

Ogni gene della segmentazione dimostra di avere propri tempi e luoghi di azione nell’embrione. Le modalità di espressione dei geni materni e zigotici che controllano la segmentazione dimostrano che le cellule destinate a formare le strutture dell’individuo adulto sono determinate da una serie progressiva di passaggi. Dapprima, i geni materni determinano l’asse anteroposteriore e le regioni dorsale e ventrale, mediante la formazione di gradienti di morfogeni nell’uovo. Un morfogeno è un composto chimico che influenza il differenziamento delle cellule e lo sviluppo della forma. I gradienti di morfogeni sono segnali che aiutano le cellule a portarsi nella propria ubicazione all’interno dell’embrione e promuovono il loro successivo differenziamento in tessuti ed organi specializzati.

TABELLA 17-1 Classi di geni coinvolti nella formazione dei segmenti embrionali in *Drosophila*

Classi di geni	Sito di attività dei geni	Funzioni dei geni
Geni ad effetto materno	Tessuti materni che circondano l'uovo	Indirizzano lo sviluppo delle regioni antero-posteriori nell'embrione e regolano l'espressione dei geni della segmentazione
Geni di segmentazione		
Geni gap	Embrione	Suddividono l'embrione in ampie regioni e influenzano l'attività dei geni pair-rule
Geni pair-rule	Embrione	Dividono l'embrione in fasce, ognuna delle quali comprende circa due segmenti, e influenzano l'attività dei geni segment polarity
Geni segment polarity	Embrione	Definiscono i segmenti del corpo e dividono ogni segmento in una metà anteriore ed una posteriore
Geni omeotici	Embrione	Controllano l'identità dei segmenti; l'espressione dei geni omeotici è regolata dai geni della segmentazione

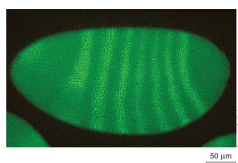


FIGURA 17-11 Attività dei geni della segmentazione

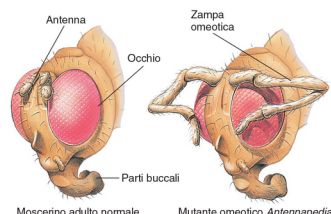
Le bande luminose in questa fotografia al microscopio ottico a fluorescenza mostrano la presenza di mRNA trascritto da uno dei geni pair-rule, conosciuto come fushi tarazu (termine giapponese che sta per “segmenti non sufficienti”). I segmenti della larva che normalmente derivano da queste bande sono assenti quando questo locus è mutato.

In base ai gradienti dei morfogeni, i geni zigotici della segmentazione si attivano e controllano la formazione di una serie di segmenti in senso cranio-caudale. In seguito, nell’ambito di ciascun segmento sono attivati altri geni che “leggono” la posizione del segmento e “interpretano” questa informazione, che specifica quale parte del corpo dovrà derivare da quel segmento. Nell’ambito di ogni segmento, viene ulteriormente specificata la posizione di ciascuna cellula, assegnandole un “indirizzo” che è stabilito dalle attività combinate dei geni regolatori.

I geni della segmentazione si attivano sequenzialmente: dapprima agiscono i geni gap, poi i geni pair-rule e, infine, i geni di polarità del segmento. Inoltre, vi sono interazioni fra i membri dei tre gruppi. Ogni volta che un nuovo raggruppamento di geni entra in azione, la direzione dello sviluppo di un particolare gruppo di cellule viene sempre più delimitata. Man mano che lo sviluppo dell’embrione procede, esso viene suddiviso in zone più piccole e più specializzate.

La maggior parte dei geni della segmentazione codifica fattori di trascrizione, proteine che legano il DNA e regolano la trascrizione genica nelle cellule eucariotiche. Per esempio, alcuni geni della segmentazione

Il pattern di ciascuna cellula, assegnando un “indirizzo” che è stabilito dalle attività combinate dei geni regolatori. I geni della segmentazione si attivano sequenzialmente: dapprima agiscono i geni gap, poi i geni pair-rule e, infine, i geni di polarità del segmento. Inoltre, vi sono interazioni fra i membri dei tre gruppi. Ogni volta che un nuovo raggruppamento di geni entra in azione, la direzione dello sviluppo di un particolare gruppo di cellule viene sempre più delimitata. Man mano che lo sviluppo



(a) Testa di un moscerino normale e di un moscerino con una mutazione Antennapedia.



(b) Testa di un moscerino con una mutazione Antennapedia al microscopio elettronico a scansione.

codificano una proteina regolatrice del tipo “zinc finger” che si lega al DNA (vedi Fig. 14-12b per un ripasso sui zinc finger). I **geni omeotici** (discussi più avanti) codificano altri tipi di fattori di trascrizione. Il fatto che molti geni che controllano lo sviluppo codifichino fattori di trascrizione sta ad indicare che queste proteine agiscono come “interruttori” genetici che regolano l’espressione di altri geni.

FIGURA 17-12 Il locus Antennapedia

Le mutazioni Antennapedia causano trasformazioni omeotiche in *Drosophila* in cui le antenne sono sostituite da zampe o da parti di zampe.

La purificazione delle proteine che funzionano come fattori di trascrizione rende possibile l’identificazione delle sequenze “bersaglio” del DNA a cui si legano. Questa metodologia si è dimostrata sempre più utile per svelare le modalità di regolazione delle varie tappe dello sviluppo. I fattori di trascrizione giocano un ruolo anche nel cancro (discusso più avanti nel capitolo).

Geni omeotici Dopo che i geni della segmentazione hanno stabilito lo schema di base dei segmenti nel corpo del moscerino, i geni omeotici specificano il piano di sviluppo di ciascun segmento. Mutazioni nei geni omeotici producono, dato il loro coinvolgimento nell’identità dei segmenti, lo scambio di una parte del

corpo con un'altra, producendo modificazioni molto particolari. Tra i mutanti più sorprendenti, troviamo il mutante *Antennapedia*, che ha zampe che crescono sulla testa, nella sede dove normalmente crescono le antenne (FIG. 17-12).

Inizialmente, i geni omeotici nella *Drosophila* furono identificati attraverso le alterazioni fenotipiche prodotte dagli alleli mutanti. L'analisi delle sequenze del DNA di numerosi geni omeotici rivelò che una breve sequenza di DNA costituita da 180 coppie di basi era presente in molti geni omeotici ed in altri geni coinvolti nello sviluppo. Questa sequenza è stata chiamata omeobox . Ciascun omeobox codifica un distretto funzionale di una proteina chiamato omeodominio , composto da 60 aminoacidi che formano quattro α - eliche. Una di queste serve come elica di riconoscimento, che si lega a specifiche sequenze di DNA e influenza la trascrizione. Quindi, i prodotti dei geni omeotici, come quelli dei geni della segmentazione che agiscono nelle fasi precoci dello sviluppo, sono fattori di trascrizione; infatti, anche alcuni geni della segmentazione contengono omeobox.

Gli studi sui geni *Hox*, un raggruppamento (cluster) di geni contenenti omeobox che specificano l'asse antero-posteriore durante lo sviluppo, forniscono informazioni sulle relazioni evolutive. I geni Hox sono stati scoperti originariamente in *Drosophila* , dove sono disposti in due gruppi adiacenti sul cromosoma: il *complesso Antennapedia* e il *complesso bithorax*. Geni Hox sono stati identificati anche in altri animali, inclusi altri artropodi, celenterati, anellidi (vermi segmentati), vermi cilindrici e vertebrati, e presentano una organizzazione molto simile a quella osservata in *Drosophila*.

La FIGURA 17-13 mette a confronto l'organizzazione dei geni Hox del moscerino della frutta e del topo. I geni della *Drosophila* e quelli equivalenti del topo sono disposti nello stesso ordine sul cromosoma. Inoltre, l'ordine dei geni nel cromosoma rispecchia l'ordine (anteriore-posteriore) dei corrispondenti segmenti che essi controllano nell'animale. Questa organizzazione è legata, forse, alla necessità di questi geni di essere trascritti in una specifica sequenza temporale.

Drosophila ha un solo complesso *Antennapedia-bithorax*, mentre l'uomo, il topo e molti altri vertebrati hanno quattro cluster simili di geni Hox , che probabilmente si sono originati per duplicazione genica e sono localizzati in cromosomi differenti. La presenza di copie supplementari di questi geni può spiegare perché nei vertebrati le mutazioni che provocano anomalie di tipo omeotico sono molto rare. Ad esempio, non si vede mai un topo che abbia un occhio aberrante dove normalmente è presente una zampa. Tuttavia, una particolare mutazione Hox descritta nell'uomo e nel topo causa anomalie degli arti e dei genitali. Il coinvolgimento dei genitali fornisce un'ulteriore spiegazione della bassa frequenza di questi alleli mutati, dovuta al fatto che gli individui affetti non si riproducono.

Il fatto che meccanismi di controllo dello sviluppo molto simili si osservino in organismi così diversi come insetti e vertebrati (incluso l'uomo), indica che i meccanismi fondamentali si sono evoluti precocemente e

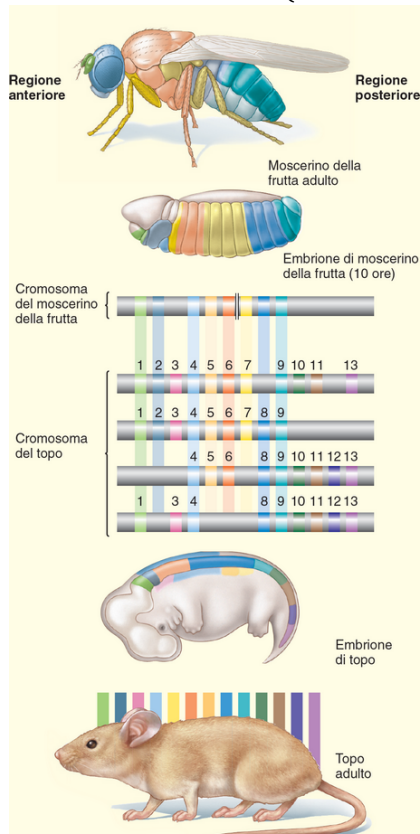
sono altamente conservati in tutti gli animali che hanno un asse antero-posteriore, perfino se non sono segmentati. Sta diventando chiaro che, una volta che un meccanismo che controlla ed integra l'attività di gruppi di geni si sia evoluto con successo, esso permane attraverso l'evoluzione, sebbene possa essere modificato per fornire variazioni allo schema di organizzazione del corpo.

La scoperta di geni simili agli omeobox nelle piante suggerisce che si tratti di geni di origine antica nella storia evolutiva degli eucarioti. Ulteriori ricerche potranno consentire di sviluppare un modello generale di come i fondamenti della morfogenesi siano controllati negli eucarioti pluricellulari. Questi sistemi di geni fondamentali per lo sviluppo forniscono dei "fossili molecolari" che possono chiarire la storia dell'evoluzione. Questi tipi di studi hanno portato ad una nuova sintesi dell'evoluzione e della biologia dello sviluppo, che è oggi chiamata "Evo Devo" (Evolutionary Development).

PUNTO CHIAVE I geni Hox sono organizzati sul cromosoma in un ordine che corrisponde all'ordine con cui sono espressi lungo l'asse antero-posteriore dell'embrione.

FIGURA 17-13 *Raggruppamenti (cluster) di geni Hox*

Raggruppamenti di geni Hox si trovano in tutti i gruppi di animali, fatta eccezione per le spugne. Si noti che in ogni organismo l'ordine di questi geni dello sviluppo (bande colorate) sul cromosoma rispecchia l'ordine spaziale della loro espressione nell'embrione.

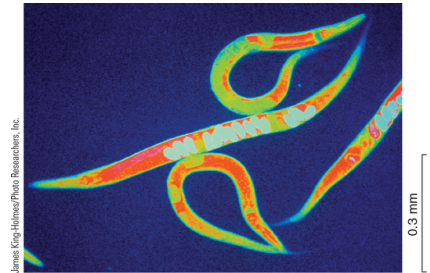


Caenorhabditis elegans mostra un quadro di sviluppo relativamente rigido

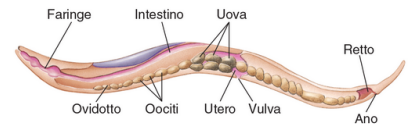
Il nematode *Caenorhabditis elegans* è un organismo modello ideale, in quanto il suo sistema di controllo genetico dello sviluppo è relativamente semplice da studiare. Negli anni '60, Sidney Brenner, un genetista molecolare britannico, iniziò a studiare lo sviluppo a livello molecolare in questo animale all'Università di Cambridge. Egli scelse *C. elegans* perché è di piccole dimensioni, ha un ciclo vitale breve (circa 3 settimane) ed è semplice dal punto di vista genetico. Il suo genoma, costituito da circa 19.700 geni codificanti per proteine, è stato il primo genoma animale ad essere sequenziato. Oggi, *C. elegans* è uno strumento indispensabile per trovare risposte a domande fondamentali sullo sviluppo di singole cellule in un organismo pluricellulare.

Allo stadio adulto, *C. elegans* è lungo solo 1,5 mm ed è composto da 959 cellule somatiche (FIG. 17-14). Gli individui possono essere ermafroditi (organismi che hanno gli organi riproduttori di entrambi i sessi) o maschi. Gli ermafroditi sono capaci di autofecondazione e ciò facilita la creazione di progenie omozigote per mutazioni recessive neoindotte. La disponibilità di maschi che possono accoppiarsi con gli ermafroditi rende possibili gli incroci.

La trasparenza del suo corpo consente in pratica di seguire lo sviluppo di ogni singola cellula somatica col microscopio a contrasto interferenziale di Nomarski, che crea contrasto nei campioni trasparenti. I notevoli sforzi di molti laboratori hanno consentito di determinare la discendenza delle singole cellule somatiche nell'organismo adulto. Il nematode mostra un quadro di sviluppo estremamente rigido: dopo la fecondazione, l'uovo va incontro a ripetute divisioni producendo circa 550 cellule, che costituiscono la larva sessualmente immatura. Dopo la schiusa, ulteriori divisioni cellulari formano l'individuo adulto.



(a) Micrografia ottica a scansione colorata del nematode ermafrodita adulto. Le strutture ovali sono le uova.



(b) Strutture dell'ermafrodita adulto. Le gonadi maschili non sono mostrate.

FIGURA 17-14 *Caenorhabditis elegans*
Questo organismo trasparente possiede un numero fisso di cellule somatiche. [(b) Adattato da Figura 22-6 a in V. Walbot e N. Holder, Developmental Biology, © 1987. Per gent. conc. di McGraw-Hill companies].

La genealogia di ciascuna cellula somatica del verme adulto può essere seguita a ritroso fino ad una singola cellula appartenente ad un piccolo gruppo di cellule fondatrici, che si formano in uno stadio precoce dello sviluppo (FIG. 17-15a). La distruzione di una cellula fondatrice comporta la mancanza nel verme di specifiche strutture che prendono origine da quella specifica cellula. Un tale tipo di sviluppo viene detto sviluppo a mosaico, in quanto il destino delle cellule è determinato molto precocemente e, proprio come in un mosaico, ogni tessera è una parte specifica dell'opera.

Inizialmente, si pensava che ogni organo in *C. elegans* derivasse da una sola cellula fondatrice. Analisi più dettagliate delle linee cellulari hanno tuttavia rivelato che molte delle strutture trovate nell'adulto, come il sistema nervoso e la muscolatura, originano di fatto da più di una cellula fondatrice (FIG. 17-15b). Al contrario, si sono identificate alcune linee in cui un neurone e un miocita derivavano dalla divisione di una singola cellula.

L'uso di raggi laser microscopici, capaci di distruggere una singola cellula, ha permesso anche di studiare l'influenza di una cellula sulle cellule vicine. In accordo con il modello rigido di sviluppo, nella maggior parte dei casi, alla distruzione di singole cellule di *C. elegans* segue la mancanza di tutte le strutture che originano da quella cellula ma con il differenziamento normale delle cellule somatiche circostanti.

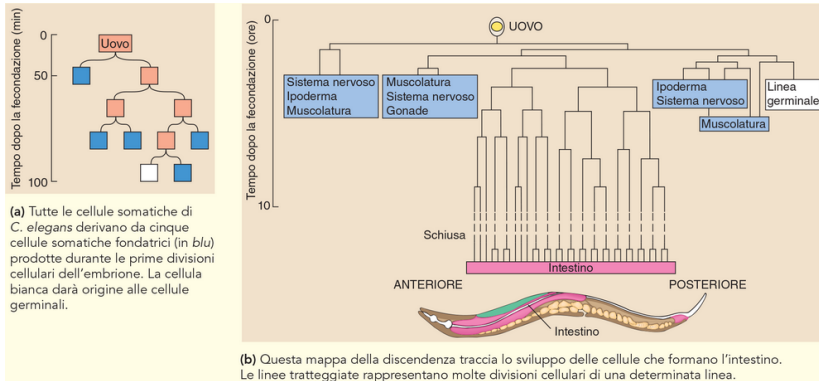
Evidentemente, lo sviluppo di ogni cellula segue un proprio programma interno.

Tuttavia, lo schema di sviluppo di *C. elegans* non è interamente a mosaico. In alcuni casi il differenziamento di una cellula può essere influenzato dalle cellule vicine: tale fenomeno viene detto induzione. Un esempio è la formazione della vulva, la struttura riproduttiva attraverso la quale vengono deposte le uova.

Nell'ovario (l'organo in cui le cellule germinali subiscono la meiosi e diventano uova) esiste una singola cellula che non si divide ed è chiamata cellula àncora; essa si àncora all'ovario e ad un punto della superficie esterna dell'animale, dando inizio alla realizzazione di un passaggio attraverso il quale le uova potranno raggiungere l'esterno. La sua presenza organizza le cellule della superficie esterna a formare la vulva, mentre la sua eliminazione, mediante distruzione con un raggio laser, impedisce la formazione della vulva e le cellule normalmente destinate a formarla rimangono cellule della superficie corporea (FIG. 17-16). L'analisi di mutazioni delle cellule progenitrici ha permesso di capire tali interazioni induttive. Per esempio, molti tipi di mutazioni provocano la formazione di più vulve, talora anche in assenza di cellule àncora. Quindi, le cellule mutate non necessitano di un segnale induttivo da parte di una cellula àncora per formare la vulva; evidentemente, il gene o i geni necessari per la formazione della vulva sono costitutivamente espressi in tali mutanti. Al contrario, si conoscono anche mutanti che non formano la vulva; in alcuni di questi, sembra che le cellule che normalmente dovrebbero formare la vulva non rispondano al segnale induttore della cellula àncora.

C. elegans rappresenta un sistema modello per lo studio dell'apoptosi

Durante il normale sviluppo di *C. elegans*, ci sono casi in cui le cellule sono destinate a morire subito dopo la loro formazione. L'apoptosi, o morte cellulare geneticamente programmata, è stata osservata in un'ampia varietà di organismi, sia vegetali che animali. Per esempio, nell'uomo la mano inizialmente ha le dita unite tra loro da pliche palmari e solo successivamente la membrana interdigitale scompare per apoptosi delle cellule che la compongono. In *C. elegans*, come negli altri organismi, l'apoptosi è sotto controllo genetico. Gli embrioni del verme vanno in mitosi per produrre un totale di 1090 cellule, delle quali 131 vanno in apoptosi nel corso dello sviluppo; di conseguenza, i vermi adulti sono formati da 959 cellule.



PUNTO CHIAVE Il verme nematode *C. elegans* ha uno schema di sviluppo fisso in cui l'origine di ciascuna cellula adulta può essere ricondotta ad una delle cellule fondatrici presenti nell'embrione.

FIGURA 17-15
Genealogie cellulari in Caenorhabditis elegans

Nel 1986, il genetista molecolare statunitense Robert Horvitz individuò vermi mutanti le cui cellule non andavano incontro ad apoptosi. Egli caratterizzò le mutazioni e i geni responsabili di tale fenomeno a livello molecolare. Ad esempio, uno di questi geni codifica una proteina che regola il rilascio dai mitocondri di molecole che innescano l'apoptosi (adesso si sa che i mitocondri svolgono un ruolo cruciale nell'apoptosi negli animali, da *C. elegans* all'uomo). Sono stati identificati anche altri geni, che codificano per una famiglia di proteine conosciute come caspasi, enzimi proteolitici che sono attivi durante gli stadi iniziali dell'apoptosi. In seguito, sono stati individuati i geni omologhi in altri organismi, incluso l'uomo; alcuni di questi loci codificano per le caspasi anche nei mammiferi. Gli eventi molecolari che guidano l'apoptosi rappresentano un'area di ricerca di forte interesse, che potrà far luce sui processi generali dell'invecchiamento cellulare e del cancro.

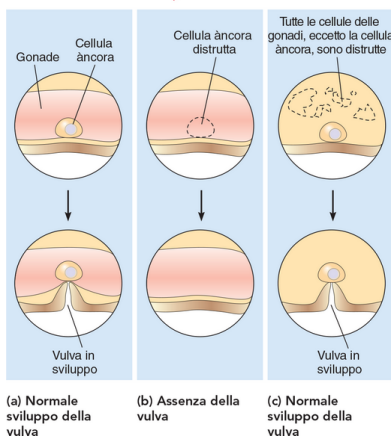
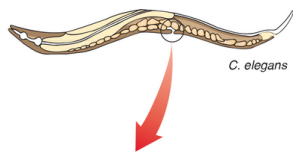


FIGURA 17-16 Induzione

Una singola cellula ancora induce le cellule vicine a formare la vulva in *C. elegans*. Il diagramma schematico mostra come la distruzione con il laser di una cellula o di un gruppo di cellule influisca sulle cellule vicine.

Il topo è un modello per lo sviluppo dei mammiferi

Gli embrioni dei mammiferi seguono uno sviluppo notevolmente diverso da quello degli embrioni di *Drosophila* e di *C. elegans*. Il topolino di laboratorio, *Mus musculus*, è l'esempio meglio studiato delle prime fasi di sviluppo dei mammiferi. Numerosi geni che influenzano lo sviluppo del topo sono stati identificati. Il genoma di topo, la cui sequenza è stata pubblicata nel 2002, contiene 27.000-30.000 geni codificanti per proteine, un numero che si avvicina molto a quello dell'uomo; inoltre, il 99% dei geni del topo ha un corrispettivo nell'uomo.

Le prime fasi dello sviluppo del topo e di altri mammiferi sono molto simili a quelle dell'uomo. Nelle prime fasi dello sviluppo, l'embrione vive libero all'interno dell'apparato riproduttore della madre; successivamente si impianta nella parete dell'utero e da quel momento la madre provvede ai suoi bisogni nutritivi e respiratori. Infatti, le uova dei mammiferi sono molto piccole e contengono poche riserve nutritive. Quasi tutte le ricerche sullo sviluppo del topo si sono concentrate sulle fasi precedenti l'impianto, in quanto, essendo l'embrione libero da connessioni, può essere facilmente manipolato. Nel periodo pre-

impianto, avvengono numerose restrizioni critiche per la futura organizzazione dell'embrione. Dopo la fecondazione, una serie di divisioni cellulari dà origine ad un gruppo di cellule lassamente connesse fra loro. Si è visto che tutte le cellule in queste primissime fasi sono equivalenti fra loro. Per esempio, allo stadio di due cellule dell'embrionogenesi del topo, la distruzione di un elemento e l'impianto nell'utero di una madre surrogata dell'elemento cellulare residuo porta per lo più alla formazione di un topo normale. La fusione di due embrioni allo stadio di otto cellule e l'impianto in utero dà origine a un topo di grandezza normale (FIG. 17-17). Usando due embrioni con caratteri genetici diversi, quali per esempio il colore del mantello, si vede che questi topi chimerici originano da quattro genitori: sul mantello vi sono infatti chiazze di diverso colore derivanti da raggruppamenti di cellule geneticamente differenti. Una chimera è un organismo che contiene due o più tipi di cellule, geneticamente differenti, che originano da zigoti diversi. Il termine deriva dal nome di un animale mitologico che aveva la testa di leone, il corpo di capra e la coda di serpente. Le chimere sono utili perché consentono di usare marcatori genetici per tracciare il destino di particolari cellule durante lo sviluppo. La risposta degli embrioni di topo a queste manipolazioni è in netto contrasto col quadro a mosaico o di tipo restrittivo di *C. elegans*, dove la distruzione di una delle cellule fondatrici porta alla perdita di parti dell'embrione. Per questo motivo i biologi affermano che il topo ha uno sviluppo altamente regolativo: l'embrione nelle fasi precoci è un insieme capace di autoregolarsi, che ripara eventuali parti in difetto o in eccesso.

La regolazione dello sviluppo viene studiata nei topi transgenici

Negli esperimenti di trasformazione, il DNA estraneo iniettato nelle uova fecondate di topo può essere incorporato nei cromosomi ed espresso (FIG. 17-18). (Osservare anche la Figura 15-14 per un esempio di topo transgenico). I topi transgenici così ottenuti hanno consentito ai ricercatori di trarre alcune conclusioni su come i geni vengono attivati durante lo sviluppo. Un transgene (un gene estraneo) introdotto nel topo può essere identificato e si può riconoscere se è attivo, marcandolo in modi differenti. In alcuni casi, viene usato un gene simile, ma di una specie animale diversa, le cui proteine sono differenti da quelle del topo e possono essere riconosciute con anticorpi specifici.

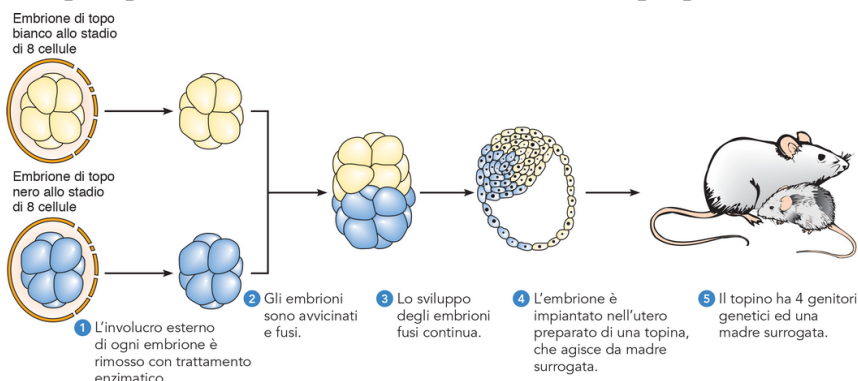
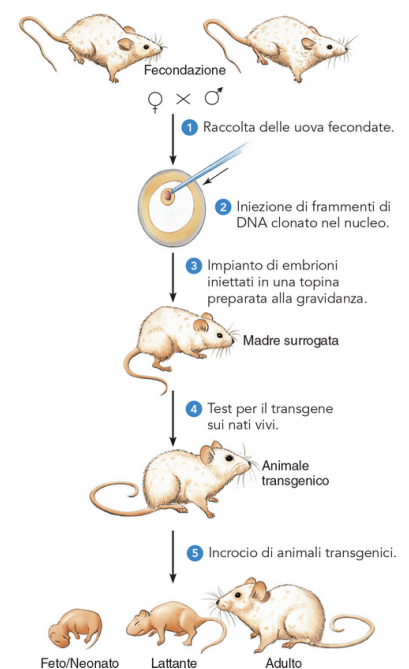


FIGURA 17-17 Topi chimerici
È possibile ottenere topi chimerici prelevando embrioni da femmine di ceppi differenti e fondendoli in vitro. L'embrione aggregato che ne risulta continua a svilupparsi e viene impiantato nell'utero di una madre surrogata. La prole ha quattro diversi genitori genetici. Anche se la madre surrogata è quella che porta avanti la gravidanza, dal punto di vista genetico non è imparentata con la prole.

Si possono anche costruire "geni ibridi" che contengono elementi regolatori di un gene di topo e parte di un altro gene, non appartenente al topo, che codifica una proteina "reporter" (rivelatrice). Per esempio, una proteina reporter potrebbe essere un enzima di norma non presente nel topo. Tali ricerche sono state importanti nel capire quali sequenze di DNA, all'interno dei geni omeobox del topo, determinano dove il gene è espresso nell'embrione.

METODO DI RICERCA Perché si usa? Questo metodo viene utilizzato per stabilire una linea di topi transgenici che contengono geni con caratteri utili per la ricerca scientifica e medica. Come funziona?

FIGURA 17-18
Produzione di un topo transgenico



Numerosi geni coinvolti nello sviluppo sono stati introdotti nei topi e hanno fornito importanti informazioni sulla regolazione genica. Quando i ricercatori introducono nei topi geni controllati dallo sviluppo provenienti da altre specie, come uomo o ratto, questi sono regolati allo stesso modo in cui sono regolati nell'animale da cui provengono. Per esempio, l'introduzione nel topo di geni umani che codificano l'insulina, la globina o il cristallino che normalmente sono espressi, rispettivamente, nelle cellule

del pancreas, del midollo osseo e del cristallino dell'occhio, nel topo sono espressi nei medesimi tessuti; la corretta espressione nelle sedi appropriate testimonia che i segnali per l'espressione di geni tessuto-specifici sono comuni alle diverse specie e quindi altamente conservati attraverso l'evoluzione. Ciò significa che l'informazione sulla regolazione dei geni che controllano lo sviluppo in una specie, può avere valide applicazioni in altre specie, quali l'uomo.

Il topo ed altri organismi modello stanno fornendo informazioni sul processo di invecchiamento

L' invecchiamento , definito come un declino progressivo del funzionamento di varie parti del corpo, rappresenta un argomento importante della biologia dello sviluppo. Lo studio dell'invecchiamento ha un grande potenziale pratico, in quanto la comprensione delle malattie correlate all'età rappresenta una delle più grandi sfide della ricerca medica attuale.

I ricercatori che lavorano con organismi modello, come *Drosophila* e *C. elegans* , hanno scoperto oltre un migliaio di geni codificanti proteine in grado di influenzare l'invecchiamento a vari livelli. Nel nematode *C. elegans* la maggior parte di questi geni sono sotto il controllo di 3 ulteriori geni (denominati ELT-3, ELT-5 e ELT-6) ognuno dei quali codifica per fattori di trascrizione.

Molti dei geni che rallentano l'invecchiamento nel lievito, nei nematodi e nei mammiferi sono associati a risposte cellulari ai nutrienti. È dimostrato, infatti, che restrizioni dietetiche allungano la vita di molti organismi, dai lieviti ai cani e presumibilmente anche dei primati. Due geni coinvolti (PHA-4 e SKN-1), in grado prolungare la vita nel *C. elegans* , codificano per fattori di trascrizione.

Uno dei geni più potenti nell'allungare la durata della vita nel verme *C. elegans* , codifica per una proteina molto simile al recettore di membrana che lega il peptide denominato fattore di crescita insulino-simile (IGF), presente nell'uomo ed in altri mammiferi. Il legame dell'IGF al suo recettore innesca una via di trasduzione del segnale all'interno della cellula che regola l'espressione di numerosi altri geni.

I ricercatori si sono chiesti se il recettore dell'IGF influenzi l'invecchiamento nei mammiferi, uomo compreso. Per verificare questa ipotesi, hanno prodotto topi knockout in cui era stato inattivato il gene per il recettore del fattore di crescita insulino-simile (IGF-1R). (I topi knockout sono stati discussi nel Capitolo 15). Essendo organismi diploidi, i topi posseggono due copie del gene *igflr* . Quando entrambi gli alleli del gene *igflr* sono inattivati, i topi sviluppano numerose anomalie e muoiono alla nascita. Invece, quando uno degli alleli è inattivato e l'altro è lasciato nel suo stato normale, i topi crescono bene e vivono circa il 25% più a lungo dei topi di controllo. Sotto tutti gli altri aspetti, i topi eterozigoti sono normali; infatti, sono praticamente indistinguibili dai topi di controllo per quanto riguarda la velocità di sviluppo, il tasso metabolico, la capacità riproduttiva e le dimensioni corporee.

I topi eterozigoti per il locus *igflr* producono un minor numero di recettori per l'IGF, per cui le cellule sono esposte ad una segnalazione da IGF più lieve.

Gli studi sul recettore dell'IGF e sull'invecchiamento nei topi suggeriscono che alcuni delle centinaia di altri geni mutanti associati all'invecchiamento in *C. elegans* potrebbero essere coinvolti anche nell'invecchiamento dei mammiferi. Pertanto, il controllo genetico dell'invecchiamento nei mammiferi è un argomento che impegnerà i genetisti molecolari ancora per molti anni.

Arabidopsis è un modello per lo studio dello sviluppo delle piante, inclusi i fattori di trascrizione

Arabidopsis thaliana, membro della famiglia delle crucifere, è l'organismo maggiormente utilizzato per studiare il controllo genetico dello sviluppo nelle piante. Sebbene essa sia una pianta erbacea di nessuna importanza economica, presenta numerosi vantaggi per la ricerca. La pianta completa il suo ciclo vitale in poche settimane ed è abbastanza piccola da poter crescere in una capsula Petri, per cui migliaia di esemplari possono essere coltivati in uno spazio limitato. L'uso di mutageni chimici consente di ottenere numerosi mutanti, fra cui anche mutanti dello sviluppo. Nelle cellule di *Arabidopsis* possono inoltre essere inseriti geni clonati, che si integrano nei cromosomi e vengono espressi. Queste cellule trasformate possono essere indotte a differenziarsi in piante transgeniche.

Nel 2000, il genoma di *Arabidopsis* è stato il primo genoma di un organismo vegetale ad essere sequenziato; benché sia relativamente piccolo (quattro volte inferiore rispetto a quello del riso), esso contiene circa 26.000 geni che codificano per proteine. A termine di paragone, la *Drosophila* ne contiene 13.600 e *C. elegans* circa 19.700. Molti geni della pianta sono funzionalmente equivalenti a geni del moscerino, del verme e a quelli di altre specie animali.

Circa 1500 geni sono di particolare importanza per lo sviluppo; questi codificano essenzialmente per fattori di trascrizione (*Drosophila* ne ha 635). Non è sorprendente che molti dei geni che specificano le diverse parti del fiore codifichino per fattori di trascrizione. Durante lo sviluppo del fiore si distinguono quattro parti: sepal, petali, stami e carpelli (FIG. 17-19a ; vedi anche Fig. 33-1). I sepal coprono e proteggono il fiore quando è una gemma, i petali contribuiscono ad attrarre gli animali impollinatori, gli stami producono il polline e i carpelli producono gli ovuli che si sviluppano in semi dopo la fecondazione (vedi Capitolo 28). Il modello ABC spiega come tre classi di geni omeotici controllano lo sviluppo di questi quattro organi e

suggerisce come possano aver avuto origine migliaia di diversi tipi di fiore. I geni della classe A sono necessari per specificare i sepali, quelli delle classi A e B sono richiesti per i petali, quelli delle classi B e C per gli stami e quelli della classe C per i carpelli. Le mutazioni in questi geni, che sono omeotici e che codificano per fattori di trascrizione, causano la sostituzione di una parte del fiore con un'altra. Per esempio, i mutanti della classe C hanno i petali al posto degli stami e i sepali al posto dei carpelli. Di conseguenza, il fiore è costituito solo da sepali e petali. La FIGURA 17-19b, c e d mostra tre mutanti omeotici di *Arabidopsis*.

Il modello ABC da solo non può spiegare completamente lo sviluppo del fiore. I geni appartenenti ad un'altra classe, detta SEPALLATA, interagiscono con i geni B e C per specificare lo sviluppo di petali, stami e carpelli. Quando i geni SEPALLATA sono attivati in maniera permanente in *Arabidopsis*, le piante che ne risultano hanno petali bianchi che crescono dove dovrebbero esserci le foglie. (Di conseguenza tali piante non effettuano la fotosintesi e vengono cresciute su un terreno arricchito).

Queste scoperte effettuate in *Arabidopsis* hanno permesso di preparare molte sonde molecolari per identificare altri geni coinvolti nello sviluppo di altre specie di piante e di compararli con quelli di numerosi altri organismi. Il grande successo del progetto sul sequenziamento di *Arabidopsis* ha portato ad

un'iniziativa internazionale volta a comprendere le funzioni di tutti i geni caratterizzati in questa specie. Queste informazioni di genomica funzionale consentiranno di comprendere con maggior chiarezza lo sviluppo delle piante e la loro storia evolutiva.

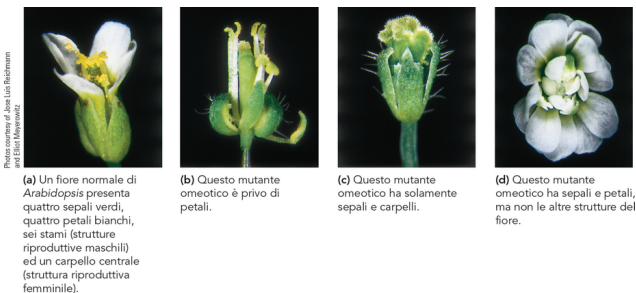


FIGURA 17-19

Mutanti omeotici di fiori di Arabidopsis

Verifica

- Quali sono i vantaggi relativi di *Drosophila*, *C. elegans*, *Mus musculus* ed *Arabidopsis* come organismi modello per gli studi sullo sviluppo?
- Cosa sono i fattori di trascrizione e in che modo influenzano lo sviluppo?
- Che ruolo gioca l'induzione nello sviluppo?
- Che cos'è l'apoptosi?

17.3 CANCRO E SVILUPPO CELLULARE

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

8. Discutere la relazione tra il cancro e le mutazioni che influenzano i processi cellulari di sviluppo.

Una cellula cancerosa manca delle normali inibizioni biologiche. Le cellule normali sono rigidamente controllate da meccanismi che le fanno dividere quando è necessario e impediscono loro di crescere e dividersi in tempi non appropriati. Nell'adulto, le cellule di molti tessuti non si dividono e si riproducono solo per rimpiazzare le cellule vicine che sono morte o danneggiate. Le cellule tumorali sfuggono questi controlli e possono dividersi continuamente.

Come conseguenza di tale anomalia della crescita, alcune cellule cancerose formano una massa di tessuto detta tumore, o **neoplasia**. Se il tumore rimane localizzato nel punto di origine, può di solito essere rimosso chirurgicamente. Uno dei maggiori problemi con certe forme cancro risiede nel fatto che le cellule sfuggono ai sistemi di controllo che le tengono localizzate in un tessuto. La metastasi consiste nella diffusione delle cellule cancerose in varie parti del corpo. Le cellule cancerose invadono altri tessuti e formano tumori multipli. Il cancro del polmone, ad esempio, è particolarmente letale perché le sue cellule metastatizzano facilmente e penetrano nel torrente circolatorio, diffondendosi e formando tumori in altre parti del polmone o in altri organi, come il fegato e il cervello.

Noi ora sappiamo che il cancro è una malattia causata da una alterata espressione di specifici geni coinvolti nel processo di divisione cellulare. Usando i metodi del DNA ricombinante, si sono identificati alcuni geni che trasformano le cellule normali in cellule cancerose. Ogni cellula cancerosa deve le sue caratteristiche almeno ad uno, e più spesso a molti piccoli gruppi di geni conosciuti come oncogeni (geni che causano il cancro). Gli oncogeni originano dal cambiamento dell'espressione di alcuni geni chiamati proto-oncogeni, che sono geni normali che si trovano in tutte le cellule e sono coinvolti nel controllo della crescita e dello sviluppo.

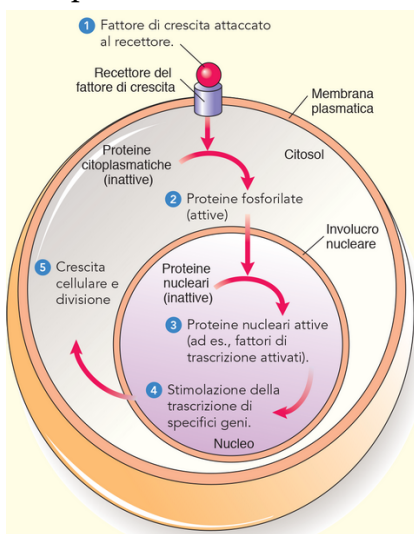
I primi oncogeni furono scoperti nei virus che possono infettare le cellule dei mammiferi e trasformarle in cellule cancerose, con un processo noto come **trasformazione maligna**. Tali virus posseggono oncogeni

all'interno del genoma; quando infettano una cellula, gli oncogeni virali vengono espressi ed inducono la cellula a dividersi.

Un proto-oncogene in una cellula non infettata da virus può comunque mutare e divenire un oncogene. Uno dei primi oncogeni identificati fu isolato da un tumore della vescica urinaria. Nelle cellule che davano origine al tumore, un proto-oncogene aveva subito una mutazione in una singola coppia di basi il cui risultato era la sostituzione di una glicina con la valina nella proteina. Questo modesto cambiamento era un fattore critico nel trasformare la cellula normale in cellula cancerosa.

Alcuni di questi meccanismi di controllo sono illustrati in maniera estremamente semplificata nella FIGURA 17-20. La crescita e la divisione cellulare possono essere innescate da una o più molecole segnale esterne. Alcune di queste sostanze, conosciute come fattori di crescita, si legano a specifici recettori dei fattori di crescita posti sulla superficie cellulare, dando inizio ad una cascata di eventi all'interno della cellula. Spesso, il complesso fattore di crescita/recettore agisce come una protein-chinasi, un enzima che fosforila aminoacidi specifici di numerose proteine citoplasmatiche. Questa modificazione post-traduzionale di solito attiva enzimi precedentemente inattivi. Questi enzimi attivati sono quindi capaci di attivare alcune proteine nucleari, molte delle quali sono fattori di trascrizione. I fattori di trascrizione attivati si legano ai loro siti specifici sul DNA e stimolano la trascrizione di gruppi di geni specifici che iniziano la crescita e la divisione.

Perfino nel quadro semplificato mostrato nella figura, risulta evidente che per il controllo della proliferazione cellulare sono necessarie molte tappe. Si deve segnalare che sono stati identificati i proto-oncogeni che codificano i prodotti per il controllo di molte di queste tappe. La lista di proto-oncogeni attualmente conosciuti comprende geni che codificano vari fattori di crescita o recettori di fattori di crescita e geni che rispondono alla stimolazione da parte di fattori di crescita, inclusi numerosi fattori di trascrizione. Quando uno di questi proto-oncogeni è espresso impropriamente (ovvero quando diventa un oncogene), la cellula può fraintendere il segnale e rispondere con la crescita e la divisione. Per esempio, in alcuni casi un proto-oncogene che codifica per il recettore di un fattore di crescita può subire una mutazione in modo tale che il recettore non sia più regolabile. Esso è sempre attivato, anche in assenza del rispettivo fattore di crescita.



PUNTO CHIAVE I fattori di crescita sono proteine di segnalazione che stimolano la divisione cellulare in specifiche cellule bersaglio.

FIGURA 17-20
Controllo a cascata della crescita cellulare

In questo esempio, un fattore di crescita stimola la crescita cellulare. Il recettore del fattore di crescita, così come alcuni altri componenti del sistema, sono codificati da proto-oncogeni. Quando un proto-oncogene muta e diventa un oncogene, la cellula cresce e si divide anche in assenza del fattore di crescita.

Non tutti i geni che causano il cancro derivano, però, da proto-oncogeni. Circa la metà dei tumori è causata da una mutazione in un gene onco-soppressore (geni soppressori del tumore). Questi geni, detti anche anti-**oncogeni**, interagiscono normalmente con fattori che inibiscono la crescita per bloccare la divisione cellulare. Quando subiscono mutazioni, essi perdono la capacità di "schiacciare il freno", per cui la cellula cresce in

maniera incontrollata.

Fino ad oggi, sono stati identificati più di 100 oncogeni e 15 onco-soppressori. Un'alterazione in un singolo proto-oncogene non è sufficiente a trasformare una cellula normale in cellula tumorale. Lo sviluppo di un cancro è un processo con vari stadi e prevede sia mutazioni che attivano oncogeni, sia mutazioni che inattivano geni onco-soppressori.

Un ruolo importante può essere giocato anche da fattori aggiuntivi, come l'attivazione inappropriata dell'enzima responsabile del mantenimento dei telomeri (vedi Capitolo 12) oppure eventi di traslocazione cromosomica (vedi Capitolo 16). Attualmente, il Progetto Genoma Cancro (Cancer Genome Project), un'iniziativa internazionale a lungo termine fondata in Gran Bretagna, sta esaminando tutti i geni umani per individuare eventuali mutazioni che siano correlate allo sviluppo del cancro. Man mano che oncogeni e anti-oncogeni verranno individuati e verranno comprese le loro complesse interazioni, si otterrà una più completa comprensione del controllo dell'insorgenza e dello sviluppo della malattia. È augurabile che queste conoscenze portino ad un miglioramento diagnostico e terapeutico dei vari tipi di cancro.

Alcuni studiosi considerano il cancro una malattia delle cellule staminali, dal momento che le cellule cancerose si propagano a partire da un piccolo numero di cellule che mostrano molte proprietà delle cellule staminali. Tuttavia, la propagazione delle cellule staminali normali è strettamente regolata, per cui l'interrogativo che si pongono alcuni biologi è come i meccanismi cellulari che regolano l'autorinnovamento

delle cellule staminali possano cambiare e causare la proliferazione delle cellule cancerose. È possibile che la durata di vita relativamente lunga delle cellule staminali permetta loro di accumulare mutazioni che ne causano la proliferazione incontrollata. Benché questa sia una linea di ricerca promettente, si dovrebbe sottolineare che la validità dell'ipotesi che il cancro sia una malattia originata dalle cellule staminali resta ancora da dimostrare per la maggior parte dei tipi di cancro.

Verifica

- In che modo oncogeni ed onco-soppressori sono correlati ai geni coinvolti nel normale controllo della crescita e dello sviluppo?
- In che modo un fattore di crescita è coinvolto in un controllo a cascata della crescita?

SOMMARIO: CONCENTRarsi SUGLI OBIETTIVI DI APPRENDIMENTO

17.1

1. Fare una distinzione tra determinazione cellulare e differenziamento cellulare, e tra equivalenza nucleare e totipotenza.
 - Un organismo contiene molti tipi di cellule che sono specializzate, sia strutturalmente che metabolicamente, per svolgere funzioni specifiche. Queste cellule sono il prodotto di un processo detto determinazione cellulare, che al termine porta alla fase finale della specializzazione, detta differenziamento cellulare.
 - Il concetto di equivalenza nucleare afferma che, con poche eccezioni, tutti i nuclei delle cellule somatiche differenziate di un organismo sono identici gli uni agli altri e al nucleo della singola cellula da cui si sono originati. La totipotenza è la capacità delle cellule di dirigere lo sviluppo di un intero organismo.
2. Descrivere gli esperimenti classici di Steward, Gurdon e Wilmut.
 - Steward indusse cellule radicali mature di carota a dedifferenziarsi e ad esprimere la loro totipotenza, formando un'intera pianta.
 - Gurdon iniettò nuclei di cellule intestinali di girino in uova enucleate; una piccola frazione di esse si sviluppò in girini, a dimostrazione della totipotenza dei nuclei iniettati.
 - Wilmut fuse una cellula differenziata derivante da una pecora adulta con un uovo enucleato ed impiantò la cellula risultante nell'utero di una madre surrogata, dove si sviluppò in un agnello normale.
3. Dare una definizione di cellule staminali, distinguere tra cellule staminali embrionali e cellule staminali pluripotenti, e descrivere alcune delle aree di ricerca più promettenti in cui sono coinvolte le cellule staminali.
 - Le cellule staminali possono dividersi per produrre discendenti differenziati, pur conservando la capacità di replicarsi per mantenere la popolazione di cellule staminali. Le cellule staminali totipotenti possono dare origine a tutti i tipi cellulari del corpo e della placenta, mentre le cellule staminali pluripotenti possono dare origine a molti, ma non a tutti, i tipi cellulari.
 - Le cellule staminali embrionali (cellule ES), che si formano dopo che uno zigote è andato incontro a diversi cicli di divisione cellulare per formare una blastocisti allo stadio di 5-6 giorni, sono pluripotenti ed hanno la potenzialità di svilupparsi in ogni tipo di cellula del corpo; le cellule ES non sono totipotenti, in quanto non possono formare le cellule della placenta.
 - Le cellule staminali hanno applicazioni promettenti per il trattamento di malattie come il morbo di Parkinson e il diabete mellito.



17.2

4. Indicare le caratteristiche di *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, *Mus musculus* ed *Arabidopsis thaliana* che hanno reso tali organismi dei validi modelli per gli studi di genetica dello sviluppo.
 - Nel moscerino della frutta, *Drosophila melanogaster*, sono state identificate mutazioni dello sviluppo, molte delle quali interessano lo schema di segmentazione corporea dell'animale. Molti geni dello sviluppo scoperti nel moscerino della frutta sono adesso noti per la loro importanza nella crescita e nello sviluppo di tutti gli animali.
 - *Caenorhabditis elegans* è un nematode che ha uno sviluppo a mosaico, uno schema di sviluppo estremamente rigido in cui il destino delle cellule è determinato durante le prime fasi di sviluppo. La genealogia di tutte le cellule somatiche dell'adulto è conosciuta e per ciascuna di esse può essere tracciata l'origine fino a risalire ad una singola cellula fondatrice nell'embrione precoce.



- Il topo di laboratorio, *Mus musculus*, è utilizzato negli studi sullo sviluppo dei mammiferi. A differenza di *C. elegans*, il topo mostra uno sviluppo regolativo: nelle primissime fasi, l'embrione è un'unità autoregolante e può svilupparsi normalmente anche se contiene cellule in difetto o in eccesso. I topi transgenici, in cui sono stati incorporati geni estranei, sono utilissimi per comprendere i meccanismi di attivazione e regolazione dei geni durante lo sviluppo.
- Geni implicati nello sviluppo sono stati identificati anche in alcune piante, come *Arabidopsis thaliana*. Il modello ABC di interazione tra tre tipi di geni spiega come si sviluppano gli organi del fiore in *Arabidopsis*. Le mutazioni in questi geni omeotici causano la sostituzione di una parte del fiore con un'altra.

5. Distinguere tra geni ad effetto materno, geni della segmentazione e geni omeotici in *Drosophila*.

- I primissimi eventi dello sviluppo che operano nell'uovo sono stabiliti da geni ad effetto materno nei tessuti materni circostanti; questi geni sono attivi prima della fecondazione ed alcuni producono gradienti di morfogeni, agenti chimici che influenzano il differenziamento e lo sviluppo morfologico. I geni ad effetto materno stabiliscono la polarità dell'embrione.
- I geni della segmentazione producono uno schema ripetitivo di segmenti corporei nell'embrione. I geni gap sono geni di segmentazione che cominciano ad organizzare il corpo in tre regioni: anteriore, intermedia e posteriore. I geni pair-rule ed i geni della polarità del segmento agiscono su tutti i segmenti del corpo piuttosto che su piccoli gruppi di segmenti.
- I geni omeotici, ad espressione ancora più tardiva, specificano l'identità di ciascun segmento.

6. Spiegare il rapporto esistente tra fattori di trascrizione e geni che controllano lo sviluppo.

- I fattori di trascrizione sono proteine che si legano al DNA e regolano la trascrizione negli eucarioti. Alcuni dei geni che codificano per fattori di trascrizione contengono una sequenza di DNA chiamata omeobox, che codifica per una proteina con una regione che lega il DNA chiamata omeodominio.
- Alcuni geni omeobox sono organizzati in complessi che sembrano essere sistemi di geni principali che specificano il piano dello sviluppo corporeo dell'organismo. Esistono notevoli somiglianze tra i complessi omeobox di *Drosophila* e quelli di altri animali.

7. Definire l'induzione e l'apoptosi e fornire esempi del ruolo che svolgono nello sviluppo.

- L'induzione consiste in interazioni di sviluppo con le cellule vicine. Durante lo sviluppo di *C. elegans*, la cellula ancora induce le cellule di superficie ad organizzarsi per formare la vulva, la struttura attraverso cui vengono deposte le uova.
- L'apoptosi è la morte cellulare programmata. Durante lo sviluppo, la mano umana presenta le dita unite tra loro da pliche palmari; successivamente, la membrana interdigitale scompare per apoptosi delle cellule che la costituiscono e le dita si separano.

17.3

8. Discutere la relazione esistente tra il cancro e le mutazioni che influenzano i processi cellulari di sviluppo.

- Le caratteristiche delle cellule tumorali sono dovute a geni che causano il cancro, detti oncogeni. Gli oncogeni derivano da alterazioni nell'espressione di geni normali, detti proto-oncogeni, che sono presenti in tutte le cellule e sono coinvolti nel controllo della crescita e dello sviluppo.
- I proto-oncogeni noti includono geni che codificano per vari fattori di crescita o recettori di fattori di crescita e geni che rispondono alla stimolazione da parte dei fattori di crescita, inclusi molti fattori di trascrizione. Quando un proto-oncogene è espresso in modo inappropriato (diventando così un oncogene), la cellula può interpretare in maniera errata il segnale e rispondere con la crescita e la divisione.
- I geni oncosoppressori (geni soppressori del tumore) normalmente interagiscono con fattori che inibiscono la crescita per bloccare la divisione cellulare. Una mutazione in un gene oncosoppressore può portare alla sua inattivazione e, in ultima analisi, al cancro.

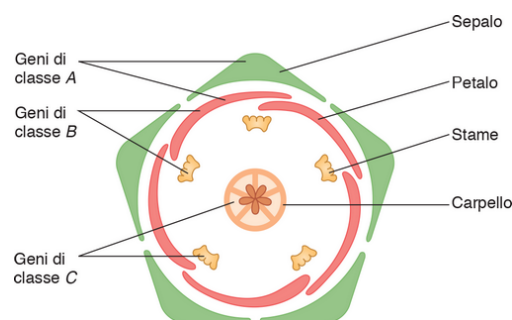
AUTOVERIFICHE

1. La morfogenesi avviene attraverso una serie di tappe conosciute come: (a) differenziamento; (b) determinazione; (c) formazione del pattern; (d) totipotenza; (e) selezione.
2. Gli esperimenti di clonazione condotti sugli anfibi hanno dimostrato che: (a) tutte le cellule differenziate di anfibi sono totipotenti; (b) alcune cellule differenziate di anfibi sono totipotenti; (c) tutti i nuclei di cellule differenziate di anfibi sono totipotenti; (d) alcuni nuclei di cellule differenziate di anfibi sono totipotenti; (e) il differenziamento cellulare richiede sempre la perdita di certi geni.

3. L'asse antero-posteriore di un embrione di *Drosophila* è determinato all'inizio da alcuni: (a) geni omeotici; (b) geni ad effetto materno; (c) geni di segmentazione; (d) proto-oncogeni; (e) geni pair-rule.
4. Se identificaste un nuovo mutante di *Drosophila* in cui parti dell'apparato buccale si trovano nella sede in cui normalmente si trovano le antenne, ipotizzereste che il gene mutato è molto probabilmente un: (a) gene omeotico; (b) gene gap; (c) gene pair-rule; (d) gene ad effetto materno; (e) gene di polarità dei segmenti.
5. La maggior parte dei geni zigotici di segmentazione codifica per: (a) RNA transfer; (b) enzimi; (c) fattori di trascrizione; (d) istoni; (e) proteine di trasporto.
6. I geni omeobox: (a) si trovano nel moscerino della frutta, ma non negli altri animali; (b) tendono ad essere espressi nell'ordine in cui sono disposti su un cromosoma; (c) contengono una sequenza di DNA caratteristica; (d) b e c; (e) a, b e c.
7. Il quadro di sviluppo di *C. elegans* è detto a mosaico perché: (a) lo sviluppo è controllato da gradienti di morfogeni; (b) parte dell'embrione non si sviluppa se una cellula fondatrice è distrutta; (c) alcuni individui sono ermafroditi e si autofecondano; (d) tutto lo sviluppo è controllato da geni ad effetto materno; (e) non c'è mai apoptosi.
8. Quali delle seguenti risposte illustra la natura regolativa dello sviluppo precoce del topo? (a) L'embrione del topo è a vita libera prima dell'impianto nell'utero; (b) è possibile produrre topi transgenici; (c) è possibile produrre topi in cui un gene specifico è stato inattivato; (d) nel topo sono stati isolati geni che hanno omologia con i geni omeotici di *Drosophila*; (e) un topo chimerico può essere prodotto dalla fusione di due embrioni di topo.
9. *Arabidopsis* è utile come organismo modello per lo studio dello sviluppo delle piante perché: (a) è di grande importanza economica; (b) ha un tempo di generazione molto lungo; (c) sono stati isolati molti mutanti dello sviluppo; (d) contiene una grande quantità di DNA per cellula; (e) ha un piano di sviluppo rigido.
10. Le cellule staminali pluripotenti: (a) perdono materiale genetico nel corso dello sviluppo; (b) danno origine a molti, ma non a tutti, i tipi cellulari di un organismo; (c) si organizzano in strutture riconoscibili mediante la formazione di uno schema; (d) non sono capaci di crescere in coltura; (e) sono state usate per clonare una pecora e alcuni altri mammiferi.
11. Quale delle seguenti affermazioni sul cancro è falsa? (a) Gli oncogeni derivano da mutazioni nei proto-oncogeni; (b) i geni soppressori del tumore normalmente interagiscono con fattori che inibiscono la crescita per bloccare la divisione cellulare; (c) sono stati identificati più di 100 oncogeni e 15 geni soppressori del tumore; (d) gli oncogeni furono scoperti per la prima volta in modelli murini per il cancro; (e) lo sviluppo del cancro è di solito un processo a vari stadi che coinvolge sia oncogeni sia geni soppressori del tumore mutati.
12. I proto-oncogeni codificano per: (a) morfogeni; (b) anticorpi per la risposta immunitaria; (c) recettori di fattori di crescita ed altri componenti del controllo a cascata della crescita; (d) enzimi come la trascrittasi inversa; (e) cellule ES.

PENSIERO CRITICO

1. Perché negli eucarioti la comprensione della regolazione genica è fondamentale per capire i processi dello sviluppo?
2. Perché è necessario studiare lo sviluppo in più di un tipo di organismo?
3. È possibile che un gene sia coinvolto nella crescita sia delle cellule staminali che di alcuni tipi di cancro? Spiegate la vostra risposta.
4. CONNESSIONE EVOLUTIVA. Perché le straordinarie similarità tra i geni che governano lo sviluppo in specie molto diverse costituiscono una forte prova a favore dell'evoluzione?
5. CONNESSIONE EVOLUTIVA. Qual è il denominatore comune tra i biologi evolutivi e i biologi dello sviluppo che hanno adottato la visione definita Evo Devo?
6. ANALISI DEI DATI. Le diverse parti che costituiscono un fiore sono organizzate in 4 cerchi concentrici: sepali, petali, stami e carpello. Secondo il modello ABC dello sviluppo degli organi del fiore in *Arabidopsis*, i geni di classe A sono necessari per lo sviluppo dei sepali, i geni di classe A e B per quello dei petali, i geni B e C per quello degli stami e i geni di classe C per quello dei carpelli. Se si verifica una mutazione in uno dei geni B che ne causa l'inattivazione, da cosa saranno costituiti i fiori risultanti?



La diversità biologica rappresentata dai milioni di specie che attualmente vivono sul nostro pianeta potrebbe essersi originata a partire da un singolo progenitore nel corso della lunga storia della Terra. Così, organismi che sono radicalmente diversi sono imparentati lontanamente gli uni agli altri e sono legati, attraverso numerosi antenati intermedi, fino ad un unico progenitore comune. Il naturalista britannico Charles Darwin (1809-1882) sviluppò un meccanismo notevolmente semplice e verificabile scientificamente per spiegare questo fenomeno. Egli sosteneva in modo persuasivo che tutte le specie che esistono oggi, così come quelle ormai estinte, derivano da specie più primitive in seguito a un processo di *divergenza* (separazione di linee evolutive diverse) graduale, o *evoluzione*.

Il concetto di evoluzione è la pietra miliare della biologia, dal momento che esso lega tutti i campi delle scienze biologiche in un unico corpo di conoscenze. Come disse l'evoluzionista T. Dobzhansky "Niente ha significato in biologia se non nell'ottica evoluzionistica"¹. I biologi tentano di interpretare sia la sorprendente varietà che le similarità fondamentali degli organismi nel contesto dell'evoluzione. In questo modo, l'evoluzione consente ai biologi di paragonare tratti tra organismi in apparenza diversi, come batteri, balene, gigli e tenie. [¹ American Biology Teacher, Vol. 35, No. 125 (1973).]

Esempi di discipline che si interessano di evoluzione sono l'etologia, la biologia dello sviluppo, la genetica, l'ecologia evolutiva, la sistematica e l'evoluzione molecolare.

Questo capitolo tratta di Charles Darwin e dello sviluppo della sua teoria dell'evoluzione per selezione naturale. Inoltre, presenta diverse prove a sostegno dell'evoluzione, inclusi fossili, biogeografia, anatomia comparata, biologia molecolare, biologia dello sviluppo, e studi sperimentali dei cambiamenti evolutivi in atto, sia in laboratorio che in natura.

18.1 CHE COS'È L'EVOLUZIONE?

OBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

1. Dare una definizione di evoluzione.

Per iniziare, possiamo definire l'evoluzione come l'accumulo, nel corso del tempo, di cambiamenti genetici all'interno di popolazioni. Una popolazione è un gruppo di individui di una data specie che vive nella stessa area geografica nello stesso momento. Come la definizione di gene è cambiata nel corso del vostro studio della genetica, vedrete che anche la definizione di *evoluzione* diverrà più precisa in questo capitolo.

Con il termine evoluzione non ci si riferisce a cambiamenti che avvengono in un individuo durante la sua vita, ma a cambiamenti nelle caratteristiche di popolazioni nel corso di numerose generazioni. Questi cambiamenti possono essere così modesti da essere difficili da individuare o così macroscopici che la popolazione differisce enormemente da quella ancestrale.

È anche possibile che due popolazioni possano divergere così tanto che ci si riferisca ad esse come a specie diverse. Il concetto di specie è sviluppato in maniera estesa nel Capitolo "Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni". Per adesso, una semplice definizione operativa indica una specie come un gruppo di organismi con struttura, funzione e comportamento simili, che sono capaci di accoppiarsi.

Quindi, l'evoluzione ha due prospettive principali adattamenti a breve termine delle popolazioni (*microevoluzione*, vedi Capitolo "Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni") e formazione a lungo termine di specie differenti da antenati comuni (*macroevoluzione*, vedi Capitolo "Speciazione e macroevoluzione"). L'evoluzione ha anche importanti applicazioni pratiche. In agricoltura, per esempio, si deve affrontare il problema dell'evoluzione della resistenza ai pesticidi negli insetti e in altri organismi dannosi. Allo stesso modo, in medicina si affronta il problema di rispondere alla rapidità del potenziale evolutivo di batteri e virus patogeni (FIG. 18.1). (Cambiamenti evolutivi significativi si verificano in tempi brevi in insetti, batteri ed altri organismi con cicli vitali brevi). La ricerca medica utilizza i principi dell'evoluzione per predire se è in atto una rapida evoluzione in ceppi di agenti influenzali, in modo da poter produrre il vaccino per l'influenza dell'anno successivo. Anche i ricercatori che si occupano dello sviluppo di strategie terapeutiche efficaci per l'AIDS devono conoscere l'evoluzione del virus che ne è responsabile (HIV) sia all'interno che

tra gli organismi ospiti.

La gestione della conservazione delle specie rare e a rischio di estinzione utilizza i principi della genetica di popolazioni. La rapida evoluzione di batteri e funghi nei suoli contaminati è utilizzata nel biotratamento, in cui i microrganismi sono utilizzati per ripulire i siti di accumulo di sostanze altamente nocive. L'evoluzione ha anche applicazioni che vanno oltre la biologia, come ad esempio certi programmi di computer che utilizzano algoritmi che mimano la selezione naturale nei sistemi biologici.

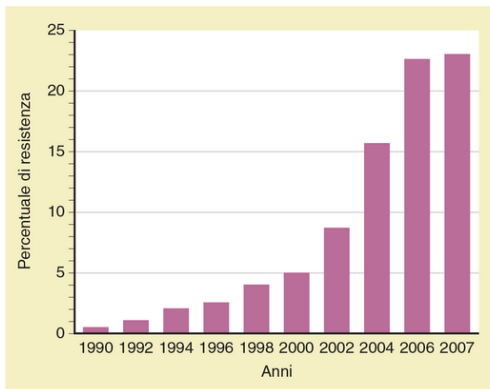


FIGURA 18-1 *Evoluzione dell'antibiotico resistenza alla ciprofloxacina in E. coli*

I dati riportati in figura mostrano un progressivo aumento della resistenza al trattamento antibiotico in pazienti con sangue o liquido cerebrospinale infettato da *E. coli*. I dati provengono da pazienti inglesi, gallesi e nord irlandesi e sono stati raccolti tra il 1997 e il 2000. (Fonte: Livermore D. "Zietgeist of resistance." *The Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, Vol. 60, 159-161, 2007. Con il permesso di Oxford University Press).

Verifica

- Che cos'è l'evoluzione?
- Gli individui si evolvono? Spiegate la vostra risposta.

18.2 I CONCETTI SULL'EVOLUZIONE PRIMA DI DARWIN

OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

2. Discutere lo sviluppo storico della teoria dell'evoluzione.

Benché il nome di Darwin venga normalmente associato all'evoluzione, alcuni concetti in merito all'evoluzione risalgono a molti secoli prima di Darwin. Aristotele (384-322 a.C.) riconobbe l'evidenza di affinità naturali tra gli organismi. Questo lo condusse a classificare tutti gli esseri viventi a lui noti in una "Scala della Natura", che andava dagli organismi estremamente semplici ai più complessi. Concettualmente, immaginava gli organismi viventi come esseri imperfetti "che tendevano a raggiungere uno stato di maggior perfezione". Questo concetto è stato interpretato da alcuni storici del pensiero scientifico come il precursore della teoria dell'evoluzione, benché Aristotele fosse vago sulla natura di questo "movimento verso la perfezione" e per certo non propose che il processo evolutivo fosse guidato dalla selezione naturale. Inoltre, la moderna teoria evolutiva ora ammette che l'evoluzione non spinge al raggiungimento di stati di maggior perfezione, e neanche necessariamente verso una maggiore complessità.

Molto prima di Darwin, sono stati scoperti fossili inglobati nelle rocce. Alcuni di essi corrispondevano a parti di specie familiari, mentre altri erano fortemente dissimili da qualsiasi specie conosciuta. I fossili sono stati trovati spesso in contesti insoliti. Per esempio, fossili di invertebrati marini (animali marini privi di colonna vertebrale) sono stati trovati in rocce sedimentarie in alta montagna. Leonardo da Vinci (1452-1519) è stato tra i primi a interpretare correttamente il significato di questi ritrovamenti, come resti di animali esistiti in epoche precedenti ed in seguito estinti.

Il naturalista francese Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829) fu il primo scienziato a proporre che gli organismi vanno incontro a cambiamenti nel tempo come risultato di alcuni fenomeni naturali piuttosto che dell'intervento divino. Secondo Lamarck, un cambiamento ambientale poteva determinare un'alterazione nel comportamento di un organismo, che cominciava ad usare di più alcuni organi o parti del corpo e di meno altri. Attraverso varie generazioni, un dato organo (o parte del corpo) sarebbe aumentato di dimensioni se usato molto, oppure si sarebbe rimpicciolito e sarebbe eventualmente sparito se usato poco. Egli pensò anche che gli organismi potessero trasmettere alla propria discendenza i caratteri acquisiti durante la loro vita. Per esempio, Lamarck ipotizzò che il lungo collo della giraffa si fosse evoluto quando gli antenati della giraffa, dotati di un collo corto, per nutrirsi delle foglie poste più in alto sugli alberi, cominciarono a stirare e quindi ad allungare il proprio collo. La prole di queste giraffe primitive ereditò quindi colli più lunghi, che subirono un ulteriore allungamento nel tempo. Questo processo, ripetuto per numerose generazioni, avrebbe dato luogo ai lunghi colli delle attuali giraffe. Egli pensava, inoltre, che tutte le forme viventi fossero pervase da una forza vitale che le spingeva ad evolvere verso una maggiore complessità e "perfezione" nel tempo.

Il meccanismo evolutivo proposto da Lamarck era alquanto differente da quello proposto in seguito da Darwin. Tuttavia, l'ipotesi di Lamarck rimase una spiegazione ragionevole dell'evoluzione fino alla

riscoverta delle basi dell'ereditarietà di Mendel agli inizi del XX secolo. A quel punto, le idee di Lamarck furono notevolmente screditate.

Verifica

- Perché Aristotele è legato al primo pensiero evolutivnistico?
- Quali erano le idee di Jean Baptiste de Lamarck sull'evoluzione?

18.3 DARWIN E L'EVOLUZIONE

OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

3. Spiegare le quattro premesse dell'evoluzione per selezione naturale come proposte da Charles Darwin.
4. Paragonare la moderna teoria sintetica dell'evoluzione con la teoria originale di Darwin sull'evoluzione.

Darwin, figlio di un celebre medico, fu mandato a studiare medicina, all'età di 15 anni, all'Università di Edimburgo. Poiché non trovava adatti a sé gli studi in medicina, si trasferì all'Università di Cambridge a studiare teologia. Durante quel periodo, divenne il pupillo del reverendo John Henslow, che era un professore di botanica. Henslow incoraggiò l'interesse di Darwin per la natura. Poco dopo aver ricevuto il diploma, Darwin si imbarcò come "naturalista" sul brigantino H.M.S. Beagle che stava iniziando una crociera di 5 anni intorno al mondo per preparare le carte di navigazione per la flotta britannica.

Il *Beagle* lasciò Plymouth, in Inghilterra, nel 1831, discese la costa orientale e risalì quella occidentale del Sud America (FIG. 18-2). Mentre gli altri membri dell'equipaggio disegnavano le coste e i porti, Darwin ebbe l'opportunità di studiare gli animali, le piante, i fossili e le formazioni geologiche di entrambe le coste e delle regioni interne, aree che non erano state esplorate in maniera approfondita. Egli raccolse e catalogò migliaia di campioni di piante ed animali e prese nota delle sue osservazioni, informazioni che si sarebbero rivelate essenziali per lo sviluppo della sua teoria.

Il Beagle trascorse circa due mesi presso le Isole Galapagos, 965 chilometri ad ovest dell'Equador, dove Darwin continuò le sue osservazioni e la raccolta di campioni. Egli paragonò gli animali e le piante delle Galapagos con quelli del continente sudamericano. Fu particolarmente impressionato dalle loro somiglianze e si chiese perché gli organismi delle Galapagos dovessero somigliare di più a quelli del Sud America piuttosto che a quelli provenienti da altre isole di diverse parti del mondo. Comunque, benché ci fossero similarità tra le specie delle Galapagos e quelle sudamericane, si riscontravano anche delle spiccate differenze. C'erano differenze riscontrabili persino tra i rettili e gli uccelli di isole adiacenti. Darwin si domandò come mai queste isole remote presentassero una tale diversità biologica. In seguito al suo rientro in patria, ponderò queste osservazioni e tentò di formulare una spiegazione adeguata per la distribuzione delle specie tra le isole.



FIGURA 18-2 *Il viaggio dell'HMS Beagle*

Il viaggio di 5 anni iniziò a Plymouth, Inghilterra (stella), nel 1831. Le osservazioni fatte da Darwin sulle Isole Galàpagos (occhio di bue), a largo della costa occidentale del sud America, sono state la base per spiegare come una popolazione di organismi possa cambiare nel tempo.

Darwin si basò su molteplici osservazioni quando considerò come le specie potessero essersi originate. Malgrado il lavoro di Lamarck, la visione dominante alla metà dell'Ottocento era che la Terra fosse troppo giovane perché gli organismi potessero essere significativamente diversi dalla prima volta in cui erano apparsi. Agli inizi del XIX secolo, comunque, i geologi avanzarono l'ipotesi che le montagne, le valli e altre caratteristiche fisiche della superficie terrestre non avessero avuto origine nella loro forma presente, ma che si fossero sviluppate lentamente durante un lungo periodo di tempo a causa di lenti processi geologici di vulcanismo, sollevamento, erosioni e glaciazioni. Darwin, durante il suo viaggio, aveva con sé l'opera *Principles of Geology*, pubblicata dal geologo Charles Lyell nel 1830, e la lesse attentamente. Lyell fornì a Darwin un importante concetto — cioè che il lento andamento dei processi geologici, ancora in atto al giorno d'oggi, indicava che la Terra era estremamente antica.

Altre importanti informazioni che influenzarono Darwin venivano dal fatto che allevatori e agricoltori erano stati in grado di ottenere numerose varietà di animali domestici in poche generazioni. Questo era stato ottenuto scegliendo alcuni tratti e facendo riprodurre solo gli individui che presentavano le caratteristiche desiderate, una procedura nota come selezione artificiale. Gli allevatori, per esempio, avevano prodotto

numerose varietà canine— levrieri, dalmata, alani e pechinesi, per citarne solo alcuni —attraverso la selezione artificiale.

Molte varietà di piante erano state create attraverso la selezione artificiale. Per esempio, il cavolo cappuccio, i broccoli, i cavoletti di Bruxelles, i cavolfiori, la verza, i ravizzoni e i cavoli rapa sono tutti prodotti vegetali appartenenti alla stessa specie, *Brassica oleracea* (FIG. 18-3). Tutti e sette sono stati prodotti dall'allevamento selettivo del cavolo selvatico, una pianta fogliosa originaria dell'Europa e dell'Asia. Iniziando più di 400 anni fa, alcuni agricoltori selezionarono artificialmente piante di cavolo selvatico che presentavano foglie sovrapposte. Con il tempo, queste foglie divennero così prominenti che le piante, che avevano un aspetto simile agli odierni cavoli, divennero distinguibili dal loro antenato rappresentato dal cavolo selvatico. Altri agricoltori selezionarono caratteristiche diverse del cavolo selvatico, dando luogo ad altre modificazioni. Per esempio, il cavolo rapa fu prodotto selezionando a favore dell'allargamento del fusto, adatto al deposito di sostanze di riserva, mentre i cavoletti di Bruxelles selezionando per gemme ascellari ingrandite. Così, gli uomini sono responsabili dell'evoluzione della *Brassica oleracea* in 7 diversi prodotti vegetali. Darwin era a conoscenza della selezione artificiale e immaginò che un processo selettivo simile potesse verificarsi in natura. Quindi, Darwin utilizzò la selezione artificiale come modello quando sviluppò il concetto di selezione naturale.

Le idee di Thomas Malthus (1766-1834), un prete ed economista inglese, ebbero un'altra importante influenza su Darwin. Malthus sottolineò, nell'*opera An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvement of Society*, pubblicata nel 1798, che la crescita delle popolazioni non è sempre desiderabile— una visione contraria all'opinione più diffusa a quell'epoca. Egli osservò che le popolazioni hanno la capacità di ingrandirsi geometricamente ($1 \rightarrow 2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16$) e quindi di esaurire le risorse alimentari, le quali hanno la capacità di aumentare solo in modo aritmetico ($1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4 \rightarrow 5$).. Nel caso degli esseri umani, Malthus sostenne che il conflitto tra crescita di popolazioni e disponibilità alimentari generasse fame, malattie e guerre, le quali avrebbero costituito un freno per la crescita delle popolazioni.



FIGURA 18-3 *Selezione artificiale in Brassica oleracea*

Una gemma terminale ingrandita (la “testa”) è stata selezionata nel cavolo cappuccio (in basso a sinistra), infiorescenze a grappolo nei broccoli (in alto a sinistra) e nel cavolfiore (centrale a destra), gemme ascellari nei cavoletti di Bruxelles (centrale in basso), foglie in cavolo verde (in alto a destra) e verza (in basso a destra), e steli nel cavolo rapa (al centro).

L'idea di Malthus che vi è un costante e forte controllo sulla crescita della popolazione umana ha influenzato le spiegazioni di Darwin sull'evoluzione. Gli anni trascorsi da Darwin ad osservare le abitudini degli animali e delle piante lo introdussero al concetto di lotta per l'esistenza descritto da Malthus. Dalle sue osservazioni, Darwin ricavò che in questa lotta le variazioni favorevoli tendevano ad essere conservate, mentre quelle non favorevoli tendevano ad essere eliminate.

Ciò avrebbe come risultato l'adattamento all'ambiente, una modificazione evolutiva che aumenta le probabilità di sopravvivenza di un organismo e il suo successo riproduttivo. L'accumulo di modificazioni avrebbe potuto causare, infine, l'origine di una nuova specie. Il tempo era la sola cosa richiesta per l'origine di nuove specie e i geologi dell'epoca, incluso Lyell, avevano fornito prove che la Terra era abbastanza antica perché vi fosse stato il tempo necessario per il verificarsi del processo evolutivo.

Darwin aveva elaborato alla fine un formidabile meccanismo dell'evoluzione, quello della selezione naturale, in cui gli organismi meglio adattati avevano maggiori probabilità di sopravvivere e dare origine alla generazione successiva. Come risultato della selezione naturale, la popolazione cambia nel tempo; la frequenza dei caratteri favorevoli aumenta nelle generazioni successive, mentre i caratteri svantaggiosi diventano scarsi o scompaiono. Darwin trascorse i 20 anni successivi formulando le sue teorie sulla selezione naturale, accumulando un immenso numero di prove a favore della sua teoria e confrontandosi con altri scienziati.

Mentre Darwin ponderava le sue idee, Alfred Russell Wallace (1823-1913), un naturalista inglese che studiò le piante e gli animali dell'Arcipelago Malese per 8 anni, allo stesso modo era stato colpito dalla diversità delle specie e dalla peculiarità della loro distribuzione. Egli scrisse un breve saggio sull'argomento e lo inviò a Darwin, allora biologo di fama mondiale, per avere la sua opinione. Darwin vi riconobbe la propria teoria e realizzò che Wallace era giunto in maniera indipendente alla sua stessa conclusione — che l'evoluzione si verifica per selezione naturale. Gli amici di Darwin lo convinsero a presentare lo scritto di Wallace insieme al riassunto del suo lavoro, che Darwin aveva preparato e fatto pervenire ad alcuni amici già alcuni anni prima. Entrambi i lavori furono presentati nel luglio del 1858 al congresso londinese della Società Linneana. Il libro monumentale di Darwin, *L'origine delle specie mediante selezione naturale*, o *La*

conservazione di razze favorite nella lotta per la vita, fu pubblicato nel 1859. Il libro di Wallace, *Contributo alla teoria della selezione naturale*, fu pubblicato nel 1870, otto anni dopo il suo rientro dall'Arcipelago Malese.

Darwin propose che l'evoluzione avvenisse per selezione naturale

Il meccanismo proposto da Darwin di evoluzione attraverso la selezione naturale consiste di quattro osservazioni sulla natura: variabilità, sovrapproduzione, limiti alla crescita della popolazione ovvero lotta per la sopravvivenza e successo riproduttivo differenziale.

1. Variabilità . Gli individui di una popolazione mostrano una grande variabilità rispetto ai loro caratteri (FIG. 18-4). Ogni individuo ha una combinazione unica di caratteristiche, come le dimensioni, il colore e la capacità di tollerare condizioni ambientali sfavorevoli e resistere a certi parassiti e infezioni. Alcuni caratteri migliorano le probabilità di sopravvivenza di un organismo e il suo successo riproduttivo, mentre altri no. È importante ricordare che la variabilità necessaria per l'evoluzione mediante la selezione naturale è genetica e può essere trasmessa alla prole. Sebbene Darwin riconoscesse l'importanza per l'evoluzione dell'ereditabilità delle variazioni, egli non conosceva nulla dei meccanismi genetici dell'ereditarietà.
2. Sovrapproduzione . La capacità riproduttiva di ogni specie causa la sua crescita in modo esponenziale nel corso del tempo. Una femmina di rana depone circa 10.000 uova, mentre una femmina di merluzzo ne depone addirittura 40 milioni! In entrambi i casi, tuttavia, soltanto due discendenti all'incirca sopravvivono fino al momento di riprodursi. Ad ogni generazione, ogni specie ha la capacità di produrre più discendenti di quanti possano sopravvivere.
3. Limiti alla crescita della popolazione, o lotta per l'esistenza . A disposizione di una popolazione c'è solo una limitata quantità di cibo, acqua, luce, spazio per crescere ed altre risorse e, di conseguenza, gli organismi competono gli uni con gli altri per l'accesso a queste risorse limitate. Poiché ci sono più individui di quanti l'ambiente ne possa sostenere, non tutti sopravvivranno fino a riprodursi. Altri limiti rispetto alla crescita della popolazione includono predatori, organismi patogeni e condizioni climatiche avverse.
4. Successo riproduttivo differenziale . Gli individui in possesso delle combinazioni di caratteri più favorevoli (quelle che li rendono meglio adattati al loro ambiente) hanno maggiori probabilità di sopravvivere e di riprodursi. Poiché la prole tende ad essere simile ai propri genitori, la generazione successiva presenta i tratti ereditabili dei genitori. Il successo riproduttivo è la chiave della selezione naturale: gli individui meglio adattati sono quelli con il maggior successo riproduttivo, mentre gli individui con caratteristiche meno favorevoli muoiono prematuramente o producono prole meno numerosa o meno vitale.



FIGURA 18-4 Variabilità genetica nel boa smeraldo arboricolo

Questi serpenti, tutti della stessa specie (*Corallus caninus*), sono stati fotografati in una piccola area della foresta della Guiana Francese. Molte specie di serpenti presentano una considerevole variabilità nella colorazione e nei motivi cromatici.

Nel tempo, si può accumulare un sufficiente numero di cambiamenti tra popolazioni separate geograficamente (spesso caratterizzate da ambienti lievemente diversi) tale da dare origine a nuove specie. Darwin notò che i fringuelli delle Galàpagos sembravano essersi evoluti proprio in questo modo. Le 14 specie sono strettamente imparentate e discendono tutte da un antenato comune — un'unica specie proveniente dal continente sudamericano da 2 a 3 milioni di anni fa (i parenti più stretti dei fringuelli delle Galapagos sono piccoli uccelli che si nutrono di semi, noti come *grassquit*, che vivono nella parte occidentale del Sud-America). Nel corso di tale periodo di 2-3 milioni di anni, il numero delle isole è aumentato, il clima è cambiato e si è verificata l'evoluzione delle forme di vita vegetali e delle risorse nutritive. Le varie isole appartenenti a questo arcipelago hanno mantenuto gruppi di fringuelli isolati gli uni dagli altri, in modo tale da consentire loro di divergere fino alla formazione di 14 specie separate in risposta ai cambiamenti delle condizioni (FIG. 18-5).

A partire dagli inizi degli anni '70 del secolo scorso, Peter Grant, Rosemary Grant e i loro colleghi hanno documentato la selezione naturale nei fringuelli delle Galàpagos nel loro ambiente naturale. Come esempio del processo evolutivo in atto, si consideri il fringuello del suolo dal becco appuntito (*Geospiza difficilis*). Questa specie vive su diverse isole, e ciascuna popolazione ha evoluto un becco di forma e dimensioni particolari, in dipendenza del cibo disponibile sull'isola in cui vive.

Riesamineremo i fringuelli delle Galàpagos nei capitoli successivi. Nel Capitolo "Cambiamenti evolutivi nelle popolazioni", sarà descritto uno studio a lungo termine condotto da Peter Grant, Rosemary Grant e colleghi sulla microevoluzione dei fringuelli delle Galàpagos nel caso in cui la siccità alteri le riserve di cibo;

tale studio ha dimostrato che le variazioni ambientali possono guidare la selezione naturale. Nel Capitolo 54, sarà descritto lo **spostamento dei caratteri** nei fringuelli delle Galàpagos, un aspetto dell'ecologia evolutiva.

La teoria sintetica dell'evoluzione combina la teoria di Darwin con la genetica

Una delle premesse su cui Darwin basò la sua teoria dell'evoluzione per selezione naturale è che gli individui trasmettano i propri caratteri alla generazione successiva. Ma, Darwin non fu in grado di spiegare **come** questo si verificasse o **perché** gli individui variassero all'interno di una popolazione. Come discusso nel Capitolo 11, benché fosse contemporaneo di Gregor Mendel, che illustrò i principi di base dell'ereditarietà, Darwin apparentemente non era a conoscenza del lavoro di Mendel, che non fu

riconosciuto dalla comunità scientifica fino agli inizi del XX secolo.



FIGURA 18-5 *Tre specie di fringuelli delle Galàpagos* Darwin dedusse che questi uccelli derivano da una comune popolazione ancestrale di uccelli del sud America che si nutrivano di semi. La variabilità nei loro becchi è il risultato dell'adattamento a diversi tipi di cibo.

Negli anni fra il 1930 e il 1940, i biologi unirono i principi della genetica con la teoria di Darwin sulla selezione naturale così da sviluppare una spiegazione unificata dell'evoluzione, nota come neo-darwinismo, o sintesi moderna o teoria sintetica dell'evoluzione. (**Sintesi** in questo contesto indica la combinazione di parti di un certo numero di teorie precedenti per formularne una unica). Alcuni dei fondatori della teoria sintetica dell'evoluzione sono stati il genetista russo Theodosius Dobzhanski, il genetista ed esperto di statistica britannico Ronald Fisher, il genetista britannico J.B.S. Haldane, il biologo britannico Julian Huxley, il tassonomista tedesco Ernst Mayr, il paleontologo statunitense George Gaylord Simpson, il botanico statunitense G. Ledyard Stebbins e il genetista statunitense Sewell Wright.

Oggi, la teoria sintetica dell'evoluzione sta incorporando le conoscenze in continua espansione di genetica (che di per sé fornisce prove inconfutabili del processo evolutivo), sistematica, paleontologia, biologia dello sviluppo, etologia ed ecologia. La teoria sintetica spiega l'osservazione fatta da Darwin sulla variazione tra le prole in termini di mutazioni o cambiamenti nel DNA, come le sostituzioni di nucleotidi. In altre parole, la mutazione fornisce la variabilità genetica su cui la selezione naturale agisce nel corso della evoluzione. La teoria sintetica dell'evoluzione, che enfatizza la genetica di popolazioni come aspetto cruciale dell'evoluzione, è stata ben accettata fin dalla sua prima formulazione. Essa ha dominato il pensiero e la ricerca dei biologi impegnati in diverse aree ed ha comportato un enorme accumulo di prove scientifiche a supporto dell'evoluzione per selezione naturale.

La maggior parte dei biologi non solo accetta i principi di base della teoria sintetica dell'evoluzione, ma cerca anche di comprendere meglio i processi casuali dell'evoluzione. Per esempio, qual è il ruolo del caso nell'evoluzione? Quanto rapidamente evolvono nuove specie? Queste domande sono derivate in parte da una rivalutazione dei reperti fossili e in parte dalle scoperte sugli aspetti molecolari dell'ereditarietà. Queste analisi critiche sono parte integrante del processo scientifico, poiché stimolano ulteriori osservazioni e sperimentazioni, contemporaneamente alla riesaminazione delle precedenti osservazioni. La scienza è un processo in continua evoluzione e non è escluso che informazioni raccolte nel futuro possano portare alla modifica di alcune parti della teoria sintetica dell'evoluzione.

Ora considereremo uno dei maggiori problemi sull'evoluzione attualmente affrontati dai biologi: gli effetti relativi della casualità e della selezione naturale sull'evoluzione.

I biologi studiano l'effetto della casualità sull'evoluzione

Se fossimo capaci di ripetere il processo evolutivo partendo con organismi simili, esposti a condizioni ambientali simili, otterremmo gli stessi risultati? In altre parole, si originerebbero gli stessi cambiamenti per azione della selezione naturale? Oppure, gli organismi sarebbero molto diversi per effetto della casualità? Parecchi esempi recenti di evoluzione in atto suggeriscono che la casualità non sia così importante come la selezione naturale.

Una specie di moscerino della frutta (*Drosophila subobscura*) presente in Europa occupa aree tra la Danimarca e la Spagna. È stato notato che i moscerini del nord hanno ali più grandi di quelli del sud (FIG. 18-6). La stessa specie fu accidentalmente introdotta separatamente in Nord e Sud America alla fine degli anni '70. Dieci anni più tardi, si osservò che non vi era alcuna differenza nella dimensione delle ali tra i moscerini presenti nelle varie aree del Nord America. Tuttavia, 20 anni più tardi i moscerini del Nord

America mostrarono le stesse differenze delle ali osservate tra il nord e il sud dell'Europa. (Non è ancora noto perché le ali più grandi si evolvano nelle aree del nord, mentre quelle più piccole in quelle del sud).

Lo studio dell'evoluzione di un pesce noto come *spinarello* proveniente da tre laghi del Canada ha prodotto risultati molto simili a quelli dei moscerini. Dati molecolari indicano che i laghi, al momento della loro formazione (e cioè parecchie migliaia di anni fa), fossero popolati dalla stessa specie ancestrale. (L'analisi del DNA mitocondriale degli spinarelli presenti nei tre laghi è risultata a sostegno dell'ipotesi dell'antenato comune). Attualmente, in ogni lago vi sono due specie che si sono evolute da un progenitore comune: una specie è più grande e si nutre di invertebrati sul fondo del lago, mentre l'altra è più piccola e si nutre di plancton sulla superficie. I membri delle due specie all'interno di ogni lago non si incrociano, ma gli individui della specie più grossa di un lago, in cattività, si incrociano con quelli simili di un altro lago. Lo stesso possono fare gli individui della specie più piccola.



FIGURA 18-6 *Dimensioni delle ali nelle femmine del moscerino della frutta*

Le femmine del moscerino della frutta (*Drosophila subobscura*) del Nord Europa hanno ali più grandi di quelle dei moscerini del sud. Sono mostrati due moscerini: uno della Danimarca (a destra) e l'altro della Spagna (a sinistra). Lo stesso quadro evolutivo è rapidamente emerso in Nord America dopo l'introduzione accidentale di *D. subobscura*.

Quindi, per l'evoluzione, la selezione naturale sembra essere un agente molto più importante della casualità. Se il caso fosse stato il fattore principale ad influenzare la direzione dell'evoluzione, l'evoluzione dei moscerini non sarebbe avvenuta allo stesso modo nei due continenti, così come l'evoluzione dei pesci nei tre laghi. Tuttavia, l'esistenza di numerosi esempi a sostegno dell'importanza della selezione naturale nell'evoluzione non implica necessariamente che gli eventi casuali debbano essere sottovalutati nel loro ruolo di fattori che dirigono i cambiamenti evolutivi. I sostenitori del ruolo della casualità pensano che il caso sia più importante nell'evoluzione dei gruppi tassonomici principali (macroevoluzione) piuttosto che nell'evoluzione delle popolazioni (microevoluzione). Potrebbe anche essere plausibile che gli effetti degli eventi casuali sui processi evolutivi siano semplicemente più difficili da dimostrare rispetto a quelli della selezione naturale.

Verifica

- Che cos'è la selezione naturale?
- Perché soltanto le variazioni ereditabili sono importanti nel processo evolutivo?
- Quale parte della sua teoria Darwin non fu in grado di spiegare? In che modo la teoria sintetica dell'evoluzione colma questa lacuna?

18.4 LE PROVE A SOSTEGNO DELL'EVOLUZIONE

OBBIETTIVO DI APPRENDIMENTO

5. Riassumere le prove a favore dell'evoluzione ottenute dai ritrovamenti fossili.
6. Definire la biogeografia e riassumere in che modo la distribuzione degli organismi supporti l'evoluzione.
7. Riassumere le prove a favore dell'evoluzione ottenute dall'anatomia comparata.
8. Spiegare brevemente come la biologia dello sviluppo e la biologia molecolare forniscano indicazioni per la comprensione del processo evolutivo.
9. Fornire un esempio di come possa essere verificata sperimentalmente un'ipotesi evolutiva.

Una gran quantità di dati sperimentali è a supporto dell'evoluzione, incluse osservazioni derivanti da reperti fossili, biogeografia, anatomia comparata, biologia molecolare e biologia dello sviluppo. In più, le possibilità di verificare sperimentalmente le ipotesi evolutive sono aumentate. Nell'insieme, queste prove confermano la teoria secondo la quale la storia della vita sulla Terra si sarebbe svolta attraverso il processo dell'evoluzione.

I reperti fossili forniscono forti dimostrazioni a sostegno dell'evoluzione

Forse la conferma più diretta dell'evoluzione deriva dalla scoperta, dall'identificazione e dall'interpretazione dei fossili, che rappresentano i resti o le tracce lasciate, in genere in rocce sedimentarie, da organismi antichi. (Il termine fossile deriva dalla parola latina *fossilis*, che significa "qualcosa che viene riportato alla luce"). Una roccia sedimentaria si forma per accumulo e solidificazione di particelle prodotte dalla disgregazione di rocce più vecchie, come quelle vulcaniche. Le particelle di sedimento, che solitamente si depositano sul fondo di fiumi, laghi ed oceani, si accumulano e nel tempo formano strati distinti (FIG. 18-7). In una stratificazione di rocce non perturbate, lo strato più vecchio è in fondo e quello più recente in alto. Lo studio degli strati di sedimentazione, che include composizione, organizzazione e correlazione tra

diverse localizzazioni, permette di posizionare nella corretta sequenza gli eventi registrati nelle rocce.

I reperti fossili mostrano una progressione dal più primitivo organismo unicellulare agli odierni organismi pluricellulari (vedi Tabella 21.1), a dimostrazione del fatto che la vita si è evoluta nel corso del tempo. Per esempio, i paleontologi (gli scienziati che studiano i fossili) hanno descritto e classificato circa 300.000 specie di fossili, ed altre ne vengono continuamente scoperte.

Benché molti fossili siano conservati in rocce sedimentarie, alcuni resti più recenti si sono eccezionalmente ben conservati immersi in paludi, bitume, ambra (antica resina vegetale) o ghiaccio (FIG. 18-8). Per esempio, i resti di un mammoth peloso congelato nei ghiacci della Siberia per 25.000 anni si sono così ben conservati da consentire l'analisi di parte del suo DNA.

Solo pochi degli organismi che muoiono diventano fossili. La formazione e il mantenimento di un fossile richiedono che un organismo venga sepolto in condizioni che rallentino o prevengano il processo di decomposizione. Questo è molto probabile che avvenga se un organismo è velocemente ricoperto da sedimenti costituiti da fini particelle di terra sospese in acqua. In questo modo, i resti di organismi acquatici possono rimanere intrappolati in stagni, pianure di fango, barriere di sabbia o delta fluviali. Resti di organismi terrestri che vivevano in pianure alluvionali possono anche essere stati coperti da sedimenti portati dall'acqua o, se l'organismo viveva in una regione arida, da sabbia trasportata dal vento. Col tempo, i sedimenti si induriscono trasformandosi in rocce sedimentarie, mentre i resti degli organismi sono sostituiti da minerali, così da preservare molti dettagli delle loro strutture, persino a livello cellulare.

I reperti fossili non sono campioni casuali della vita passata, ma quelli maggiormente rappresentati sono organismi acquatici e quelli che sono vissuti nei pochi habitat terrestri favorevoli alla formazione dei fossili. Sono stati trovati relativamente pochi fossili di organismi di foreste pluviali, per esempio, poiché i loro resti si decompongono in maniera estremamente rapida sul suolo della foresta, prima quindi che si verifichi il processo di fossilizzazione. Un'altra ragione per questa disomogeneità tra i reperti fossili è che gli organismi con parti corporee dure, come ossa e conchiglie, hanno maggiori probabilità di dare origine a fossili rispetto a quelli con parti del corpo molli. Inoltre, le rocce di diversa datazione sono esposte in maniera differente sulla superficie terrestre; rocce di una certa età sono più accessibili ai paleontologi per lo studio dei fossili rispetto a rocce di età differente.

Per la natura del processo scientifico, la scoperta di ogni fossile rappresenta un “test” indipendente della teoria dell'evoluzione. Se uno di questi test fallisse la teoria dovrebbe essere modificata per adattarsi alla prova esistente. Per esempio, la scoperta di resti fossili umani (*Homo sapiens*) nelle rocce precambriane, che risalgono a più di 570 milioni di anni, renderebbe falsa la teoria dell'evoluzione nella sua proposizione attuale. Comunque, le rocce precambriane esaminate contengono solo fossili di organismi semplici, come alghe e piccoli organismi dal corpo molle, che si pensa si siano evoluti precocemente nella storia della vita.

Il più antico fossile di *Homo sapiens* con caratteristiche anatomiche moderne non compare tra i reperti prima di circa 195.000 anni fa (vedi Capitolo 22).



FIGURA 18-7

Strati esposti di roccia sedimentaria nel letto fossile di Burgess Shale

Questo sito, nelle Montagne Rocciose canadesi, si è formato circa 500 milioni di anni fa quando una valanga di fango seppellì e preservò un varietà di forme animali marine inusuali.

I fossili forniscono testimonianza di antichi organismi e consentono di capire anche dove e quando essi siano vissuti. Usando fossili di organismi provenienti da diversi periodi geologici, possono a volte essere desunte le linee filogenetiche (relazioni evolutive) che hanno originato le forme di vita moderne. In molti casi, i fossili forniscono una prova diretta dell'origine di nuove specie da altre preesistenti, incluse le forme di transizione.

I fossili di transizione documentano l'evoluzione delle balene

Un problema che ha interessato i biologi per più di un secolo è rappresentato dalla comprensione di come le balene e gli altri cetacei si siano evoluti dai mammiferi terrestri. Tra gli anni '80 e '90, i paleontologi hanno scoperto molti fossili intermedi riferibili alla linea evolutiva delle balene, che documentano la loro transizione dalla terra al mare.

Fossili di *Ambulocetus natans*, un cetaceo vissuto 50 milioni di anni fa, scoperti in Pakistan, presentano molte caratteristiche delle balene moderne, insieme a zampe posteriori e piedi (FIG. 18-9a). (Le balene moderne non hanno zampe posteriori, sebbene presentino un cinto pelvico *vestigiale* e le strutture ossee

delle zampe posteriori. Le strutture vestigiali saranno discusse più avanti nel capitolo). Le ultime vertebre dell'*Ambulocetus* erano molto flessibili, permettendogli un movimento dorso-ventrale (su e giù) sia nel nuoto che nei tuffi, come nelle balene moderne. Oltre a nuotare, questi antenati delle balene si muovevano anche sulla terraferma, probabilmente come fanno oggi i leoni di mare.

Rodhocetus è un fossile trovato in rocce relativamente recenti del Pakistan (FIG. 18-9b). Le vertebre del *Rodhocetus* erano ancora più flessibili di quelle di *Ambulocetus natans*, permettendogli durante il nuoto un potente movimento dorso-ventrale. È possibile che il *Rodhocetus* sia stato totalmente acquatico. Circa 40 milioni di anni fa, si è quindi completata la transizione delle balene dalla terra al mare. Il fossile egiziano *Basilosaurus*, una balena di quel periodo, aveva il corpo affusolato come le balene moderne (FIG. 18-9c). Il *Basilosaurus* manteneva le vestigia dei suoi antenati terrestri, come una coppia di ridotte strutture ossee delle zampe posteriori, disgiunte però dallo scheletro. La riduzione delle strutture ossee delle zampe posteriori è continuata fino ad oggi. La moderna balena presenta un cinto pelvico vestigiale e le strutture ossee delle zampe posteriori contenute nel corpo (FIG. 18-9d).

Possono essere usati vari metodi per determinare l'età dei fossili

Poiché gli strati di roccia sedimentaria si trovano naturalmente secondo la sequenza della loro deposizione, con gli strati più recenti sulla sommità di quelli più vecchi, in genere i fossili sono datati sulla base della loro collocazione relativa all'interno della roccia sedimentaria. Comunque, eventi geologici verificatisi dopo la formazione delle rocce possono aver cambiato la disposizione degli strati rocciosi. I geologi identificano specificamente le rocce sedimentarie non solo dalla loro composizione in strati, ma anche da caratteristiche, come il contenuto in minerali, e dalla presenza dei resti fossili di certi organismi, detti fossili indice, che caratterizzano uno strato specifico in ampie aree geografiche. I fossili indice sono fossili di organismi che sono esistiti per un tempo geologico relativamente breve, ma che si sono conservati come fossili in gran numero. Con questa informazione, i geologi possono organizzare in ordine cronologico gli strati rocciosi e i fossili che essi contengono e identificare strati comparabili provenienti da località molto lontane tra loro.

Gli isotopi radioattivi, detti anche radioisotopi, presenti in una roccia costituiscono uno strumento per una stima accurata della sua età (vedi Capitolo 2). I radioisotopi emettono radiazioni invisibili. Mentre un radioisotopo emette radiazioni, il suo nucleo si trasforma nel nucleo di un elemento diverso attraverso un processo detto decadimento radioattivo. Per esempio, il nucleo radioattivo dell'uranio-235 decade nel tempo in piombo-207.

←FIGURA 18-8

I fossili si formano in modi diversi

FIGURA 18-9→ Fossili intermedi nell'evoluzione delle balene

I biologi ipotizzano che l'antenato delle balene avesse quattro zampe, come mostrato nella ricostruzione delle forme intermedie di balena basata su reperti fossili. I fossili indicano che le ossa dell'anca, nelle forme intermedie di balena corrispondono a quelle degli odierni ippopotami, bovini, maiali e cammelli. Le figure non sono in scala. a-c : Adattato per gent. conc. da Fig. 2 pagg. 260-261 in D. J. Futuyma, *Science on Trail: The Case for Evolution*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1995).

Ogni radioisotopo possiede la propria caratteristica velocità di decadimento. Il periodo di tempo richiesto affinché metà degli atomi di un radioisotopo si trasformi in un elemento diverso è noto come la sua emivita (FIG. 18-10). I radioisotopi differiscono significativamente per le loro emivite. Per esempio, l'emivita dello iodio-132 è di sole 2,4 ore, mentre l'emivita dell'uranio-235 è di 704 milioni di anni. L'emivita

di un particolare isotopo è costante e non è influenzata dalla temperatura, dalla pressione o da qualsiasi altro fattore ambientale.

L'età di un fossile viene stimata misurando il rapporto tra l'isotopo radioattivo originario e il suo prodotto di decadimento. Per esempio, l'emivita del potassio-40 è di 1,3 miliardi di anni; ciò vuol dire che in 1,3



(a) Sebbene alcuni fossili contengano tracce di materiale organico, tutto ciò che rimane di questo fossile di medusa vecchio di 500 milioni di anni è questa impronta nella roccia.



(b) Legno pietrificato proveniente dal Parco Nazionale della Petrified Forest in Arizona, che consiste di alberi che furono sepolti e quindi impregnati da minerali. I ceppi di legno sono stati rinvenuti quando gli strati di roccia fangosa in cui erano stati sepolti si sono erosi.



(c) Un insetto (moscerino) incluso in ambra circa due milioni di anni fa.



(d) Impronta fossile di antichi echinodermi chiamati crinoidi. Essa si è formata quando i crinoidi si decomposero, lasciando uno stampo che più tardi si è riempito con minerali presenti in soluzione.



(e) Orme di dinosauro, ognuna della lunghezza di 75-90 cm, danno indicazioni sulla postura, l'andatura e il comportamento di questi animali estinti.



(a) *Ambulocetus natans*, una forma di transizione fra le balene moderne e i loro antenati terrestri, possedeva una serie di evidenti caratteristiche delle balene, pur mantenendo le zampe posteriori dei suoi antenati tetrapodi.



(b) Il più recente *Rodhocetus* aveva vertebre flessibili che gli permettevano, durante il nuoto, un potente movimento dorso-ventrale.



(c) *Basilosaurus* era affusolato e possedeva piccole zampe posteriori non funzionali.



(d) *Balaenoptera*, la moderna balenottera azzurra, contiene vestigia della pelvi e delle ossa degli arti immerse nel corpo.

miliardi di anni metà del potassio radioattivo decade nel suo prodotto di decadimento, l'argon-40. L'orologio radioattivo comincia a funzionare quando la roccia solidifica. Inizialmente la roccia contiene del potassio, ma non contiene argon. Dato che l'argon è un gas, sfugge dalla roccia calda appena formata; quando però il potassio decade nella roccia fredda e solidificata, l'argon si accumula nella sua struttura cristallina. Se il rapporto potassio-40/argon-40 è di 1:1, la roccia ha 1,3 miliardi di anni.

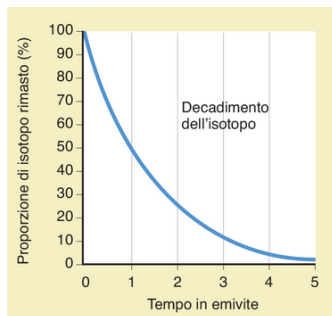


FIGURA 18-10 *Decadimento di un radioisotopo*

Al tempo zero, l'orologio radioattivo comincia a funzionare. A questo punto, il campione è composto interamente dal radioisotopo. Dopo una emivita, solo il 50% del radioisotopo è ancora presente. Durante ogni emivita successiva, metà del radioisotopo rimanente è convertito nel/i prodotto/i di decadimento.

Sono diversi i radioisotopi utilizzati per la datazione dei fossili. Tra essi il potassio-40 (emivita 1,3 miliardi di anni), l'uranio-235 (704 milioni di anni) e il carbonio-14 (5730 anni). Altri radioisotopi, ma non il carbonio-14, vengono utilizzati per datare le rocce in cui si trovano i fossili. Il carbonio-14 viene invece utilizzato per datare

qualunque residuo derivato da resti carboniosi, come legno, ossa o gusci. Quando è possibile, l'età dei fossili viene verificata in modo indipendente, usando due o più isotopi.

Il carbonio-14, che è continuamente prodotto nell'atmosfera da azoto-14 (per effetto della radiazione cosmica), decade successivamente ad azoto-14. Poiché la formazione e il decadimento del carbonio-14 si verificano a velocità costanti, il rapporto tra carbonio-14 e carbonio-12 (il più abbondante e stabile isotopo del carbonio) è costante nell'atmosfera. Poiché ogni organismo assorbe carbonio dall'atmosfera sia direttamente (per fotosintesi) che indirettamente (consumando organismi fotosintetizzanti), il suo rapporto carbonio-14/carbonio-12 è lo stesso dell'atmosfera. Quando un organismo muore, non assorbe più carbonio e di conseguenza la quantità di carbonio-14 nei suoi resti declina con il procedere del decadimento del carbonio-14 ad azoto-14. A causa della relativa brevità della sua emivita, il carbonio-14 è uno strumento molto utile per datare fossili di 50.000 anni o meno ed è particolarmente utile per la datazione di siti archeologici.

La distribuzione di animali e piante è un elemento a sostegno dell'evoluzione

Lo studio della distribuzione geografica, passata e presente, degli organismi è detta biogeografia. La distribuzione geografica degli organismi ne influenza l'evoluzione. Darwin si interessava di biogeografia e cercò di capire perché le specie che abitano isole in mezzo all'oceano tendono ad essere simili a specie presenti sulla più vicina terraferma, anche se l'ambiente è diverso, ma non sono simili a specie presenti su isole in altre parti del mondo.

Darwin studiò le piante e gli animali di due gruppi di isole aride — le Isole di Capo Verde, a circa 640 chilometri ad ovest di Dakar, in Africa, e le Isole Galàpagos, a 960 km dall'Equador, in Sud America. Su ciascun gruppo di isole, le piante e gli animali terrestri erano indigeni (nativi), ma quelli di Capo Verde erano simili a specie del continente africano e quelli delle Galàpagos a quelle sudamericane. Le similarità tra le specie delle Galàpagos e quelle del Sud America erano particolarmente sorprendenti, considerando che le Galàpagos sono asciutte e rocciose, mentre la più vicina parte del Sud America è umida e ha una lussureggiante foresta pluviale. Darwin concluse che le specie dal continente vicino erano migrate o erano state portate sulle isole, dove si erano successivamente adattate al nuovo ambiente e con il tempo si erano evolute formando nuove specie.

Se l'evoluzione non fosse un fattore coinvolto nella distribuzione delle specie, ci aspetteremmo di trovare che una particolare specie possa sopravvivere ovunque. D'altra parte, la distribuzione geografica degli organismi oggi esistenti ha senso nel contesto dell'evoluzione. Per esempio, l'Australia, che è stata un continente separato per milioni di anni, ha organismi peculiari: ha popolazioni di mammiferi "ovovivipari" (monotremi) e di mammiferi provvisti di marsupi (marsupiali) che non sono presenti altrove. Duecento milioni di anni fa, l'Australia e gli altri continenti erano uniti in un'unica grande distesa di terre emerse. Nel corso di milioni di anni, il continente australiano si è gradualmente separato dagli altri. I monotremi e i marsupiali australiani hanno continuato a prosperare e a diversificarsi. L'isolamento dell'Australia ha anche evitato che i mammiferi placentati, che comparvero più tardi in altre aree, potessero entrare in competizione con monotremi e marsupiali. In altre zone del mondo in cui comparvero i mammiferi placentati, la maggior parte dei monotremi e dei marsupiali si è estinta.

Considereremo ora come la geologia dinamica della Terra ha influenzato la biogeografia e l'evoluzione.

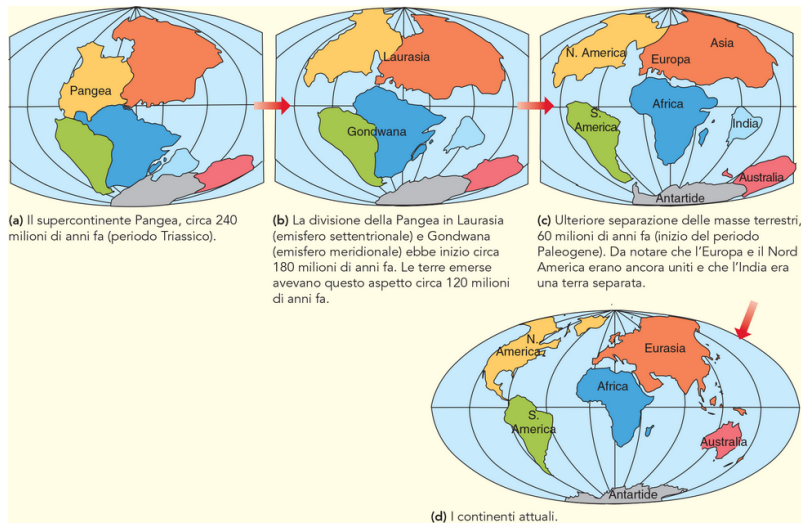
La storia geologica della Terra è correlata alla biogeografia e all'evoluzione

Nel 1915, lo scienziato tedesco A. Wegener, che aveva notato una corrispondenza fra la forma geografica del Sud America e dell'Africa, propose che tutte le terre emerse fossero state un tempo unite in un unico supercontinente, che chiamò Pangea (FIG. 18-11a). Inoltre, suggerì che la Pangea successivamente si fosse

divisa e che le diverse parti si fossero separate con un processo noto come deriva dei continenti. Wegener non conosceva alcun meccanismo che potesse avere causato questo fenomeno e così la sua idea rimase largamente ignorata.

Negli anni '60, si accumularono prove scientifiche in grado di spiegare la teoria della deriva dei continenti. La crosta terrestre è composta da sette grosse placche (oltre ad alcune più piccole) che galleggiano sul mantello, che è lo strato in massima parte solido della Terra posizionato sotto la crosta e sopra al core. A causa della sua temperatura più elevata, la roccia solida del mantello è più plastica della roccia solida della

crosta soprastante. Le masse terrestri sono situate su alcune di queste placche. Quando le placche si muovono, i continenti cambiano la loro posizione relativa (FIG. 18-11b, c, d). Il movimento delle placche è definito tettonica a placche.



PUNTO CHIAVE I geologi ipotizzano che la rottura della Pangea sia stata solo l'ultima di una serie di rotture e collisioni continentali che si sono verificate sin dall'inizio della storia della Terra.

FIGURA 18-11
La deriva dei continenti

Qualsiasi area in cui le placche si incontrano rappresenta un luogo di intensa attività geologica. In queste regioni, i terremoti e i vulcani sono molto comuni; S. Francisco, nota per i terremoti, e il vulcano Mount Saint Helens sono situati dove si incontrano due placche. Se le masse terrestri sono localizzate ai bordi di due placche adiacenti, si possono formare delle montagne. L'Himalaya si è formata quando la placca con l'India si è spostata verso quella con l'Asia. Quando le placche si avvicinano, a volte una può infilarsi sotto all'altra in un processo noto come subduzione, mentre quando si allontanano, tra di loro si forma una dorsale di lava. L'Oceano Atlantico è diventato più largo a causa della zona di espansione della lava, lungo la dorsale medio-atlantica. Il fatto che i continenti fossero una volta uniti e si siano quindi separati è utile per spiegare alcuni aspetti della biogeografia (FIG.18-12). Allo stesso modo, la deriva dei continenti ha svolto un importante ruolo nell'evoluzione dei diversi organismi. Quando la Pangea si è formata, durante il tardo Permiano, ha permesso la riunione di specie terrestri che si erano evolute separatamente, portando alla competizione e all'estinzione di alcune. La vita marina ha subito degli effetti negativi, in parte perché l'unione dei continenti in un'unica grande massa ha ridotto l'entità delle coste. (Poiché le acque costiere sono poco profonde, esse sono ricche di specie marine).

Approssimativamente 180 milioni di anni fa, la Pangea si è separata in parecchie masse terrestri. Quando i continenti hanno iniziato ad allontanarsi, le popolazioni sono diventate geograficamente isolate, sono state esposte a diverse condizioni ambientali e hanno iniziato a divergere seguendo diverse vie evolutive. Come risultato, le piante, gli animali e gli altri organismi presenti nei continenti prima uniti (per esempio Sud America e Africa) si sono differenziati. La deriva continentale ha anche causato graduali cambiamenti nelle correnti oceaniche e atmosferiche, che hanno profondamente influenzato la biogeografia e l'evoluzione degli organismi. (Ulteriori nozioni sulla biogeografia sono date nel Capitolo 56).

L'anatomia comparata di specie correlate mette in evidenza delle somiglianze

Paragonando i dettagli strutturali di caratteristiche trovate in organismi diversi ma affini da un punto di vista filogenetico, si evidenzia una somiglianza di base delle strutture. Queste caratteristiche, derivate dalle stesse strutture corporee presenti in un antenato comune, sono dette caratteristiche omologhe (o caratteri omologhi), e tale condizione è nota come omologia. Per esempio, si considerino gli arti dei mammiferi. Il braccio umano, la zampa anteriore di un gatto, la pinna anteriore di una balena e l'ala di un pipistrello, benché apparentemente risultino abbastanza diversi, in realtà hanno disposizioni simili di ossa, muscoli e nervi. La FIGURA 18-13 mostra il confronto delle rispettive strutture scheletriche. Ognuna ha un osso singolo (l'omero) nella parte dell'arto più vicina al tronco, seguito da due ossa (radio e ulna) dell'avambraccio, un gruppo di ossa (carpali) nel polso e un numero variabile di dita (metacarpali e falangi). Questa similarità è particolarmente sorprendente perché braccia, zampe anteriori, pinne e ali sono usate in modi diversi, per funzioni diverse e non c'è alcuna necessità meccanica per la quale essi debbano essere simili. Organizzazioni simili di parti dell'arto anteriore sono evidenti nei rettili ancestrali e negli anfibi e anche nei primi pesci che emersero dall'acqua passando sulla terraferma centinaia di milioni di anni fa (Fig. 32-17).