CAPITOLO

10

Specie, speciazione e storia della vita

Quasi tutte le specie che sono vissute sulla Terra si sono estinte: quelle di oggi sono i rami ancora verdi di un cespuglio molto antico.

OBIETTIVI

1. Definire la specie secondo il concetto biologico e riconoscerne i limiti.
2. Calcolare le frequenze alleliche e spiegare come selezione, deriva genetica e flusso genico cambiano un pool genico.
3. Descrivere le barriere di isolamento riproduttivo e i modi della speciazione, allopatrica e simpatrica.
4. Distinguere radiazione adattativa, evoluzione convergente e coevoluzione, gradualismo ed equilibri punteggiati.
5. Collocare sulla scala dei tempi geologici le tappe principali della storia della vita e le estinzioni di massa.
6. Descrivere l'evoluzione umana come un albero ramificato, dall'antenato comune con gli scimpanzé a *Homo sapiens*.

INDICE DEL CAPITOLO

10.1 Le specie e il pool genico 2
10.2 Le forze che cambiano un pool genico 3
10.3 Come nascono le nuove specie 7
10.4 La storia della vita sulla Terra 11
10.5 L'evoluzione umana 14

Scienze naturali 2 · Parte II · Ereditarietà ed evoluzione · versione 1.0
Capitolo 10: Specie, speciazione e storia della vita · pagine 217–238 del volume completo · estratto per lo studio

Sulle isole Galápagos vivono più di una dozzina di specie di fringuelli, simili nel piumaggio ma con becchi diversissimi: grossi e tozzi, sottili come pinzette, lunghi e appuntiti. Nel Capitolo 9 abbiamo visto come la selezione naturale modifica una popolazione. Ma come si passa da una sola specie, arrivata dal continente, a molte specie che non si incrociano fra loro?

Guarderemo l'evoluzione da due distanze: da vicino, dentro le popolazioni, per capire come cambiano gli alleli e come nasce una specie; da lontano, sui tempi geologici, per seguire la storia della vita fino alla comparsa della nostra specie.

10.1 Le specie e il pool genico

10.1.1 Che cos'è una specie

Due specie di zanzare possono essere identiche anche per un esperto: l'aspetto non basta a definire una specie. Nel 1942 il biologo Ernst Mayr formulò il **concetto biologico di specie**: una specie è un insieme di popolazioni i cui individui, in natura, possono incrociarsi e generare figli fertili, e che sono isolate dal punto di vista riproduttivo dalle altre. Il criterio decisivo non è la somiglianza, ma la possibilità di scambiarsi geni.

Dalla cavalla e dall'asino nasce il mulo, robusto ma quasi sempre sterile. Il cavallo ha 64 cromosomi, l'asino 62; il mulo ne riceve 32 dalla madre e 31 dal padre. Nella meiosi questi cromosomi, diversi per numero e forma, non si appaiano correttamente come omologhi (Capitolo 6) e i gameti non funzionano: i geni delle due specie non si mescolano mai nelle generazioni successive.

Il concetto biologico ha però dei limiti: non si applica agli organismi che si riproducono solo per via asessuata, come i batteri, né alle specie fossili; inoltre molte piante formano ibridi fertili con specie vicine. In questi casi si usano la forma (concetto morfologico) o la storia evolutiva ricostruita dal DNA (Capitolo 11).

10.1.2 Il pool genico e le sue frequenze

Non è l'individuo a evolversi, ma la popolazione (Capitolo 9). Per descrivere ciò che cambia si usa il **pool genico**: l'insieme di tutti gli alleli di tutti i geni presenti negli individui di una popolazione. Per ciascun gene si calcola la **frequenza allelica**, la frazione che un allele rappresenta sul totale delle copie di quel gene; una popolazione di N individui diploidi ne contiene $2N$.

In termini genetici, l'**evoluzione** è il cambiamento delle frequenze alleliche di una popolazione da una generazione all'altra. Una popolazione in cui le frequenze non cambiano non si sta evolvendo.

ESEMPIO SVOLTO

Calcolare le frequenze alleliche

Problema: in un prato si contano 400 bocche di leone: 196 a fiori rossi, 168 a fiori rosa e 36 a fiori bianchi. Il colore dipende da un gene a dominanza incompleta (Capitolo 8): C^RC^R rosso, C^RC^B rosa, C^BC^B bianco. Qual è la frequenza dei due alleli?

Soluzione. Le copie del gene sono $2 \times 400 = 800$. Ogni pianta rossa porta due alleli C^R, ogni pianta rosa uno solo: gli alleli C^R sono $2 \times 196 + 168 = 560$. Gli alleli C^B sono $2 \times 36 + 168 = 240$. Controllo: $560 + 240 = 800$.

$$\text{frequenza di } C^R = \frac{560}{800} = 0{,}70 \qquad \text{frequenza di } C^B = \frac{240}{800} = 0{,}30$$

Risposta: 0,70 e 0,30; la somma delle frequenze degli alleli di un gene è sempre 1. Se fra dieci generazioni il conteggio desse, per esempio, 0,60 e 0,40, sapremmo che la popolazione si è evoluta per questo carattere.

10.1.3 Da dove viene la variabilità

Le varianti hanno due origini. La **mutazione** (Capitolo 8) è l'unica fonte di alleli davvero nuovi: rara per ciascun gene, ma i geni e gli individui sono moltissimi. La **ricombinazione** della riproduzione sessuata (crossing-over, assortimento indipendente, fecondazione casuale: Capitolo 6) non crea alleli nuovi, ma li rimescola in combinazioni sempre diverse.

10.2 Le forze che cambiano un pool genico

Quattro processi cambiano le frequenze alleliche: la mutazione, la selezione naturale, la deriva genetica e il flusso genico. La mutazione, da sola, le sposta molto lentamente; gli altri tre possono farlo in poche generazioni.

10.2.1 Tre modi di selezionare

Molti caratteri, come la statura o la dimensione di un becco, variano in modo continuo e in una popolazione si distribuiscono a campana (Capitolo 8). La selezione naturale può modificare questa distribuzione in tre modi diversi, a seconda di quali fenotipi lasciano più discendenti (Figura 10.1).

Nella **selezione stabilizzante** sono sfavoriti i fenotipi estremi: la media non cambia, ma la variabilità si riduce. È probabilmente la più comune in un ambiente stabile. Un esempio classico è il peso dei neonati: a metà Novecento la mortalità era più alta per i bambini molto piccoli e per quelli molto grandi; la medicina ha poi attenuato questa pressione.

Nella **selezione direzionale** è favorito uno dei due estremi e la media si sposta. Peter e Rosemary Grant, che dal 1973 hanno studiato per decenni i fringuelli dell'isola di Daphne Major, ne hanno documentato un caso. Nella siccità del 1977 restarono soprattutto semi grandi e duri; la maggior parte dei fringuelli terricoli medi (*Geospiza fortis*) morì, e sopravvissero in proporzione più alta quelli con il becco più alto. Poiché questo carattere è in buona parte ereditario, i loro figli ebbero in media il becco più alto della generazione precedente. Anche il melanismo industriale e la resistenza agli antibiotici (Capitolo 9) sono casi di selezione direzionale.

Nella **selezione divergente** (o disruptiva) sono favoriti i due estremi: la distribuzione può spezzarsi in due gruppi. In un piccolo uccello granivoro africano, *Pyrenestes ostrinus*, gli individui con becco piccolo mangiano bene i semi teneri, quelli con becco grande i semi duri; quelli con becco intermedio sopravvivono meno.

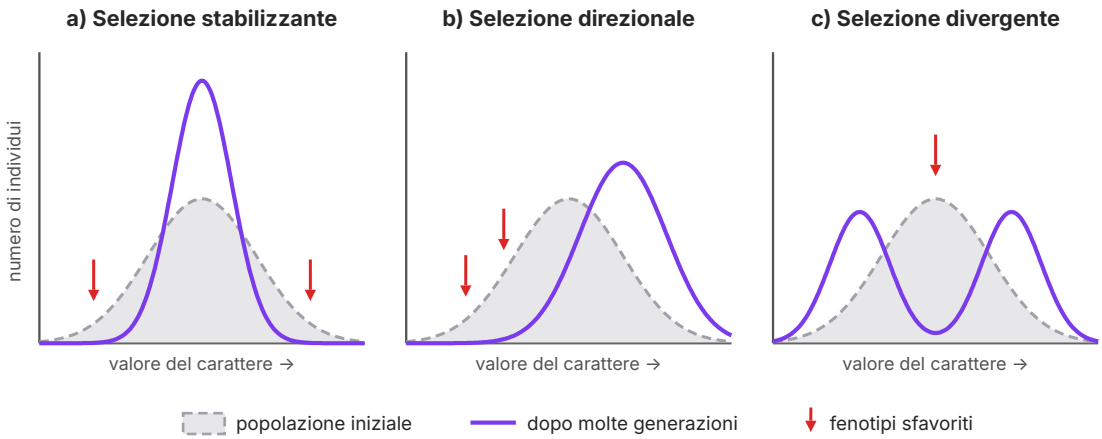


Figura 10.1 I tre tipi di selezione su un carattere a variazione continua. In grigio la distribuzione iniziale; in viola quella dopo molte generazioni; le frecce rosse indicano i fenotipi sfavoriti. Le curve sono distribuzioni normali calcolate (stessa area sotto ogni curva); i valori sugli assi sono arbitrari.

ERRORE FREQUENTE

«La selezione produce le varianti di cui la popolazione ha bisogno». No. Le mutazioni avvengono per caso, senza alcun rapporto con l'utilità che potranno avere: durante la siccità del 1977 nessun fringuello «fece crescere» il becco. La selezione non crea nulla di nuovo: fra le varianti che esistono già, favorisce quelle che in quell'ambiente lasciano più figli. La variazione è casuale; la selezione, invece, non lo è.

10.2.2 La deriva genetica

Lanciando una moneta 10 volte, 7 teste e 3 croci non sono strane; su 10 000 lanci la frazione di teste sarà quasi esattamente 1/2. Con gli alleli succede qualcosa di simile: solo una parte degli

individui si riproduce, e ciascun genitore trasmette a ogni figlio uno solo dei suoi due alleli. Il campione che passa alla generazione successiva può differire per puro caso da quello dei genitori: è la **deriva genetica**.

Nelle grandi popolazioni la deriva è trascurabile; in quelle piccole può far scomparire un allele o renderlo l'unico presente, che sia utile, dannoso o neutro.

Nel **collo di bottiglia** una popolazione si riduce drasticamente per una causa che non dipende dai geni (carestia, epidemia, caccia), e i pochi sopravvissuti portano solo una parte degli alleli originari (Figura 10.2); la variabilità perduta non si recupera, se non lentamente con nuove mutazioni. Il ghepardo ha una variabilità genetica così bassa, forse per colli di bottiglia di migliaia di anni fa, che negli anni Ottanta si scoprì che può accettare un trapianto di pelle da un individuo non imparentato. L'elefante marino settentrionale, cacciato per il grasso, alla fine dell'Ottocento era ridotto a poche decine di individui, forse un centinaio; oggi conta più di centomila animali, ma quasi privi di variabilità genetica.

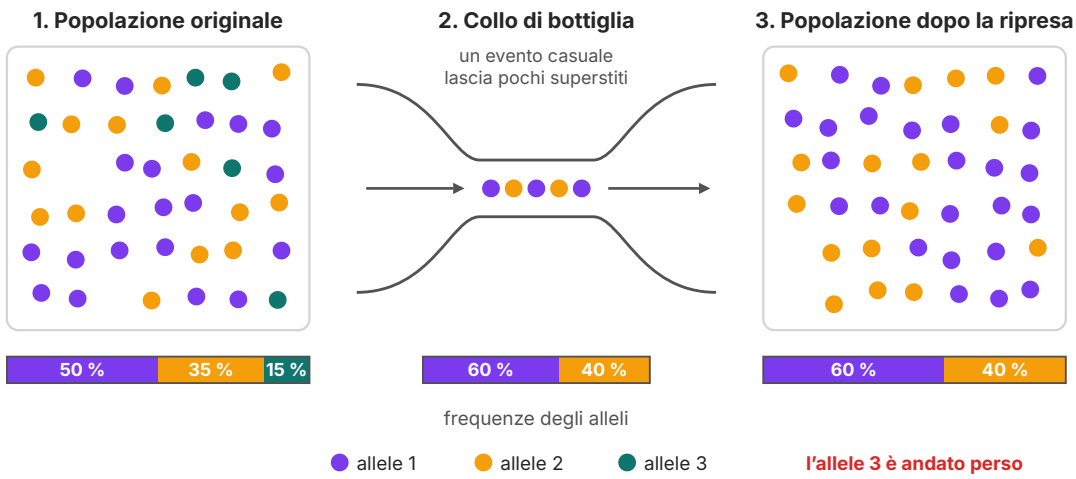


Figura 10.2 Un collo di bottiglia (schema semplificato: ogni pallino rappresenta una copia del gene, colorata secondo l'allele). Nella popolazione originale ci sono tre alleli; le copie portate dai pochi superstiti, sopravvissuti per caso, appartengono solo a due. La popolazione che si ricostituisce ha frequenze alleliche diverse da quella originale e ha perso l'allele 3. Le percentuali sono calcolate sul numero di pallini disegnati.

Nell'**effetto del fondatore** pochi individui colonizzano un territorio nuovo, per esempio un'isola, e la nuova popolazione ha solo i loro alleli. Nelle comunità amish della Pennsylvania, discendenti da poche centinaia di immigrati del Settecento e rimaste a lungo chiuse, è molto più frequente che altrove una rara malattia recessiva, la sindrome di Ellis-van Creveld (bassa statura e dita in più): l'allele, probabilmente, era presente in uno dei primi coloni.

10.2.3 Il flusso genico

Il **flusso genico** è il trasferimento di alleli da una popolazione all'altra: animali che migrano, polline portato dal vento o dagli insetti, semi trasportati dagli uccelli. Porta alleli nuovi e rende più simili le popolazioni che si scambiano individui, agendo in senso opposto alla selezione locale e alla deriva. Le continue migrazioni sono una delle ragioni per cui le popolazioni umane sono geneticamente molto simili fra loro.

IN SINTESI

Le forze dell'evoluzione
Mutazione: crea alleli nuovi; da sola cambia le frequenze molto lentamente.
Selezione naturale: favorisce gli alleli dei fenotipi che lasciano più figli; è l'unica forza che produce adattamenti.
Deriva genetica: cambia le frequenze per caso; forte nelle piccole popolazioni (collo di bottiglia, effetto del fondatore).
Flusso genico: trasferisce alleli fra popolazioni e le rende più simili.

COLLEGAMENTI

Biodiversità · Perché le popolazioni piccole sono fragili. Una specie ridotta a pochi individui non è salva solo perché il loro numero torna a crescere. Con la deriva perde variabilità genetica; aumentano gli accoppiamenti fra consanguinei, e con essi gli omozigoti per alleli recessivi dannosi (Capitolo 8); e una popolazione geneticamente uniforme ha meno probabilità di contenere individui capaci di resistere a una nuova malattia o a un cambiamento del clima. Per questo i programmi di conservazione cercano di mantenere popolazioni grandi e collegate fra loro, per esempio con «corridoi ecologici» che permettono il flusso genico. Ne parleremo nel Capitolo 16.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · La legge di Hardy-Weinberg. Nel 1908 il matematico inglese Godfrey H. Hardy e il medico tedesco Wilhelm Weinberg mostrarono, indipendentemente, che cosa succede a una popolazione in cui nessuna forza evolutiva è all'opera: popolazione molto grande, accoppiamenti casuali, nessuna mutazione, nessuna migrazione, nessuna selezione. Se un gene ha due alleli con frequenze p e q, allora

$$p + q = 1$$

e, dopo una sola generazione di accoppiamenti casuali, le frequenze dei genotipi omozigote dominante, eterozigote e omozigote recessivo sono

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

Le frequenze alleliche, poi, restano costanti di generazione in generazione: la riproduzione da sola non cambia il pool genico. È il cosiddetto equilibrio di Hardy-Weinberg. Il prato di bocche di leone dell'esempio svolto è in equilibrio: con $p = 0{,}70$ e $q = 0{,}30$ ci si aspettano $0{,}49 \times 400 = 196$ piante rosse, $0{,}42 \times 400 = 168$ rosa e $0{,}09 \times 400 = 36$ bianche, esattamente i valori osservati. Quando i dati reali si scostano dall'equilibrio, almeno una delle condizioni non è rispettata: la popolazione si sta evolvendo. La legge si studia in dettaglio nei corsi universitari di genetica di popolazioni.

10.3 Come nascono le nuove specie

Si chiama **speciazione** il processo per cui da una specie se ne formano due o più. Perché due popolazioni diventino specie distinte non basta che siano diverse: occorre che smettano di scambiarsi geni.

10.3.1 L'isolamento riproduttivo

Si dice **isolamento riproduttivo** l'insieme delle barriere biologiche che impediscono a due specie di incrociarsi o di avere discendenti fertili. Le barriere **prezigotiche** agiscono prima della formazione dello zigote:

- **isolamento ecologico** (o dell'habitat): le due specie vivono nella stessa regione ma in ambienti diversi e non si incontrano, per esempio una nelle acque correnti e una negli stagni;
- **isolamento temporale**: si riproducono in stagioni o in ore diverse, come piante affini che fioriscono in mesi diversi;
- **isolamento comportamentale**: i segnali di corteggiamento sono diversi; in molte specie di lucciole i maschi emettono lampi con un ritmo tipico della specie, e le femmine rispondono solo al ritmo giusto;

- **isolamento meccanico**: gli organi riproduttivi non sono compatibili; in alcune chiocciole con la conchiglia avvolta in senso opposto gli organi genitali non combaciano;
- **isolamento gametico**: i gameti non si riconoscono; i ricci di mare liberano uova e spermatozoi nell'acqua, ma la fecondazione riesce quasi soltanto fra gameti della stessa specie, grazie a proteine di superficie specifiche.

Le barriere **postzigotiche** agiscono dopo la fecondazione: l'ibrido non è vitale, perché muore durante lo sviluppo, oppure è vitale ma sterile, come il mulo; in qualche caso gli ibridi sono fertili, ma i loro discendenti nelle generazioni successive sono deboli o sterili.

10.3.2 La speciazione allopatrica

Nella **speciazione allopatrica** (dal greco *állos*, «altro», e *pátra*, «patria») una barriera geografica (un braccio di mare, una catena montuosa, un fiume) divide una popolazione (Figura 10.3). Le due parti non si scambiano più geni e divergono per mutazioni, selezione e deriva. Se, tornate in contatto, non si incrociano più o generano ibridi sterili, sono diventate due specie.

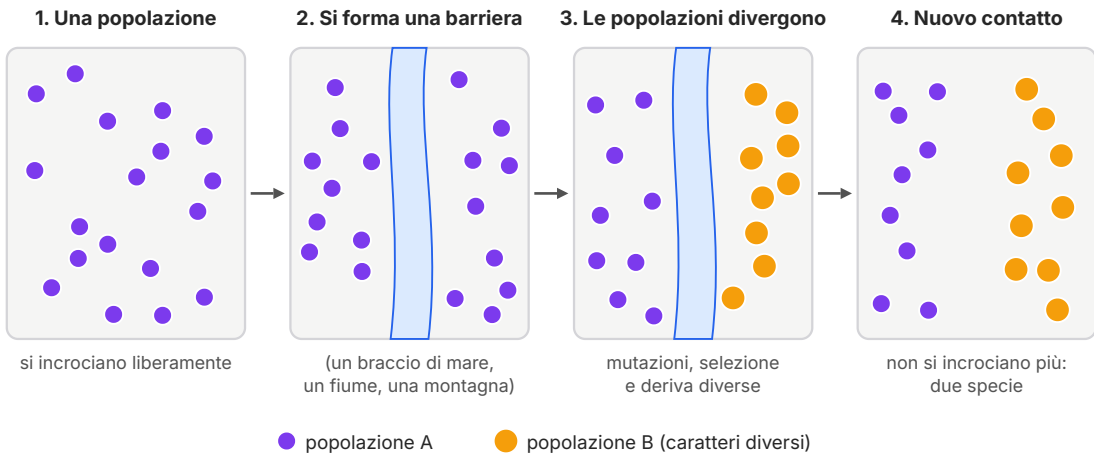


Figura 10.3 Le tappe della speciazione allopatrica (schema non in scala). La separazione geografica interrompe il flusso genico; le due popolazioni divergono; quando tornano in contatto l'isolamento riproduttivo impedisce gli incroci.

L'istmo di Panamá si chiuse circa 3 milioni di anni fa, separando il Pacifico dal mar dei Caraibi. Sui due lati vivono gamberetti del genere *Alpheus* simili a due a due: ogni specie del Pacifico ha una «gemella» caraibica. In laboratorio due individui di specie gemelle formano una coppia molto più di rado di due individui della stessa specie: la separazione ha prodotto l'isolamento riproduttivo. Le isole, spesso colonizzate da pochi fondatori, sono i luoghi in cui la speciazione allopatrica si osserva meglio.

10.3.3 La speciazione simpatrica e la poliploidia

Nella **speciazione simpatrica** una nuova specie si forma nello stesso territorio della specie madre. Negli animali è considerata rara; nelle piante è frequente grazie alla **poliploidia**, la presenza di più di due serie complete di cromosomi. Se in una pianta diploide ($2n$) un errore della divisione raddoppia i cromosomi, nasce una pianta tetraploide ($4n$) con gameti diploidi. Incrociata con la specie madre genera figli triploidi ($3n$), sterili perché le serie dispari non si appaiano nella meiosi: in una sola generazione la tetraploide è isolata e, se può autofecondarsi o incrociarsi con altre tetraploidi, è già una nuova specie.

Spesso la poliploidia segue un'ibridazione fra specie diverse. Il **frumento duro** (*Triticum durum*), quello della pasta, ha 28 cromosomi: due serie di 7 ereditate da una specie selvatica e due da un'altra. Il **frumento tenero** (*Triticum aestivum*), quello del pane, ne ha 42: alle quattro serie di un frumento simile al duro se ne sono aggiunte due di un'erba selvatica, *Aegilops tauschii*, probabilmente nei campi dei primi agricoltori dell'Asia sud-occidentale. Sono poliploidi anche la patata, il cotone e la fragola.

ESEMPIO SVOLTO

I cromosomi del frumento

Problema: un frumento tetraploide con $2n = 28$ si incrocia con *Aegilops tauschii*, diploide con $2n = 14$. Quanti cromosomi ha l'ibrido? È fertile? Che cosa cambia dopo il raddoppio dei cromosomi?

Soluzione. I gameti del frumento contengono metà dei cromosomi: $28 : 2 = 14$, cioè due serie di 7. I gameti di *Aegilops* ne contengono $14 : 2 = 7$, una serie. L'ibrido ha $14 + 7 = 21$ cromosomi, tre serie di 7, ciascuna diversa dalle altre: nella meiosi nessun cromosoma ha un omologo con cui appaiarsi, e i gameti sono quasi tutti anomali. Se però i cromosomi raddoppiano, si ottengono $2 \times 21 = 42$ cromosomi: ora ogni cromosoma ha il suo omologo e la meiosi produce gameti regolari con 21 cromosomi.

Risposta: l'ibrido ha 21 cromosomi ed è sterile; dopo il raddoppio ne ha 42 ed è fertile. È il numero cromosomico del frumento tenero.

10.3.4 Radiazioni, convergenze e coevoluzione

Quando una specie colonizza un ambiente con molte risorse libere, come un arcipelago lontano, può dare origine in tempi relativamente brevi a molte specie adattate a modi di vivere diversi: è la **radiazione adattativa**. I fringuelli delle Galápagos discendono da un antenato comune giunto dal continente americano e si distinguono soprattutto per il becco, legato al cibo (Figura 10.4). Nei grandi laghi dell'Africa orientale (Vittoria, Malawi, Tanganica) vivono centinaia di specie di pesci ciclidi, che si nutrono di alghe, insetti, molluschi, altri pesci e perfino delle

loro scaglie. Anche i mammiferi, dopo l'estinzione dei dinosauri, andarono incontro a una grande radiazione.

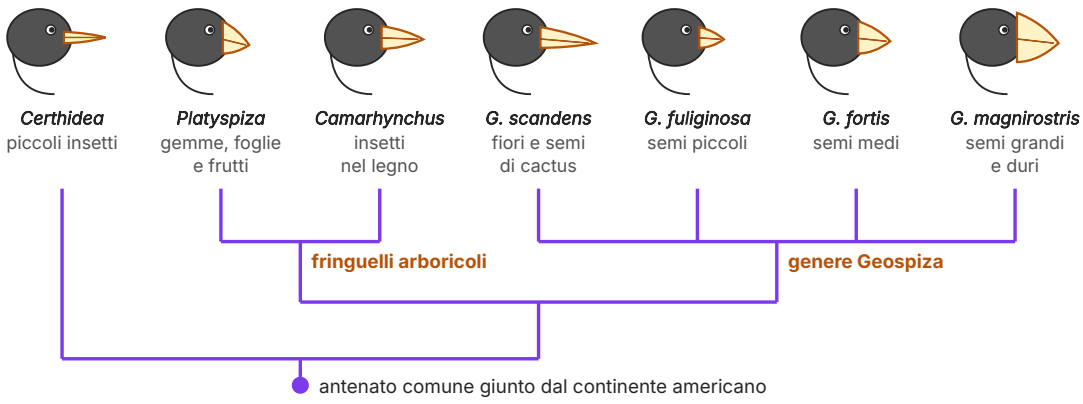


Figura 10.4 La radiazione adattativa dei fringuelli delle Galápagos (schema non in scala: le teste sono stilizzate e i becchi sono disegnati in proporzione approssimata). Sotto ogni specie è indicato il cibo principale. L'albero è semplificato; i rapporti di parentela all'interno del genere *Geospiza* non sono risolti e sono disegnati come una ramificazione unica. *Platyspiza* è unito ai fringuelli arboricoli come nella classificazione tradizionale; secondo alcuni studi genetici, invece, la sua linea si separò prima della divisione fra arboricoli e terricoli.

Al contrario, specie lontane che vivono in ambienti simili possono sviluppare adattamenti simili: è l'**evoluzione convergente**. Lo squalo e il delfino hanno lo stesso corpo affusolato, imposto dall'acqua a chi nuota veloce; i cactus delle Americhe e molte euforbie africane hanno fusti carnosi e spine al posto delle foglie, ma appartengono a famiglie diverse. Sono strutture analoghe, non omologhe (Capitolo 9).

Due specie che interagiscono strettamente possono evolvere l'una in risposta all'altra: è la **coevoluzione**. L'orchidea del Madagascar *Angraecum sesquipedale* conserva il nettare in fondo a un tubo lungo 30 cm e più. Nel 1862 Darwin previde che dovesse esistere un insetto con una proboscide altrettanto lunga; nel 1903 fu descritta una falena del Madagascar con una proboscide adatta, poi osservata mentre visitava quei fiori.

DA RICORDARE

Senza isolamento riproduttivo non c'è speciazione. Due popolazioni possono essere diversissime nell'aspetto, come le razze di cane, e restare la stessa specie, perché si incrociano liberamente; due popolazioni quasi identiche possono essere specie distinte, perché non si incrociano più. Divergenza e isolamento procedono insieme: l'isolamento interrompe il flusso genico, e la divergenza dei pool genici, a sua volta, rende sempre più difficile l'incrocio.

10.3.5 Lentamente o a salti?

Darwin pensava che le specie cambiassero in modo graduale, per accumulo di piccole differenze: è il **gradualismo**. Nel 1972 i paleontologi Niles Eldredge e Stephen Jay Gould notarono che nei fossili molte specie restano quasi invariate per milioni di anni e poi compaiono specie nuove senza forme intermedie. Proposero la teoria degli **equilibri punteggiati**: lunghi periodi di stasi interrotti da brevi fasi di speciazione rapida, spesso in piccole popolazioni isolate che lasciano pochi fossili. «Brevi» in termini geologici: decine di migliaia di anni. Oggi si ritiene che i due modelli descrivano casi diversi, entrambi compatibili con la selezione naturale.

10.4 La storia della vita sulla Terra

10.4.1 I fossili e la loro datazione

I fossili sono resti o tracce di organismi del passato conservati nelle rocce. Si formano raramente: di solito un organismo morto si decompone, e solo se è sepolto in fretta da sedimenti fini le sue parti dure (gusci, ossa, denti, legno) possono essere sostituite da minerali o lasciare un'impronta. Più raramente si conservano organismi interi, come gli insetti nell'ambra. Per questo i fossili di organismi molli sono rari.

La **datazione relativa** si basa sul principio di sovrapposizione: in una successione di strati sedimentari non deformati, ogni strato è più recente di quello su cui poggia. Le specie vissute per poco tempo ma molto diffuse, come certe ammoniti, sono **fossili guida**: trovarle in due luoghi lontani indica che gli strati hanno la stessa età. La **datazione radiometrica** misura invece l'età assoluta delle rocce, sfruttando il decadimento a velocità costante degli elementi radioattivi; la studierai negli anni successivi.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · Stenone e le «lingue di pietra». Nel Seicento si trovavano spesso nelle rocce, a Malta e in altre località del Mediterraneo, oggetti appuntiti chiamati *glossopetrae*, «lingue di pietra», che molti ritenevano cresciuti dentro la roccia. Il medico danese Niels Stensen, italianizzato in Niccolò Stenone, che lavorava a Firenze alla corte dei Medici, nel 1667 sezionò la testa di un grande squalo e mostrò che i suoi denti erano identici alle *glossopetrae*: erano denti di squali vissuti quando quelle rocce erano fondali marini. Nel 1669 pubblicò a Firenze un breve trattato in cui enunciava, fra l'altro, il principio di sovrapposizione degli strati. Stenone è considerato uno dei fondatori della geologia e della paleontologia.

10.4.2 Un tempo profondissimo

La Terra ha circa 4,54 miliardi di anni. La sua storia è divisa in eoni, ere e periodi, i cui confini corrispondono spesso a grandi cambiamenti nei fossili (Tabella C.1 delle tavole di riferimento). Gli eventi principali della storia della vita sono riportati, in scala proporzionale, nella Figura 10.5.

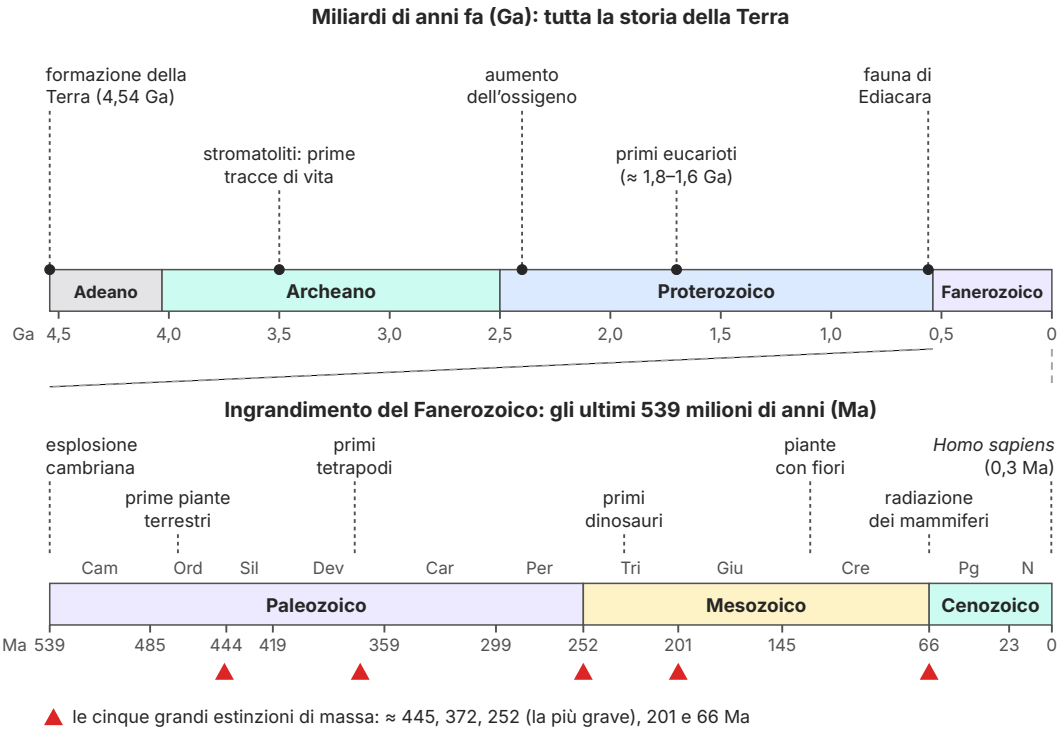


Figura 10.5 La storia della vita sulla linea del tempo, in scala proporzionale. In alto i 4,54 miliardi di anni della storia della Terra; in basso l'ingrandimento degli ultimi 539 milioni di anni (Fanerozoico), con le sigle dei periodi e le cinque grandi estinzioni di massa (triangoli rossi). Le età sono arrotondate secondo la Carta cronostratigrafica internazionale; quelle di molti eventi sono incerte.

Le più antiche tracce di vita ampiamente accettate sono le **stromatoliti** di circa 3,5 miliardi di anni fa, rocce stratificate formate da tappeti di microrganismi, simili a quelle che crescono ancora in alcune lagune australiane. Per circa due miliardi di anni la vita fu solo procariotica. Gli antenati dei cianobatteri svilupparono la fotosintesi che libera ossigeno (Capitolo 5), che circa 2,4 miliardi di anni fa cominciò ad accumularsi nell'atmosfera (vedi *Scienze naturali 1*). I fossili più antichi attribuiti con sicurezza a cellule eucariotiche hanno circa 1,8–1,6 miliardi di anni (Capitolo 3).

Alla fine del Proterozoico compare la fauna di Ediacara, con grandi organismi dal corpo molle. Poi, da circa 539 milioni di anni fa, nel Cambriano, compaiono in poche decine di milioni di anni quasi tutti i phyla animali attuali, molti con gusci e scheletri: è l'**esplosione cambriana**. Nell'Ordoviciano le piante iniziano a colonizzare le terre emerse, seguite da artropodi e, nel Devoniano, dai primi tetrapodi (Capitolo 9). Seguono i rettili (Carbonifero), i dinosauri e i primi mammiferi (Triassico), gli uccelli (Giurassico), le piante con fiori (Cretaceo).

ESEMPIO SVOLTO

La storia della Terra in un giorno

Problema: se i 4,54 miliardi di anni della Terra fossero compressi in 24 ore, con la formazione della Terra a mezzanotte e il presente alla mezzanotte successiva, a che ora comparirebbero le stromatoliti (3,5 miliardi di anni fa), l'esplosione cambriana (539 milioni di anni fa) e *Homo sapiens* (300 000 anni fa)?

Soluzione. Ogni evento si colloca prima della mezzanotte finale di un tempo proporzionale alla sua età. Una proporzione basta: tempo prima della fine = età : 4540 Ma × 24 h.

- stromatoliti: 3500 : 4540 × 24 h = 18,50 h prima della fine, cioè alle 24:00 − 18:30 = **5:30** del mattino;
- esplosione cambriana: 539 : 4540 × 24 h = 2,849 h ≈ 2 h 51 min prima della fine, cioè alle **21:09**;
- *Homo sapiens*: 0,3 : 4540 × 24 h = 0,001 59 h ≈ 5,7 s prima della fine, cioè alle **23:59:54**.

Risposta: la vita c'è dall'alba, gli animali dei phyla moderni compaiono solo dopo le nove di sera, e la nostra specie negli ultimi sei secondi.

10.4.3 Le estinzioni di massa

Quasi tutte le specie vissute sulla Terra si sono estinte, di solito a ritmo lento. Almeno cinque volte, però, una grande parte delle specie è scomparsa in un tempo geologicamente breve: sono le **estinzioni di massa**, alla fine dell'Ordoviciano (circa 445 milioni di anni fa), nel Devoniano superiore (circa 372), alla fine del Permiano (circa 252), alla fine del Triassico (circa 201) e alla fine del Cretaceo (66).

La più grave fu quella della fine del Permiano, che cancellò la grande maggioranza delle specie marine; fra le cause più probabili ci sono enormi eruzioni vulcaniche in Siberia. La più nota è quella della fine del Cretaceo. Nel 1980 il fisico Luis Alvarez e il figlio Walter, geologo, studiando anche le rocce della Gola del Bottaccione, vicino a Gubbio, descrissero al limite del Cretaceo uno strato di argilla ricco di iridio, un metallo raro nella crosta terrestre e più abbondante in molti meteoriti: proposero l'impatto di un grande asteroide, il cui cratere fu poi trovato nello Yucatán, in Messico. Scomparvero i dinosauri non aviani, le ammoniti e molti altri gruppi. Dopo ogni estinzione i sopravvissuti hanno occupato gli ambienti rimasti liberi con nuove radiazioni adattative.

10.4.4 L'origine della vita: una domanda aperta

Come si sono formate le prime cellule? È una domanda ancora senza risposta. Negli anni Venti del Novecento il russo Aleksandr Oparin e il britannico John B. S. Haldane proposero che sulla Terra primitiva, in un'atmosfera priva di ossigeno, l'energia dei fulmini e della radiazione solare producesse molecole organiche da sostanze semplici, accumulandole negli oceani.

Nel 1953 Stanley Miller, allievo di Harold Urey, fece circolare in un apparecchio chiuso vapore acqueo, metano, ammoniaca e idrogeno, attraversati da scariche elettriche: in pochi giorni si formarono diversi amminoacidi (Capitolo 2). Le molecole della vita, dunque, possono formarsi senza esseri viventi. Ma molti geologi ritengono oggi che l'atmosfera primitiva fosse fatta soprattutto di anidride carbonica e azoto, in cui reazioni simili rendono molto meno; e dalle molecole a una cellula capace di riprodursi la strada è lunghissima. Si studiano altre ipotesi, come un «mondo a RNA» o le sorgenti idrotermali dei fondali: nessuna, per ora, è dimostrata.

10.5 L'evoluzione umana

10.5.1 I primati e gli ominini

L'uomo è un primate: mani prensili con pollice opponibile, occhi rivolti in avanti, cervello grande in rapporto al corpo. I nostri parenti viventi più stretti sono gli scimpanzé e i bonobo: il confronto dei DNA indica che la nostra linea e la loro si sono separate da un antenato comune vissuto fra circa 8 e 6 milioni di anni fa. Le specie della linea umana successive a questa separazione si chiamano **ominini**.

> **ERRORE FREQUENTE**
>
> **«L'evoluzione umana è una marcia verso di noi».** La celebre illustrazione con una fila di figure, da una scimmia curva a un uomo eretto, è fuorviante per due ragioni. Le specie di ominini non si sono trasformate una nell'altra in fila: molte sono vissute nello stesso periodo, e la maggior parte dei rami si è estinta senza discendenti. E l'evoluzione non ha una meta: *Homo sapiens* non è il «punto d'arrivo», ma uno dei rami ancora vivi del cespuglio, come lo scimpanzé, che non è un antenato rimasto indietro (Capitolo 9).

10.5.2 Camminare su due piedi

Il primo carattere umano a comparire non fu il cervello grande, ma il **bipedismo**, la locomozione eretta su due piedi. Lo mostrano le ossa del bacino e degli arti di molti ominini antichi e le impronte di Laetoli, in Tanzania, lasciate nella cenere vulcanica circa 3,6 milioni di anni fa. Il più celebre di questi ominini è **Lucy**, scheletro parziale di *Australopithecus afarensis* scoperto nel

1974 in Etiopia, vissuto circa 3,2 milioni di anni fa: camminava eretta, ma era alta poco più di un metro, aveva braccia lunghe adatte ad arrampicarsi e un cervello circa un terzo del nostro.

Le specie di ominini note sono più di una ventina e in molti periodi ne sono vissute diverse contemporaneamente (Figura 10.6). Accanto agli australopitechi vissero i *Paranthropus*, dalle mascelle e dai denti enormi, adatti a cibi vegetali duri, che si estinsero senza discendenti.

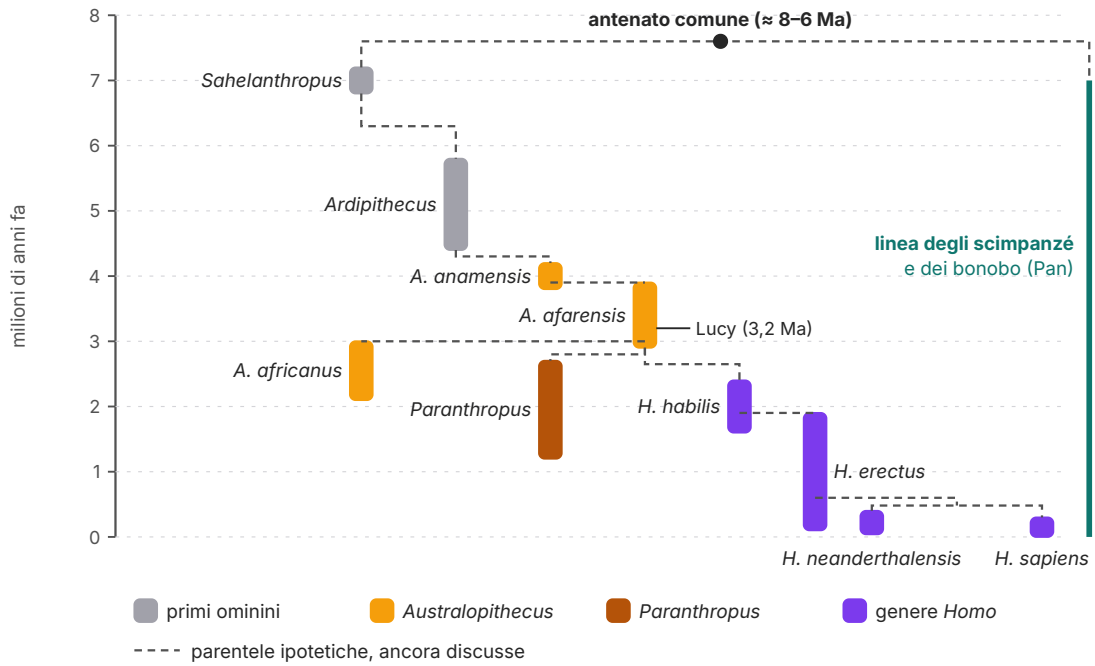


Figura 10.6 L'evoluzione umana come cespuglio ramificato. Le barre indicano gli intervalli di tempo, approssimativi, in cui sono documentati i fossili di ciascuna specie o genere; le linee tratteggiate indicano parentele ipotetiche, ancora discusse. Più specie di ominini sono vissute nello stesso periodo. Sono rappresentate solo alcune delle specie note.

10.5.3 Il genere Homo

Il genere *Homo* compare in Africa più di 2 milioni di anni fa. *Homo habilis* è associato ai primi strumenti di pietra scheggiata. *Homo erectus*, comparso circa 1,9 milioni di anni fa, aveva proporzioni del corpo simili alle nostre e fu il primo ominino a uscire dall'Africa: i suoi fossili si trovano fino in Indonesia e in Cina.

Homo neanderthalensis, l'uomo di Neanderthal, visse in Europa e nell'Asia occidentale da circa 400 000 a circa 40 000 anni fa: robusto, adattato al freddo, con un cervello grande quanto il nostro, costruiva strumenti raffinati e usava il fuoco. In Italia è celebre l'uomo di Altamura, in Puglia, uno scheletro rimasto inglobato nelle concrezioni di una grotta.

Homo sapiens compare in Africa circa 300 000 anni fa (i fossili più antichi vengono dal Marocco). Secondo il modello **«Out of Africa»**, sostenuto dai fossili e dal DNA, tutti gli esseri umani viventi discendono da popolazioni africane che, soprattutto negli ultimi 70 000 anni circa, si diffusero in tutti i continenti, sostituendo gli altri ominini. Non del tutto, però: l'analisi del DNA fossile, che è valsa a Svante Pääbo il premio Nobel per la fisiologia o la medicina nel 2022, ha mostrato che gli antenati delle popolazioni non africane si incrociarono con i Neanderthal, di cui conserviamo una piccola percentuale del genoma, e con i Denisoviani, ominini asiatici noti quasi solo dal DNA.

Oggi siamo l'unica specie di ominini rimasta. Le differenze visibili fra le popolazioni umane, come il colore della pelle, riguardano pochi geni; la variabilità genetica dentro ciascuna popolazione è molto maggiore di quella fra popolazioni diverse. Per questo in biologia il concetto di «razze» umane non ha fondamento.

COLLEGAMENTI

Storia e geografia · Prima della storia. La preistoria che studi in storia, dal Paleolitico al Neolitico, è l'ultimo tratto, brevissimo, della storia evolutiva del genere *Homo*. L'agricoltura, che compare nel Vicino Oriente circa 11 000–10 000 anni fa, ha cambiato non solo le società umane, ma anche le piante e gli animali che abbiamo domesticato con la selezione artificiale (Capitolo 9): il frumento di questo capitolo ne è un esempio. L'evoluzione umana, del resto, non si è fermata: la capacità di digerire il lattosio da adulti (Capitolo 5) si è diffusa negli ultimi millenni soprattutto nelle popolazioni che allevavano animali da latte.

SINTESI

- Secondo il **concetto biologico di specie** (Mayr, 1942) una specie è un insieme di popolazioni i cui individui possono incrociarsi e generare figli fertili, isolate riproduttivamente dalle altre. Non si applica agli organismi asessuati e ai fossili.
- Il **pool genico** è l'insieme degli alleli di una popolazione; l'evoluzione è il cambiamento delle **frequenze alleliche** nel tempo. Mutazione e ricombinazione producono la variabilità.
- La selezione naturale può essere **stabilizzante** (favorisce gli intermedi), **direzionale** (sposta la media) o **divergente** (favorisce i due estremi).
- La **deriva genetica** cambia le frequenze alleliche per caso ed è forte nelle piccole popolazioni: **collo di bottiglia** (ghepardo, elefante marino) ed **effetto del fondatore**. Il **flusso genico** rende simili le popolazioni.
- Le barriere di **isolamento riproduttivo** sono prezigotiche (ecologiche, temporali, comportamentali, meccaniche, gametiche) o postzigotiche (ibridi non vitali o sterili).
- Nella **speciazione allopatrica** una barriera geografica separa due popolazioni che divergono; nella **speciazione simpatrica**, frequente nelle piante per **poliploidia**, la nuova specie nasce nello stesso territorio (frumento tenero: 42 cromosomi).
- **Radiazione adattativa**: da un antenato, molte specie adattate a modi di vita diversi (fringuelli di Darwin, ciclidi). **Evoluzione convergente**: specie lontane sviluppano strutture analoghe. **Coevoluzione**: due specie evolvono l'una in risposta all'altra.
- **Gradualismo** ed **equilibri punteggiati** (Eldredge e Gould, 1972) descrivono ritmi diversi dell'evoluzione; entrambi sono compatibili con la selezione naturale.
- I fossili si datano in modo relativo (sovrapposizione degli strati, fossili guida) e assoluto (datazione radiometrica). La Terra ha circa 4,54 miliardi di anni; stromatoliti ≈ 3,5 miliardi di anni, ossigeno ≈ 2,4, esplosione cambriana ≈ 539 milioni di anni fa.
- Cinque **estinzioni di massa**: fine Ordoviciano, Devoniano superiore, fine Permiano (la più grave, ≈ 252 Ma), fine Triassico, fine Cretaceo (66 Ma, asteroide). L'origine della vita resta una domanda aperta (Oparin-Haldane, esperimento di Miller).
- Uomo e scimpanzé hanno un antenato comune vissuto fra circa 8 e 6 milioni di anni fa. L'evoluzione umana è un cespuglio: il **bipedismo** precede il cervello grande (Lucy, 3,2 Ma); *Homo sapiens* compare in Africa circa 300 000 anni fa e si diffonde nel mondo («Out of Africa»).

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● Secondo il concetto biologico di specie, due popolazioni appartengono alla stessa specie se:
   - **A.** hanno lo stesso aspetto
   - **B.** vivono nello stesso territorio
   - **C.** in natura si incrociano e generano figli fertili
   - **D.** hanno lo stesso numero di cromosomi

2. ● Il pool genico di una popolazione è:
   - **A.** l'insieme di tutti gli alleli presenti negli individui della popolazione
   - **B.** il genotipo dell'individuo più adatto
   - **C.** l'insieme dei geni dominanti della popolazione
   - **D.** il numero di cromosomi della specie

3. ●● Una popolazione di uccelli con becchi intermedi diventa, dopo molte generazioni, formata da due gruppi: becchi piccoli e becchi grandi. È avvenuta una selezione:
   - **A.** stabilizzante
   - **B.** direzionale
   - **C.** divergente
   - **D.** artificiale

4. ● Quale forza evolutiva cambia le frequenze alleliche per puro caso ed è più forte nelle popolazioni piccole?
   - **A.** la selezione naturale
   - **B.** la deriva genetica
   - **C.** il flusso genico
   - **D.** la selezione sessuale

5. ●● Due specie di rane vivono nello stesso stagno, ma una si riproduce a marzo e l'altra a giugno. È un esempio di isolamento:
   - **A.** temporale
   - **B.** meccanico
   - **C.** gametico
   - **D.** postzigotico

6. ● Il mulo è un esempio di:
   - **A.** isolamento comportamentale
   - **B.** speciazione simpatrica
   - **C.** ibrido vitale ma sterile
   - **D.** evoluzione convergente

7. ●● Le ali di un pipistrello e quelle di una farfalla, o il corpo affusolato dello squalo e del delfino, sono esempi di:
   A. radiazione adattativa
   B. coevoluzione
   C. deriva genetica
   D. evoluzione convergente

8. ● Quale fu la più grave delle cinque grandi estinzioni di massa?
   A. quella della fine del Cretaceo, 66 milioni di anni fa
   B. quella della fine del Permiano, circa 252 milioni di anni fa
   C. quella della fine dell'Ordoviciano
   D. quella della fine del Triassico

9. ●●● Quale affermazione sull'evoluzione umana è corretta?
   A. l'uomo discende dallo scimpanzé
   B. il cervello grande comparve prima del bipedismo
   C. *Homo sapiens* e i Neanderthal non sono mai vissuti nello stesso periodo
   D. per lunghi periodi sono esistite contemporaneamente più specie di ominini

Vero o falso

10. ● Secondo il concetto biologico di specie, due organismi che si somigliano molto appartengono sempre alla stessa specie.

11. ● La mutazione è l'unica fonte di alleli completamente nuovi.

12. ●● La deriva genetica favorisce sempre gli alleli più utili.

13. ● Nella selezione direzionale la media del carattere si sposta verso uno degli estremi.

14. ●● Una pianta tetraploide, incrociata con la specie diploide da cui deriva, genera figli triploidi, di solito sterili.

15. ●● Le stromatoliti sono i resti dei primi dinosauri.

Applicare

16. ● Il cavallo ha $2n = 64$ cromosomi e l'asino $2n = 62$. Quanti cromosomi hanno i gameti di ciascuno? Quanti ne ha il mulo nelle sue cellule? Perché il mulo è sterile?

17. ● In una popolazione di 250 chiocciole un gene ha due alleli, A e a. Si contano 90 individui AA, 120 Aa e 40 aa. Calcola la frequenza dei due alleli.

18. ●● Una popolazione di farfalle ha, per un gene, le frequenze alleliche 0,5 (B_1), 0,3 (B_2) e 0,2 (B_3). Un incendio lascia in vita 6 farfalle, con questi genotipi: B_1B_1, B_1B_1, B_1B_2, B_1B_1, B_1B_2, B_2B_2. (a) Calcola le nuove frequenze alleliche. (b) Quale fenomeno è avvenuto? (c) Che cosa è successo all'allele B_3?

19. ●● Una specie di pianta ha $2n = 18$. (a) Quanti cromosomi ha una pianta tetraploide derivata da essa? (b) Quanti cromosomi hanno i suoi gameti? (c) Quanti cromosomi ha l'ibrido fra la pianta tetraploide e una pianta diploide della specie originale, e perché è sterile?

20. ● Lungo un corridoio della scuola si stende una corda lunga 4,54 m che rappresenta la storia della Terra (1 m = 1 miliardo di anni), con il presente a un'estremità. A quale distanza dal presente vanno fissati: (a) l'esplosione cambriana (539 milioni di anni fa); (b) l'estinzione della fine del Cretaceo (66 milioni di anni fa); (c) la comparsa di *Homo sapiens* (300 000 anni fa)? Esprimi i risultati in unità adatte.

21. ●●● Un'isola viene colonizzata da 4 uccelli provenienti dal continente, dove un allele *b* ha frequenza 0,05. Supponendo che i 4 fondatori siano presi a caso, qual è la probabilità che nessuno degli 8 alleli che portano sia *b*? Quale fenomeno illustra il risultato?

22. ●●● In una cava si osservano, dal basso verso l'alto, gli strati 1, 2, 3 e 4. In una seconda cava, a 50 km, si osservano dal basso gli strati X, Y e Z. Lo strato 2 e lo strato Z contengono la stessa specie di ammonite, che è un fossile guida; lo strato Y contiene un secondo fossile guida, che nella prima cava si trova solo nello strato 1. Ordina tutti gli strati dal più antico al più recente, indicando quelli che hanno la stessa età.

Leggere dati e figure

23. ● Osserva la Figura 10.5. (a) Per quanti milioni di anni, circa, la vita è esistita prima dell'esplosione cambriana, contando dalle stromatoliti? (b) Quale frazione della storia della Terra precede l'esplosione cambriana? (c) Quale estinzione di massa separa il Mesozoico dal Cenozoico?

24. ●● Osserva la Figura 10.6. (a) Quali specie di ominini erano ancora vive quando comparve *Homo sapiens*? (b) Lucy può essere un antenato dello scimpanzé? Motiva. (c) Perché la figura disegna l'evoluzione umana come un cespuglio e non come una fila di specie?

25. ●●● Usa la Tabella 10.1. (a) Calcola l'altezza media del becco prima della siccità e nei sopravvissuti. (b) Calcola, per ciascuna classe, la percentuale di sopravvissuti. (c) Di quale tipo di selezione si tratta? Motiva.

Tabella 10.1 Altezza del becco in una popolazione di fringuelli prima e dopo un anno di siccità (dati di esempio, non misure reali).

Altezza del becco (mm)	Individui prima della siccità	Individui sopravvissuti
8	40	4
9	120	18
10	180	36
11	120	36
12	40	16

Indagare e argomentare

26. ●● Due popolazioni di grilli, una di pianura e una di montagna, si somigliano moltissimo, ma i maschi hanno canti diversi. Progetta un esperimento per stabilire se si tratta di due specie distinte: indica che cosa misureresti, la variabile indipendente, quella dipendente e il controllo.

27. ●● Le isole oceaniche lontane dai continenti, come le Galápagos o le Hawaii, ospitano molte specie che non vivono in nessun altro luogo. Spiega questo fatto usando i concetti di effetto del fondatore, speciazione allopatrica e radiazione adattativa.

28. ●●● Dopo l'estinzione di massa della fine del Cretaceo i mammiferi, fino ad allora quasi tutti piccoli, diedero origine in pochi milioni di anni a moltissime forme nuove. Spiega perché un'estinzione di massa è spesso seguita da radiazioni adattative. Si può dire che i mammiferi sopravvissero perché erano «migliori» dei dinosauri? Motiva.

Approfondimento

29. ●● (Approfondimento) In una popolazione in equilibrio di Hardy-Weinberg il 16 % degli individui manifesta un carattere recessivo *aa*. Calcola q, p e le frequenze attese dei genotipi *AA* e *Aa*. In una popolazione di 1000 individui, quanti eterozigoti ti aspetti?

PER APPROFONDIRE

- [CAM] L. A. Urry et al., *Campbell Biology*: i capitoli sull'evoluzione delle popolazioni, sull'origine delle specie e sulla storia della vita sulla Terra.
- [GOU] S. J. Gould, *Wonderful Life*: la fauna cambriana di Burgess Shale e il ruolo del caso nella storia della vita, raccontati da uno degli autori della teoria degli equilibri punteggiati.
- [WIL] E. O. Wilson, *The Diversity of Life*: speciazione, radiazioni adattative ed estinzioni di massa, con un occhio alla biodiversità di oggi.
- [DAR] C. Darwin, *On the Origin of Species* (1859): i capitoli sulla documentazione geologica e sulla distribuzione geografica delle specie, in particolare sulle isole.

Glossario del capitolo

Bipedismo
Locomozione eretta su due piedi; il primo carattere tipico degli ominini, comparso prima dell'aumento del volume del cervello.

Coevoluzione
Evoluzione di due specie che interagiscono strettamente, ciascuna in risposta ai cambiamenti dell'altra (per esempio un fiore e il suo impollinatore).

Collo di bottiglia
Drastica riduzione di una popolazione per una causa casuale; i superstiti portano solo una parte degli alleli originari.

Concetto biologico di specie
Definizione di Mayr (1942): una specie è un insieme di popolazioni i cui individui possono incrociarsi in natura e generare figli fertili, isolate riproduttivamente dalle altre.

Deriva genetica
Cambiamento casuale delle frequenze alleliche da una generazione all'altra, tanto più forte quanto più la popolazione è piccola.

Effetto del fondatore
Deriva genetica che si verifica quando pochi individui fondano una nuova popolazione, che ha solo i loro alleli.

Equilibri punteggiati
Teoria di Eldredge e Gould (1972): lunghi periodi di stasi delle specie, interrotti da fasi brevi, in termini geologici, di speciazione rapida.

Estinzione di massa
Scomparsa di una grande parte delle specie in un tempo geologicamente breve; se ne riconoscono cinque principali.

Evoluzione convergente
Comparsa di strutture analoghe in specie non strettamente imparentate che vivono in ambienti simili.

Flusso genico
Trasferimento di alleli da una popolazione a un'altra per migrazione di individui o di gameti.

Fossile guida
Fossile di una specie vissuta per poco tempo ma molto diffusa, usato per attribuire la stessa età a strati di luoghi diversi.

Frequenza allelica
Frazione che un allele rappresenta sul totale delle copie di un gene presenti in una popolazione.

Isolamento riproduttivo
Insieme delle barriere prezigotiche e postzigotiche che impediscono a due specie di incrociarsi o di avere discendenti fertili.

Ominini
Specie della linea evolutiva umana, successive alla separazione dalla linea degli scimpanzé.

Poliploidia
Presenza di più di due serie complete di cromosomi; nelle piante è una via rapida alla speciazione.

Pool genico
Insieme di tutti gli alleli di tutti i geni presenti negli individui di una popolazione.

Radiazione adattativa
Origine, da un antenato comune, di molte specie adattate a modi di vita diversi, spesso dopo la colonizzazione di un ambiente nuovo.

Selezione stabilizzante / direzionale / divergente
Tre modi in cui la selezione naturale agisce su un carattere continuo: favorisce gli intermedi, uno dei due estremi oppure entrambi gli estremi.

Speciazione
Formazione di una o più specie nuove a partire da una specie esistente.

Speciazione allopatrica / simpatrica
Speciazione che avviene dopo una separazione geografica delle popolazioni / nello stesso territorio, senza barriere geografiche.

Soluzioni

1. C. Il criterio è la possibilità di scambiarsi geni: aspetto e territorio non bastano.

2. A. Il pool genico comprende tutte le copie di tutti i geni della popolazione.

3. C. Sono favoriti i due estremi e sfavoriti gli intermedi.

4. B. La deriva è un cambiamento casuale, tanto più forte quanto più la popolazione è piccola.

5. A. Le due specie si riproducono in periodi diversi dell'anno.

6. C. Il mulo nasce e vive normalmente, ma i suoi gameti non sono funzionanti: è una barriera postzigotica.

7. D. Strutture simili in organismi lontani, prodotte da ambienti e funzioni simili: sono analoghe, non omologhe.

8. B. Alla fine del Permiano scomparve la grande maggioranza delle specie marine.

9. D. Per esempio *Homo sapiens*, i Neanderthal e i Denisoviani sono vissuti nello stesso periodo; uomo e scimpanzé hanno un antenato comune; il bipedismo precede il cervello grande.

10. F. Possono essere specie distinte, isolate riproduttivamente; conta la possibilità di incrociarsi e avere figli fertili.

11. V. La ricombinazione rimescola alleli che esistono già.

12. F. La deriva è casuale: può fissare o far scomparire un allele indipendentemente dalla sua utilità.

13. V.

14. V. I gameti diploidi della tetraploide e quelli aploidi della diploide formano zigoti $3n$; le serie dispari non si appaiano nella meiosi.

15. F. Sono rocce stratificate prodotte da tappeti di microrganismi; le più antiche hanno circa 3,5 miliardi di anni, molto prima dei dinosauri.

16. Gameti del cavallo 64 : 2 = 32 cromosomi; gameti dell'asino 62 : 2 = 31; mulo 32 + 31 = 63. I cromosomi di origine equina e asinina non sono omologhi a coppie (e 63 è dispari): nella meiosi non si appaiano correttamente e i gameti non sono funzionanti.

17. Copie del gene: 2 × 250 = 500. Alleli *A*: 2 × 90 + 120 = 300 → 300 : 500 = 0,60. Alleli *a*: 2 × 40 + 120 = 200 → 0,40. Controllo: 0,60 + 0,40 = 1.

18. (a) 12 alleli: $B_1 = 2 + 2 + 1 + 2 + 1 + 0 = 8 \rightarrow 8/12 \approx 0{,}67$; $B_2 = 4 \rightarrow 4/12 \approx 0{,}33$; $B_3 = 0$. (b) Un collo di bottiglia: deriva genetica dovuta a un evento casuale. (c) È scomparso dalla popolazione, per caso e non perché fosse svantaggioso.

19. (a) $4n = 36$. (b) 18 (gameti diploidi). (c) 18 + 9 = 27 cromosomi, cioè tre serie ($3n$): la terza serie non ha un omologo con cui appaiarsi nella meiosi, i gameti sono anomali e l'ibrido è sterile.

20. Scala: 1 m = 1000 milioni di anni, cioè 1 mm = 1 milione di anni. (a) 539 mm = 53,9 cm. (b) 66 mm = 6,6 cm. (c) 0,3 mm: meno dello spessore di un'unghia.

21. Probabilità che un allele preso a caso non sia *b*: 1 − 0,05 = 0,95. Per 8 alleli indipendenti (regola del prodotto): $0{,}95^8 \approx 0{,}66$. In circa due casi su tre la nuova popolazione non avrà affatto l'allele *b*: è l'effetto del fondatore.

22. Nella prima cava l'ordine è 1 → 2 → 3 → 4. Lo strato Z ha la stessa età dello strato 2 (stesso fossile guida). Lo strato Y, sotto Z, contiene il fossile guida che nella prima cava è solo nello strato 1: ha la stessa età dello strato 1. X, sotto Y, è più antico. Ordine: X; poi 1 = Y; poi 2 = Z; poi 3; poi 4.

23. (a) 3500 − 539 ≈ 2960 milioni di anni, quasi 3 miliardi di anni. (b) (4540 − 539) : 4540 ≈ 0,88, cioè circa l'88 %. (c) L'estinzione della fine del Cretaceo, 66 milioni di anni fa.

24. (a) *Homo erectus* (fino a circa 0,1 Ma) e *Homo neanderthalensis* (fino a circa 0,04 Ma); dal testo, anche i Denisoviani. (b) No: Lucy appartiene alla linea degli ominini, separata da quella degli scimpanzé già da milioni di anni; uomo e scimpanzé hanno un antenato comune più antico. (c) Perché molte specie sono vissute contemporaneamente, molte linee si sono estinte senza discendenti e le parentele sono ramificate, non una successione in cui ogni specie si trasforma nella seguente.

25. (a) Prima: (8·40 + 9·120 + 10·180 + 11·120 + 12·40) : 500 = 5000 : 500 = 10,0 mm. Sopravvissuti: (8·4 + 9·18 + 10·36 + 11·36 + 12·16) : 110 = 1142 : 110 ≈ 10,4 mm. (b) 8 mm: 10 %; 9 mm: 15 %; 10 mm: 20 %; 11 mm: 30 %; 12 mm: 40 %. (c) Selezione direzionale: la sopravvivenza cresce con l'altezza del becco e la media si sposta verso i valori alti (come nei semi duri rimasti dopo una siccità).

26. Traccia: la variabile indipendente è la provenienza dei grilli (stessa popolazione o popolazioni diverse); la variabile dipendente è la percentuale di accoppiamenti riusciti e di figli fertili. Si mettono in gabbie le femmine di una popolazione con maschi della stessa popolazione (controllo) e con maschi dell'altra; si può anche far ascoltare alle femmine i due canti registrati e misurare a quale si avvicinano. Si allevano gli eventuali ibridi e si verifica se sono fertili. Se gli incroci fra popolazioni non avvengono, o gli ibridi sono sterili, le popolazioni sono isolate riproduttivamente: due specie (isolamento comportamentale).

27. Traccia: pochi colonizzatori arrivano per caso da lontano e portano solo una parte degli alleli della popolazione d'origine (effetto del fondatore); il mare impedisce il flusso genico con il continente e fra le isole, quindi ogni popolazione diverge per selezione e deriva (speciazione allopatrica). Gli ambienti liberi e vari favoriscono la nascita di molte specie da un antenato, ciascuna adattata a un modo di vita (radiazione adattativa), come i fringuelli delle Galápagos. Le specie nate lì non esistono altrove.

28. Traccia: l'estinzione elimina in breve tempo molti gruppi e lascia liberi ambienti e risorse (nicchie) prima occupati; i sopravvissuti, con poca concorrenza, si diversificano in molte specie adattate a quei modi di vita (radiazione adattativa), come i mammiferi dopo la scomparsa dei dinosauri non aviani. I sopravvissuti non erano «migliori» in assoluto: un evento improvviso e catastrofico, come l'impatto di un asteroide, colpisce in modo in parte casuale, e favorisce caratteri che prima non davano vantaggi particolari (per esempio, le piccole dimensioni o la capacità di ripararsi in tane). La fitness dipende dall'ambiente: cambiato l'ambiente, cambiano i caratteri favorevoli.

29. $q^2 = 0{,}16 \rightarrow q = 0{,}4$; $p = 1 - 0{,}4 = 0{,}6$. *AA*: $p^2 = 0{,}36$; *Aa*: $2pq = 2 \times 0{,}6 \times 0{,}4 = 0{,}48$ (controllo: 0,36 + 0,48 + 0,16 = 1). Eterozigoti attesi su 1000: 480.