



Libri di testo consigliati

- ✓ **Diversità animale–Cleveland et al., McGraw–Hill**
- ✓ **Anatomia comparata dei vertebrati–Liem et al., EdiSes**
- ✓ **Anatomia comparata–Kardong, McGraw–Hill**



Introduzione alla filogenesi

Biologia dello sviluppo vs Filogenesi animale

Biologia dello sviluppo: abbiamo studiato i meccanismi che portano alla nascita di un nuovo organismo (**Ontogenesi**)

Filogenesi: studieremo i meccanismi alla base della grande diversità degli organismi viventi (**Evoluzione**)

Lo stadio filotipico



Pesce



Rettile



Uccello

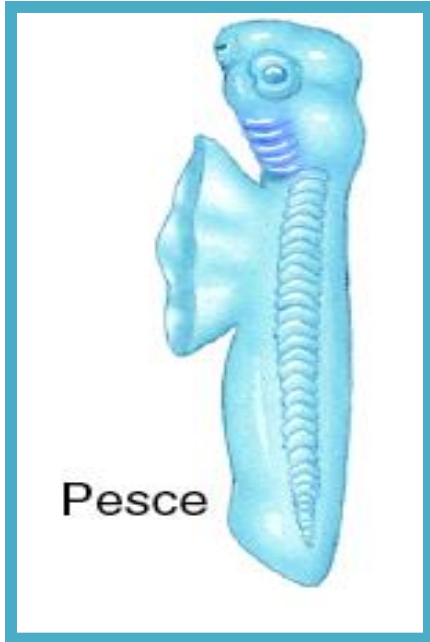


Uomo

Animali che appartengono ad uno stesso gruppo filético hanno almeno uno stadio embrionale in cui sono tutti simili. Questo stadio è detto **stadio filotipico** e corrisponde alla formazione di **strutture ancestrali, tramandate a tutti gli appartenenti al gruppo dal loro progenitore comune.**

Stadio filotipico:

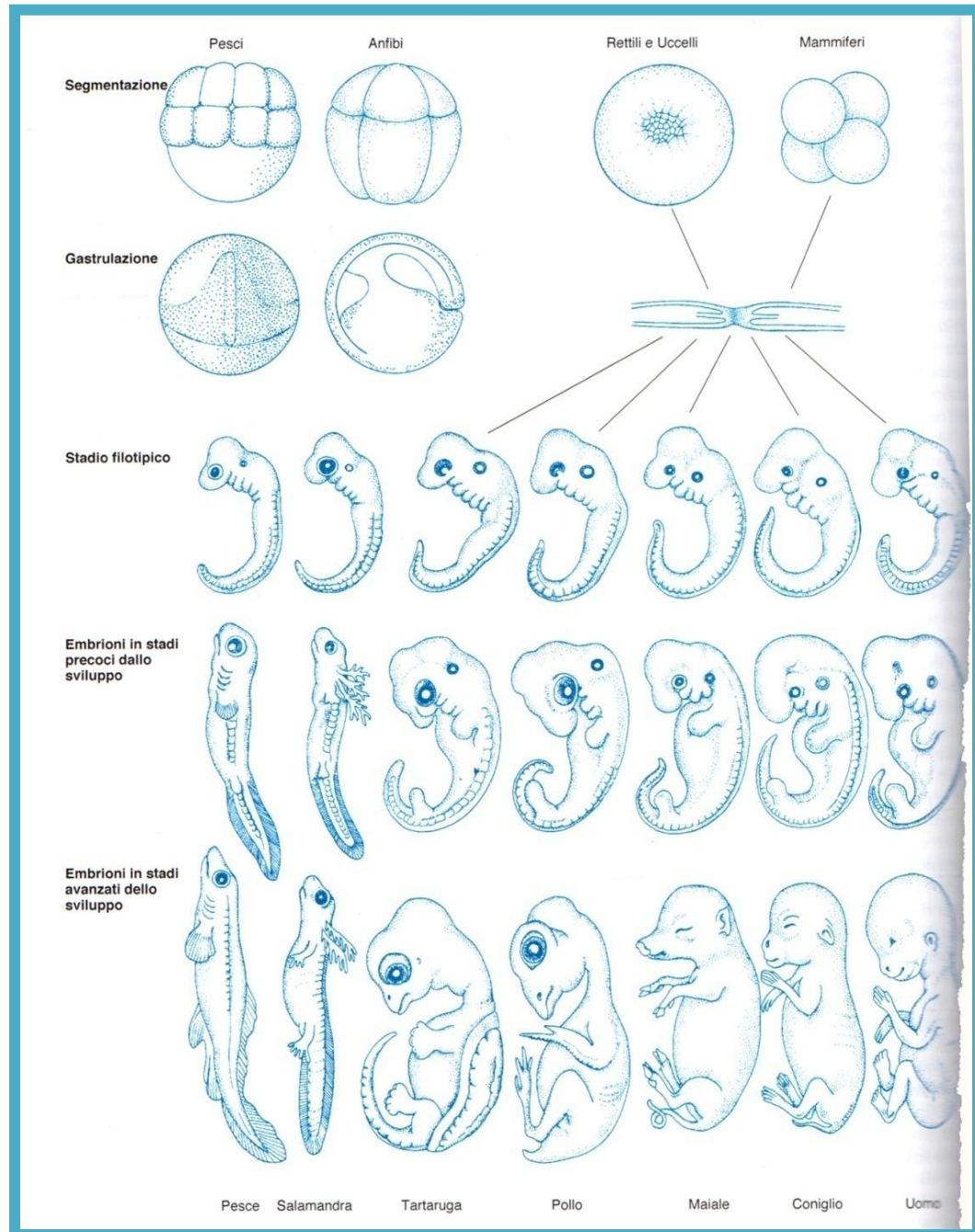
similitudine tra gli embrioni dei vertebrati



Notare la similitudine fra gli embrioni di alcuni gruppi di vertebrati. Tutti gli embrioni allo stadio filotipico hanno la coda, le tasche branchiali e piccole pinne come appendici pari.

Lo stadio filotipico

Nell'embrione si organizzano prima le strutture generali, l'embrione di vertebrato si dota innanzitutto delle strutture che lo caratterizzano in quanto tale.



La clessidra evolutiva

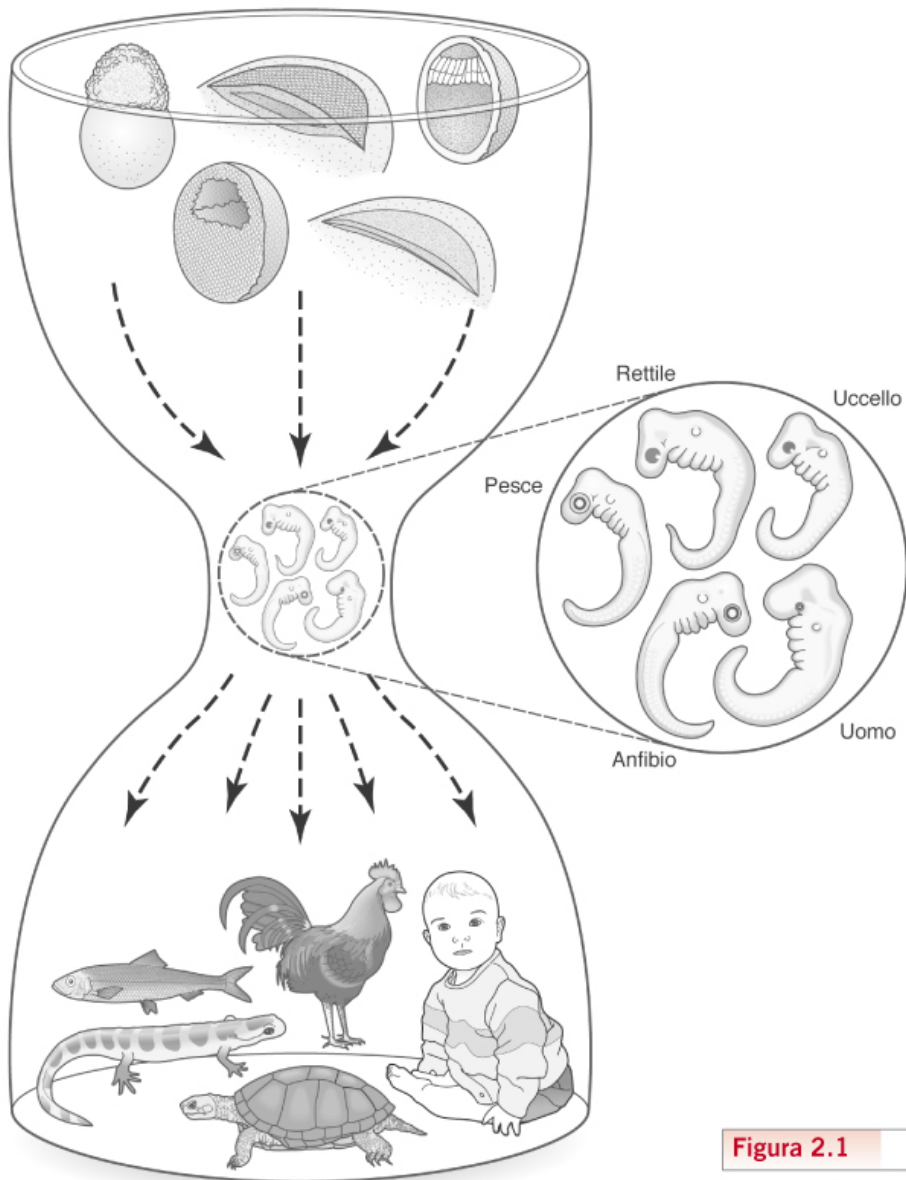
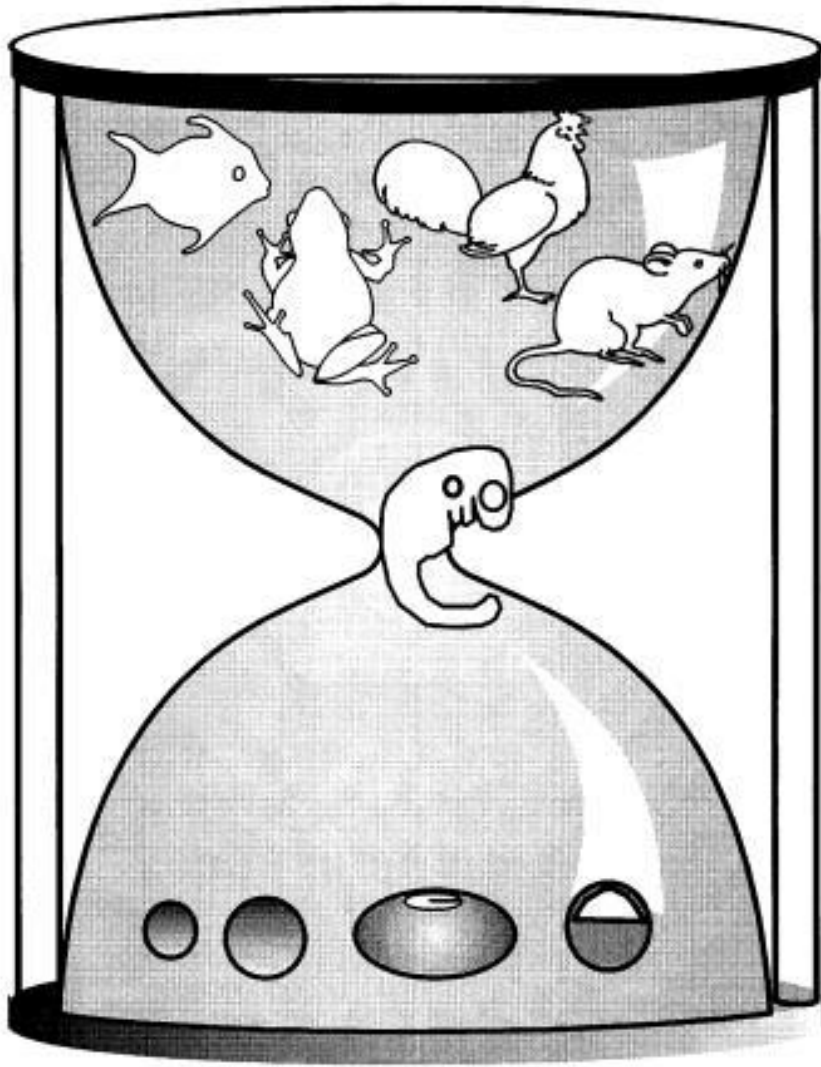


Figura 2.1

Clessidra evolutiva

Tutti i vertebrati per il fatto di essere tali raggiungono lo stadio embrionale filotipico secondo il modello della **clessidra evolutiva**. Lo sguardo comparativo dei vari embrioni allo stadio filotipico rende ragione della **legge della biogenetica fondamentale** (Haeckel): l'ontogenesi ricapitola la filogenesi.

L'ontogenesi ricapitola la filogenesi

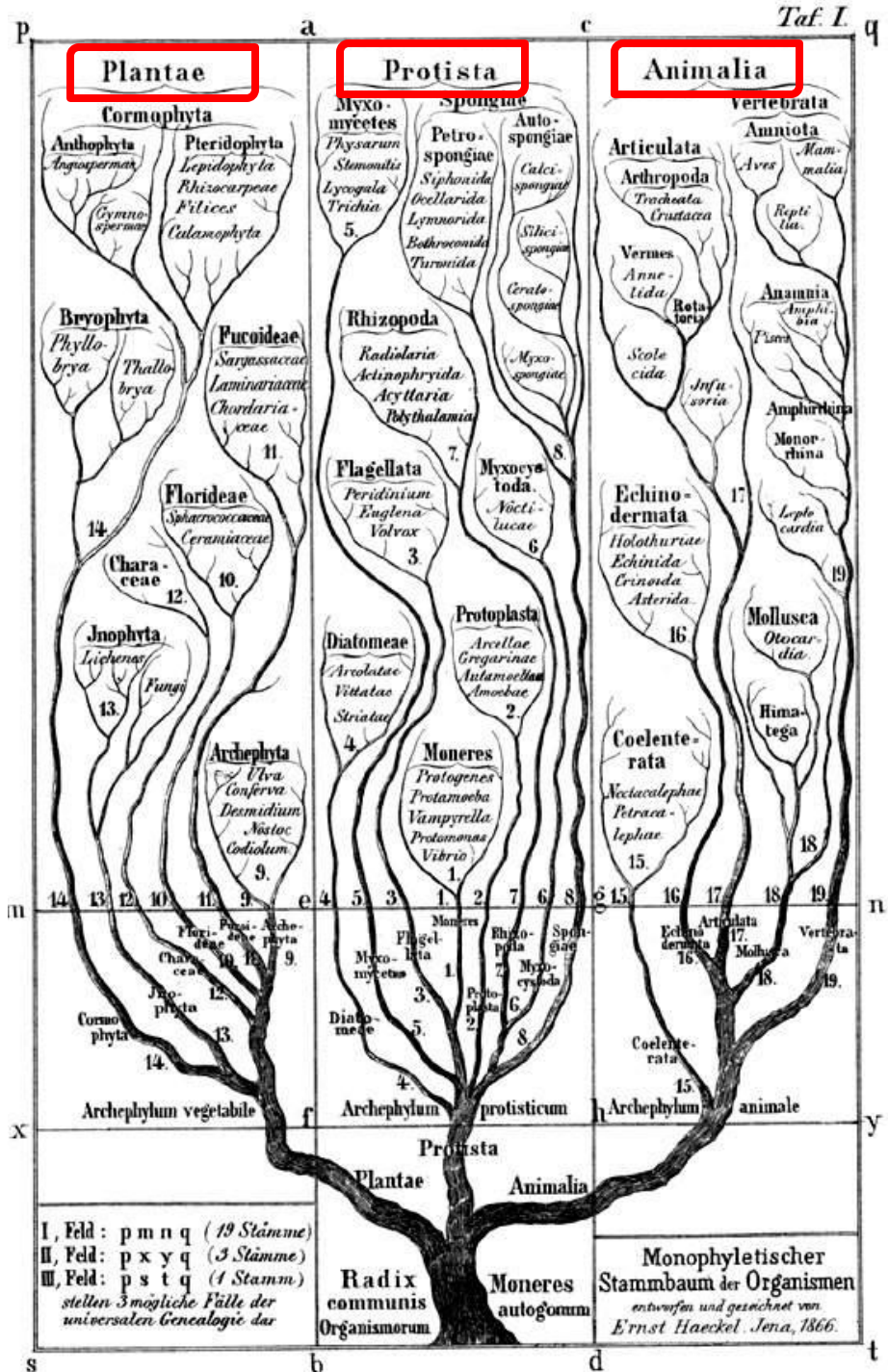


Lo sviluppo di un **singolo organismo biologico**, o ontogenesi, possiede parallelismi e **riassume** lo sviluppo evolutivo **della propria specie**, o filogenesi

*«Tutte e due le serie dell'evoluzione organica, l'**ontogenesi** dell'individuo e la **filogenesi** della stirpe a cui esso appartiene, stanno fra loro nel più intimo rapporto causale. La storia del germe è un riassunto della storia della stirpe, o, con altre parole, l'**ontogenesi** è una ricapitolazione della **filogenesi**.»*

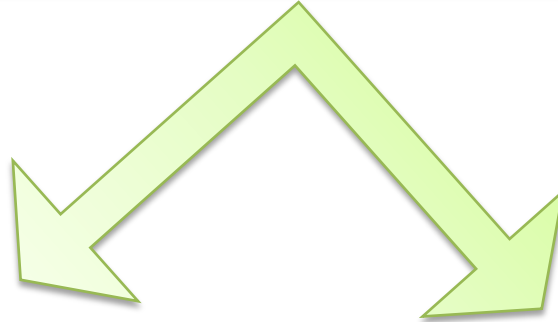
Nel XIX secolo fu proposta da Ernst Haeckel la teoria della ricapitolazione. Questa teoria è sintetizzata nell'assioma "**la Ontogenesi ricapitola la Filogenesi**".

L'insieme degli esseri viventi ha assunto l'immagine di un albero con **tre rami maestri** chiaramente distinti: quello dei **protisti** o **unicellulari** che si riproducono per scissione, quello dei **vegetali** e quello degli **animali** di cui gli uomini rappresentavano la parte terminale



L'albero della vita
 Ernst Haeckel, 1866

Classificazione: sistematica e tassonomia



Sistematica:
ricostruzione della
storia evolutiva

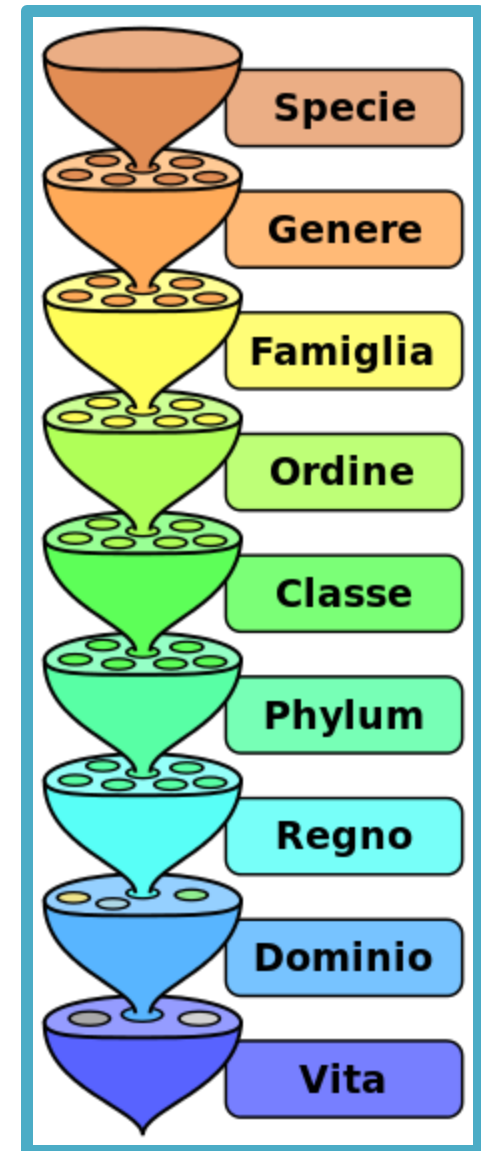
Tassonomia: identificazione,
denominazione e
classificazione degli
organismi

Classificazione

Gli organismi si presentano con una grande varietà di forma e funzioni e generalmente **nessun individuo è identico agli altri**.

Ciononostante, li possiamo classificare **raggruppandoli in base a somiglianze o differenze**.

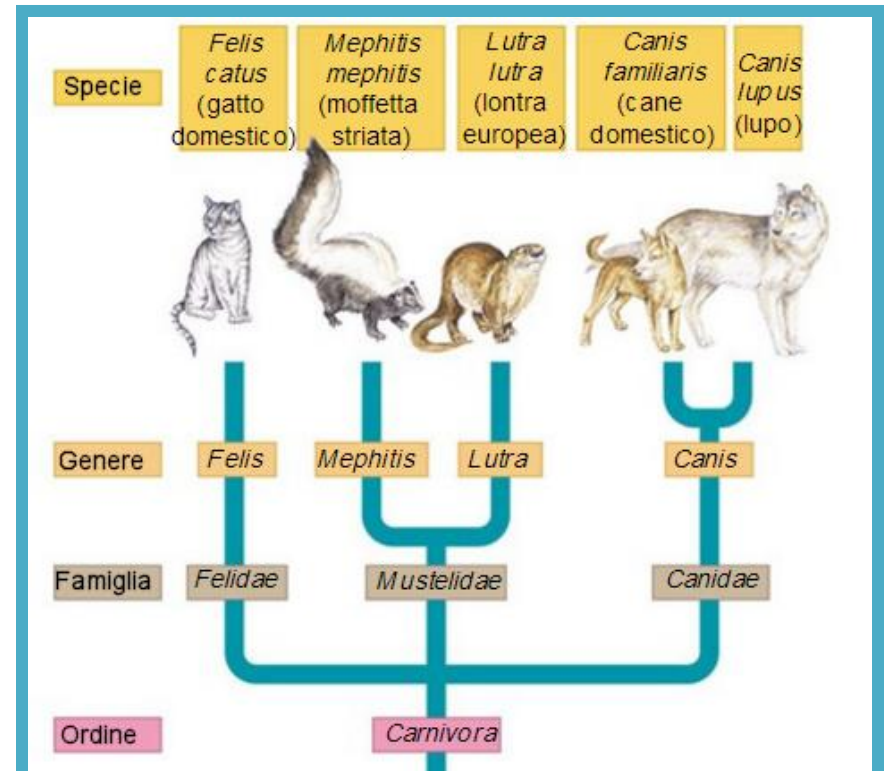
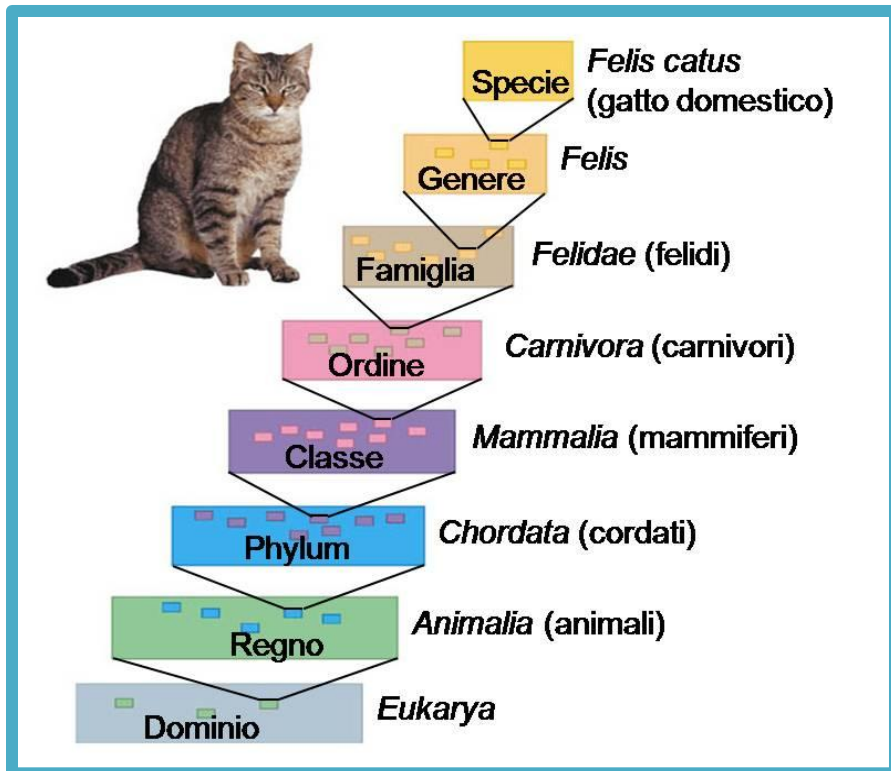
Per classificarli possiamo incominciare dalle specie, gruppi separati fra di loro da differenze che, seppure piccole, sono insuperabili.

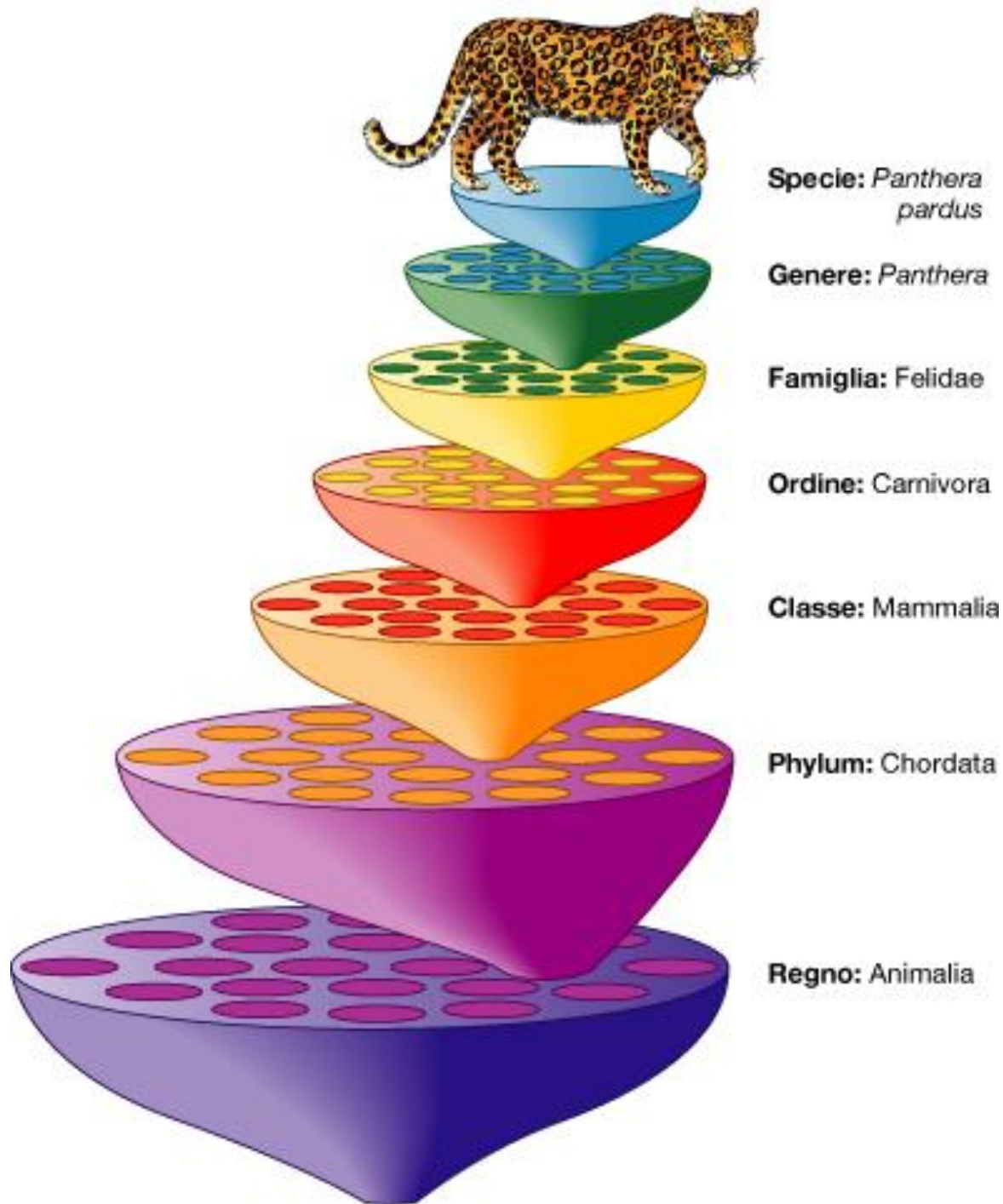


Classificazione

Ogni specie, al suo interno, è caratterizzata da grande variabilità.

Più specie sono raggruppabili in **generi**, i generi in **famiglie**, le famiglie in **ordini**, gli ordini in **classi** e su con una gerarchia di gruppi sempre più ampi in cui le **somiglianze riguardano caratteri sempre meno numerosi ma più generali**.





La chiave della classificazione naturale è la specie



Generi

Specie con caratteristiche comuni sono raggruppate in generi



Famiglie

I generi possono essere riuniti tra loro per alcuni caratteri generali e raggruppati in famiglie



Ordini

Le famiglie possono essere raggruppate in ordini, in classi ecc



Classi



Phyla (animali)

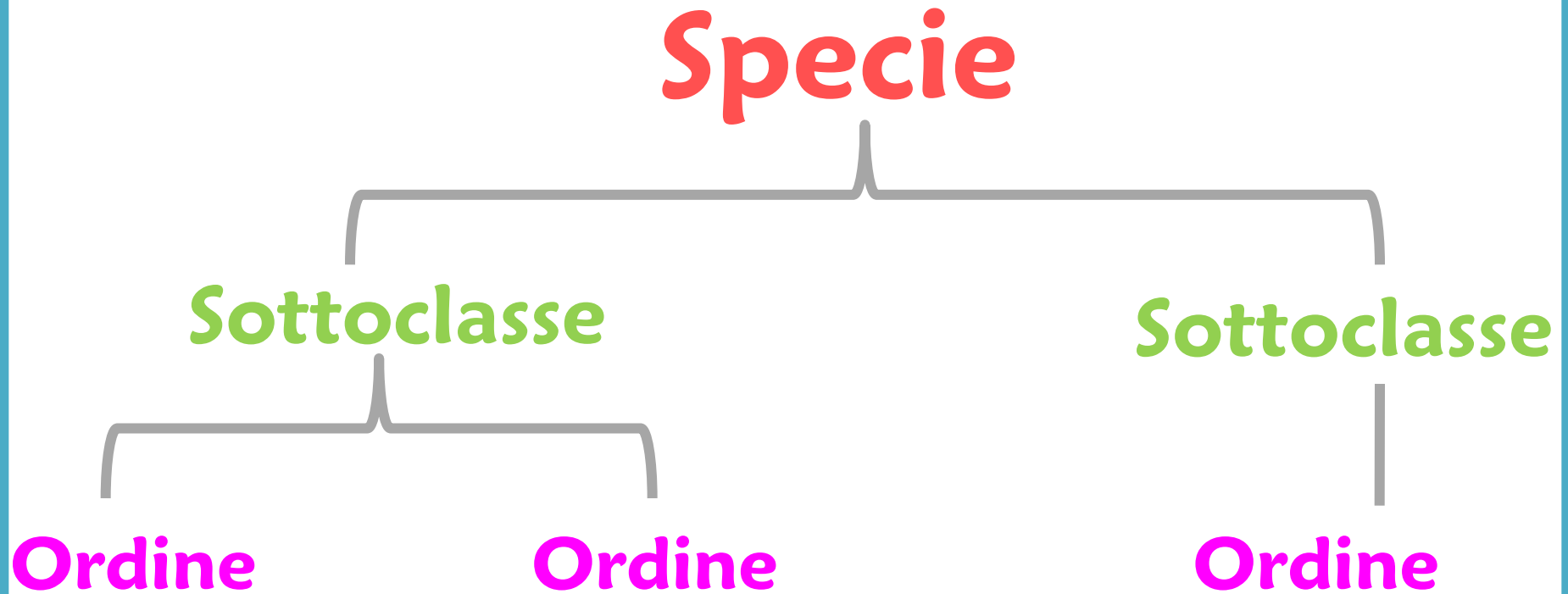
Divisioni (piante)



Regni

Classificazione

A causa dell'enorme varietà dei viventi sono state create delle ulteriori suddivisioni indicate con i prefissi **super-**, **sotto-**, **infra-** Per esempio una classe può essere formata da due o più sottoclassi ciascuna comprendente una o più ordini.




Classificazione

Le classificazioni possono presentare una certa arbitrarietà, ad es. come facevano i primi naturalisti si possono classificare, gli animali in acquatici, terrestri e volatori. In tal modo fra i vertebrati, **pesci e balene** farebbero parte di uno stesso gruppo così come gli **uccelli ed i pipistrelli**. Una tale classificazione può sembrare legittima, ma sicuramente per un biologo è **più naturale porre le balene ed i pipistrelli fra i mammiferi** e non fra pesci ed uccelli.



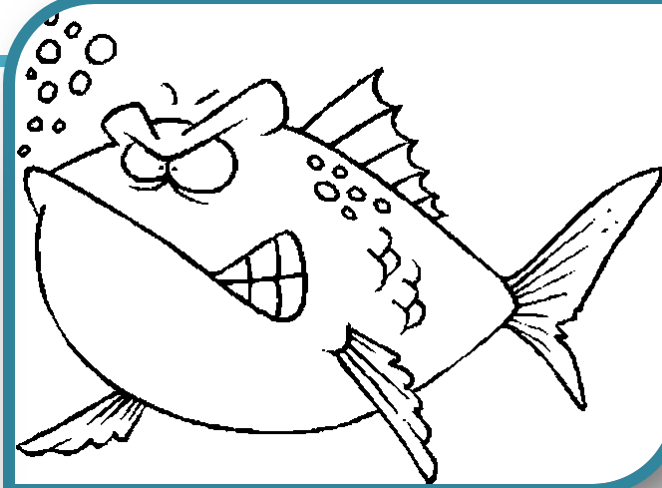
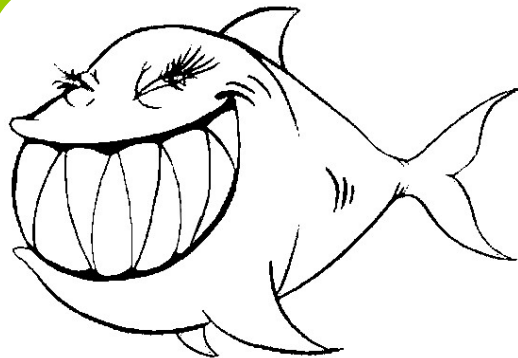
Classificazione

E' più naturale perché **tiene conto delle vere somiglianze**. In una classificazione naturale si raggruppano forme che non solo **hanno in comune i caratteri chiave del gruppo** (i mammiferi per es. hanno in comune le mammelle, i pesci le branchie...) ma anche gli altri caratteri correlati. Tutti i mammiferi, non solo hanno mammelle per l'allattamento della prole, ma presentano la cute rivestita di **peli**, respirano tramite i **polmoni**, sono **endotermi**, la **circolazione** è doppia e completa, l'**orecchio** medio contiene tre ossicini, i **globuli rossi** sono anucleati, etc.... ed in una balena (che ha perso secondariamente i peli) si ritrovano tutti gli altri caratteri tipici dei mammiferi **che, invece, i pesci non presentano**.

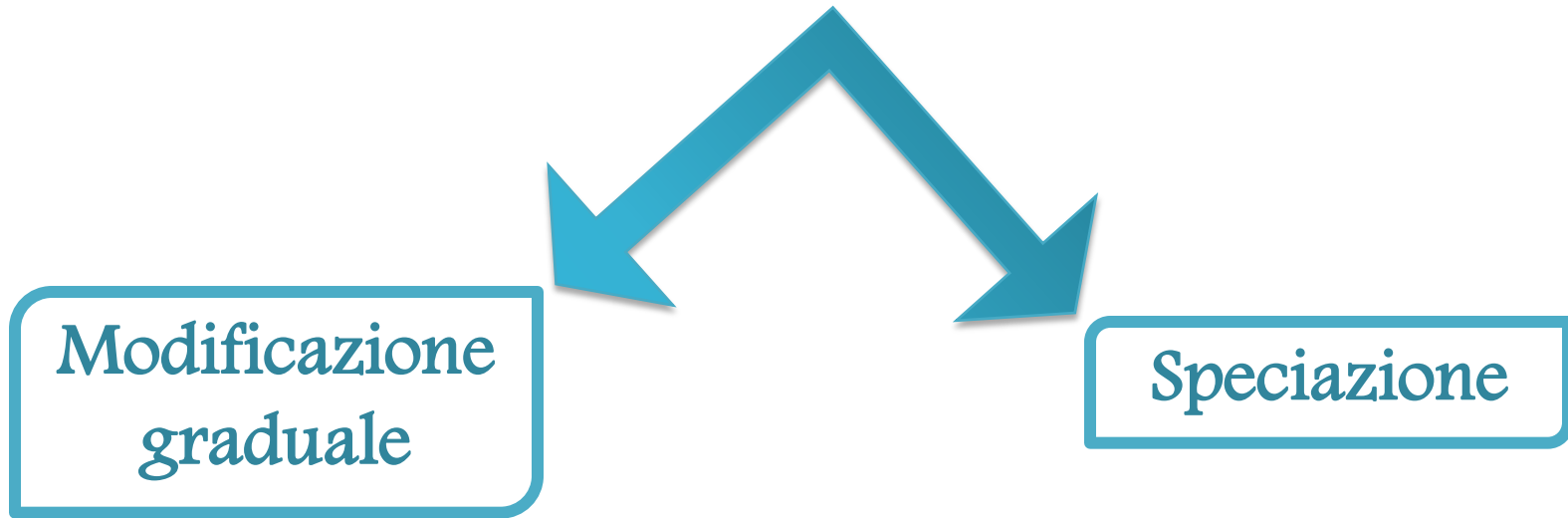


La filogenesi animale ricerca **le cause della forma degli animali**, soprattutto dei vertebrati, e cerca di dare un'interpretazione che, in prima istanza è **funzionale**.

Un **pesce** è fatto per vivere nell'acqua e **tutta la sua anatomia** da quella delle branchie a quella dello scheletro è prova di un perfetto adattamento a questo modo di vivere.



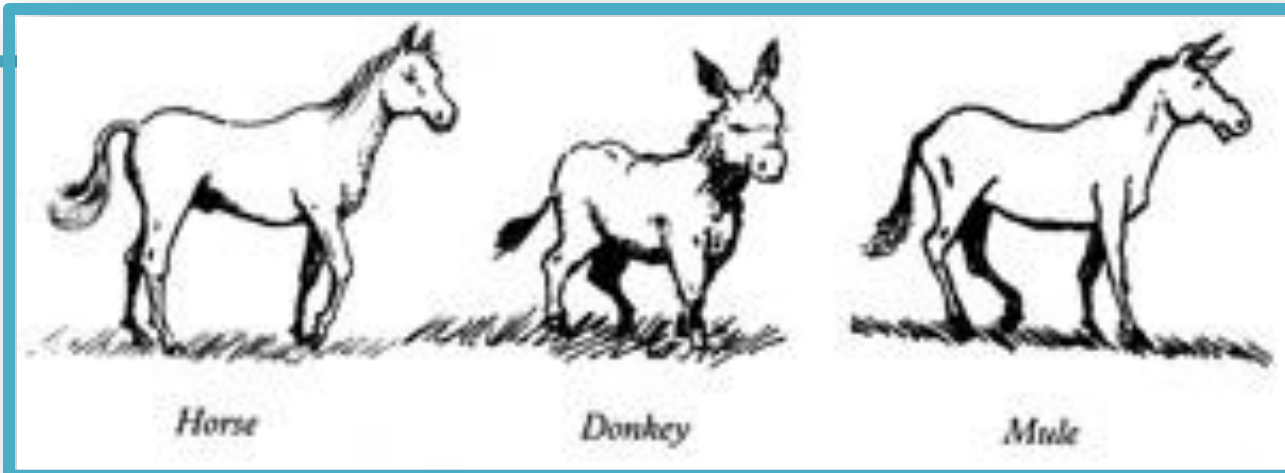
L'evoluzione



L'evoluzione è un processo a **due dimensioni**, una che porta verso la **modificazione graduale** nel tempo di una stessa specie, adattandone i suoi individui all'ambiente, l'altra porta verso la **speciazione**, cioè la ramificazione di una linea unica in due o più linee nuove (formazione di una nuova specie).

Si definisce SPECIE l'insieme di tutte le popolazioni di organismi che sono potenzialmente in grado di incrociarsi tra loro in natura dando origine ad una prole feconda. Ciò indica che gli appartenenti ad una stessa specie hanno un patrimonio genetico molto simile.

Nella maggior parte dei casi di incroci tra individui di specie diverse non si ha la fusione tra i due gameti e non si ha formazione di un nuovo organismo. Talora accade che si formi ugualmente un nuovo individuo come nel caso del **mulo**, incrocio tra una cavalla e un asino, appartenenti appunto a due specie diverse. I cavalli, accoppiandosi tra loro, danno vita a giovani cavalli che a loro volta si riprodurranno. Idem per gli asini. Il **mulo** invece **non può riprodursi**.



La classificazione degli organismi

✓ La specie è denominata con nomenclatura **binomia**, introdotta da Linneo. Il **binomio linneano (1707-1778)** fa riferimento alle **due parole che denominano una specie**.

✓ Il primo nome è il **genere** (nome generico) comune a tutte le specie del medesimo genere; si scrive maiuscolo.

✓ Il secondo è il nome della **specie (nome specifico)**; si scrive minuscolo. I due nomi vanno sottolineati o posti in *corsivo*.

Es. *Panthera leo*, *P. tigris*, *P. pardo*; *Felis cato*; *Canis lupus*;

✓ La denominazione ufficiale è **completata dal nome dell'autore** che ha descritto la specie e dall'anno di descrizione.

Il binomio linneano

Canis lupus

Genere



comune a tutte le
specie del
medesimo genere

specie





Le due parole assieme identificano la specie in modo univoco in tutto il mondo (*nomenclatura binomia*)

NOME SCIENTIFICO

Taraxacum

officinale


Weber

Nel *nome scientifico* la prima parola scritta con lettera iniziale maiuscola identifica il *genere* cioè un gruppo di piante simili a *Taraxacum officinale* (foglie in rosetta, un solo capolino, squame in due serie, le esterne alla fine rivolte verso il basso). Naturalmente il termine *Taraxacum* non può essere utilizzato come nome per altri generi.


La seconda parola è di solito un aggettivo che serve per distinguere questa pianta dalle altre del genere *Taraxacum* (il nome *officinale* non può essere usato per nessun'altra pianta del genere *Taraxacum*)

Autore: colui che ha proposto questo nome per la specie.

Ogni specie vivente è un insieme di caratteri:



Ancestrali: ereditati da antenati comuni, con poche o nulle modificazioni



Derivati: hanno subito modificazioni in un passato più recente.

Lungo una linea evolutiva alcuni caratteri si modificano in modo sostanziale, altri meno

I caratteri che si modificano **poco** sono detti **conservativi**.



I caratteri **plesiomorfi** sono caratteri **primitivi conservativi** che risalgono ai primi tempi della storia evolutiva di un gruppo.

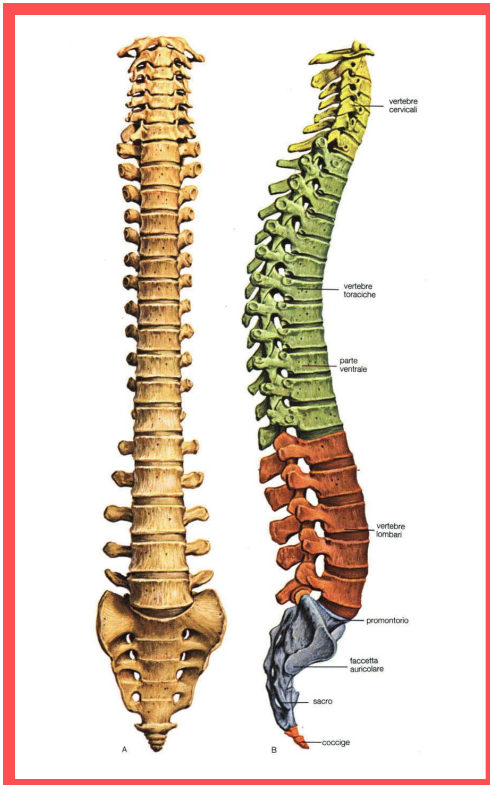
I caratteri che si modificano **notevolmente** sono detti **adattativi**.



I caratteri **apomorfi** sono derivati, **adattativi**, sono più specializzati.

Plesiomorfie

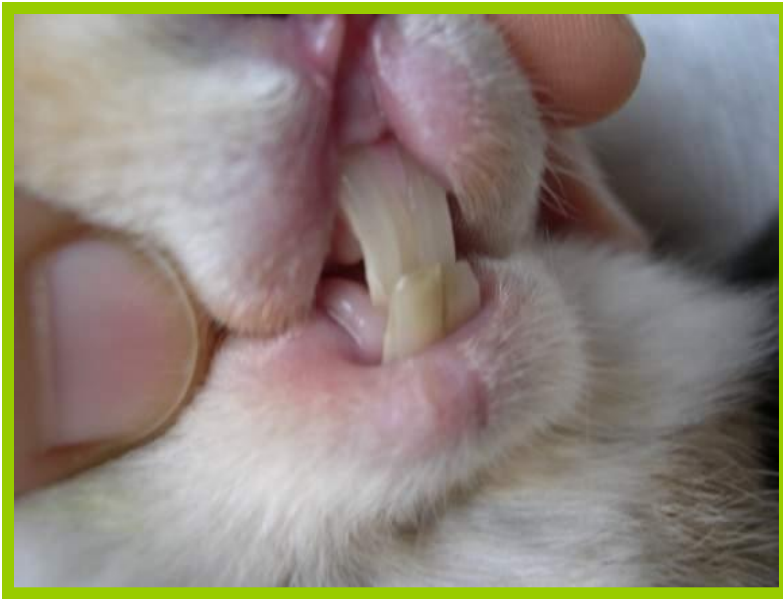
I caratteri omologhi comuni, **PLESIOMORFIE**, si trovano nella maggior parte degli organismi della stessa linea evolutiva



Es: la colonna vertebrale è una plesiomorfia per il gruppo dei vertebrati.

Apomorfie

I caratteri omologhi derivati **APOMORFIE** si trovano soltanto in **alcune specie di una stessa linea evolutiva** e si sono evoluti in tempi più recenti rispetto alle plesiomorfie.



Es: tra i mammiferi soltanto i roditori hanno incisivi a crescita continua: carattere apomorfo per i roditori.

Cladistica o sistematica filogenetica

I biologi più moderni classificano i vari taxa sulla base delle relazioni filogenetiche, fondate **NON** su di una somiglianza complessiva, ma piuttosto su **specifiche somiglianze** derivate dette **sinapomorfie** o **caratteri derivati condivisi**.

Cladistica o sistematica filogenetica

La classificazione deve riflettere i reali rapporti filogenetici (cioè di **discendenza**) fra i taxa, che vengono ricostruiti **mediante il riconoscimento delle omologie**. Le rappresentazioni grafiche di questi rapporti è data dagli **alberi filogenetici**.

OMOLOGIE Due strutture, presenti in specie diverse, si dicono omologhe **quando sono ereditate da un progenitore comune** (omologia di discendenza). Nei discendenti possono avere mantenuto la stessa forma o averla modificata (Es. ali di un pipistrello, ali di un uccello, zampe anteriori di un rettile, arto anteriore dell'uomo).

Cladistica o sistematica filogenetica

Le **strutture omologhe** si possono riconoscere perché hanno la **stessa origine embrionale** (omologia embriologica) o perché hanno gli stessi rapporti anatomici (omologia anatomica). La discendenza da un antenato comune si manifesta anche nella **condivisione delle sequenze di specifici tratti del DNA** (omologia molecolare) Strutture presenti in specie diverse talvolta sono simili perché hanno la stessa funzione, **ma se non sono ereditate da un ANTENATO COMUNE non sono omologhe** ma sono considerate **analogie o omoplasie** (Es. ali di un insetto e di un uccello)

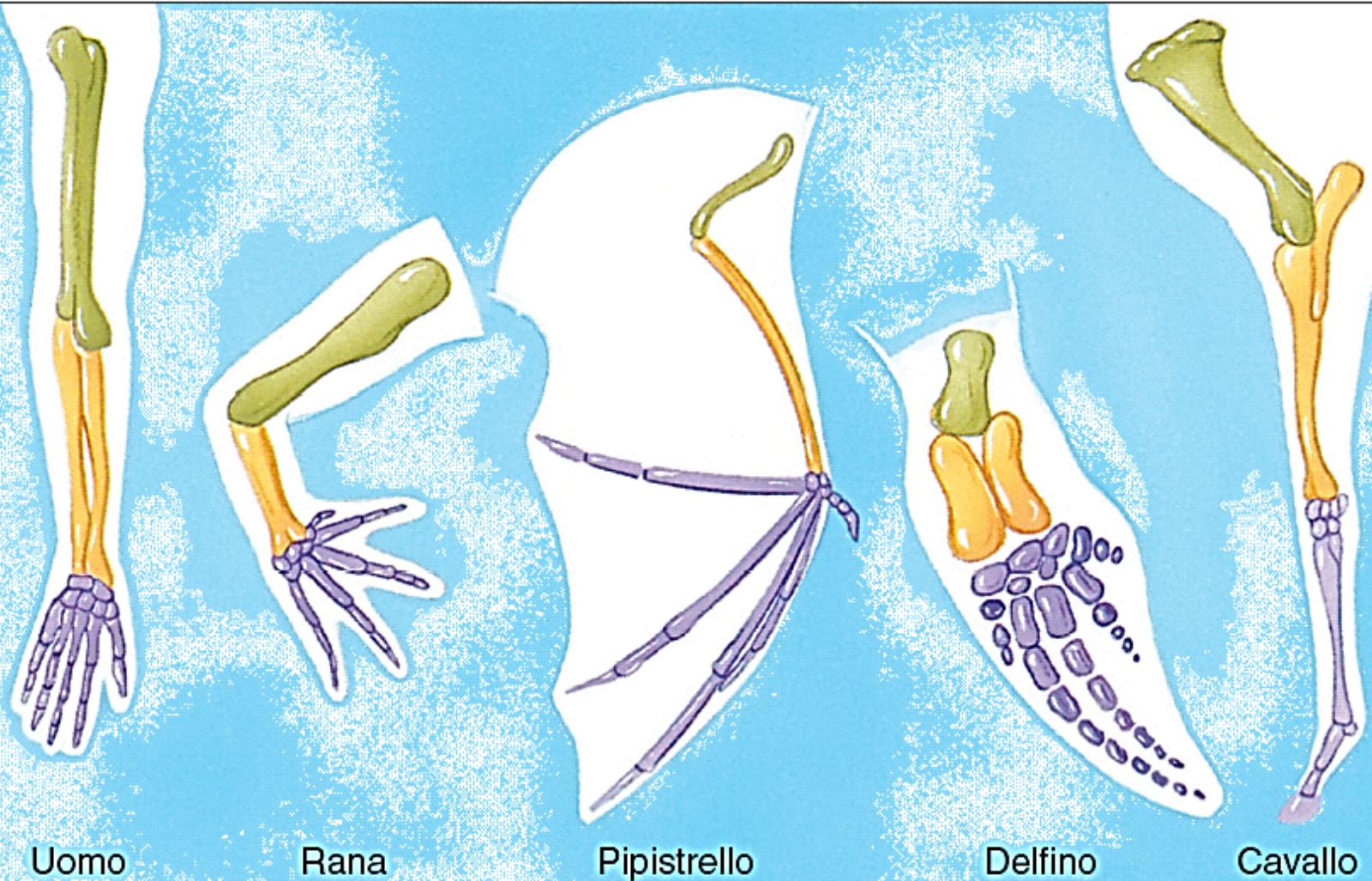
Omologia e analogia

Nel comparare i caratteri in biologia si fa riferimento all'omologia e all'analogia.

Due caratteri sono da considerarsi **omologhi** quando hanno la **stessa origine embrionale/evolutiva** e non necessariamente la **stessa funzione**.

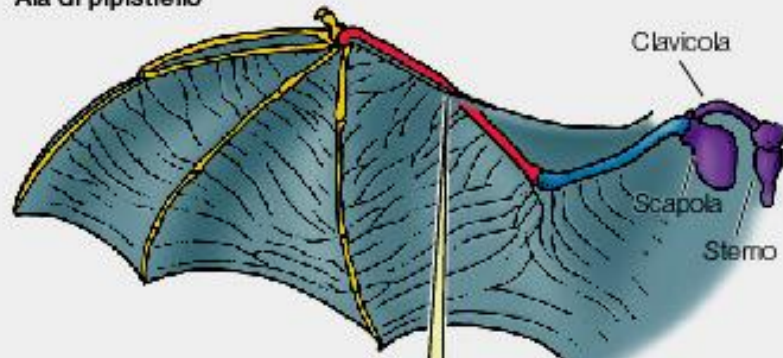
Due caratteri sono da considerare **analoghi** quando hanno la **stessa funzione** ma non necessariamente la **stessa origine embrionale**. Essi presentano una struttura paragonabile frutto di un processo di **evoluzione convergente** o **parallela** (pinne e arti nei delfini, ala dei pipistrelli, uccelli, pterosauri).

Arti anteriori di cinque vertebrati che mostrano **omologie** scheletriche.
in verde, omero; in giallo, radio e ulna; in viola, “mano” (carpali,
metacarpali e falangi). L’omologia delle ossa e delle modalità di
collegamento sono evidenti, **nonostante le modificazioni evolutive**
acquisite per usi diversi.



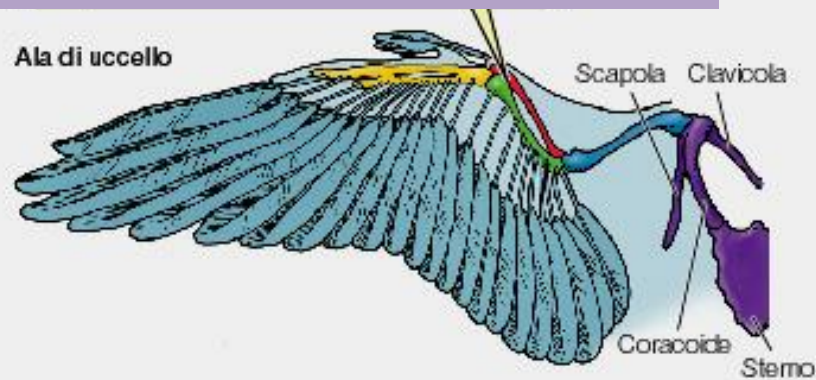
Strutture analoghe

Ala di pipistrello

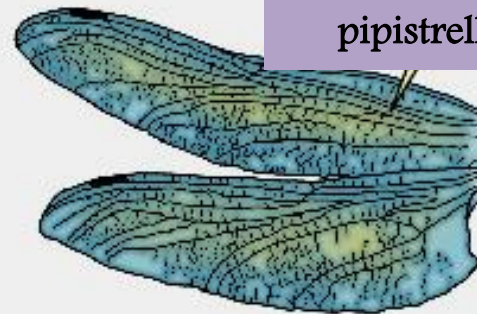


Le ossa dell'arto anteriore dei pipistrelli e degli uccelli derivano da un antenato comune

Ala di uccello



Ala di insetto



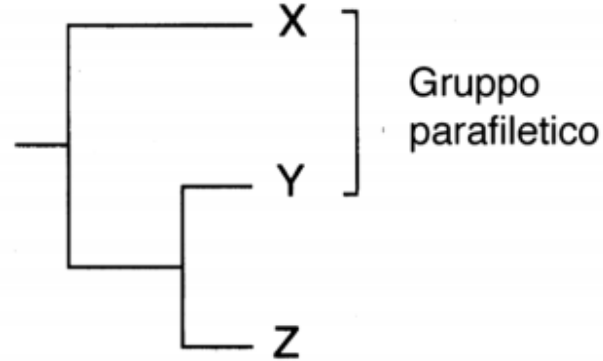
I supporti delle ali di insetto non sono omologhi alle ossa che sostengono le ali di pipistrello e di uccello



A. I Gruppi contenenti soltanto Y e Z o X, Y e Z sono monofiletici



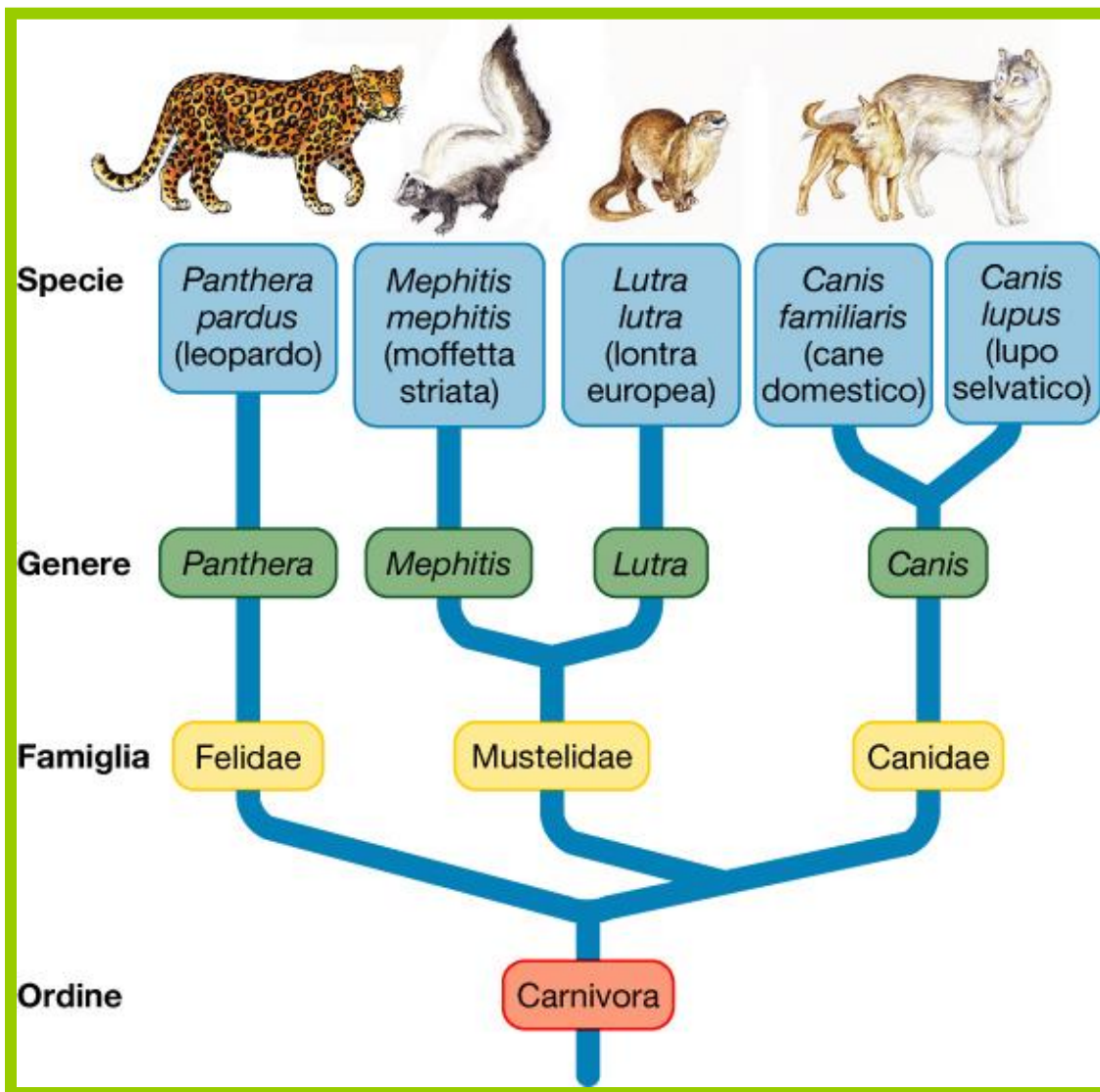
GRUPPO MONOFILETICO: contiene tutti i discendenti del loro più recente antenato comune. In cladistica è l'unico gruppo sistematico da considerare valido. Si contrappone a gruppo parafiletico



B. Il gruppo contenente soltanto X e Y è parafiletico



GRUPPO PARAFILETICO: gruppo **NON** costituito da tutti i discendenti del loro più recente antenato comune; in cladistica **NON** è considerato valido dal momento che **non esprime relazioni evolutive**.



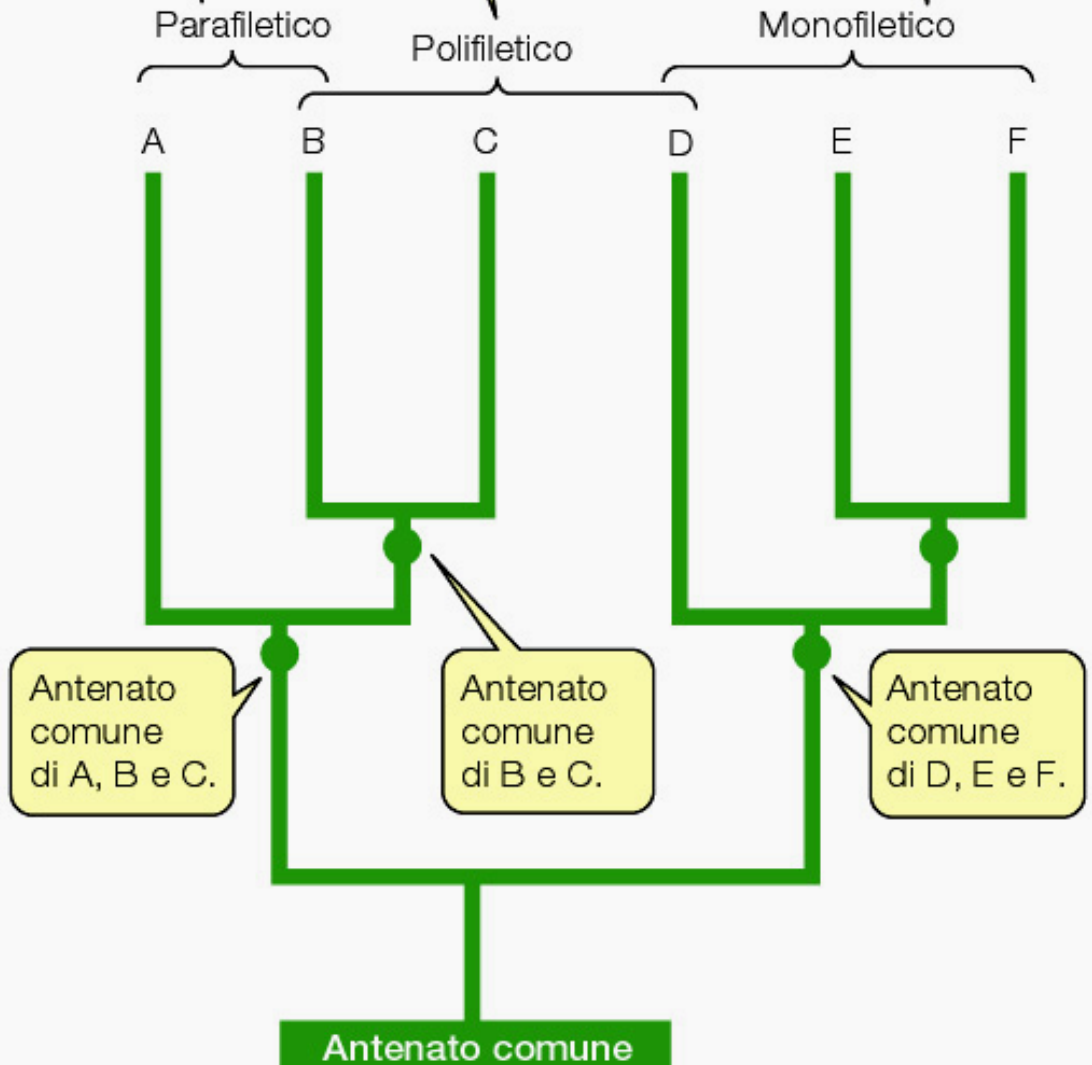
Albero filogenetico

I taxa sono monofiletici (includono cioè specie derivate da un antenato comune).

Un taxon parafiletico comprende alcuni, ma non tutti, i discendenti di un singolo antenato.

Un taxon polifiletico include membri con più di un recente antenato comune.

Un taxon monofiletico comprende tutti i discendenti di un singolo antenato.



Che cosa è un albero filogenetico?

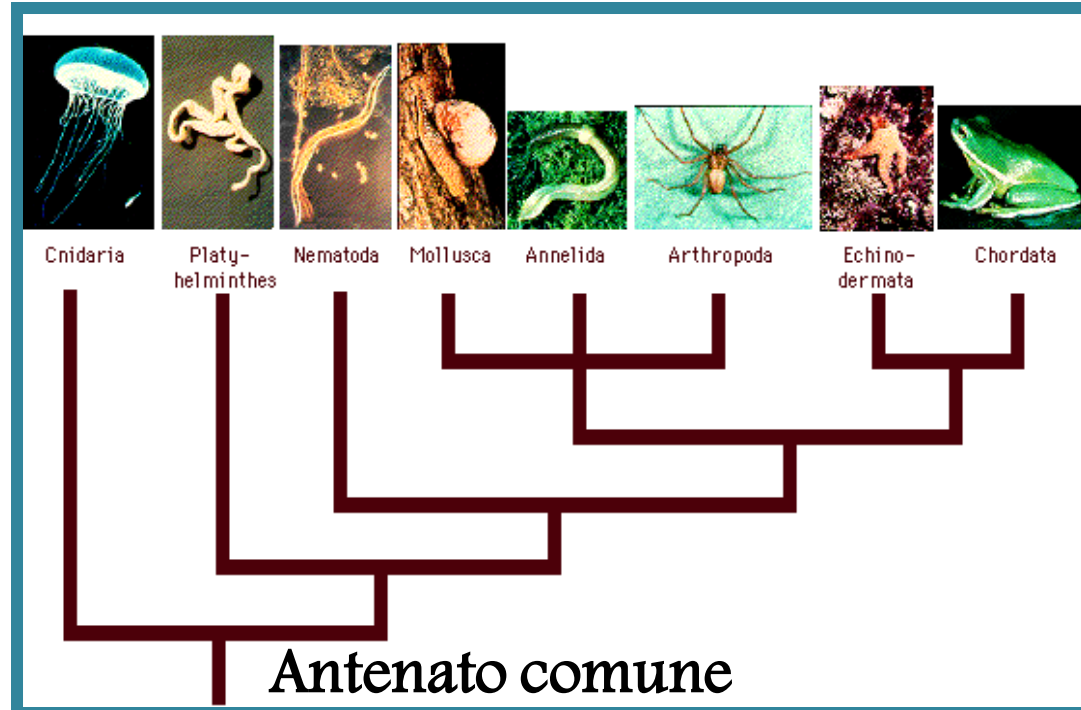
Un albero filogenetico è un grafico che mostra visivamente la collocazione temporale della separazione fra le linee evolutive che a partire da una data specie ha portato alla formazione di due o più specie diverse attraverso una serie di biforcazioni .

All'atto pratico l'interesse predominante è quello di **mostrare le relazioni evolutive fra due o più specie esistenti al giorno d'oggi o esistite in passato.**

Caratteristiche degli alberi filogenetici

Un albero filogenetico propriamente detto deve avere le seguenti caratteristiche:

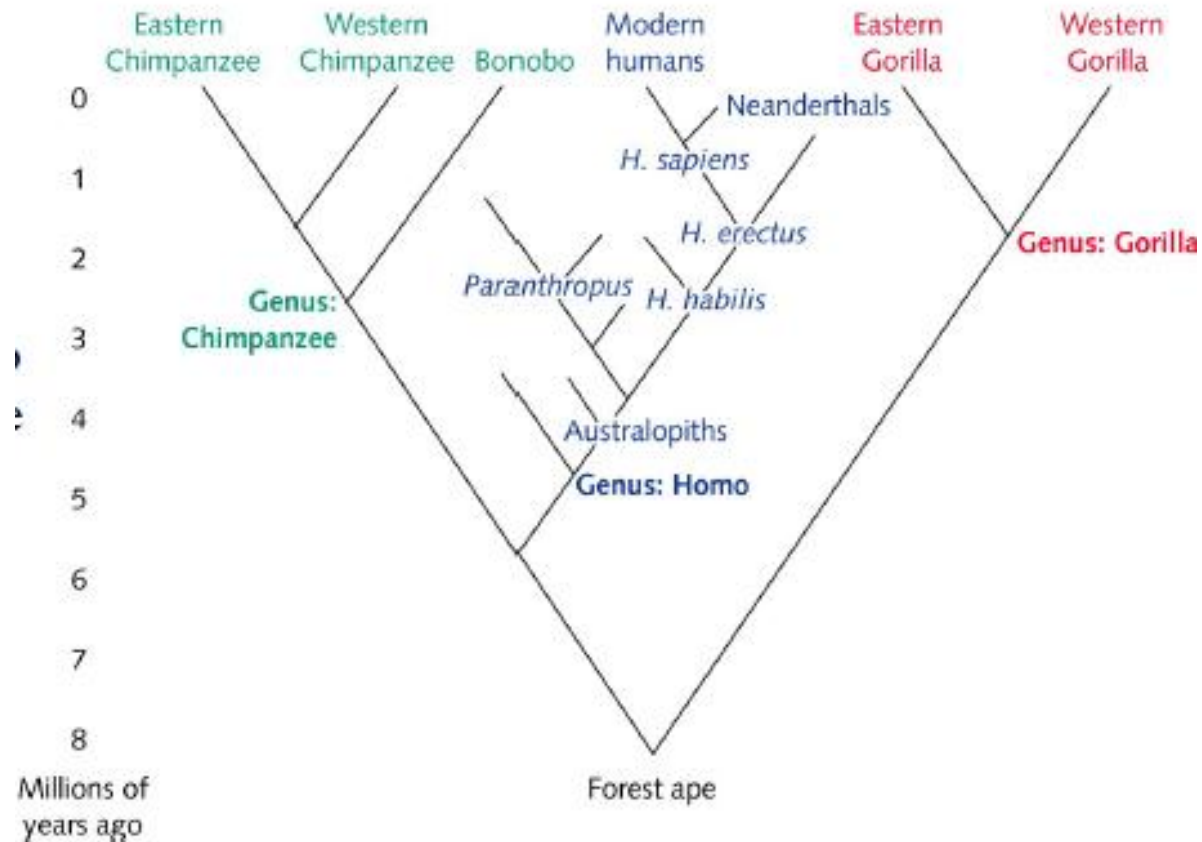
- 1) deve avere una radice, che rappresenta l'**antenato comune** a tutte le specie presenti nell'albero
- 2) le specie attualmente esistenti devono essere collocate su un'unica linea, che rappresenta l'epoca attuale;
- 3) l'albero deve avere una **scala temporale** di riferimento;
- 4) le ramificazioni devono essere dicotomiche e devono essere datate
- 5) dovrebbero essere indicate, per quanto possibile, le specie estinte che hanno dato origine alle specie attuali



Caratteristiche degli alberi filogenetici

Un albero filogenetico propriamente detto deve avere le seguenti caratteristiche.

- 1) deve avere una radice, che rappresenta l'**antenato comune** a tutte le specie presenti nell'albero
- 2) le **specie attualmente esistenti** devono essere collocate su un'unica linea, che rappresenta l'epoca attuale;
- 3) l'albero deve avere una **scala temporale** di riferimento;
- 4) dovrebbero essere indicate, per quanto possibile, le specie estinte che hanno dato origine alle specie attuali



Cladistica

È più rigorosa di quella evolutiva. **Non solo considera le omologie ma tiene anche conto dello stato (primitivo o plesiomorfo e derivato o apomorfo) dei caratteri.**

La condivisione di caratteri derivati (sinapomorfia) indica la discendenza da un antenato comune

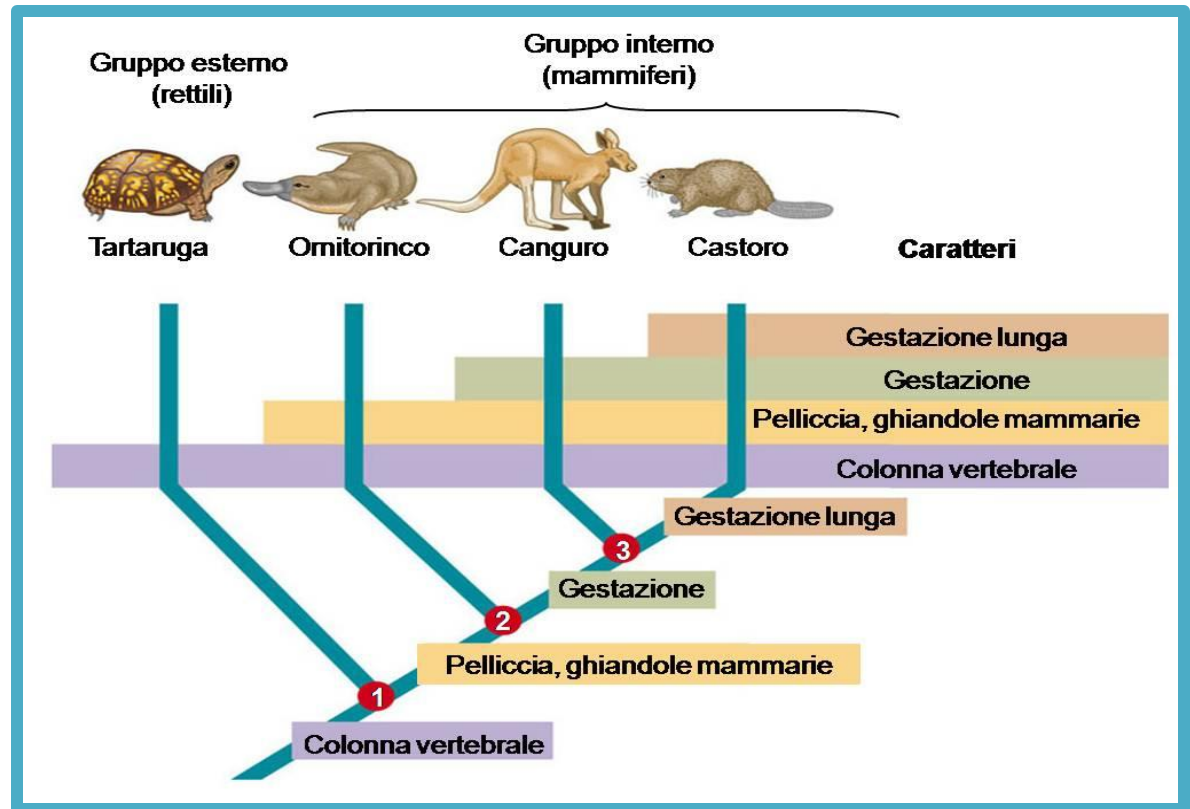
Le rappresentazioni grafiche dei rapporti filogenetici sono costituite da **cladogrammi**.

Cladogramma

Si definisce **cladogramma** un albero elaborato in base ai metodi cladistici.

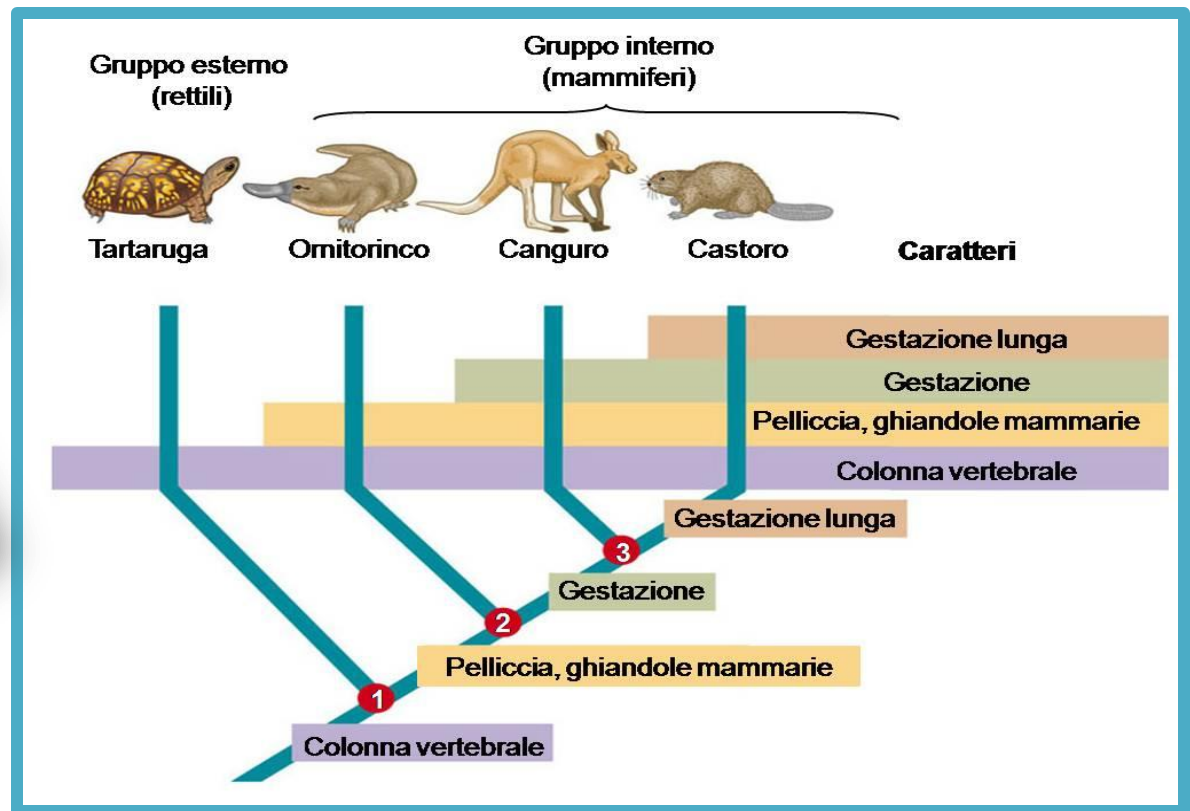
Si definisce **clade** un'intera linea filogenetica discendente da un singolo antenato comune (una singola specie ancestrale). Nel cladogramma è importante **descrivere i punti in cui le diverse linee evolutive si sono separate a partire da una comune forma ancestrale**.

Un **cladogramma** è uno schema non metrico (la lunghezza delle branche non ha significato) che **illustra solo le relazioni di parentela fra le specie di interesse**



Cladogramma

Un cladogramma non è un albero evolutivo è un diagramma di parentele. Così come le foto di famiglia non sono alberi genealogici, così un cladogramma non è un albero evolutivo "classico".

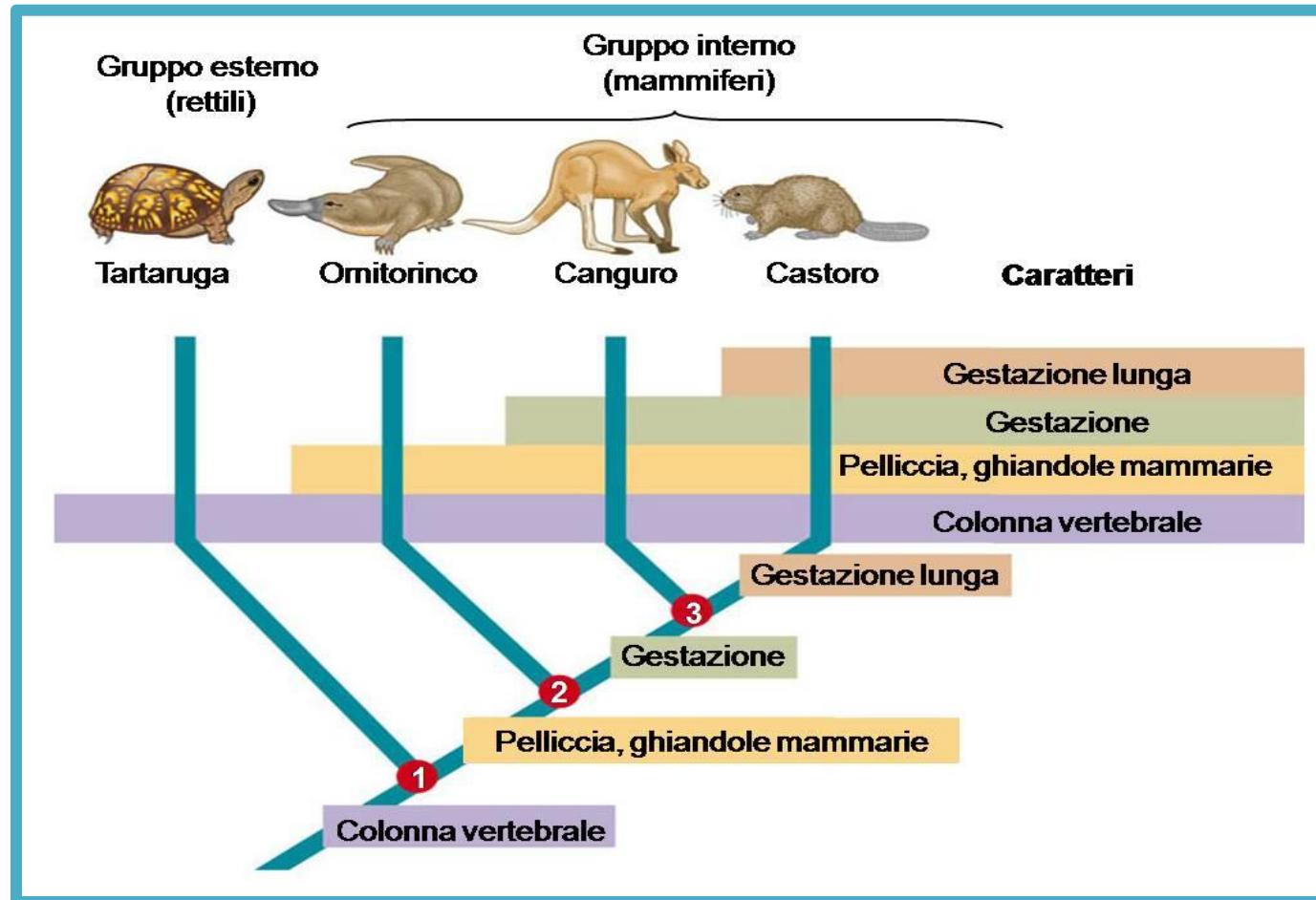


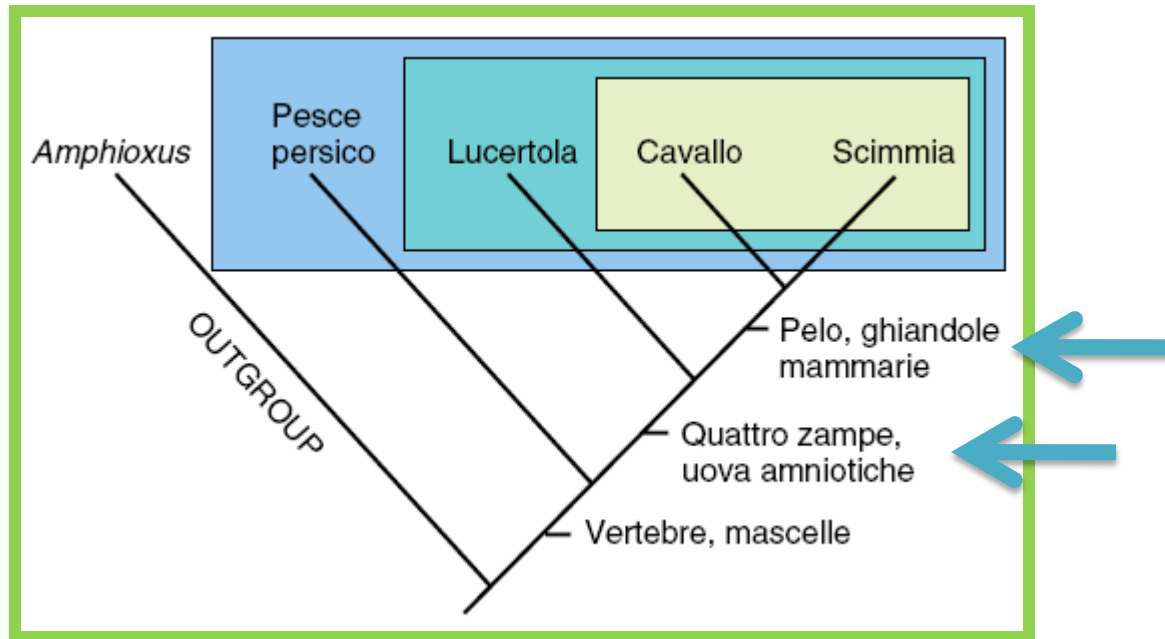
Cladogramma

I cladogrammi sono diagrammi basati sulla presenza di **caratteri derivati condivisi** tra le specie.

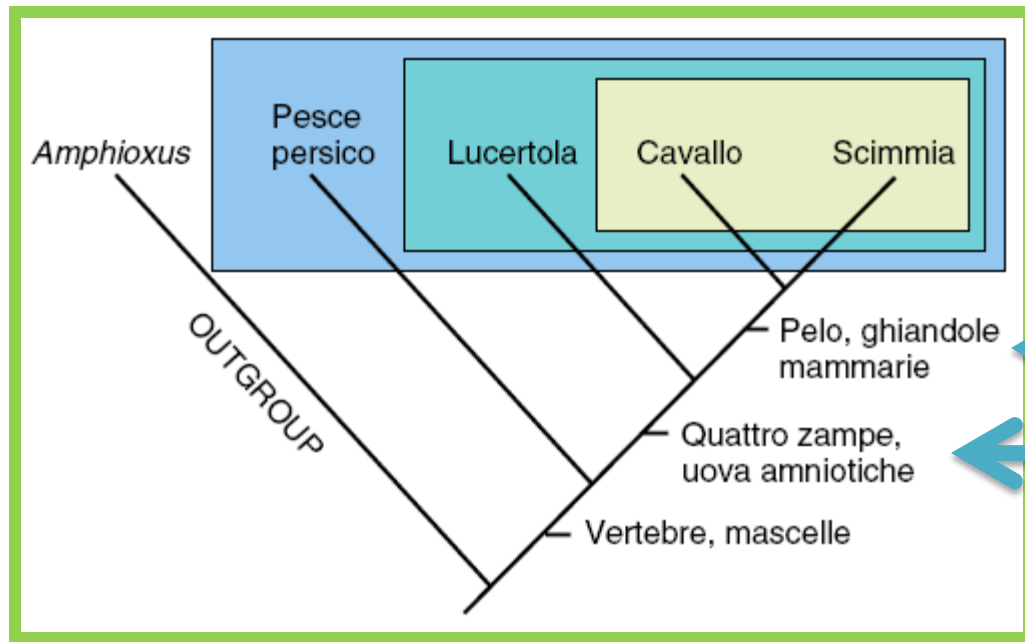
Il **gruppo interno** è l'insieme dei taxa che si stanno analizzando.

Il **gruppo esterno** è affine a quello interno ma non ne fa parte.

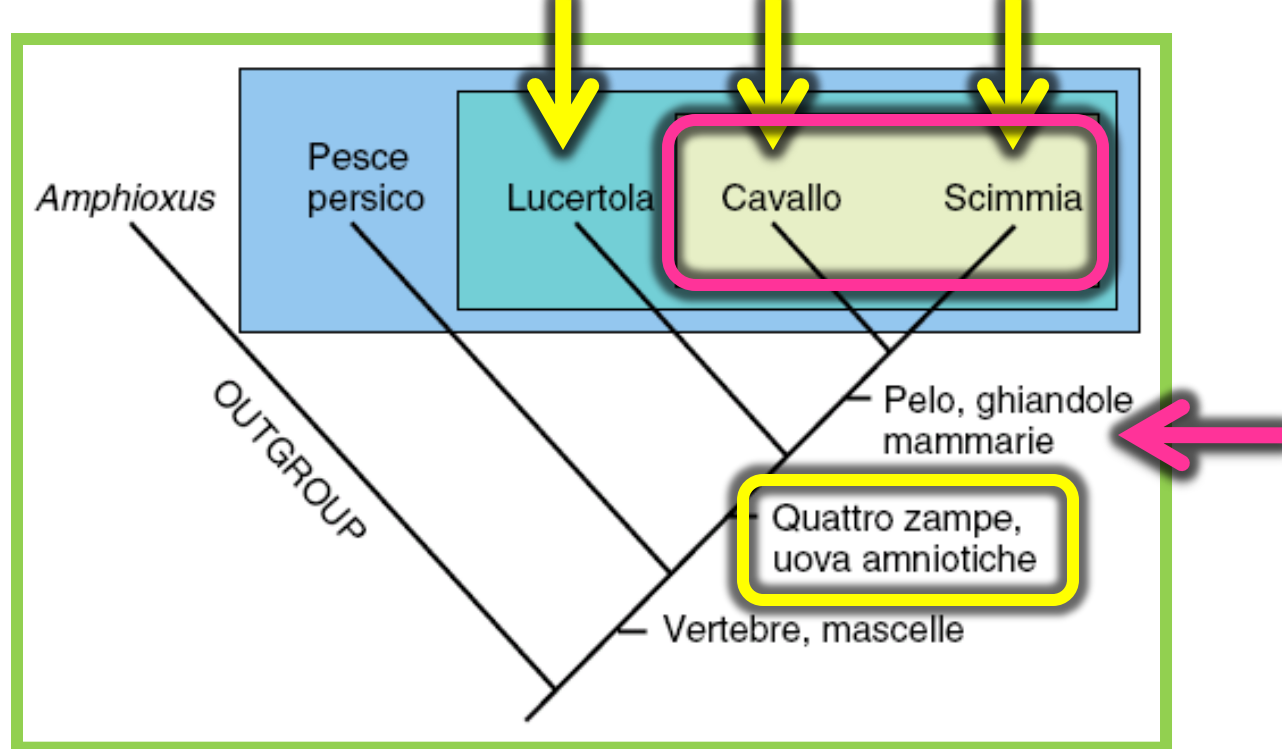




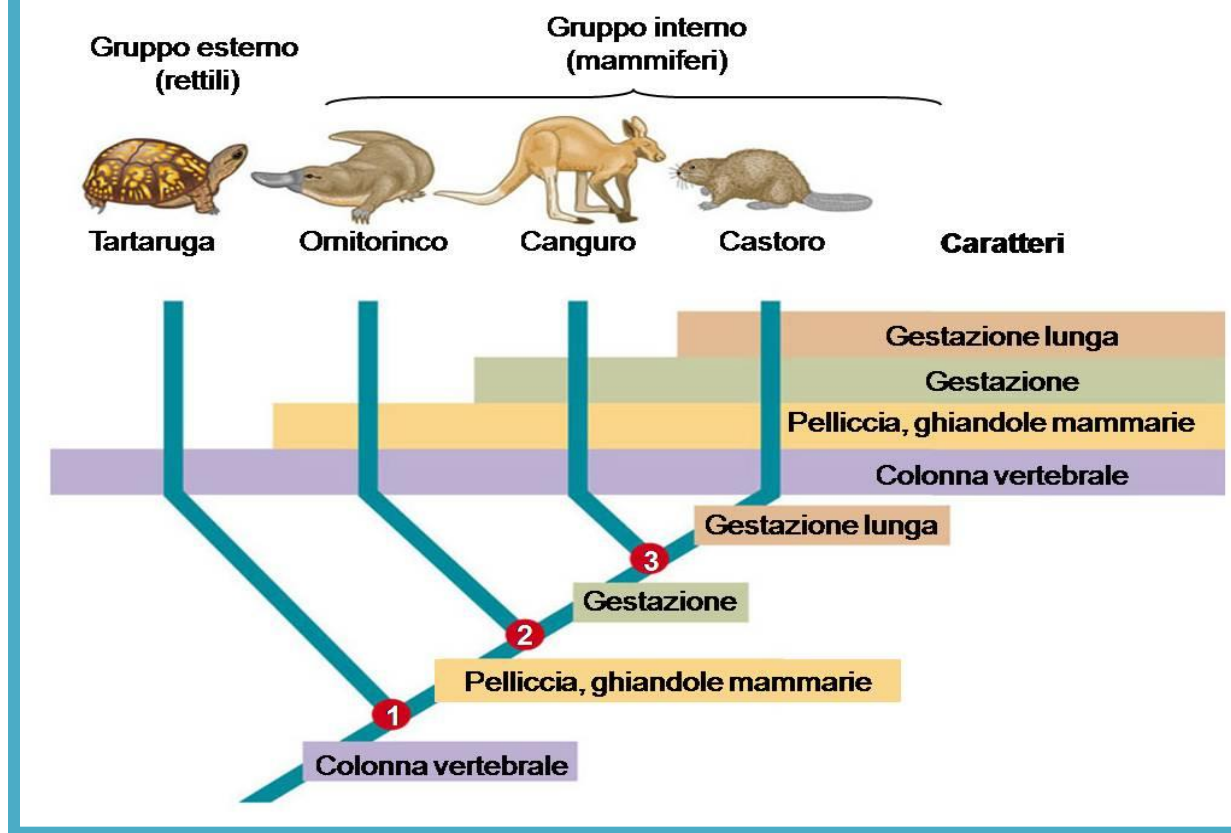
Un cladogramma rappresentato come gerarchia di taxa a livelli crescenti. *Amphioxus* è l'outgroup e il **gruppo in studio** è formato da **quattro vertebrati** (pesce persico, lucertola, cavallo, scimmia). Vengono utilizzati **quattro caratteri**, variabili fra i vertebrati, per generare un cladogramma semplice: presenza o assenza di quattro zampe, uova amniotiche, pelo e ghiandole mammarie.



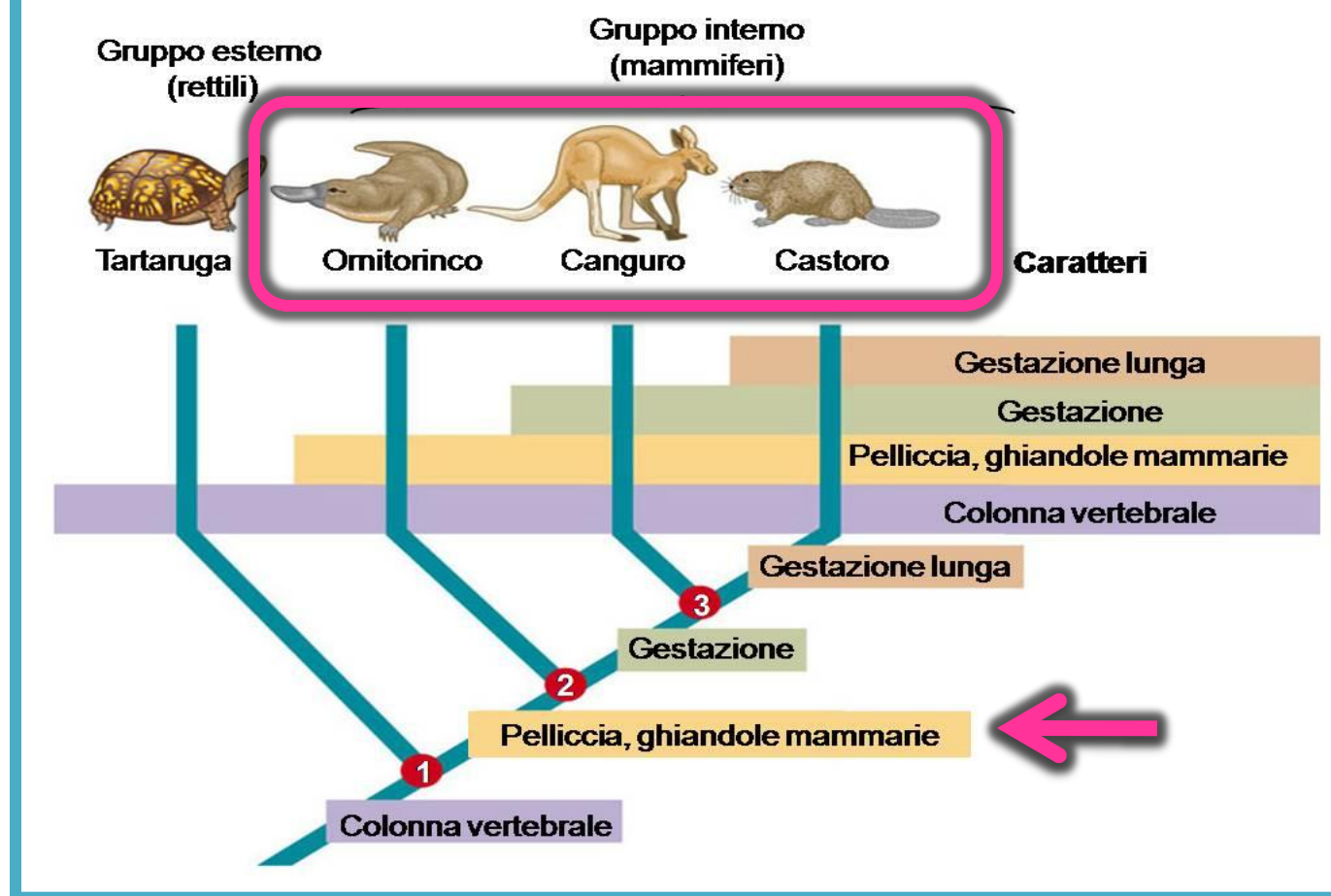
Per tutti e quattro i caratteri, l'assenza rappresenta lo stato primitivo, in quanto è la condizione presente nell'outgroup, *Amphioxus*; per ciascun carattere la presenza è invece lo stato derivato nei vertebrati.



Poiché condividono la presenza di quattro zampe e di uova amniotiche come sinapomorfie, **la lucertola, il cavallo e la scimmia formano un clade** in relazione con il persico. Questo clade è ulteriormente caratterizzato dalla presenza di **due sinapomorfie** (presenza di pelo e ghiandole mammarie) che uniscono cavallo e scimmia e li differenziano dalla lucertola. Sappiamo anche che vertebre e mascelle costituiscono sinapomorfie dei vertebrati e che *Amphioxus*, **mancando di questi caratteri**, è posizionato al di fuori del clade dei vertebrati.

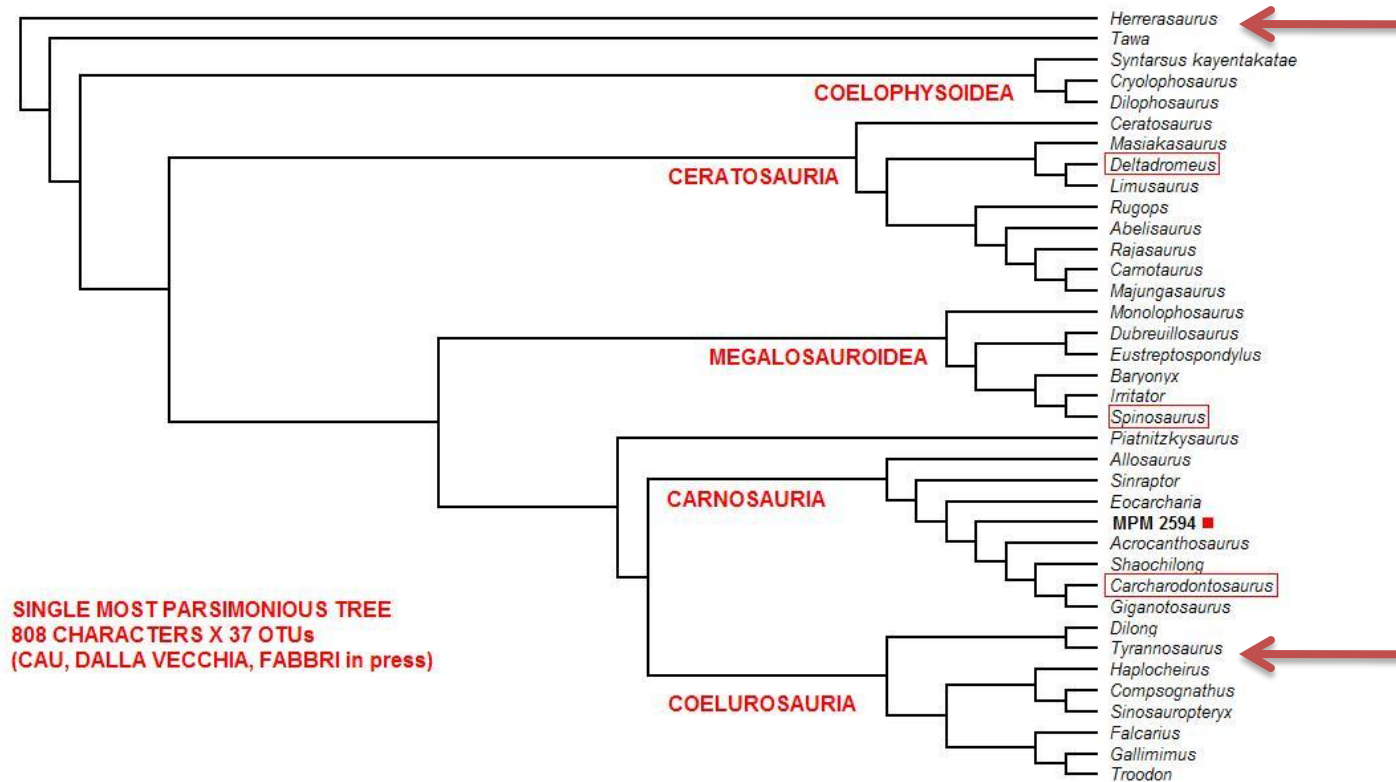


La tartaruga è l'outgroup e il gruppo in studio è formato da tre vertebrati (ornitorinco, canguro e castoro). Vengono analizzati per quattro caratteri: pelo e ghiandole mammarie, gestazione e gestazione lunga



Poiché condividono pelliccia e ghiandole mammarie, **l'ornitorinco il canguro e il castoro formano un clade** in relazione con il gruppo esterno che manca di questi caratteri. Questo clade è ulteriormente caratterizzato dalla presenza di **due sinapomorfie** (gestazione e gestazione lunga) che li differenziano dall'ornitorinco e che uniscono canguro e castoro.

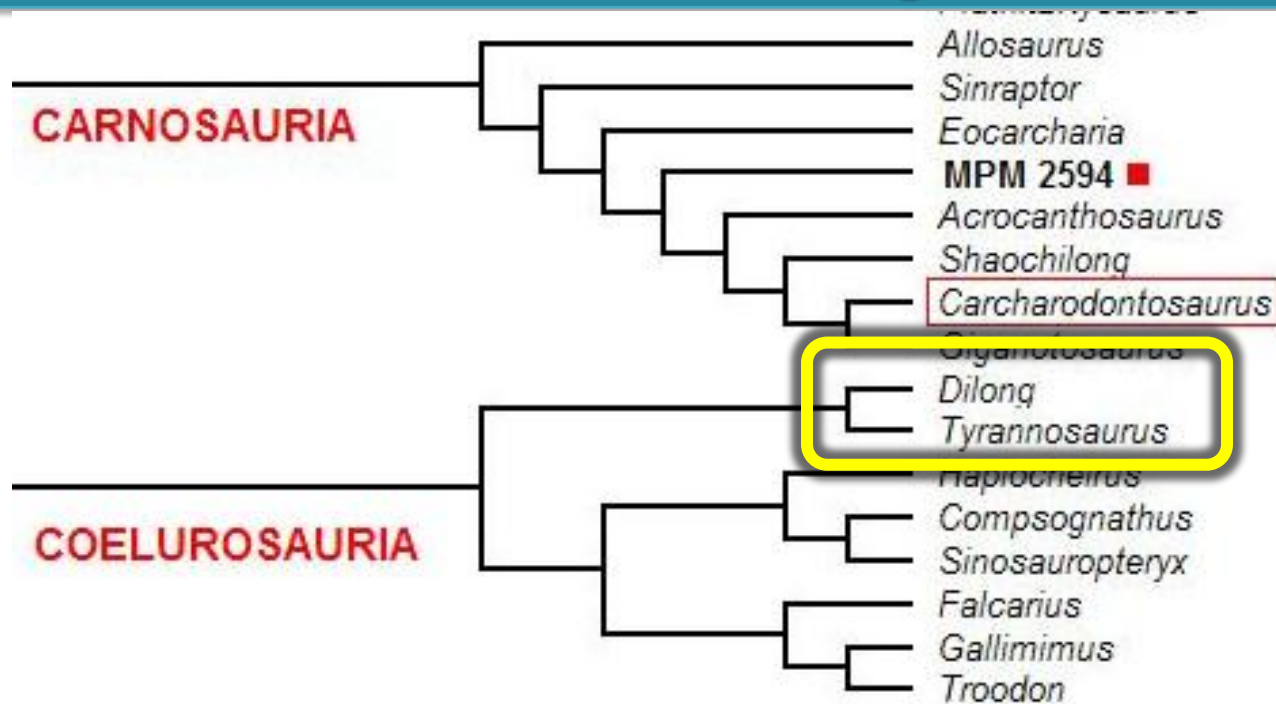
In un cladogramma non esiste la dimensione-tempo...



Il grafico mostra una ramificazione da sinistra a destra. Le ramificazioni terminano con delle specie. Si va da **Herrerasaurus** (Triassico Superiore) a **Tyrannosaurus** (fine del Cretacico).

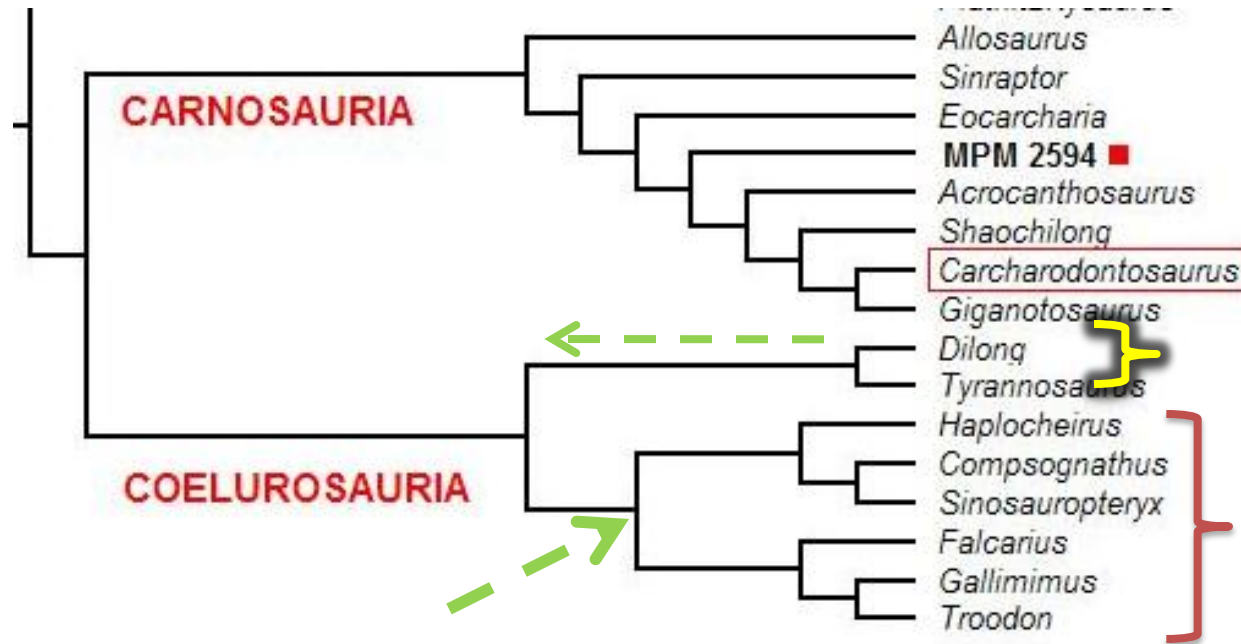
Quindi, l'allineamento alla fine dei rami **NON CORRISPONDE ALL'ETÀ DELLE SPECIE**: tutte le specie, **INDIPENDENTEMENTE** dalla loro età geologica, sono nei rami terminali. Questo fatto è la prima differenza sostanziale da un albero evolutivo classico: in un cladogramma non esiste la dimensione-tempo. Tutte le specie, dalle più antiche alle più recenti, sono nei rami terminali del grafico, tutte allineate.

In un cladogramma non esiste la dimensione-tempo...

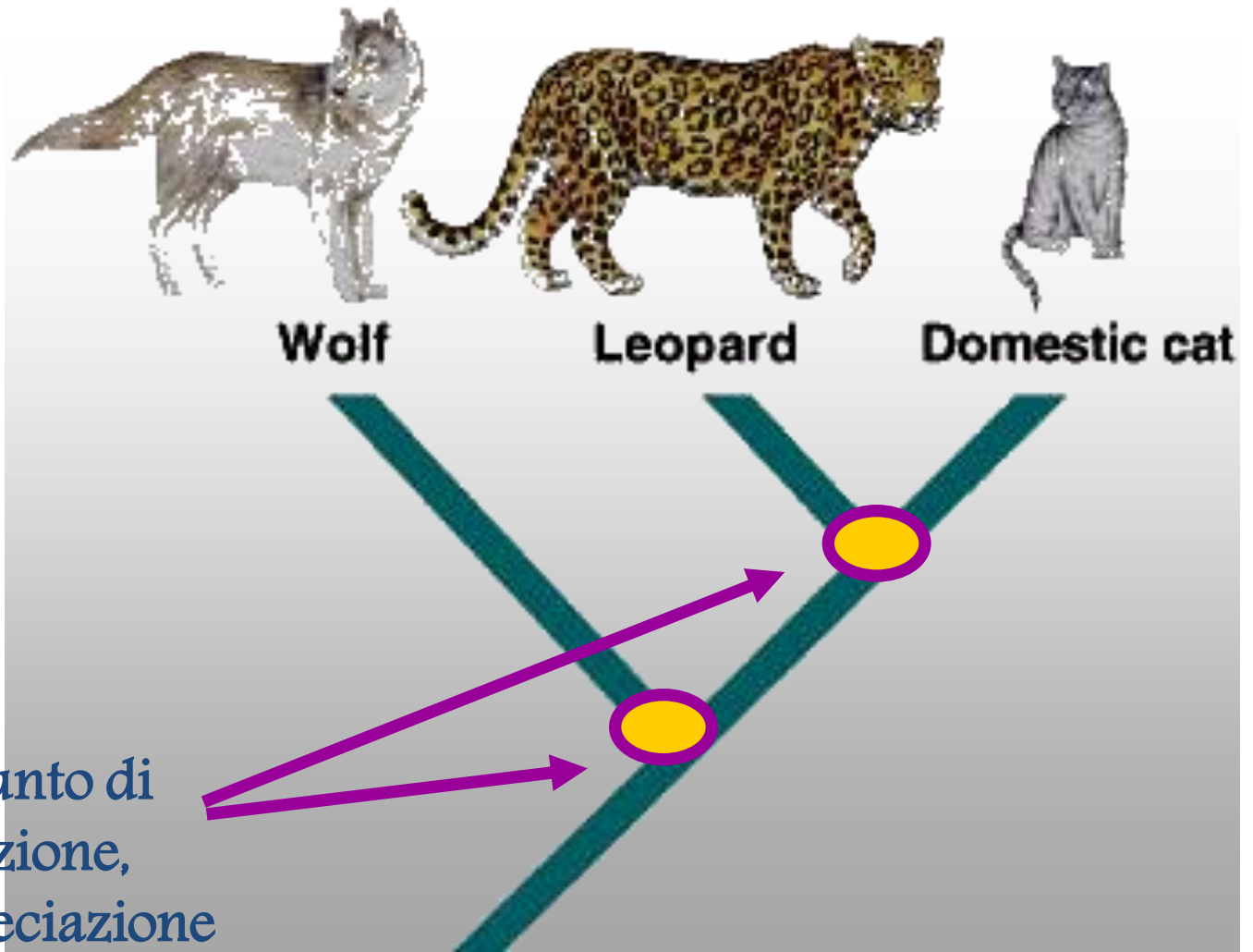


Dato che il tempo "non esiste" nel cladogramma, specie di età diverse possono stare benissimo accanto a specie più recenti. Ad esempio, vedete che **Dilong** (Cretacico Inferiore) è accanto a **Tyrannosaurus** (fine del Cretacico). Questo perché i loro rametti terminali sono più vicini tra di loro che a qualunque altro rametto. Ovvero, Dilong e Tyrannosaurus sono più strettamente imparentati tra loro che con qualunque altra specie. **La loro parentela è data dall'unione (nodo) dei loro rametti.**

In un cladogramma non esiste la dimensione-tempo...

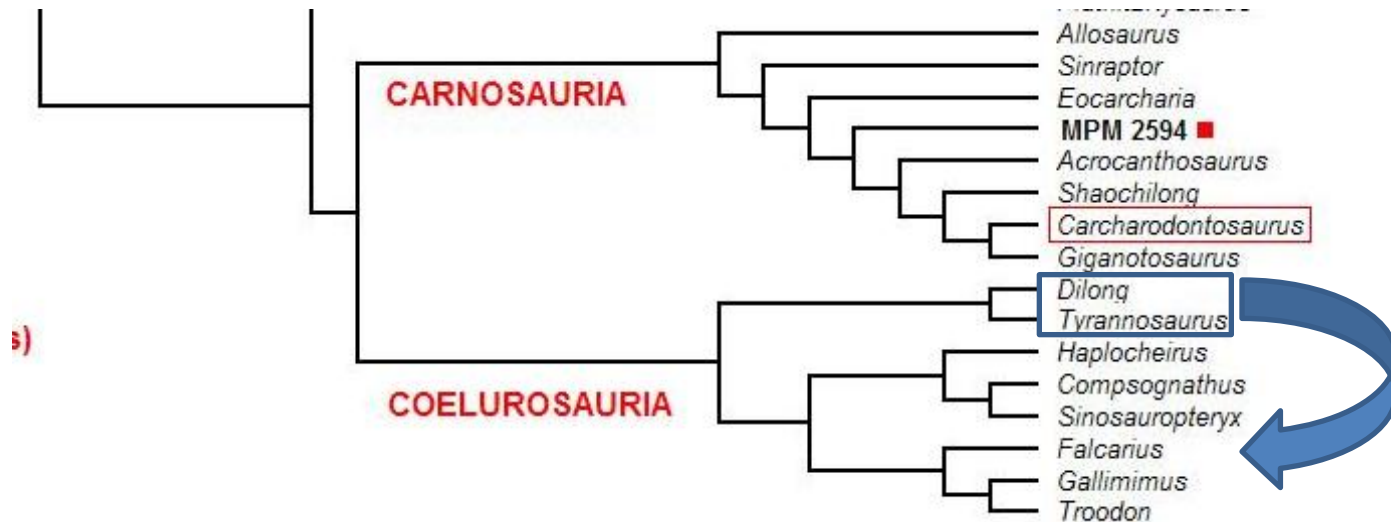


Un **nodo** è un punto da cui partono due o più linee. Se partiamo dal nodo appena citato e scorriamo lungo la linea verso la base del cladogramma (cioè verso sinistra), vedremo che il nodo "**Tyrannosaurus + Dilong**" si collega (forma un nuovo nodo) con un'altra linea, la quale, se seguita verso destra, comprenderà **una serie di ramificazioni** che portano ai seguenti generi: Haplocheirus, Compsognathus, Sinosauropteryx, Falcarius, Gallimimus e Troodon.



Nodo – punto di
ramificazione,
evento di speciazione

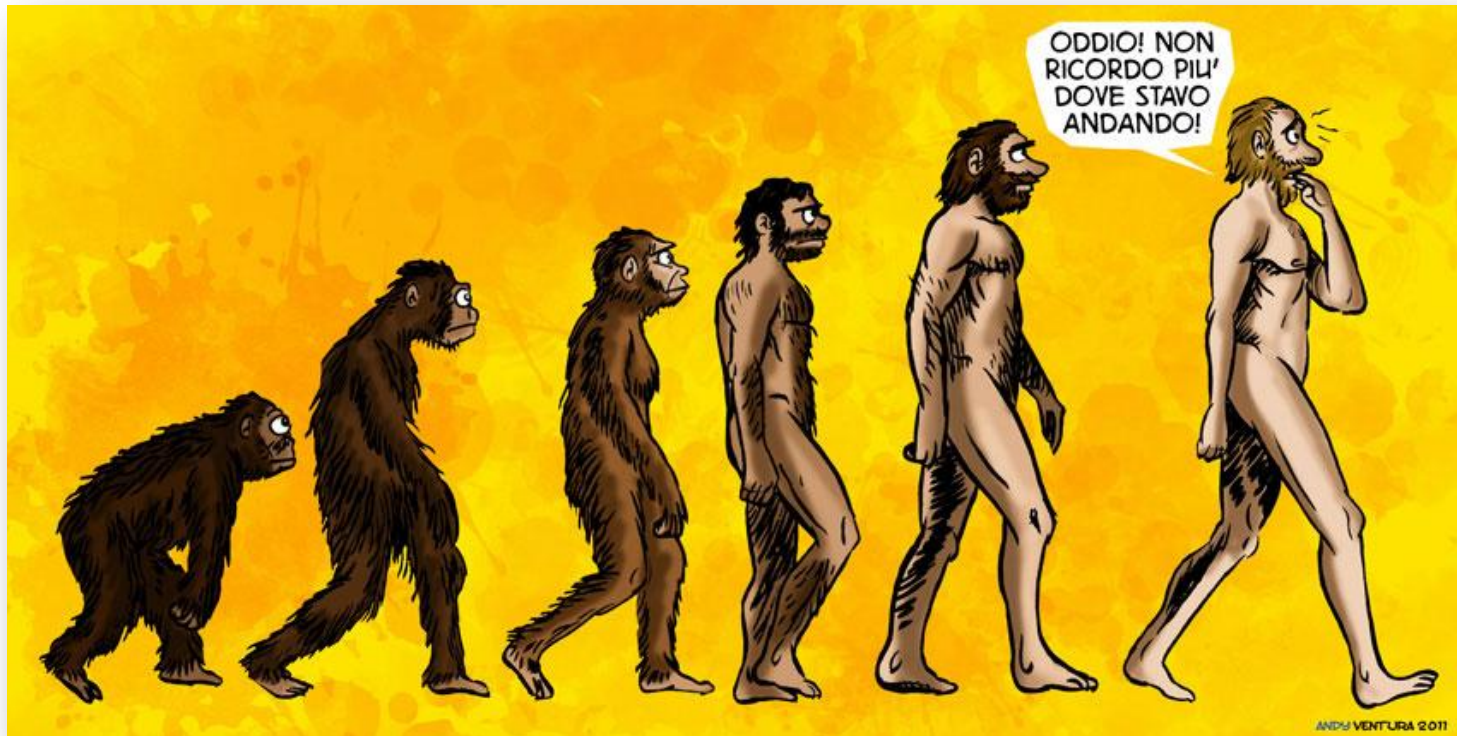
In un cladogramma non esiste la dimensione-tempo...



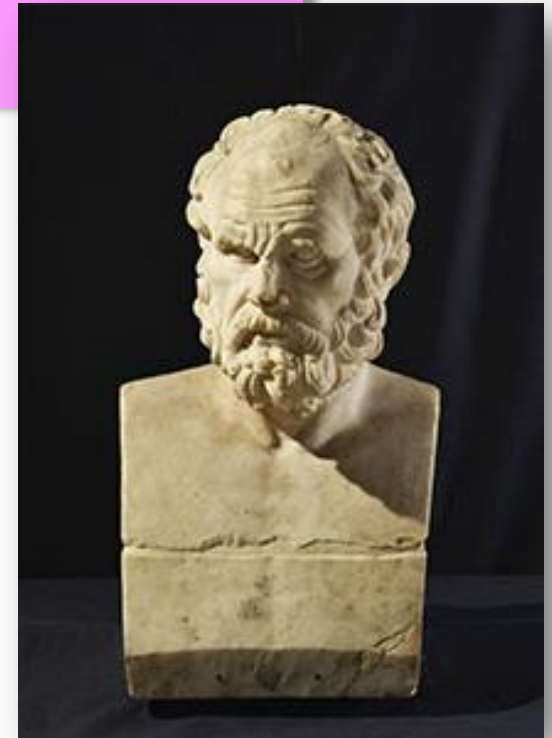
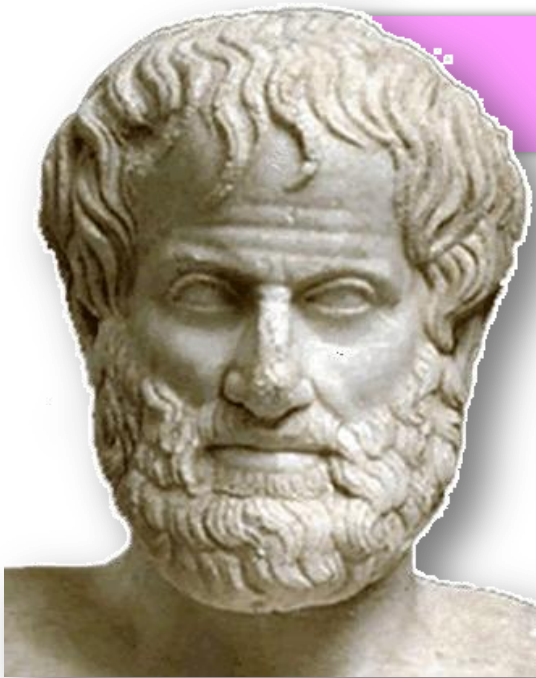
Ciò significa che 1) Tyrannosaurus e Dilong sono **più imparentati** con Haplocheirus, Compsognathus, Sinosauropteryx, Falcarius, Gallimimus e Troodon che con qualunque altra specie nel cladogramma, ma che allo stesso tempo, 2) Haplocheirus, Compsognathus, Sinosauropteryx, Falcarius, Gallimimus e Troodon sono **più imparentati tra di loro** che con Dilong e Tyrannosaurus (e le restanti specie). In generale, quindi, **tanti più nodi due specie condividono, tanto più esse sono imparentate.**

L'evoluzione

Comparsa di nuove specie da specie preesistenti. Gli organismi cambiano aspetto nel tempo in risposta all'ambiente. **La creazione non esclude l'evoluzione**



L'evoluzione



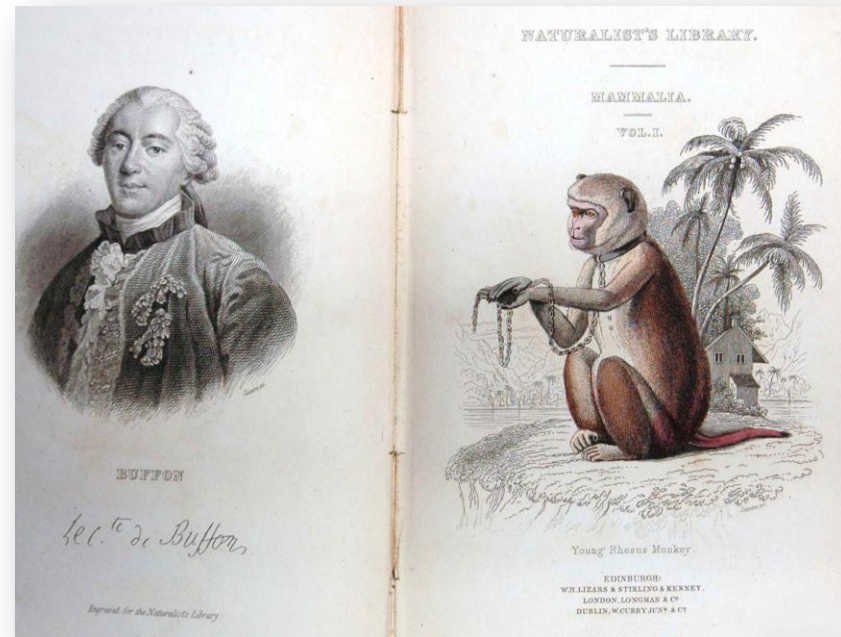
Le specie non si evolvono sono **immutabili**. Le forme di vita sono in scala gerarchica, dalle forme più semplici a quelle più complesse, all'apice l'uomo (scala naturae) (Aristotele, IV sec. a.C.)

“Le forme di vita più semplici precedono quelle complesse. Gli uomini derivano dai pesci” (Anassimandro, VI sec. a.C.)

Per circa 2000 anni nessuno si è posto più il problema....

L'evoluzione: George- Louis Buffon

Le specie viventi si trasformano nel tempo. Nel 1700 lo studio dei fossili dimostrava l'esistenza di antichi organismi talvolta molto diversi da quelli attuali, suggerendo che le specie viventi si **TRASFORMANO** nel tempo. Il naturalista Georges-Louis Buffon (1707-1788) avanzò l'ipotesi che i viventi si fossero originati da un esiguo numero di antichissimi antenati



George- Louis Buffon
(1707-1788)

L'evoluzione: George- Louis Buffon

George- Louis Buffon intuì che tutte le specie, sia vegetali che animali, **non sono fisse** nella forma e funzione (quindi andava contro la teoria fissista), ma in realtà, nel momento in cui una determinata specie vegetale o animale ha dato origine a una **forma migliorata** (si dirà con Darwin "evoluta", termine che all' epoca non esisteva ancora), la **precedente versione** della medesima, **scompare**. Quindi Buffon, insieme a Lamarck che successivamente appoggerà molte delle sue teorie, è stato il primo, cento anni prima di C. Darwin, a dare una **impronta dinamica agli organismi viventi e alle manifestazioni vitali**

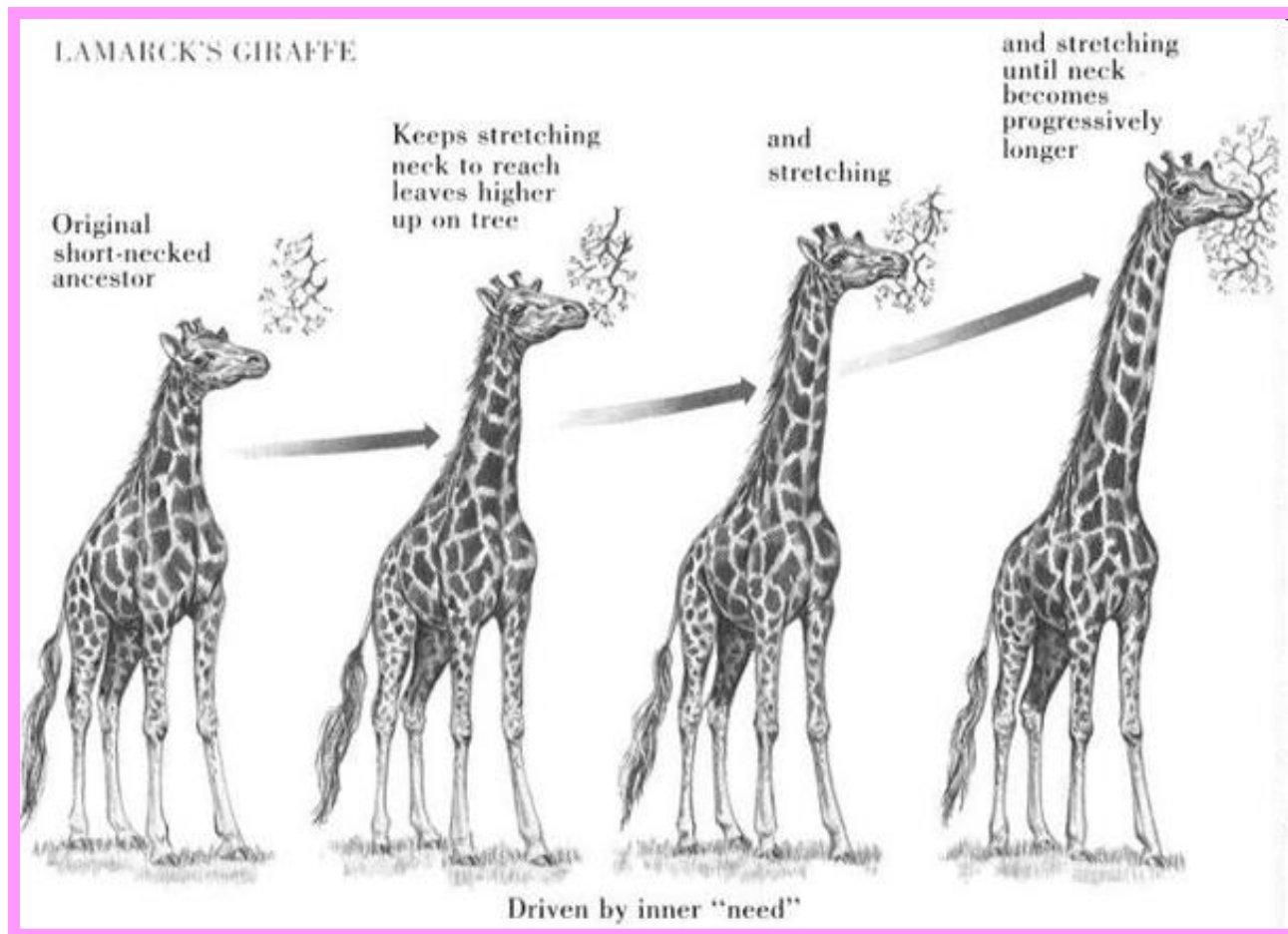
I principi dell'evoluzione: il contributo di Lamarck



Jean-Baptiste Lamarck
(1744-1829)

La prima teoria coerente sull'evoluzione dei viventi va attribuita al filosofo francese **Lamarck** che formulò la sua **teoria dell'evoluzione per ereditarietà dei caratteri acquisiti**. Secondo Lamarck ogni specie deriva da altre preesistenti, strutturalmente più semplici.

La loro evoluzione è resa possibile dall'**interazione** che esse hanno con i diversi ambienti in cui si irradiano e dalle modificazioni delle abitudini e della dieta.

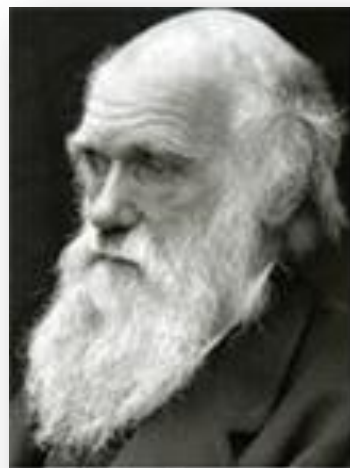


L'uso continuo di un organo ne avrebbe provocato l'allungamento. Il carattere così acquisito sarebbe stato poi **trasmesso alla prole** portando, di generazione in generazione, al collo lunghissimo tipico delle giraffe attuali. Alla luce delle attuali conoscenze di genetica questa interpretazione è **INFONDATA**.

Gli aspetti più interessanti della teoria di Lamarck sull'evoluzione furono l'aver considerato l'**ambiente** come un elemento importante della dinamica evolutiva.

Malgrado lo schema lamarckiano venisse ben presto trascurato, molti biologi erano convinti che i resti **fossili** e le **analogie** tra forme estinte e forme viventi potessero trovare convincente spiegazione solo ammettendo che le **specie attuali si fossero evolute da specie preesistenti**. Restava da capire come ciò fosse avvenuto.

Nel 1858 **Darwin** e **Wallce** indipendentemente l'uno dall'altro, fornirono le **prove** che la forza motrice dei cambiamenti evolutivi era la **selezione naturale**.



Ch. Darwin

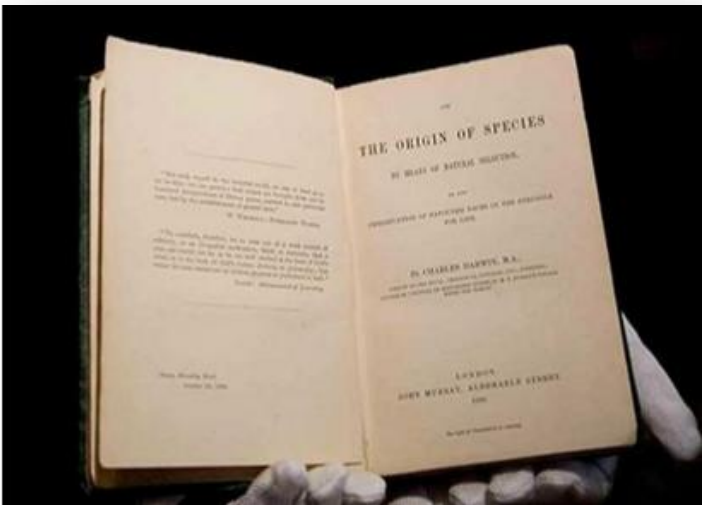


Alfred Russel Wallace

Le osservazioni di Darwin

Darwin ipotizzò che nel corso delle ere geologiche si era avuta una continua formazione di **nuove specie da specie preesistenti, attraverso il processo di “discendenza con variazioni”** o evoluzione. Prima di Darwin l’origine delle specie era rimasta il “mistero dei misteri” in quanto, nel periodo di storia documentata, nessuna nuova specie era stata riconosciuta.

Nel XIX venne elaborata la *teoria dell’evoluzione attraverso la variabilità della discendenza guidata dalla selezione naturale*. Questa teoria fu resa nota nel 1858 da Darwin e Wallace, entrambi naturalisti britannici che avevano viaggiato molto in Paesi tropicali.



24 novembre 1859



Darwin e il principio dell'evoluzione



Charles Robert Darwin
(1809-1882)

“Durante il mio viaggio a bordo della nave sua Maestà, Beagle, in qualità di naturalista, fui moto colpito . . . dalla distribuzione degli esseri viventi . . .”



Il Beagle sarebbe dovuto originariamente salpare il 24 ottobre 1831, ma a causa di ritardi nei preparativi la partenza fu posticipata a dicembre. Tentò di salpare il 10 dicembre, ma incappò in una tempesta. Finalmente, il 27 dicembre alle 14:00 Beagle lasciò il porto di Plymouth per quella che sarebbe diventata una spedizione scientifica rivoluzionaria.



Il Beagle attraversò l'**Oceano Atlantico**, compì dettagliate rilevazioni idrografiche lungo le coste della parte meridionale del Sud America, poi passò l'Oceano Pacifico, raggiunse Tahiti e l'Australia per poi concludere la circumnavigazione del globo. La spedizione era inizialmente pianificata per durare due anni, ma in realtà ne furono impiegati ben cinque.

Le osservazioni di Darwin



“...mi venne improvvisamente da pensare che le modificazioni favorevoli tenderebbero ad essere conservate e quelle sfavorevoli ad essere eliminate.....” (Darwin, Autobiografia)

Le osservazioni di Darwin

Nel 1831 Darwin a bordo del Beagle ebbe modo di esplorare le coste del Sudamerica. Era partito convinto della immutabilità della specie ma le esperienze vissute sul campo gli fecero cambiare presto idea. Osservò infatti un **serpente dotato di arti posteriori rudimentali** che definì *“il passaggio grazie al quale la Natura collega le lucertole ai serpenti”*. Si meravigliò al cospetto dei pinguini che hanno ali non per volare in aria ma per remare i acqua.

La sosta più significativa fu quella alle isole Galapagos. Qui Darwin conobbe le tartarughe giganti e constatò che isole diverse ospitano specie diverse di tartarughe.



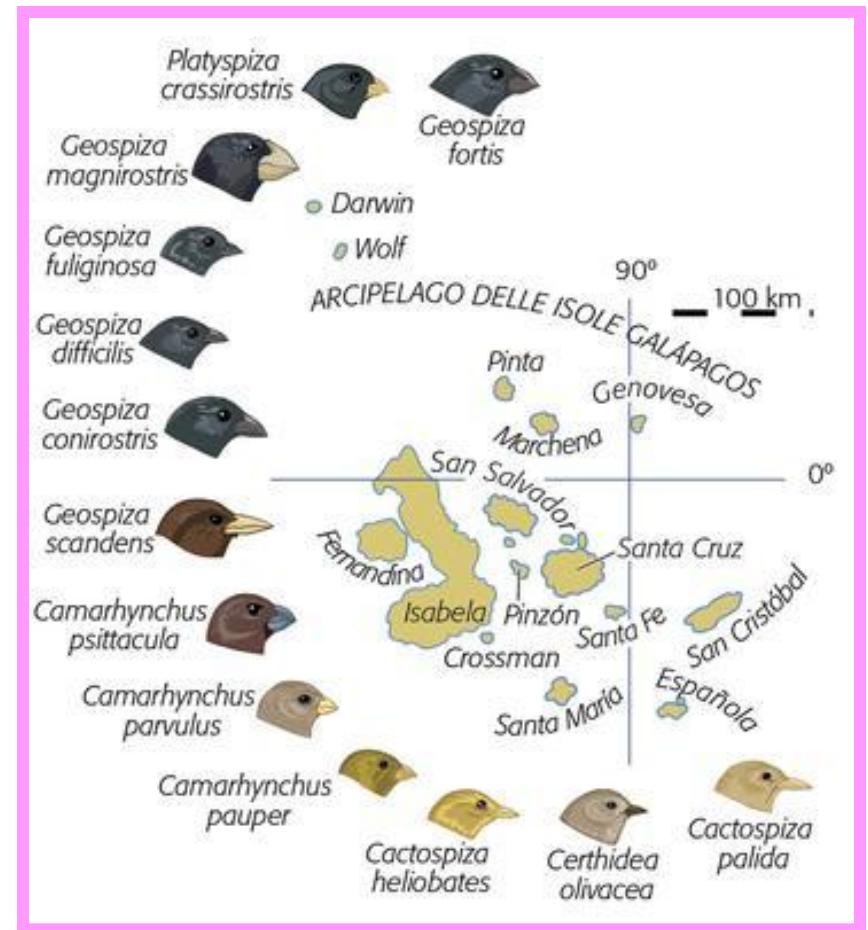
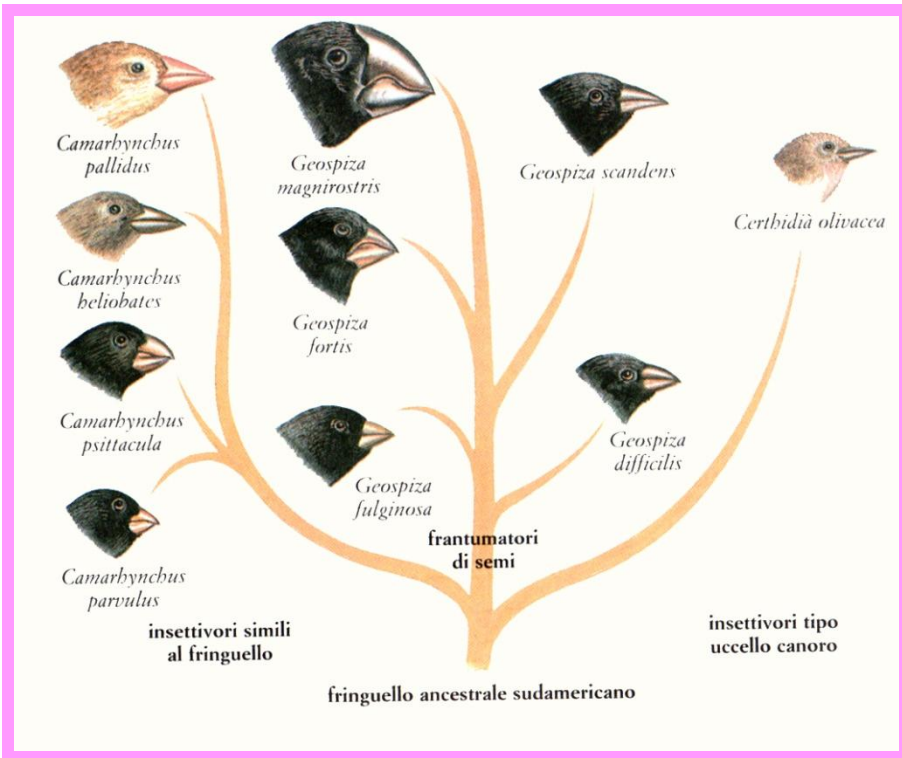
Le osservazioni di Darwin

Si avvide inoltre che le isole **non abitate dalle tartarughe** sono dimora di fichi d'india dalle tipiche foglie succose, invece sulle isole dove questi animali sono presenti, i fichi d'india sviluppano **tronchi robusti** che sostengono molto in alto foglie carnose e i frutti ben al di fuori della portata delle voraci mascelle a becco dei rettili.

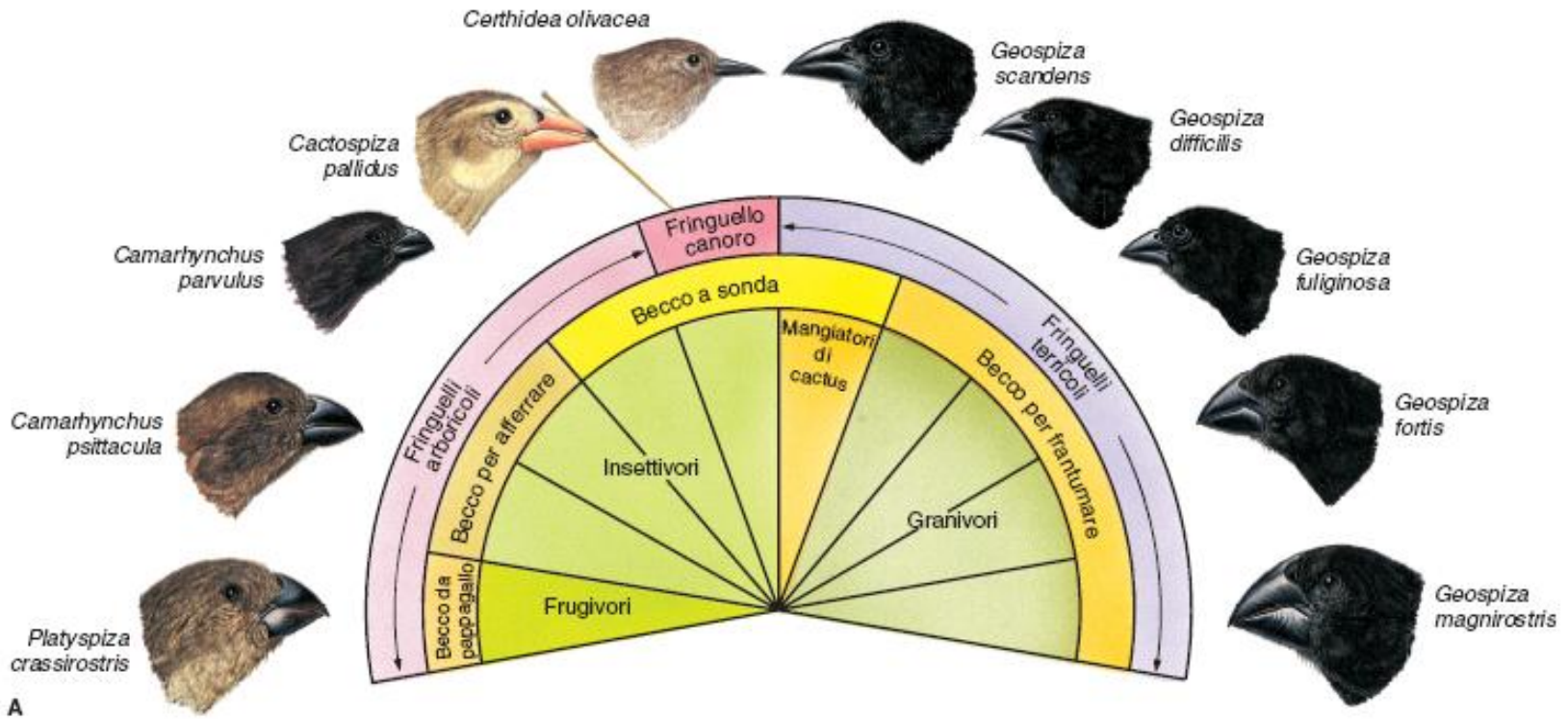


Le osservazioni di Darwin

Darwin osservò che alcune specie di uccelli, in particolare fringuelli, si presentavano con diverse varietà da isola a isola.



Le osservazioni di Darwin

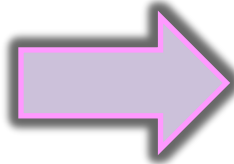


A

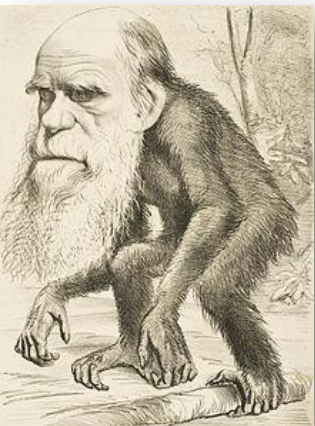
I fringuelli sono in genere granivori con grossi becchi adatti a frantumare semi duri. Migliaia di anni fa uno o più esemplari perdetisi durante una migrazione o portati fuori rotta da una tempesta, approdarono alle Galapagos, dove l'assenza di competitori consentì loro di procurarsi **semi e insetti a volontà**. A poco a poco gruppi diversi di fringuelli svilupparono **adattamenti particolari** (tipo becco più affusolato) **per sfruttare ogni possibile fonte alimentare**.

La teoria di Darwin consiste di tre conclusioni fondate su quattro osservazioni

Osservazione 1: le popolazioni naturali di ogni specie sono potenzialmente in grado di **moltiplicarsi** con rapidità



Osservazione 2: malgrado ciò le dimensioni di una popolazione rimangono relativamente **costanti** nel tempo.

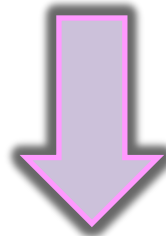


CONCLUSIONE 1:

a ogni generazione molti individui **muoiono** in tenera età, non riescono a riprodursi, generano pochi figli o comunque **figli meno idonei**, incapaci a loro volta di sopravvivere e riprodursi.

La teoria di Darwin consiste di tre conclusioni fondate su quattro osservazioni

Osservazione 3: i singoli individui di una popolazione si differenziano per la capacità di acquisire risorse, sopportare condizioni ambientali estreme, evitare la predazione ecc.

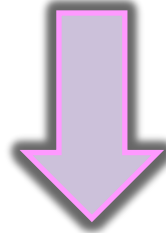


CONCLUSIONE 2:

il numero di discendenti vitali di un organismo dipende dalle sue possibilità di **adattamento** all'ambiente; di conseguenza gli individui meglio adattati generano una prole più numerosa.
Questa è la **selezione naturale**.

La teoria di Darwin consiste di tre conclusioni fondate su quattro osservazioni

Osservazione 4: almeno una parte della variabilità individuale è dovuta a **differenze genetiche** che possono essere ereditate.



CONCLUSIONE 3:

nel succedersi delle generazioni, un processo riproduttivo tra individui con **corredo genetico diverso** modifica la composizione genetica globale della popolazione. Questa è l'**evoluzione mediante selezione naturale**.



Attenzione!!!!



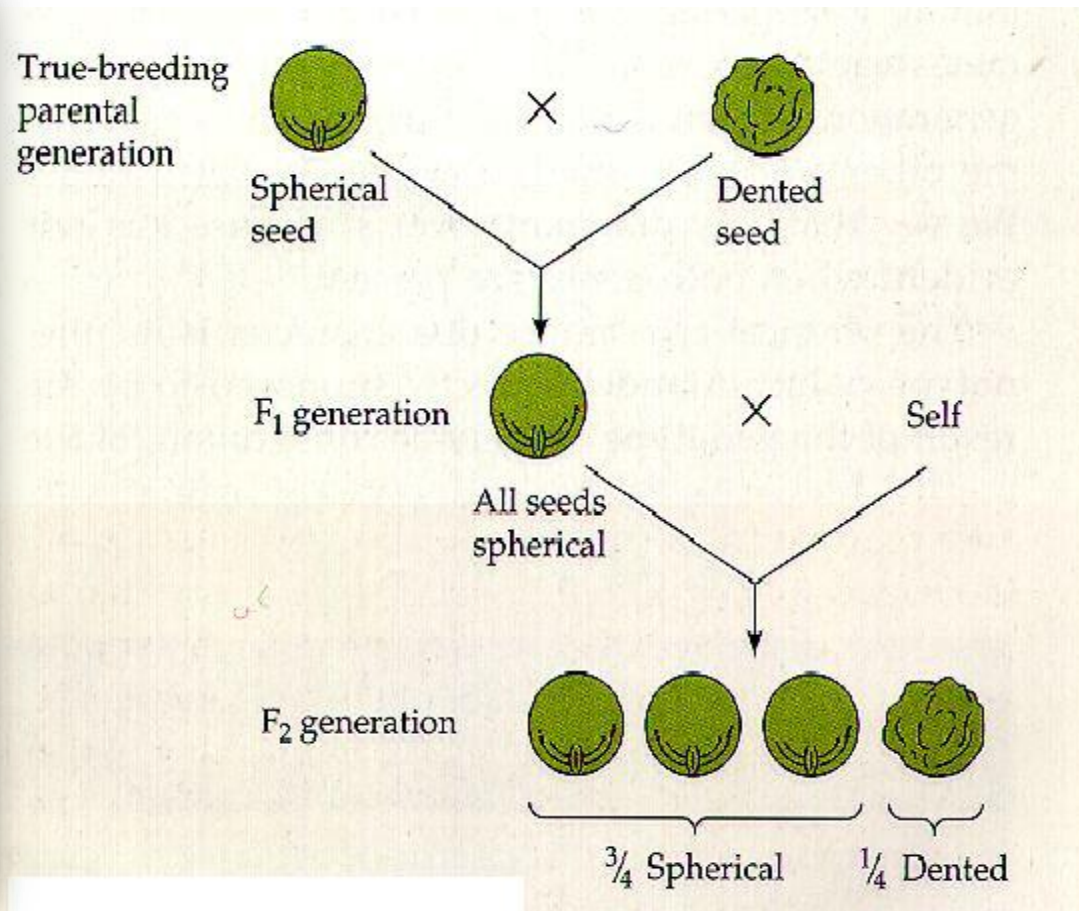
I principi della **genetica NON** erano stati ancora scoperti quando Darwin scrisse “L’origine delle specie”. L’osservazione n.4 costituiva un **assioma non dimostrato** e un grave punto di debolezza nella sua teoria.

Non potendo spiegare il modo in cui opera l’ereditarietà, Darwin sosteneva che le variazioni nelle popolazioni naturali si manifestano per **puro caso**. La genetica molecolare ha oggi confermato l’esattezza dell’ipotesi di Darwin: **le variazioni sono effettivamente la conseguenza di mutazioni casuali nel DNA.**

Darwin non conosceva Mendel e non capì con quali meccanismi venivano trasmessi i caratteri ereditari



Gregor Mendel (1822-1884)



Neo-darwinismo o sintesi moderna

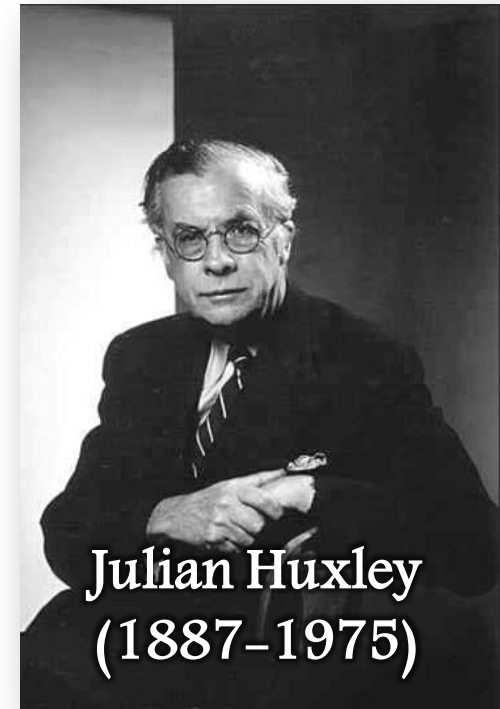
La riscoperta, agli inizi del Novecento, dell' opera di Mendel, i successivi studi di genetica di popolazioni e, naturalmente, la nascita della biochimica e la conseguente scoperta della struttura del DNA, della replicazione e della trasmissione dell'informazione genetica, **apportarono ulteriori conferme alla teoria evolutiva** e spiegarono in modo soddisfacente i meccanismi che determinano le trasformazioni delle specie nel tempo.

Si produsse, quindi, una **sintesi di idee** che portò alla cosiddetta **teoria sintetica dell'evoluzione o neodarwinismo**, che si basa essenzialmente sulla moderna interpretazione genetica della selezione naturale.


Neo-darwinismo o sintesi moderna

Gli aspetti fondamentali della teoria sintetica dell'evoluzione sono :

1. Tutti gli organismi **discendono** sicuramente da un **unico capostipite**
2. Nascono più individui di quanti ne possano sopravvivere.
3. La **variabilità individuale** è frutto delle **mutazioni** che, attraverso ricombinazioni alleliche, interazioni geniche e crossing-over, arricchiscono il campionario dei diversi aspetti che ogni carattere può assumere (becco...)
4. L'**evoluzione** è un fenomeno di popolazione e non **opera** su un genotipo ma **sull'intero patrimonio genetico (pool genico)**
5. La **selezione naturale** preserva le mutazioni vantaggiose, i cui portatori aumenteranno di **frequenza da una generazione all'altra**, ed elimina più o meno rapidamente quelle svantaggiose.



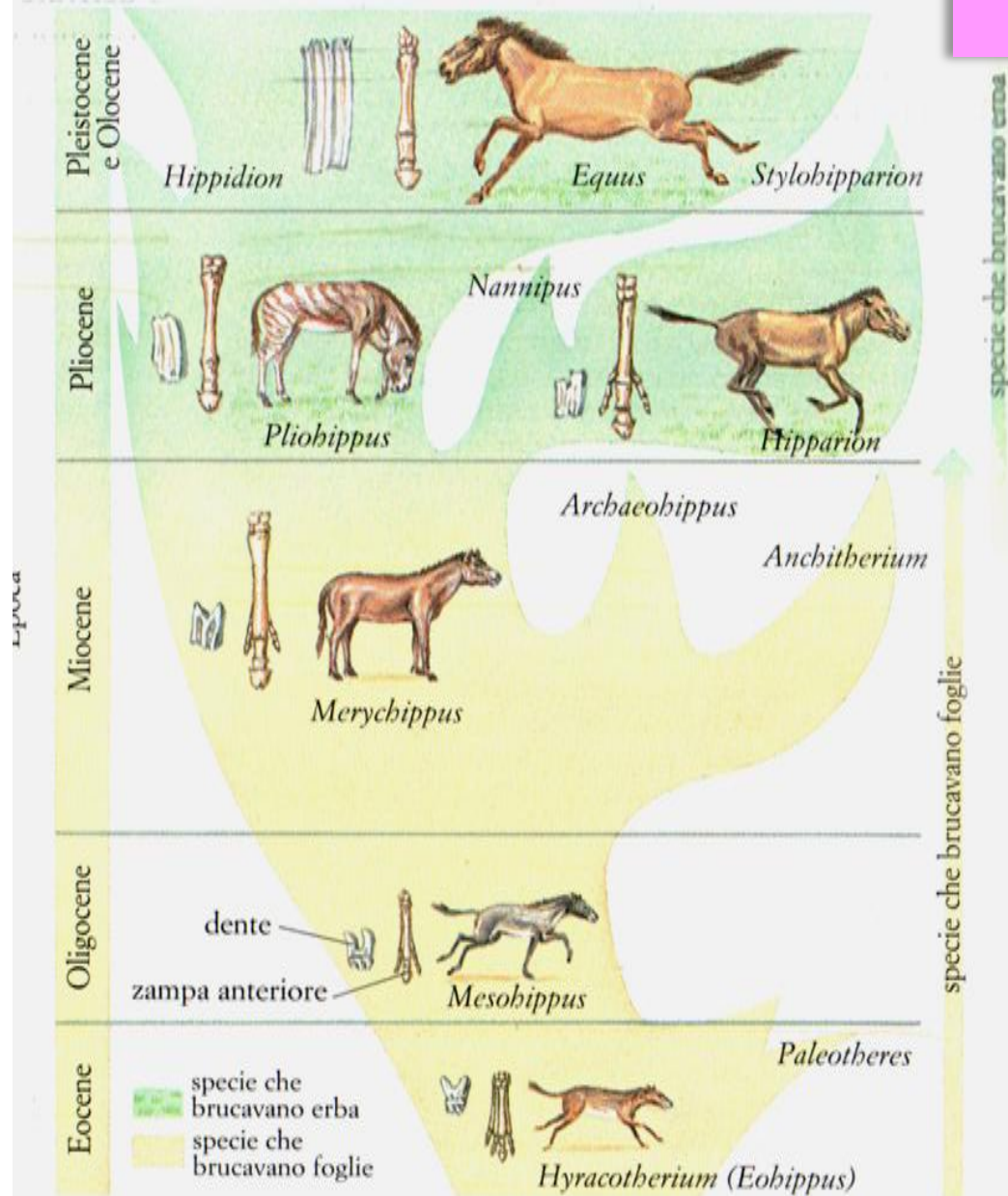
Julian Huxley
(1887-1975)



Nel pool genico, **ogni nuovo gene** si originerebbe a causa di **mutazioni**, errori casuali che si verificano a livello genetico. Una volta che, mediante tali mutazioni, si è formata una nuova variante di un gene, questa **entra a far parte del pool genico della popolazione** cosicché, mediante la **riproduzione** sessuale, essa può venire trasmessa ad altri individui.

Consideriamo, ad esempio, gli alleli responsabili della **lunghezza delle ali** in una popolazione di drosofile (moscerini della frutta): se una popolazione possiede alleli che producono **ali lunghe** e un'altra **ali corte**, questa differenza di caratteri può riflettersi in tassi di **mortalità diversi**, oppure nella **differente capacità di volare** che **permette all'una, ma non all'altra, di emigrare in altri areali.**

I fossili



I fossili mettono i biologi sulle tracce di organismi appartenenti a specie ancestrali rispetto a quelle moderne. La serie meglio conosciuta è costituita dalle testimonianze degli equidi, da cui si sono sviluppati i cavalli.

Negli ultimi 50 milioni di anni il cavallo si è evoluto **da piccoli equidi che brucavano nei boschi** a grandi animali adattati ai pascoli delle praterie. Tra i cambiamenti più significativi vanno citate le dimensioni, **l'anatomia delle zampe** e la circonferenza dei **denti**. Si pensa che i cavalli siano diventati più grossi per un adattamento antipredatorio. Un corpo massiccio che correva su terreni compatti favorì l'evoluzione di **grandi zoccoli duri** uniti a zampe con ossa robuste per mezzo di articolazioni elastiche e capaci di assorbire gli urti. I **denti** divennero più **voluminosi con una maggiore quantità di smalto** come adattamento ad un **mutamento della dieta** da foglie e germogli relativamente teneri a steli d'erba arbustivi.

Se un cavallo moderno avesse denti simili a quelli dell'*Hyracotherium* li consumerebbe ancora in tenerissima età e sarebbe destinato a morire di fame.

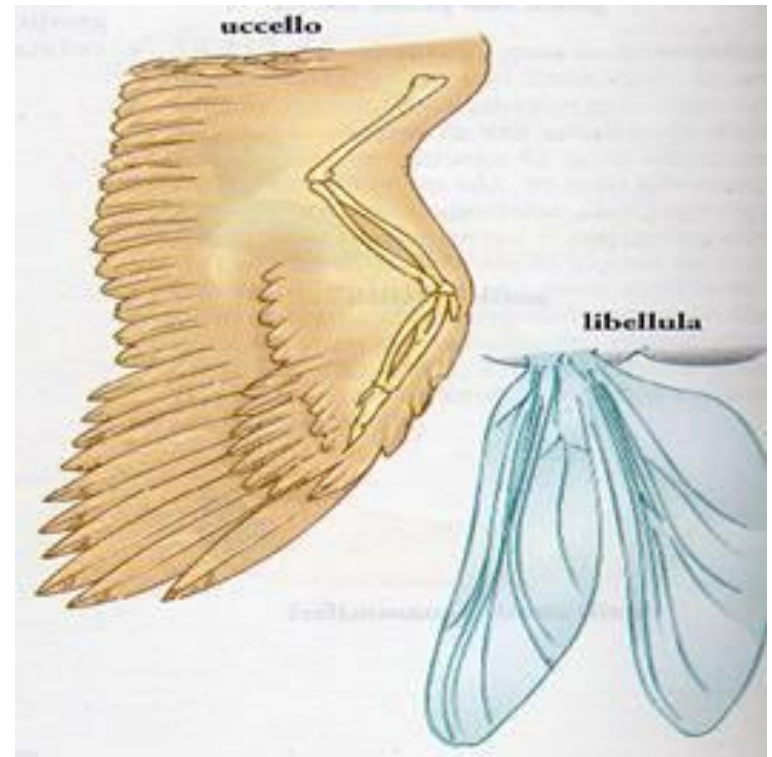
L'evoluzione convergente

L'evoluzione per selezione naturale prevede anche che specie non imparentate, che vivono in ambienti con caratteristiche analoghe, evolvano strutture **esteriori simili**. Tale processo viene definito **evoluzione convergente**.

Tuttavia quando si analizza l'anatomia interna, queste strutture, in apparenza così simili nella loro morfologia esterna e definite strutture analoghe, spesso sono completamente diverse, non essendo derivate da strutture ancestrali comuni.

L'evoluzione convergente

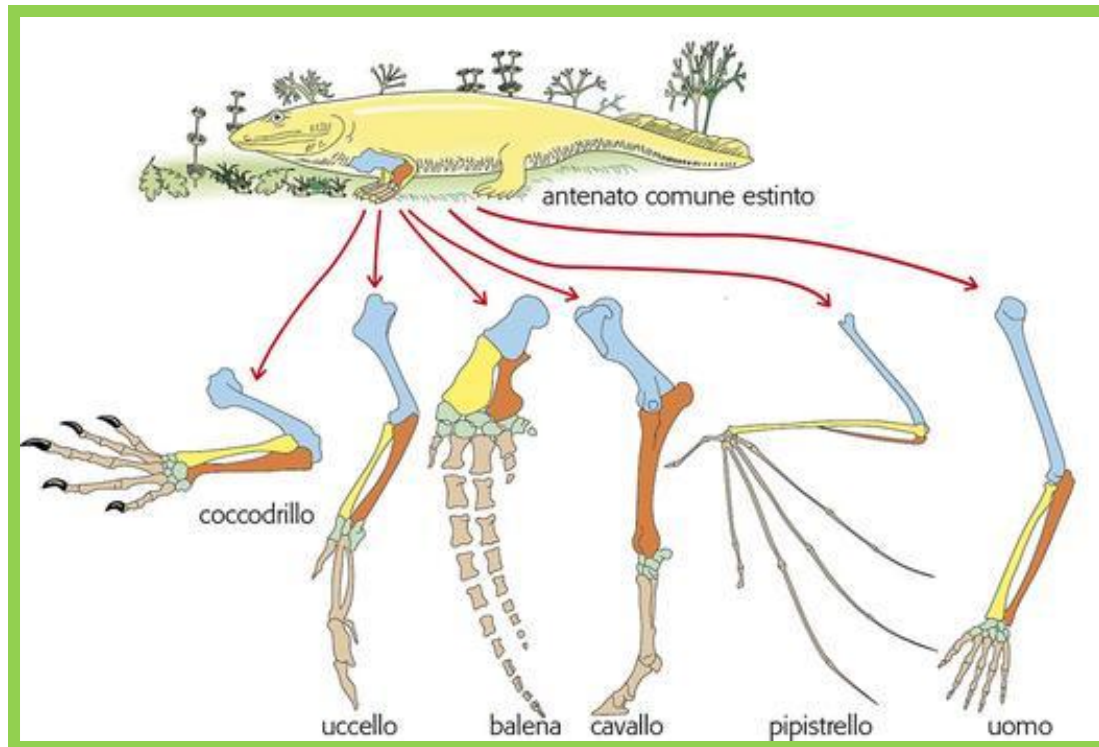
Nelle evoluzioni convergenti possono esserci strutture che svolgono la medesima funzione ma che derivano da strutture diverse e sono perciò chiamate strutture **ANALOGHE**, un esempio è rappresentato dall'occhio dei molluschi e da quello dei mammiferi oppure dalle ali di un uccello e quelle di un insetto



L'evoluzione convergente avviene quando due o più gruppi che **non sono strettamente imparentati** sviluppano **caratteri morfologici simili** nello stesso momento o col passare del tempo. In genere ciò è dovuto al fatto che si sono sviluppate **mutazioni adattative per aver occupato habitat simili** e svolto funzioni analoghe.

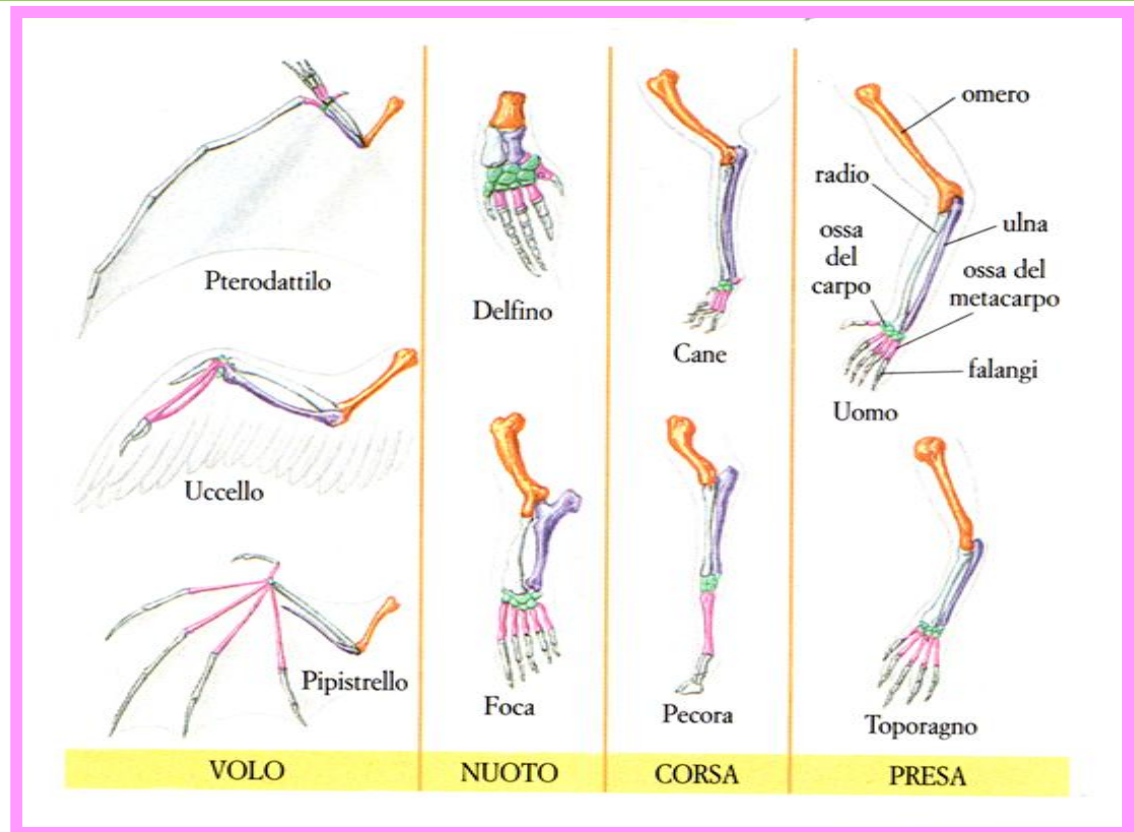
La presenza di strutture omologhe tra animali diversi è frutto di processi evolutivi

Le **strutture omologhe** mostrano una certa somiglianza tra loro perché **derivano da un antenato comune**; ne sono un esempio gli **arti anteriori di molti vertebrati** (come i coccodrilli, gli uccelli, le balene, i cavalli, i pipistrelli e gli esseri umani) che, sebbene abbiano un aspetto così diverso, sono tutti costituiti da ossa ordinate secondo uno stesso modello

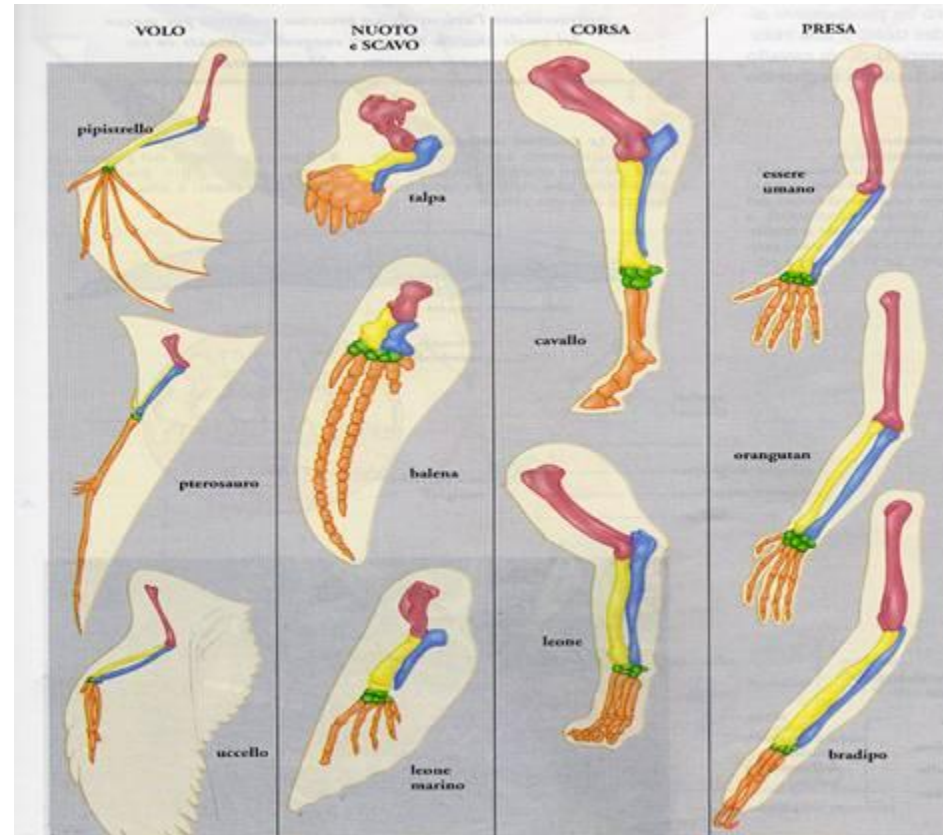


Gli esseri viventi attuali si sono adattati agli habitat e ai modelli di vita più vari. Gli **arti anteriori** degli uccelli e dei mammiferi servono a compiere attività tra loro diversissime: volare, nuotare, correre su tutti i tipi di terreno, afferrare oggetti come rami o utensili. **Nonostante la diversificazione notevole delle funzioni, la struttura dell'apparato scheletrico degli arti anteriori degli uccelli e dei mammiferi è fondamentalmente simile.**

STRUTTURE OMOLOGHE
hanno la stessa origine
evolutiva
indipendentemente dalle
differenze di funzione.



Specie diverse con un antenato comune possono evolversi in direzioni alquanto diverse e mantenere ugualmente molte caratteristiche comuni. Un esempio è l'arto primitivo comune ad alcuni vertebrati, che si è differenziato in strutture diverse, diventando, nei diversi casi, il braccio degli uomini, l'ala degli uccelli o la zampa delle rane. Queste strutture sono dette **omologhe**, perché derivano da una stessa struttura, pur sembrando differenti, infatti ciascun diverso utilizzo costituisce un adattamento specifico a un diverso stile di vita.



STRUTTURE OMOLOGHE La stessa struttura può trasformarsi in modi differenti per svolgere funzioni diverse.

Somiglianza strutturale ma non sempre funzionale!!!!

Se si osserva l'arto anteriore di pesci, degli anfibi, dei rettili, degli uccelli e dei mammiferi, si può notare come questo sia in tutti i casi costituito dagli **stessi pezzi**, più o meno sviluppati: omero, radio, ulna, ossa carpali, ossa metacarpali e falangi. Per il **diverso utilizzo** che le specie ne hanno fatto, l'arto si è **notevolmente modificato**, ma in queste diverse classi di vertebrati **ricorre sempre la stessa struttura**. Questo tipo di somiglianza viene chiamato **omologia**. In generale si può affermare che gli arti dei vertebrati mostrino lo stesso piano strutturale di base, sebbene siano **adattati** a funzioni molto diverse quali il nuoto, il volo, la cattura delle prede; essi sono definiti **organi omologhi**.

La spiegazione risulta molto semplice: **i vertebrati discenderebbero tutti da un antenato comune dal quale avrebbero ereditato le suddette strutture**.



Uomo



Gatto



Balena



Pipistrello

Le strutture OMOLOGHE costituiscono una prova dell'EVOLUZIONE

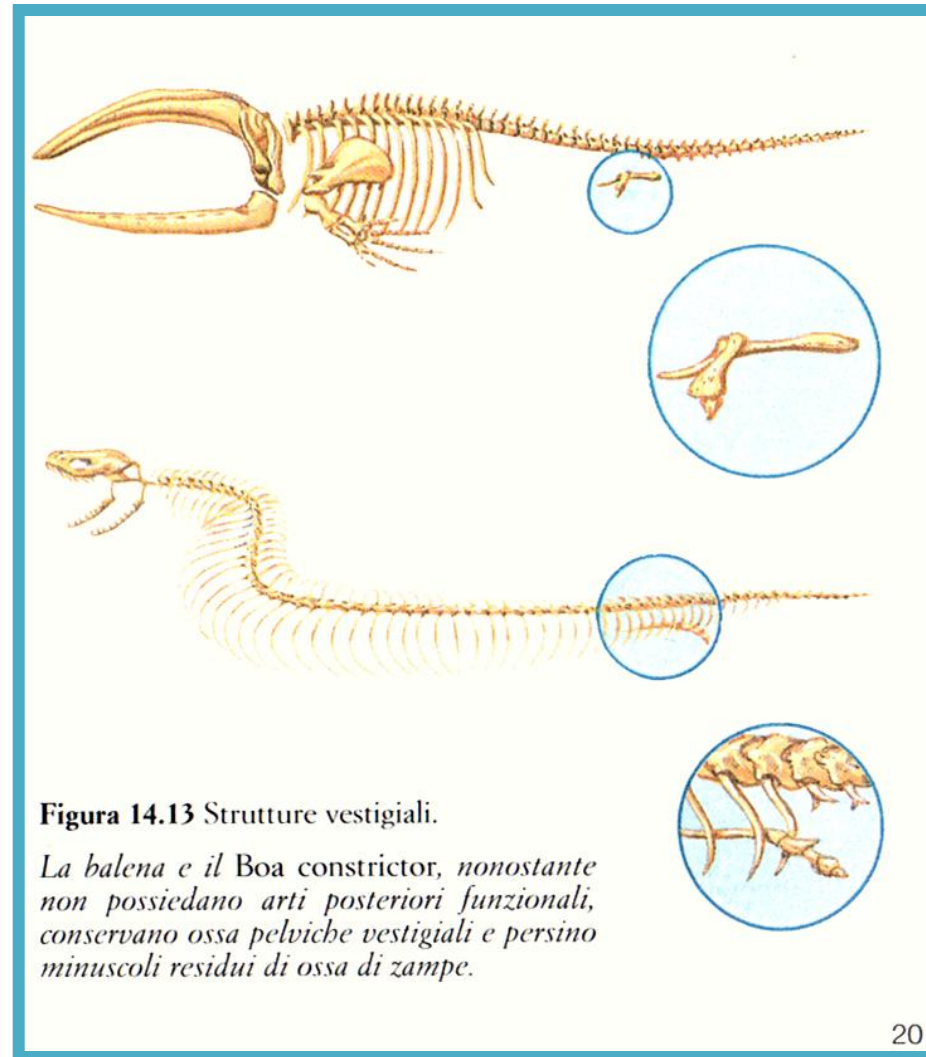
Considerato che negli arti anteriori di questi organismi esistono gli stessi elementi scheletrici anche se le funzioni sono molto diverse

...se queste strutture si fossero sviluppate indipendentemente, data la loro funzione, sarebbero state progettate in modo diverso, invece....

La loro somiglianza strutturale è collegabile alla discendenza da un antenato comune.

L'evoluzione e gli organi vestigiali

L'evoluzione ci aiuta anche a spiegare il curioso fenomeno degli **ORGANI VESTIGIALI** (dal latino vestigium: **impronta**): organi molto ridotti che **non svolgono più alcuna funzione** in certe specie, mentre sono ben sviluppati e hanno una funzione ben definita in altre. Ne sono esempi i **molari** dei vampiri (pipistrelli che si nutrono di sangue e quindi non devono masticare il cibo) e le ossa del bacino e del femore delle balene e di alcuni serpenti che ridotte a piccole dimensioni non svolgono più alcuna funzione motoria.



L'evoluzione e gli organi vestigiali

Il nostro corpo annovera vari organi vestigiali. Ne sono esempio i **muscoli per muovere l'orecchio**, sviluppatissimi in altri mammiferi come il bue e il cavallo (che se ne servono per scacciare gli insetti); l'**appendice cecale** che è il residuo di una diramazione dell'intestino ben sviluppata negli erbivori; le **ossa del coccige**, che sono ciò che resta dello scheletro della coda. In corrispondenza dell'angolo sinistro dell'occhio umano permane una ridotta **plica semilunare**, la quale non è nient'altro che un rudimento della membrana nittitante che in altri mammiferi, negli uccelli, nei rettili e negli anfibi è molto più sviluppata e può essere abbassata come una tendina trasparente che protegge e lubrifica gli occhi senza impedire la visione

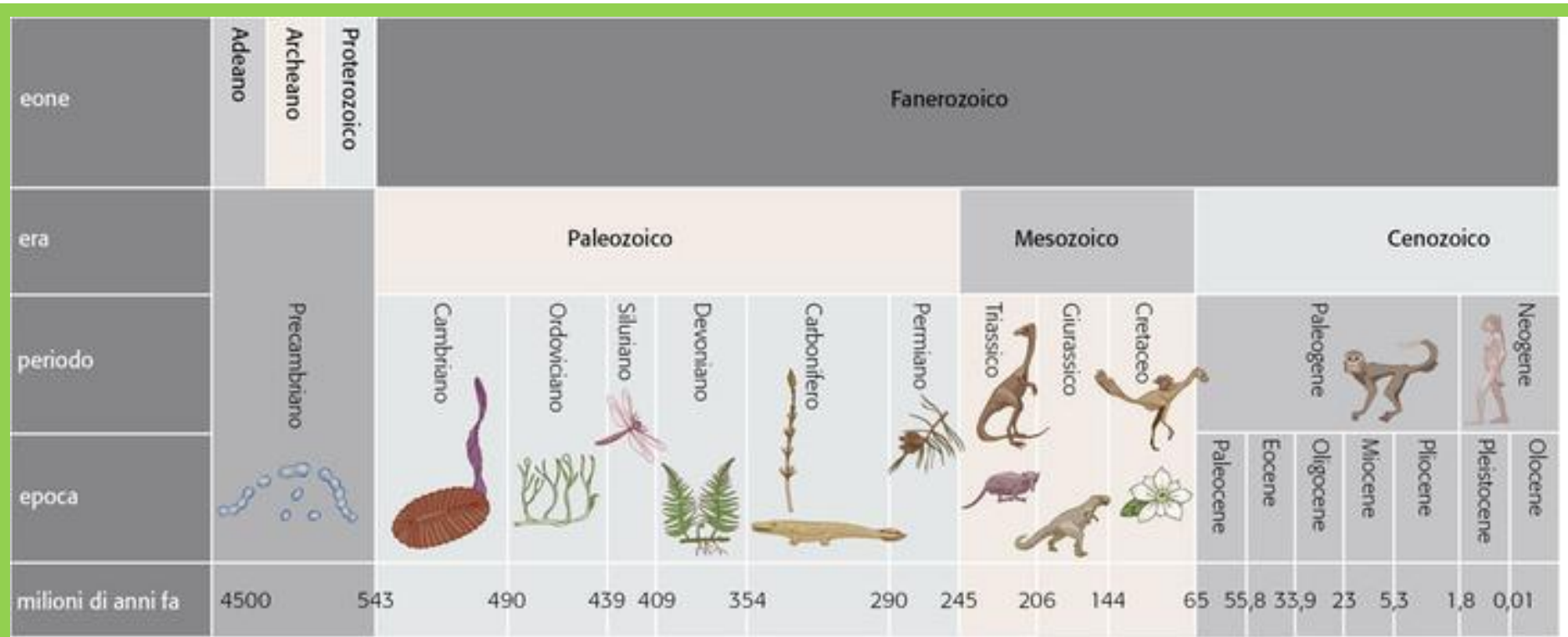
La vita sulla terra

È probabile che sulla Terra l'atmosfera primitiva fosse costituita principalmente da **idrogeno ed elio**, ma col passare del tempo questi elementi chimici si **dispersero** rapidamente nello spazio non essendo trattenuti dalla debole forza di gravità terrestre. In seguito, a partire dai **gas sprigionati dai vulcani** si sarebbe formato un secondo tipo di atmosfera, differente sia dall'atmosfera primitiva sia da quella attuale. L'**acqua** che fuoriusciva dai geysir in forma gassosa arricchì l'atmosfera di **vapore acqueo** e, al diminuire della temperatura, queste nubi di vapore si sarebbero condensate e le piogge avrebbero formato i primi oceani, caldi e poco profondi.

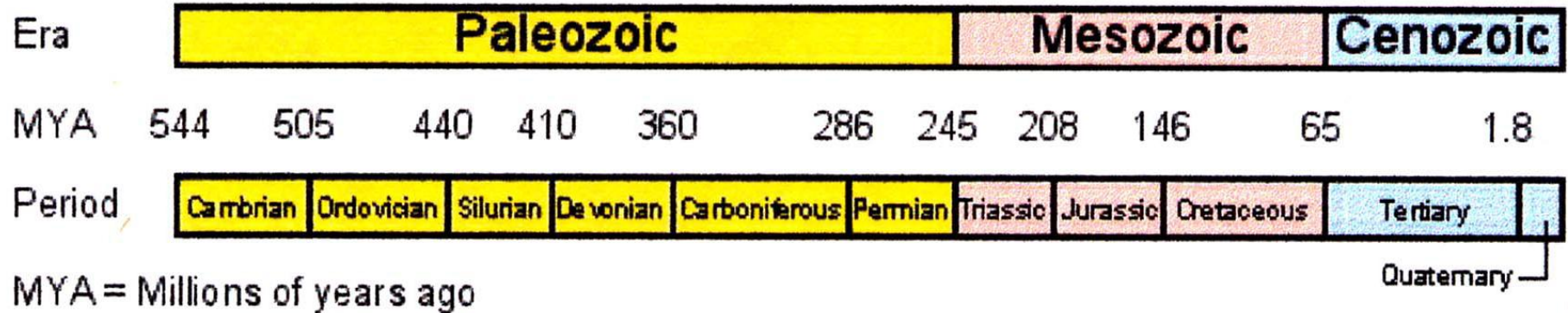


La vita sulla terra

La comparsa della prima **cellula** eucariote avvenne durante quel periodo di tempo della storia del nostro pianeta che chiamiamo **Precambriano**.

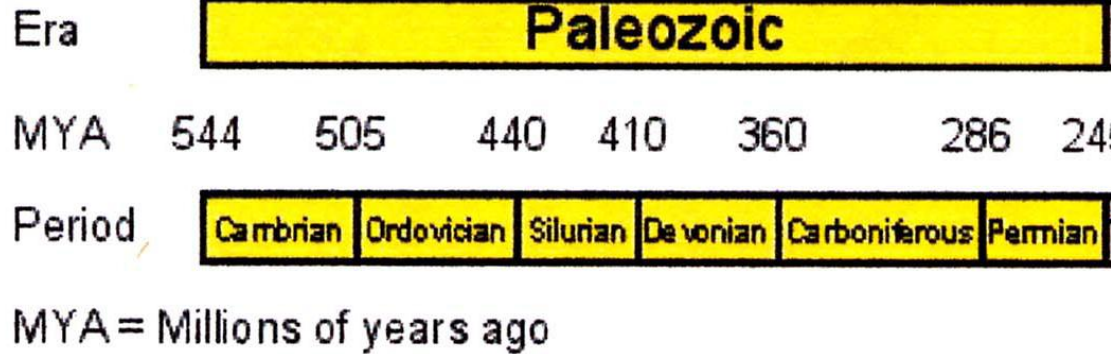


La storia ha inizio circa 540 milioni di anni fa



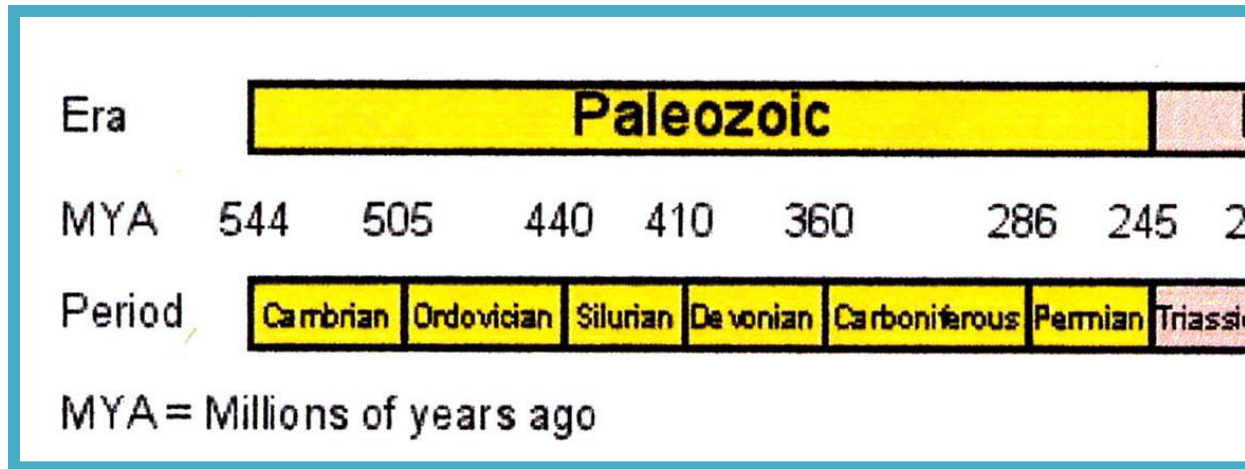
A circa 543 milioni di anni fa viene fatto risalire un evento fondamentale nella storia della Terra, chiamato «**esplosione cambriana**»; con il termine esplosione si vuole indicare la comparsa relativamente rapida di tutte quelle *specie* di organismi che possiamo considerare dirette antenate delle odierne forme di vita. Da questo momento in poi le conoscenze che abbiamo a disposizione sulla nostra storia passata diventano molto più precise grazie all'elevato numero di **reperti fossili** che sono pervenuti fino ai giorni nostri.

La storia ha inizio circa 540 milioni di anni fa



Gli altri cinque periodi dell'era paleozoica si distinguono per i diversi eventi che sono accaduti, tra cui il moltiplicarsi di forme di vita marina e la comparsa sia di un gran numero di piante terrestri sia dei primi vertebrati; nell'era paleozoica ha avuto anche inizio la colonizzazione delle terre emerse da parte degli anfibi.

La storia ha inizio circa 540 milioni di anni fa



L'era paleozoica termina circa 245 milioni di anni fa con un **avvenimento catastrofico** ancora oggi sconosciuto agli scienziati. Un'ipotesi molto accreditata è quella che si sia verificato un **drastico e improvviso cambiamento climatico**, dovuto forse a una **glaciazione** che ha abbassato il livello degli oceani, o all'enorme esplosione di un vulcano in Siberia oppure alla caduta di un meteorite nell'attuale Cina meridionale. Di fatto, questo evento è considerato il più catastrofico di tutta la storia del nostro pianeta e ha dato luogo alla cosiddetta «**estinzione permiana**», che ha provocato la scomparsa dell'85-90% delle specie allora viventi, soprattutto di quelle marine.

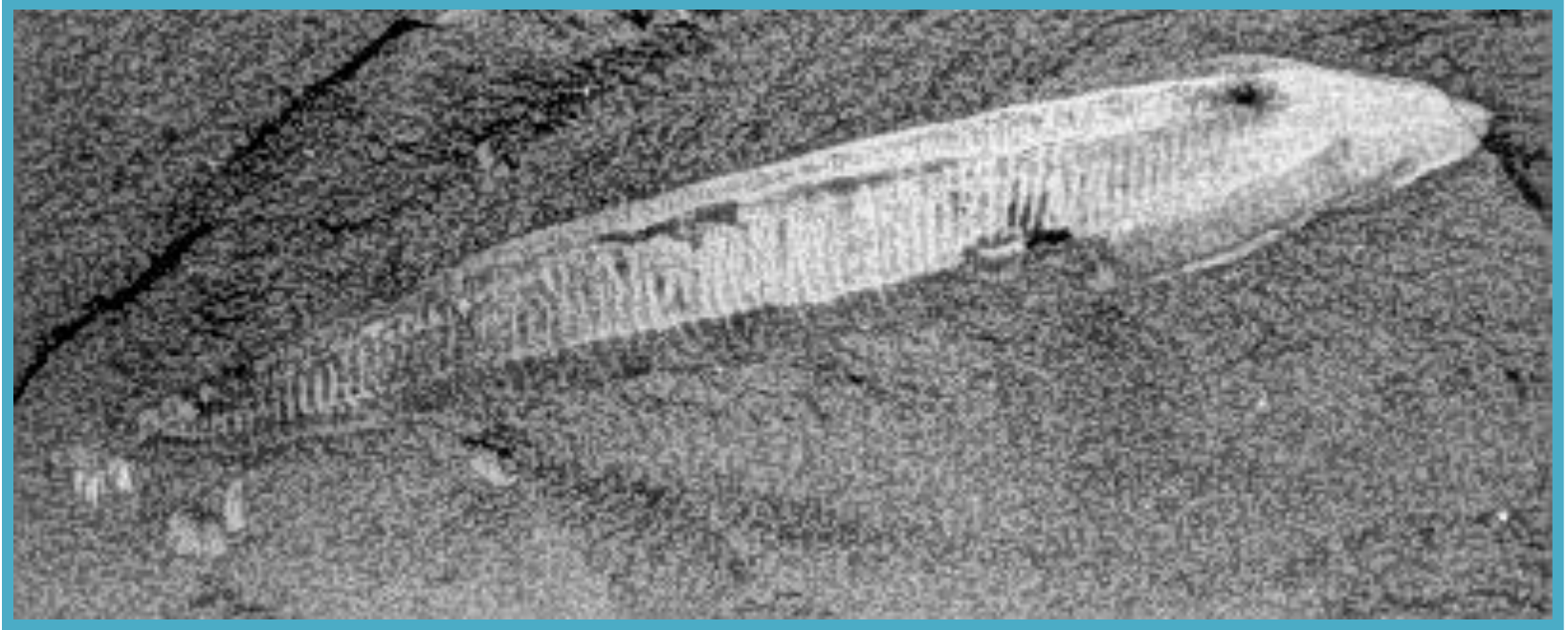
Paesaggio del Paleozoico



Gli animali che vivevano nel Cambriano (500 milioni di anni fa)

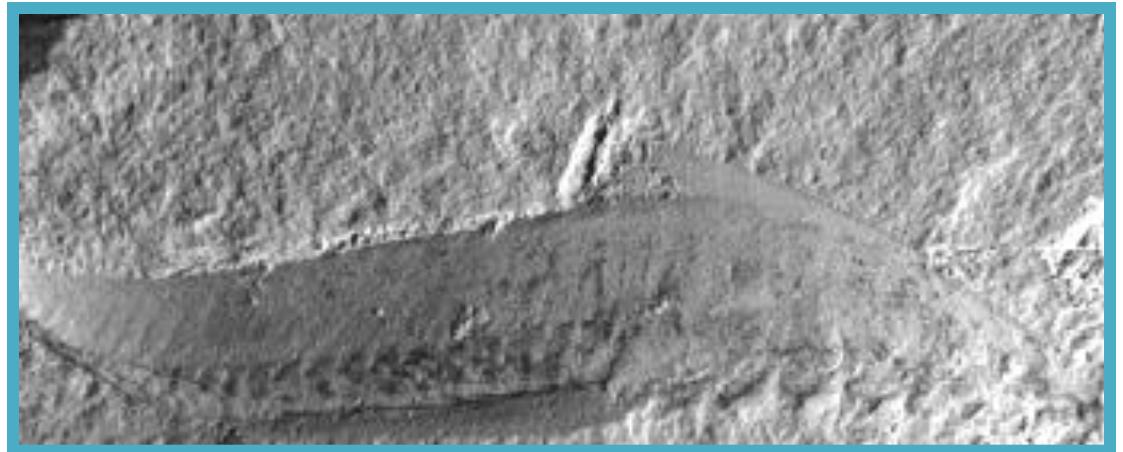


Pikaia



È uno dei cordati più antichi che si conoscano.

Visse nel **Cambriano** medio (circa 505 milioni di anni fa) e i suoi resti sono stati rinvenuti in un giacimento in Canada.



In questo schema sono riassunti gli eventi fondamentali della storia della Terra, immaginando **4,6 miliardi di anni di storia condensati nell'arco di un solo giorno**: si parte dalla formazione del nostro pianeta, pochi secondi dopo la mezzanotte, fino ad arrivare alla comparsa del *genere* umano quasi allo scadere della giornata, passando attraverso tutte le tappe dell'evoluzione della vita.

1 secondo = 52000 anni
1 minuto = 3125000 anni
1 ora = 187500000 anni





La Terra, insieme agli altri pianeti del Sistema Solare, comincia a formarsi circa 4,6 miliardi di anni fa.



Dalla nube di gas e polveri che ruotava intorno al Sole cominciano a formarsi le prime rocce.



Si formano le prime cellule procariote, come questi batteri fossili datati 3,5 miliardi di anni fa.



Compaiono le prime cellule fotosintetiche, come questi cianobatteri in grado di sfruttare la luce del Sole



Grazie ai processi di fotosintesi le forme vegetali marine liberano ossigeno che comincia ad accumularsi nell'atmosfera in grandi quantità



Compaiono i primi organismi eucarioti (come questa Giardia).



Meno di un miliardo di anni fa fanno la loro comparsa i primi organismi pluricellulari.



All'inizio dell'era paleozoica le piante cominciano a colonizzare la terraferma.



Si sviluppano le prime piante coi fiori.



L'era mesozoica è caratterizzata da una grande varietà di dinosauri.



Homo, il genere a cui appartengono gli esseri umani; fa la sua apparizione circa 30 secondi prima di mezzanotte.

Nel Mesozoico...

L'era mesozoica viene suddivisa in tre periodi: **Triassico, Giurassico e Cretaceo**. Si ritiene che il clima nel corso di questa era geologica fosse piuttosto caldo e secco; le terre emerse erano popolate soprattutto da conifere e da **rettili**, in particolare, a partire dal Giurassico, dal vasto gruppo dei *dinosauri*. Tuttavia cominciarono a diffondersi anche **piccoli mammiferi e i primi uccelli**, come l'*Archaeopteryx*. Anche il Mesozoico termina con una catastrofe planetaria, forse meno sconvolgente di quella che pose fine al Paleozoico, ma più conosciuta: questa catastrofe infatti provocò l'**estinzione dei dinosauri**, a causa di una significativa modificazione climatica che portò a un forte abbassamento della temperatura globale.



Oggi si ritiene che le prime fasi dell'evoluzione dei vertebrati si siano svolte in acqua di mare, in una sequenza che può essere schematizzata così: prima fase, caratterizzata da **prevertebrati filtratori** con bocca dotata di pompa ciliare; seconda fase, con **vertebrati primitivi, agnati**, cioè privi di arco orale scheletrico (ovvero di mascelle), ma provvisti di pompa buccale muscolare che consente di inalare correnti d'acqua contenenti particelle alimentari. Nella terza fase compaiono i vertebrati **gnatostomi** provvisti di sostegno scheletrico orale che li rende abili nella cattura diretta delle prede.

Pertanto, almeno la prima parte della storia dei vertebrati, vede **affermarsi stili di vita basati sulla predazione** che si sostituiscono gradualmente alla **filtrazione ciliare** (protocordati) e alla pompa buccale dei vertebrati agnati. La grande variabilità che connota i vertebrati deriva molto probabilmente dall'**assenza di grandi predatori** nel periodo in cui i vertebrati sono comparsi. Infine il loro successo adattativo può essere messo in relazione con almeno due novità evolutive molto importanti che li avvantaggiano rispetto agli altri cordati: **la colonna vertebrale e il cranio** (da cui il nome del subphylum)

Oggi si ritiene che le prime fasi dell'evoluzione dei vertebrati si siano svolte in acqua di mare, in una sequenza che può essere schematizzata così:

1 Prevertebrati filtratori con bocca dotata di pompa ciliare

2 Vertebrati primitivi, agnati, cioè privi di arco orale scheletrico (ovvero di mascelle), ma provvisti di pompa buccale muscolare che consente di inalare correnti d'acqua contenenti particelle alimentari

3 Vertebrati gnatostomi provvisti di sostegno scheletrico orale che li rende abili nella cattura diretta delle prede.

Infine il loro successo adattativo può essere messo in relazione con almeno **due novità evolutive** molto importanti che li avvantaggiano rispetto agli altri cordati:
la colonna vertebrale e il cranio (da cui il nome del subphylum)

