactinus*, 150
- Y**
- Yucatan, 162
 - Yunnanozoon*, 66
- Z**
- Zalambdalestidi, 174
 - Zenone di Cizio, 203
 - Zygaena ephialtes*, 267