

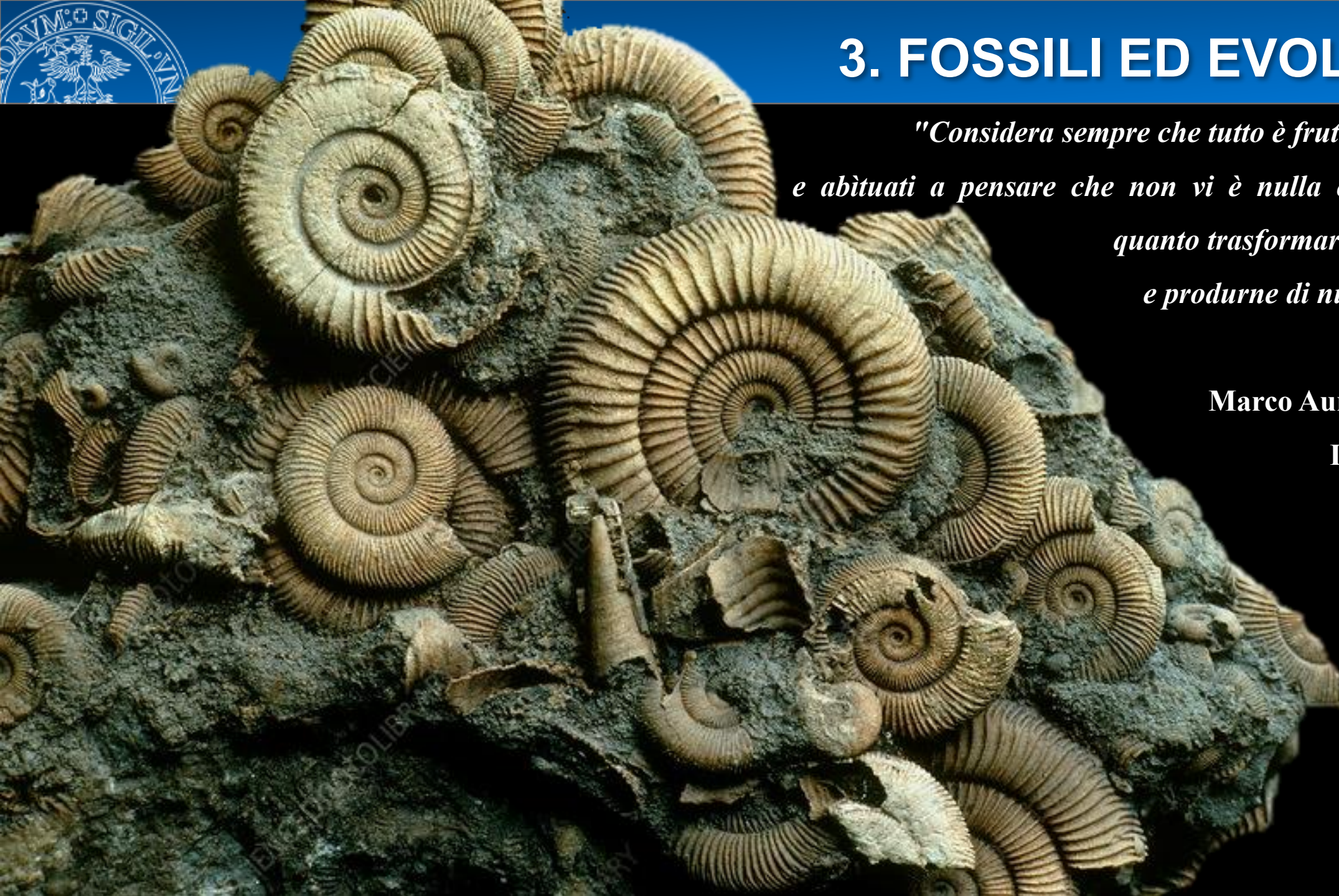


3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

*"Considera sempre che tutto è frutto del cambiamento
e abituati a pensare che non vi è nulla che la Natura ami
quanto trasformare le forme esistenti
e produrne di nuove simili ad esse"*

Marco Aurelio (121-180 d.C.)

Imperatore romano





1. INTRODUZIONE ALLA PALEOBIOLOGIA

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia
- Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
- Evoluzione e record fossile
- Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
- Crescita e forma: variazione intraspecifica, interspecifica, allometria
- Evoluzione e sviluppo: ontogenesi e filogenesi
- Lo studio della forma: la morfometria geometrica

5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

- Definizioni, tipologie e patterns
- The Big Five
- Rinnovamenti biologici

6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

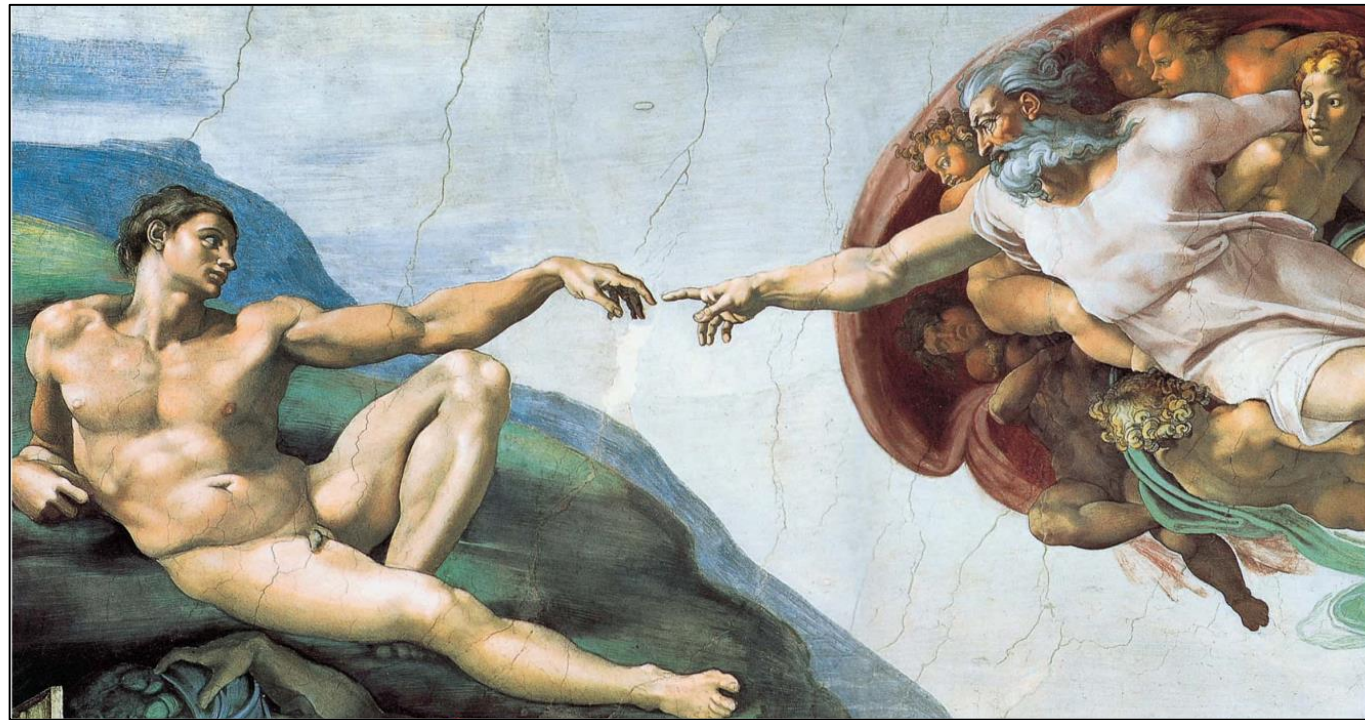
- Origine della vita
- Gli eucarioti
- Origine ed evoluzione dei metazoi
- L'esplosione cambriana
- Il record fossile degli invertebrati
- L'origine dei vertebrati
- I pesci e l'evoluzione delle mascelle
- La conquista delle terre emerse
- L'età dei rettili
- Origine degli uccelli
- L'evoluzione dei mammiferi

3.1 La teoria dell'Evoluzione

Abbiamo appena appurato che il record fossile (=documentazione fossile), nonostante sia incompleto e alterato, è il migliore tra i mezzi che abbiamo per ricostruire la Storia della Vita sulla Terra. **Ora vedremo che esso è anche una delle più formidabili prove dell'Evoluzione.**

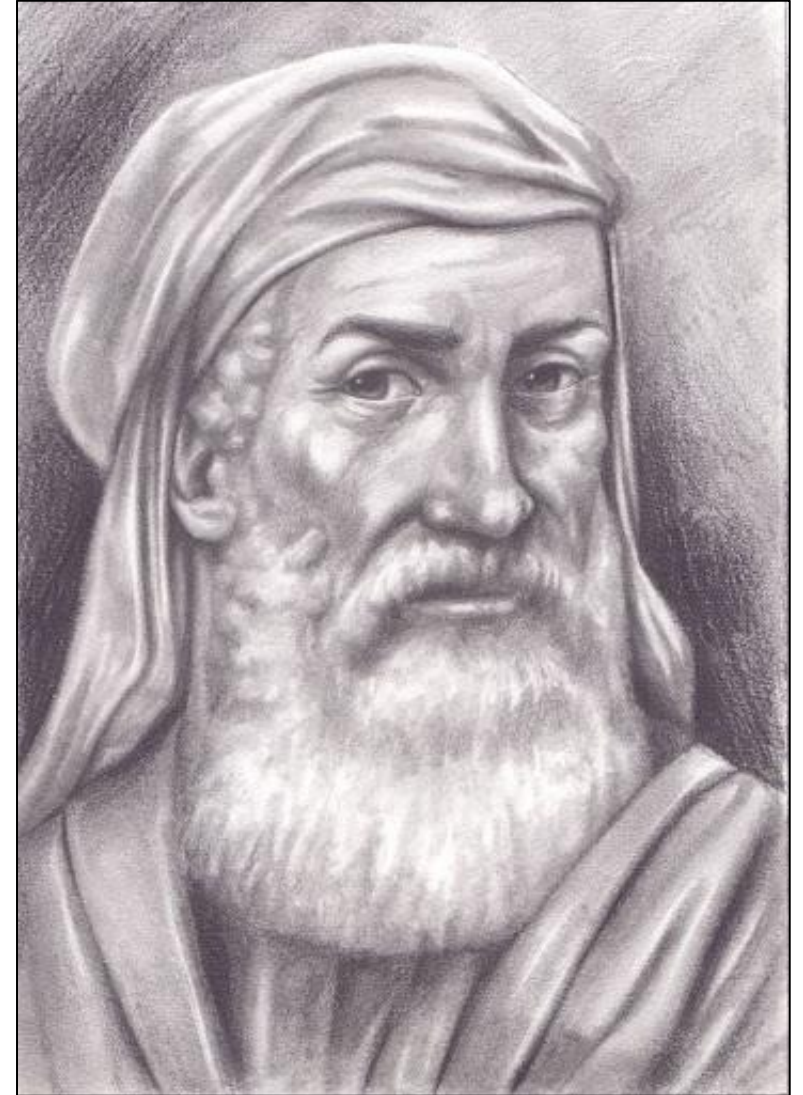
La teoria secondo la quale gli organismi si trasformano nel corso del tempo, come prodotto del mutamento dei caratteri trasmessi ereditariamente alle generazioni successive, è la **Teoria dell'Evoluzione**.

- Questa teoria è piuttosto «recente», in quanto fino alla fine XVIII era idea comune che l'origine ed esistenza di tutti gli organismi presenti sulla Terra fosse stata opera di un Creatore.
- In quanto creati da Dio, gli organismi sarebbero perciò perfetti e immutabili. Questa teoria è nota come **Creazionismo**, o "disegno intelligente".
- Il cambiamento o trasformazione delle specie nel tempo non era contemplato.



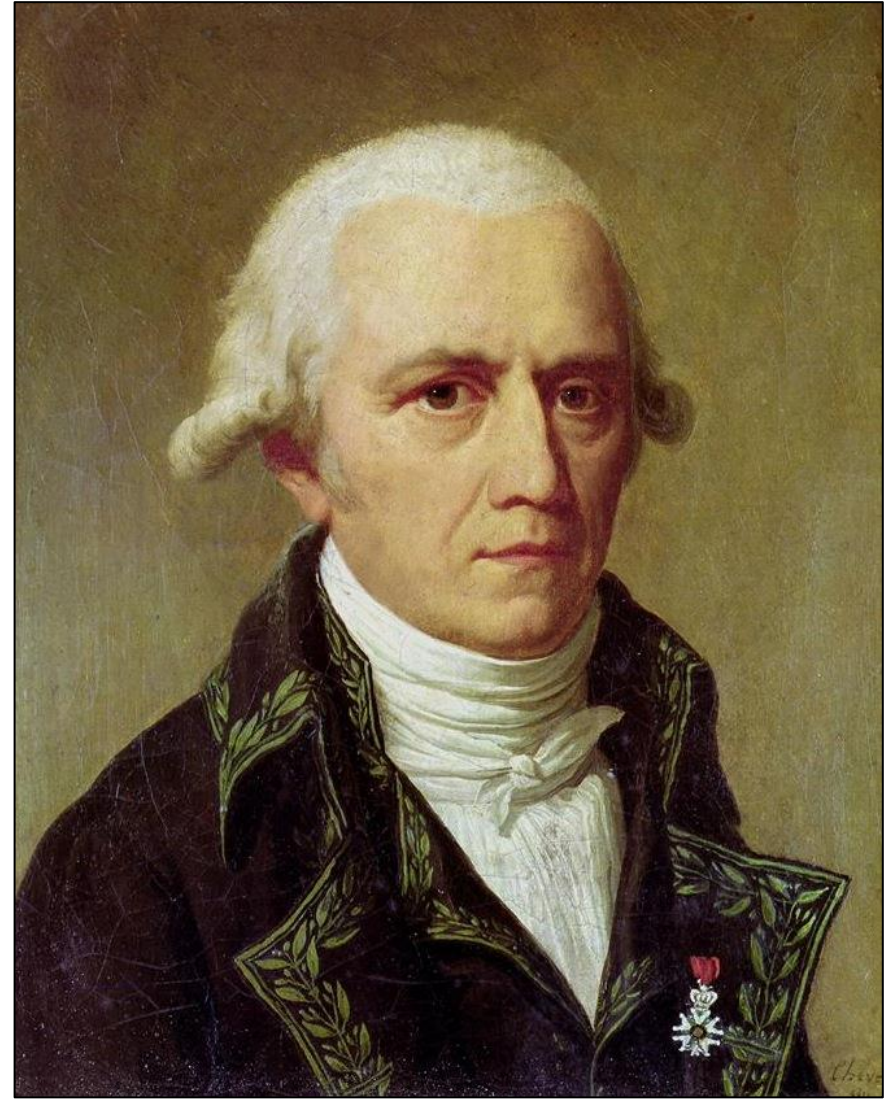
La Teoria dell'Evoluzione

- Il primo ad accennare ad una «teoria evolutiva» fu **Empedocle** (? 515 - ? 430 a.C.) filosofo e politico agrigentino.
- Egli formulò una teoria secondo la quale le piante comparvero sulla Terra prima degli animali e, per quanto riguarda quest'ultimi, **dapprima si originarono dei “corpi” simili agli attuali**, ma ancora imperfetti e incompleti.
- Solo successivamente questi corpi, impregnati da un “**principio vitale**”, avrebbero dato origine ai vari animali viventi.



La Teoria dell'Evoluzione

- Bisogna aspettare l'inizio del XIX secolo per parlare di evoluzione nella concezione attuale del termine.
- Prima ancora di Darwin, il naturalista francese **Jean-Baptiste Lamarck** (1744–1829), elaborò il primo modello teorico dell'evoluzione degli organismi viventi, conosciuto come lamarckismo, basato **sull'adattamento e sull'ereditarietà dei caratteri acquisiti**, che egli pubblicò nel 1809 nella sua opera *Philosophie Zoologique*.



La teoria dell'evoluzione di Lamarck si fondava su due principi:

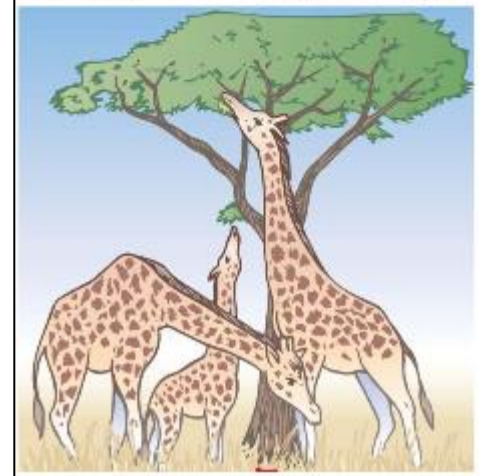
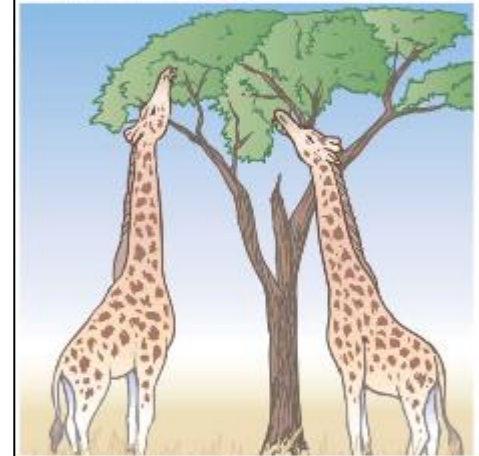
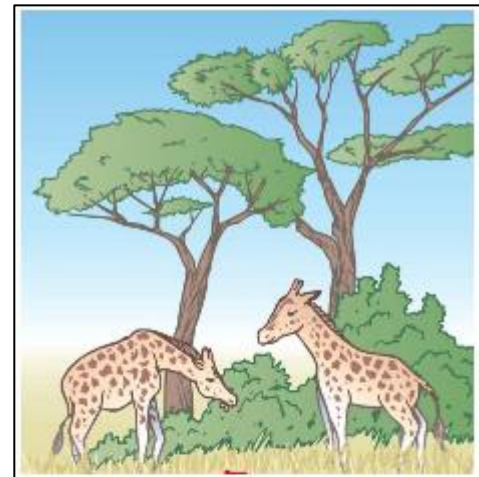
1) Legge dell'uso e del non uso

Questo principio sosteneva che l'uso continuo di un organo poteva potenziarlo e migliorarlo e, viceversa, il suo "non uso" portava al suo indebolimento, atrofizzazione e scomparsa.

2) Ereditarietà delle modifiche somatiche acquisite

Affermava che una modifica somatica acquisita da un organismo nel corso della sua vita viene trasmesso alla progenie.

- Secondo questi due principi, il carattere «collo più lungo» delle giraffe, ad esempio, fu acquisito a poco a poco per stiramento al fine di arrivare più in alto per brucare gli alberi dove le altre giraffe non riescono ad arrivare (principio 1). Successivamente, il carattere "collo più lungo" si trasmise alla discendenza: in tal modo ogni nuova generazione ha un collo via via più lungo (principio 2).

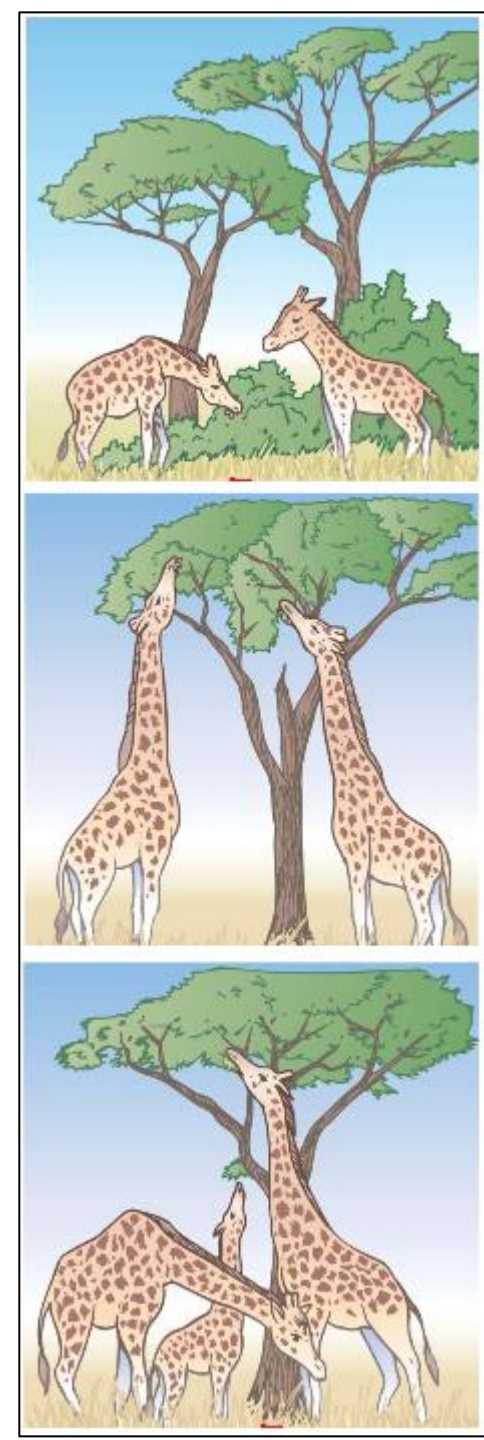


Limiti del principio 1 (Legge dell'uso e del non uso):

- La prima legge però, a differenza di quanto riteneva Lamarck, può al massimo interessare gli organi del singolo individuo (come l'atrofia muscolare per il mancato uso) ma non i suoi discendenti, in quanto **le modificazioni somatiche acquisite non possono essere trasmesse alla progenie**. Le strutture presenti in alcune specie animali (ad es. l'allungamento del collo nelle giraffe o la riduzione del cinto pelvico delle balene) non si sono formati attraverso un principio di "uso e non uso" bensì per mezzo di un processo di selezione (naturale) delle varianti presenti nella popolazione.

Limiti del principio 2 (Ereditarietà delle modifiche somatiche acquisite):

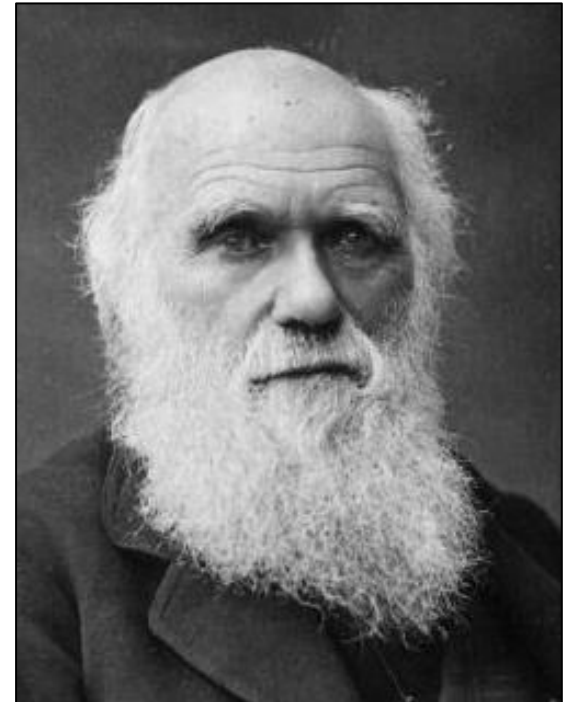
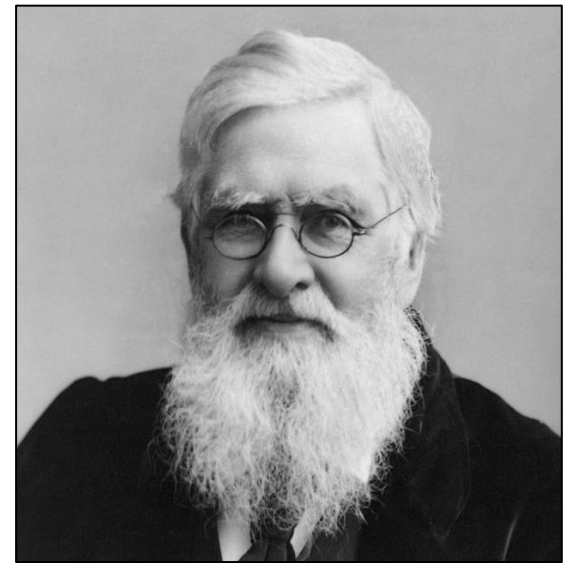
- Il secondo principio fu superato per il fatto che si è dimostrato che un **carattere acquisito da un individuo durante la sua esistenza, non può essere trasmesso ai suoi discendenti in quanto si tratta di una trasformazione somatica che non viene codificata nel suo patrimonio genetico** e quindi non può essere trasmessa ereditariamente.
- Ad esempio, il muscolo allenato di uno sportivo non è un carattere ereditabile dalla progenie.



La moderna teoria dell'evoluzione

- La moderna teoria dell'evoluzione nasce intorno alla metà XIX secolo e fu concepita in maniera indipendente e quasi contemporaneamente da **Alfred Wallace** (1823–1913) e da **Charles Darwin** (1809–1882). Benché in vita Wallace fu più famoso di Darwin (fu anche politico di spicco) e le due teorie sono praticamente identiche, Darwin viene universalmente considerato come il padre fondatore di questa teoria.
- Questo lo si deve soprattutto alla pubblicazione della sua teoria nel celeberrimo *On the Origin of Species* (1859) nel quale Darwin espone la sua teoria secondo la quale gli organismi si evolvono per **selezione naturale**, quel meccanismo (talvolta conosciuto come «sopravvivenza del più adatto») secondo cui:

Solo gli individui più adatti all'ambiente in cui vivono (ovvero, quelli dotati casualmente di caratteristiche più vantaggiose) sopravvivono e trasmettono i loro caratteri genetici in numero maggiore alle successive generazioni, mentre quelli meno adattati vengono eliminati.

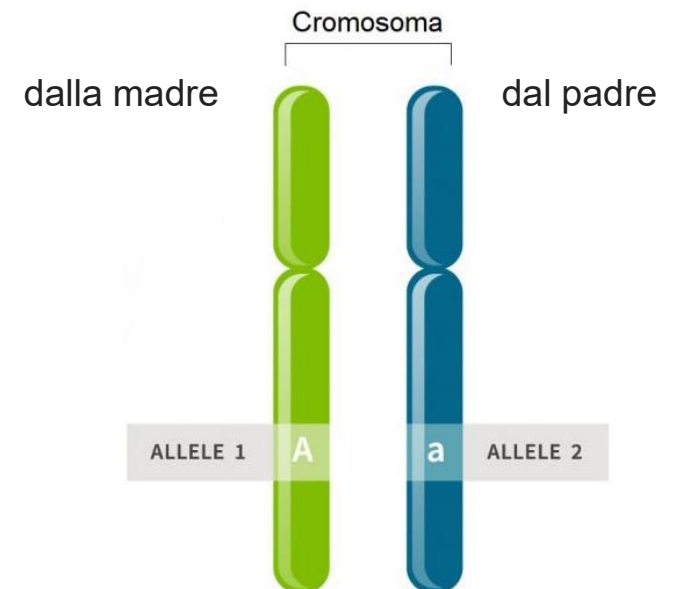


I principi della selezione naturale:

1) Variabilità genetica

All'interno di una stessa popolazione o specie di organismi, gli individui sono diversi tra loro, anche se derivano dagli stessi genitori, ovvero **esiste una variabilità dei caratteri**. Pensiamo ad esempio, al collo delle giraffe, o al colore dell'iride.

- Questa variabilità è il risultato dell'espressione di **due alleli**, ovvero di due forme alternative dello stesso gene: uno viene ereditato dal padre e uno dalla madre.
- I due alleli ereditati possono essere uguali (ad es. occhi marroni; AA) o diversi (occhi marroni e occhi verdi; Aa). In quest'ultimo caso, gli alleli competono per esprimersi, ma generalmente uno solo (**allele dominante**) domina sull'altro (**allele recessivo**).



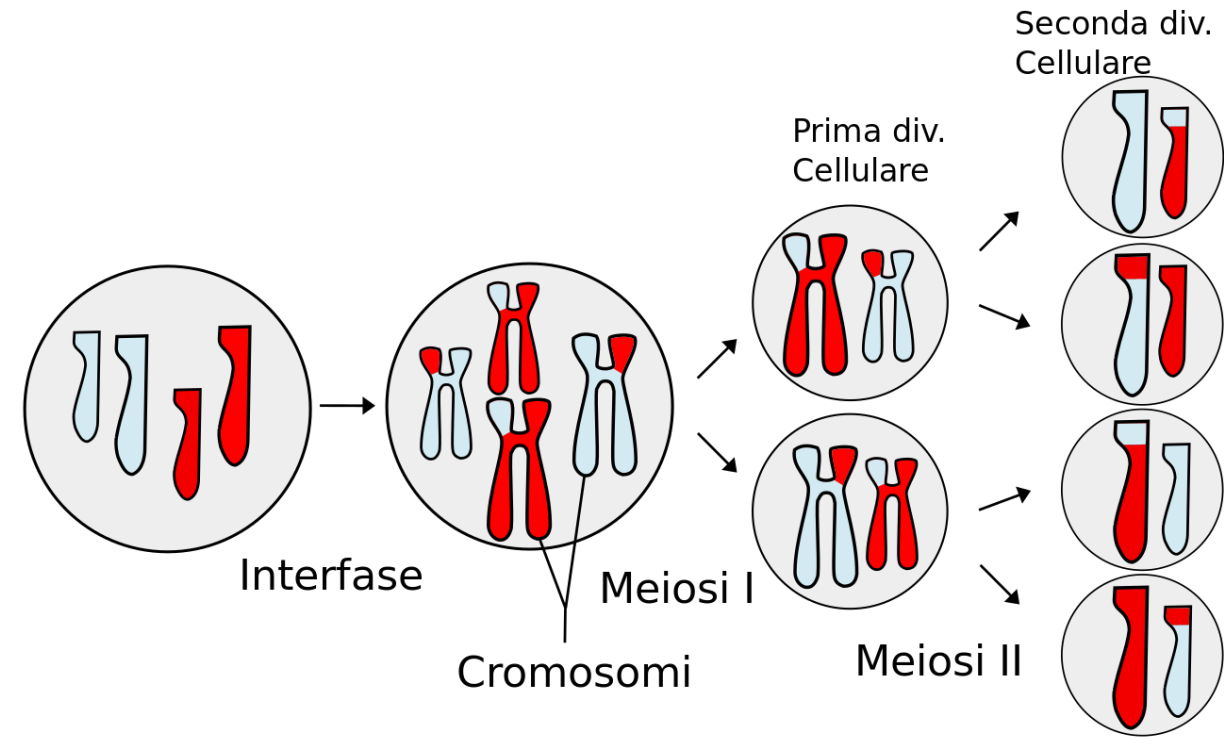
I principi della selezione naturale:

1) Variabilità genetica

Due sono le cause della variabilità genetica:

A) Ricombinazione genetica

- Processo attraverso il quale, a partire da un genotipo, si ottengono nuove combinazioni di alleli rispetto a quelle iniziali.
- La ricombinazione più diffusa è quella che avviene nel corso della **meiosi** e che dà luogo quindi a gameti con genotipi ricombinati; questo è il motivo per cui la progenie differisce sempre dai genitori.
- E' importante sottolineare che la selezione naturale non agisce sui geni, ma sui **fenotipi**, ovvero i caratteri fisici, fisiologici e/o comportamentali risultanti dall'interazione tra i geni, e tra i geni e l'ambiente.



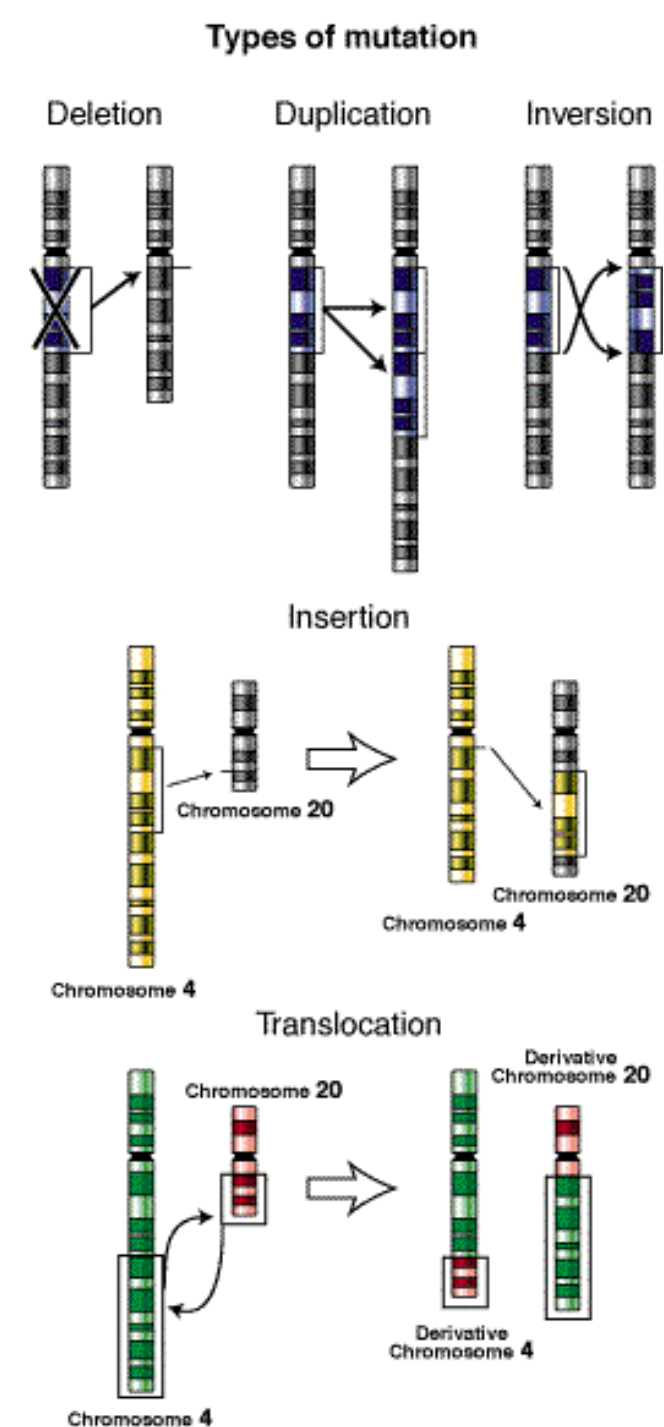
I principi della selezione naturale:

1) Variabilità genetica

B) Mutazioni genetiche

Sono la seconda fonte di variabilità genetica e anche motore dell'evoluzione. Le mutazioni sono **modificazioni o errori permanenti ed ereditabili di una sequenza del DNA dovuta al caso o ad agenti esterni** (errori di replicazione, radiazioni, virus, sostanze chimiche mutagene).

- I più comuni tipi di mutazioni sono le **delezioni** (sequenze perse), le **duplicazioni** (stessa sequenza inserita più volte), le **inversioni** (sequenza viene invertita), le **inserzioni** (inserimento di uno o più nucleotidi da cromosomi diversi), e le **traslocazioni** da cromosomi diversi.
- La maggior parte delle mutazioni sono deleterie, e portano alla sterilità o morte degli individui. In altri casi esse sono neutre. **In un numero ancora minore di casi, le mutazioni sono vantaggiose**, e quindi possono diffondersi nella popolazione tramite selezione naturale.
- Dal momento che le mutazioni sono un fenomeno raro (e ancor più rare sono le mutazioni vantaggiose) l'evoluzione è molto lenta.



I principi della selezione naturale:

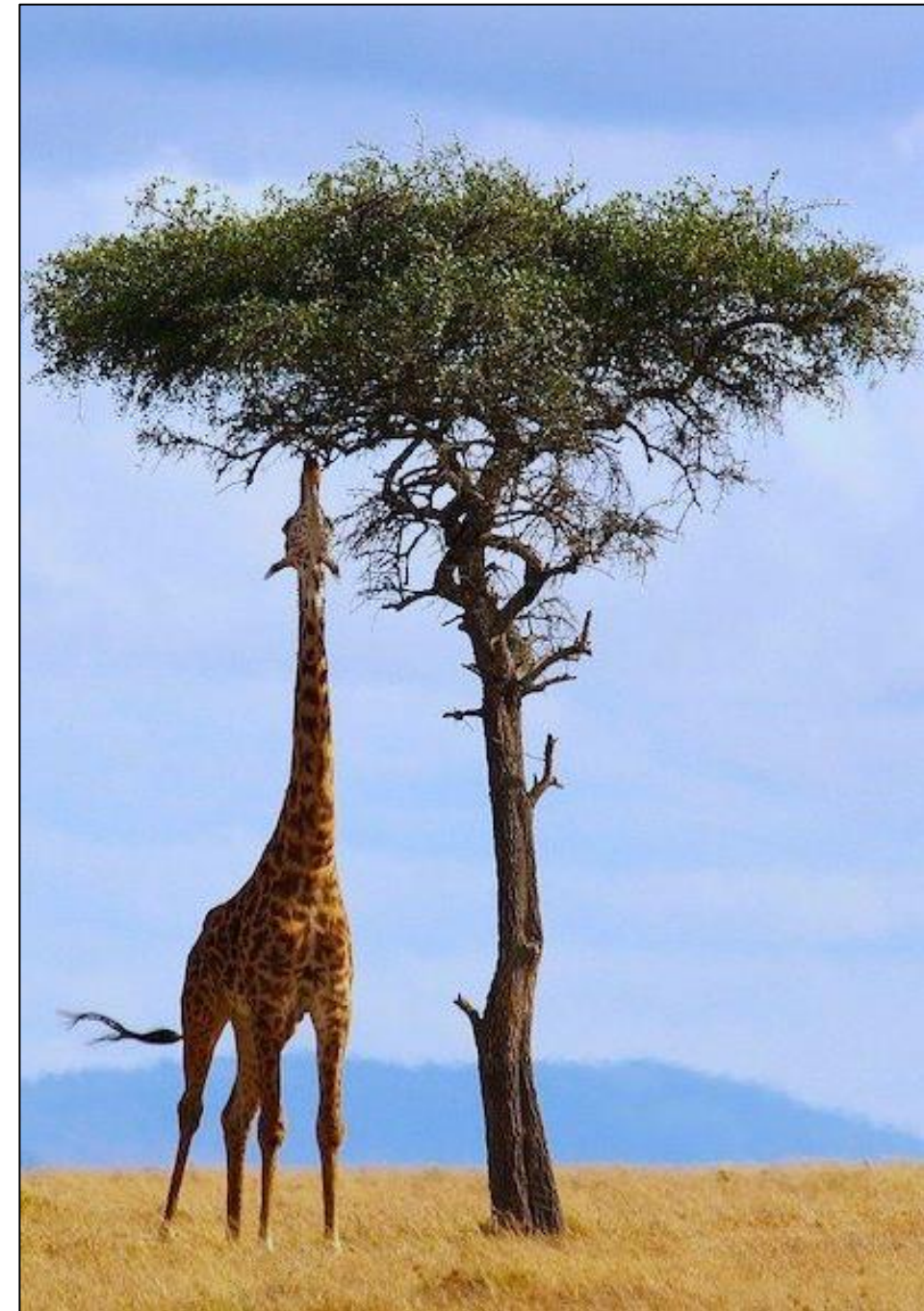
2) Adattamento

Secondo questo principio, **alcuni individui presentano casualmente caratteri che offrono un vantaggio di sopravvivenza e di riproduzione e, di conseguenza, i loro tratti anatomici diventeranno prevalenti nella popolazione.**

- Vince la lotta per la sopravvivenza non il più forte, ma colui che è **meglio adatto all'ambiente in cui vive in un determinato momento.**

3) Ereditarietà

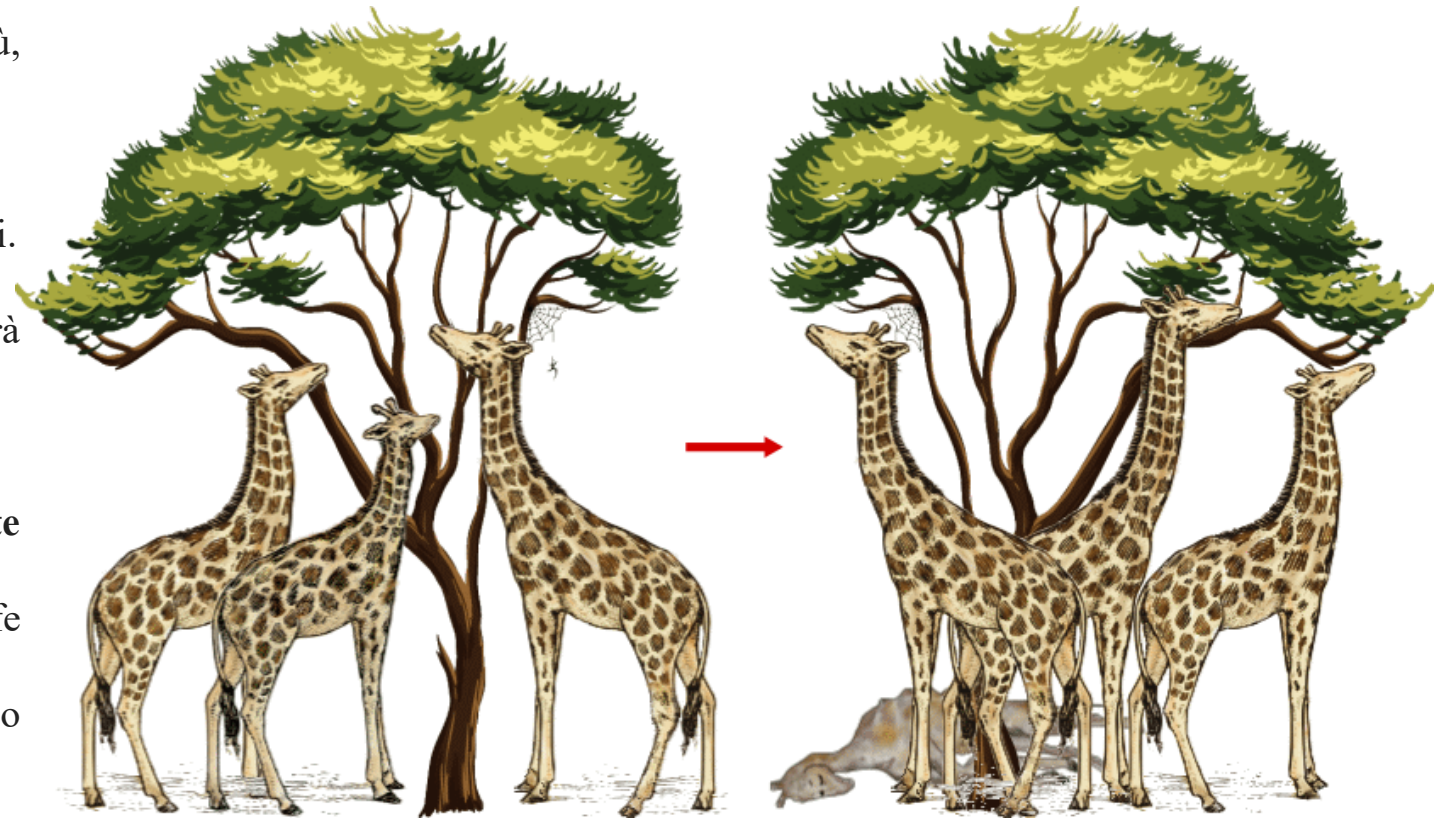
Il carattere deve essere ereditabile, ovvero trasmettersi da una generazione all'altra attraverso il DNA.



Applicando la moderna Teoria all'esempio dell'evoluzione del collo delle giraffe, si immagini una popolazione primitiva di giraffe dal collo corto.

All'interno di questo gruppo, **a causa della variabilità genetica**, alcune giraffe hanno un collo leggermente più lungo, altre un po' più corto rispetto alla media. Tutti gli individui arrivano ai rami più bassi ma alcuni di essi (con il collo un po' più lungo) riescono ad arrivare più in alto e a mangiare una nuova fonte ancora inesplorata di nutrimento.

- Queste giraffe riescono quindi a mangiare di più, crescere di più, competere di più (tra maschi) e generare una prole più forte.
- Essendo più grandi, riescono anche a fuggire meglio dai predatori.
- Se il carattere «collo lungo» è ereditabile, questo si trasmetterà alle generazioni future.
- Con il tempo, dopo diverse generazioni, **il carattere vincente «collo lungo» diventerà più comune** e la popolazione di giraffe sarà composta da un numero maggiore di individui con collo lungo.



La selezione naturale può essere provata da una serie di fatti:

- a) La maggior parte delle specie producono più individui di quelli che possono sopravvivere nell'età adulta (principio di Malthus) (es. piante, pesci, anfibi, invertebrati, ecc).
- b) I giovani che sopravvivono tendono ad essere effettivamente quelli meglio adattati alla sopravvivenza perchè più grandi alla nascita, più veloci nel crescere, più veloci nel fuggire, meno propensi alle malattie, ecc.
- c) I caratteri che assicurano la sopravvivenza (maggior taglia, aggressività, velocità, ecc) tendono a trasmettersi.
- d) Gli individui con caratteristiche vincenti aumenteranno in numero di generazione in generazione.

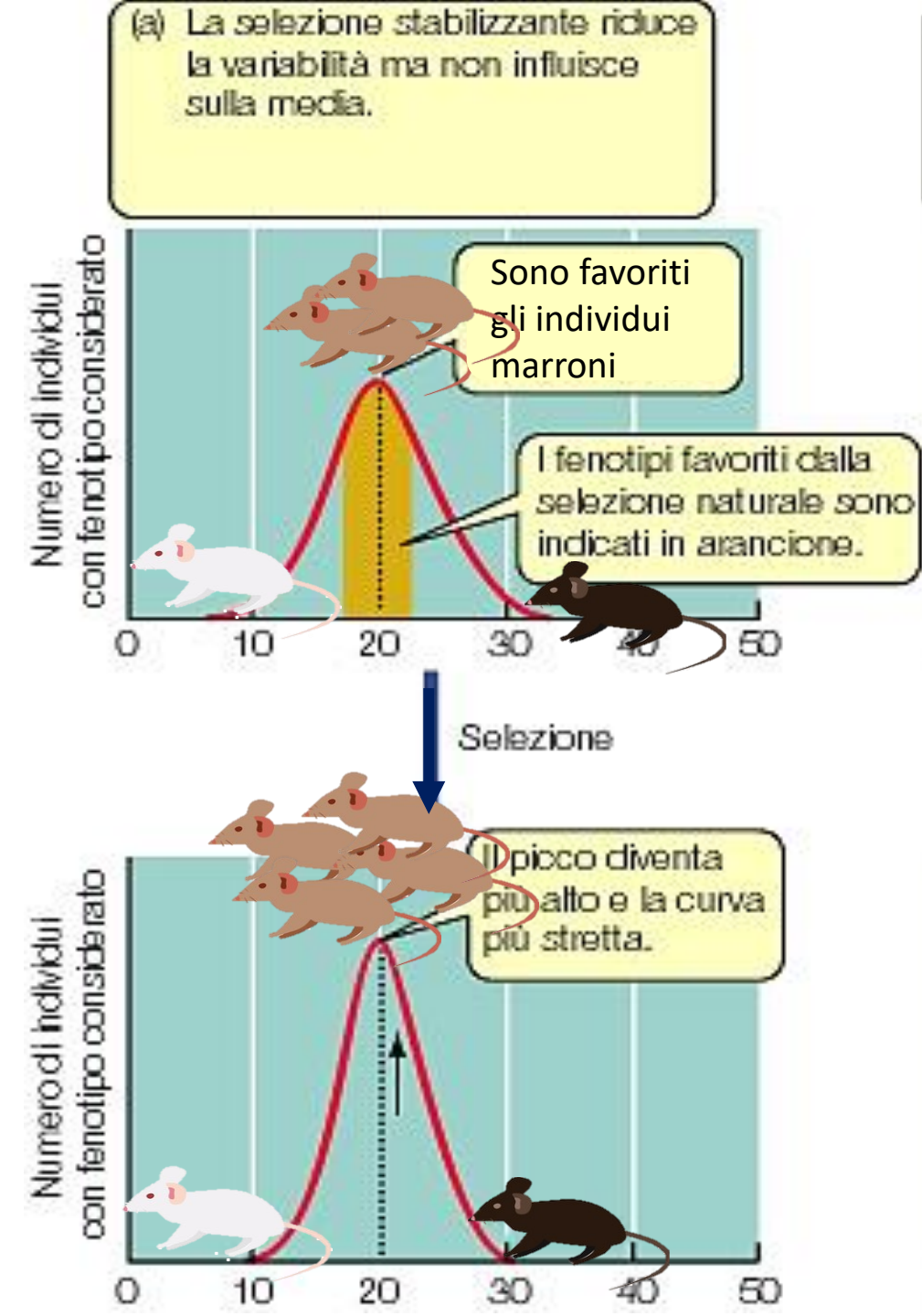


Tipi di Selezione naturale

1) Selezione stabilizzante

Si verifica quando la selezione naturale favorisce il fenotipo medio (più comune) rispetto ai fenotipi estremi (già meno frequenti). La popolazione subirà in questo caso una selezione stabilizzante.

- In una popolazione di topi che vive nei boschi, ad esempio, è probabile che la selezione naturale favorisca gli individui che si mimetizzano meglio con il suolo della foresta e che hanno meno probabilità di essere individuati dai predatori.
- Supponendo che il terreno sia una tonalità di marrone abbastanza consistente, quei topi la cui pelliccia è più simile a quel colore avranno maggiori probabilità di sopravvivere e riprodursi, trasmettendo i loro geni per il loro mantello marrone.
- I topi che portano alleli che li rendono più chiari o più scuri si staglieranno contro il terreno e avranno maggiori probabilità di cadere vittime di predazione.
- Come risultato di questa selezione, la variabilità genetica della popolazione diminuirà.

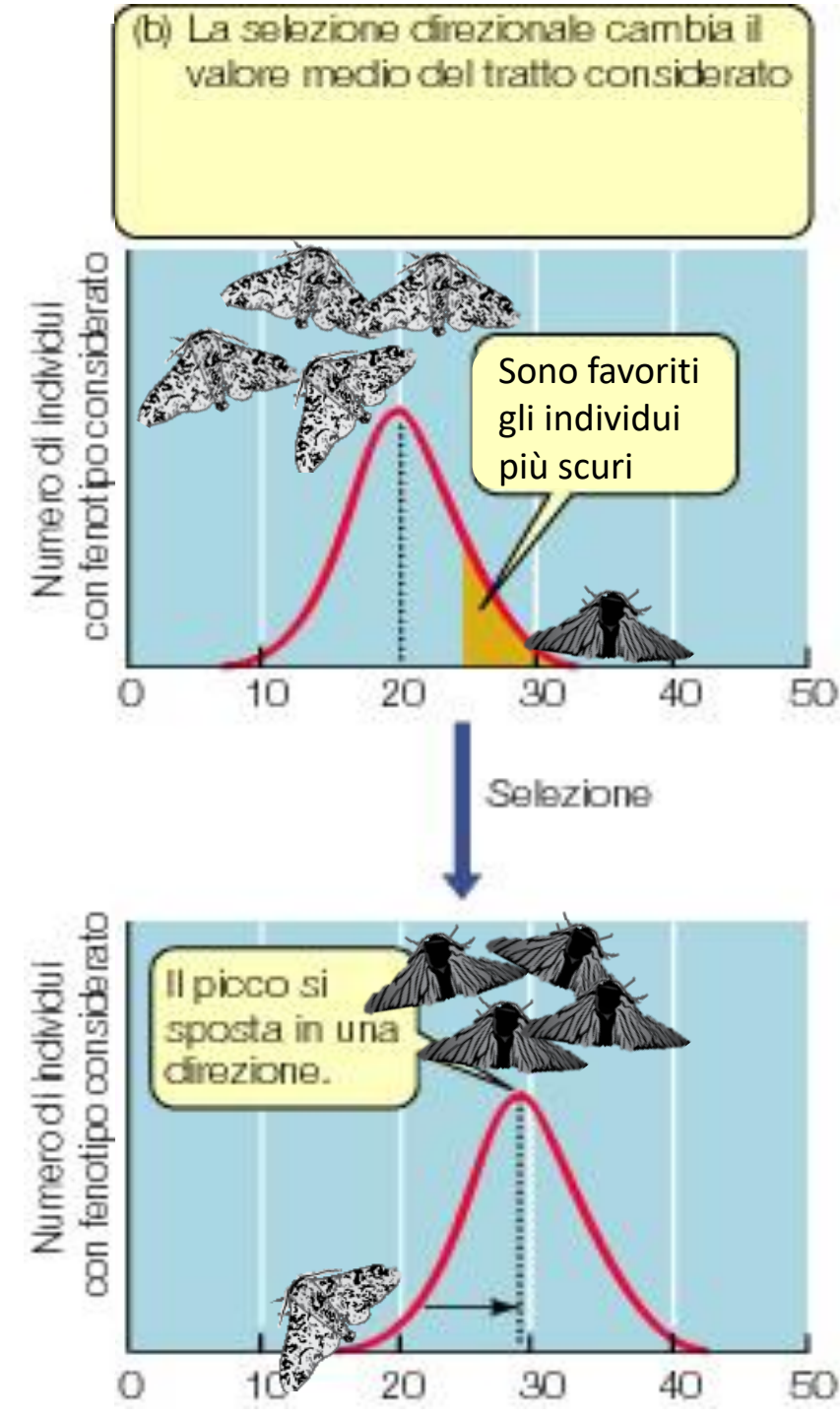


Tipi di Selezione naturale

2) Selezione direzionale

Avviene quando i cambiamenti ambientali favoriscono uno dei fenotipi estremi (più raro in origine) rispetto agli altri, la cui frequenza tenderà quindi ad aumentare.

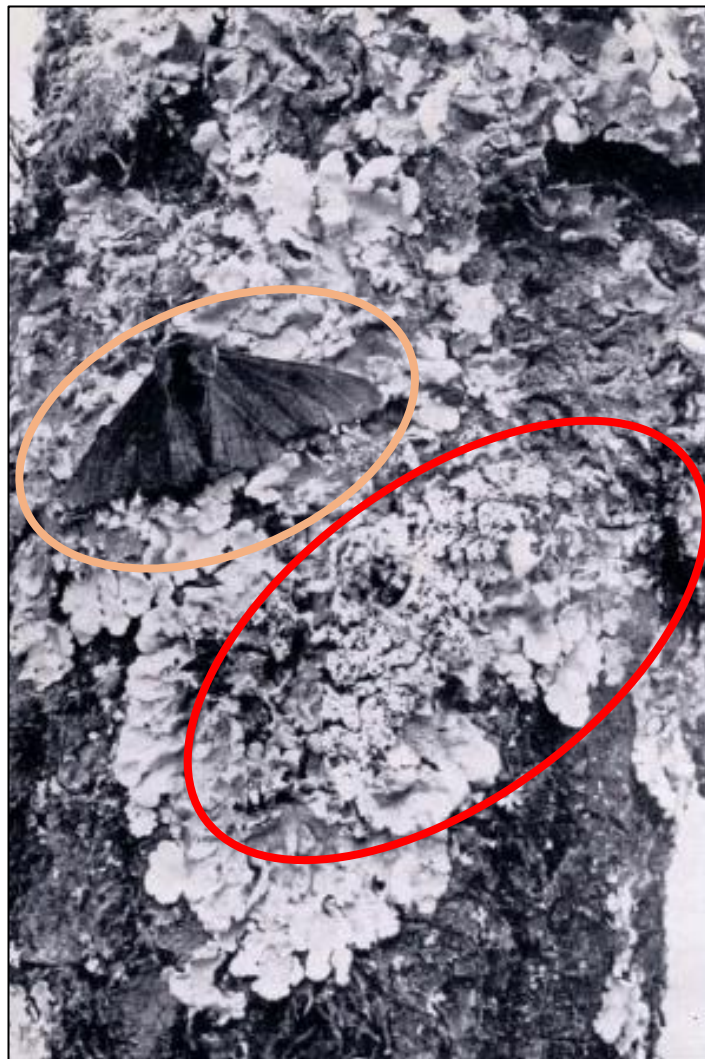
- Nel corso delle generazioni, si assisterà così ad uno spostamento del picco di frequenza verso l'estremità inizialmente meno frequente ma che ora, con le nuove condizioni ambientali, corrisponde al fenotipo più adatto.



Tipi di Selezione naturale

2) Selezione direzionale

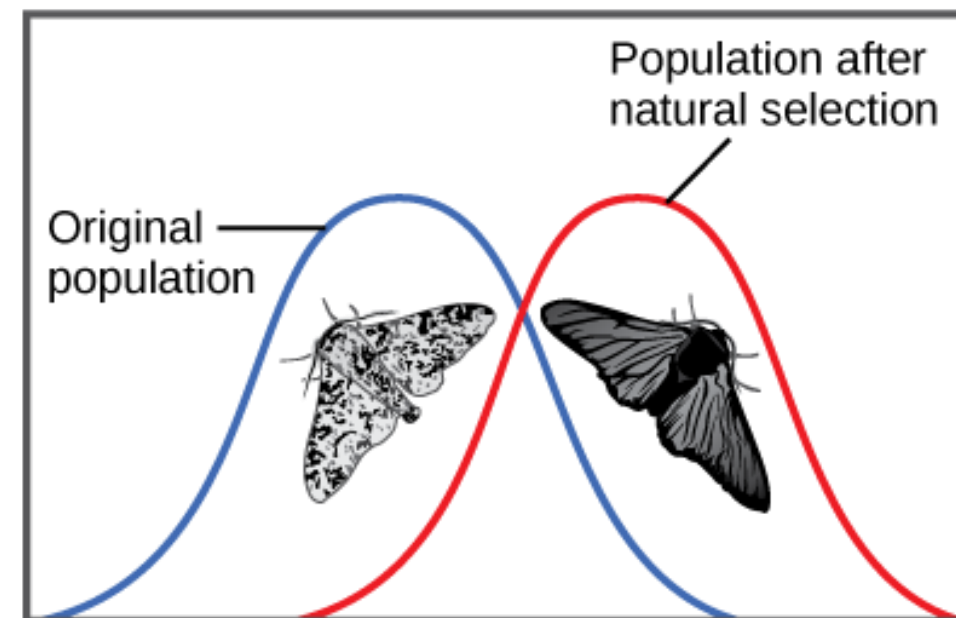
prima della rivoluzione industriale



dopo la rivoluzione industriale



Uno degli esempi tipici di selezione direzionale è quello della falena delle betulle (*Biston betularia*) che a causa dell'inquinamento da carbone prodotto durante la rivoluzione industriale tra il XVIII e il XIX secolo, vide la quasi scomparsa degli esemplari con colorazione chiara e l'aumento di esemplari scuri: il cosiddetto fenomeno del melanismo industriale. Un recente studio conferma il ruolo degli uccelli in questo processo.



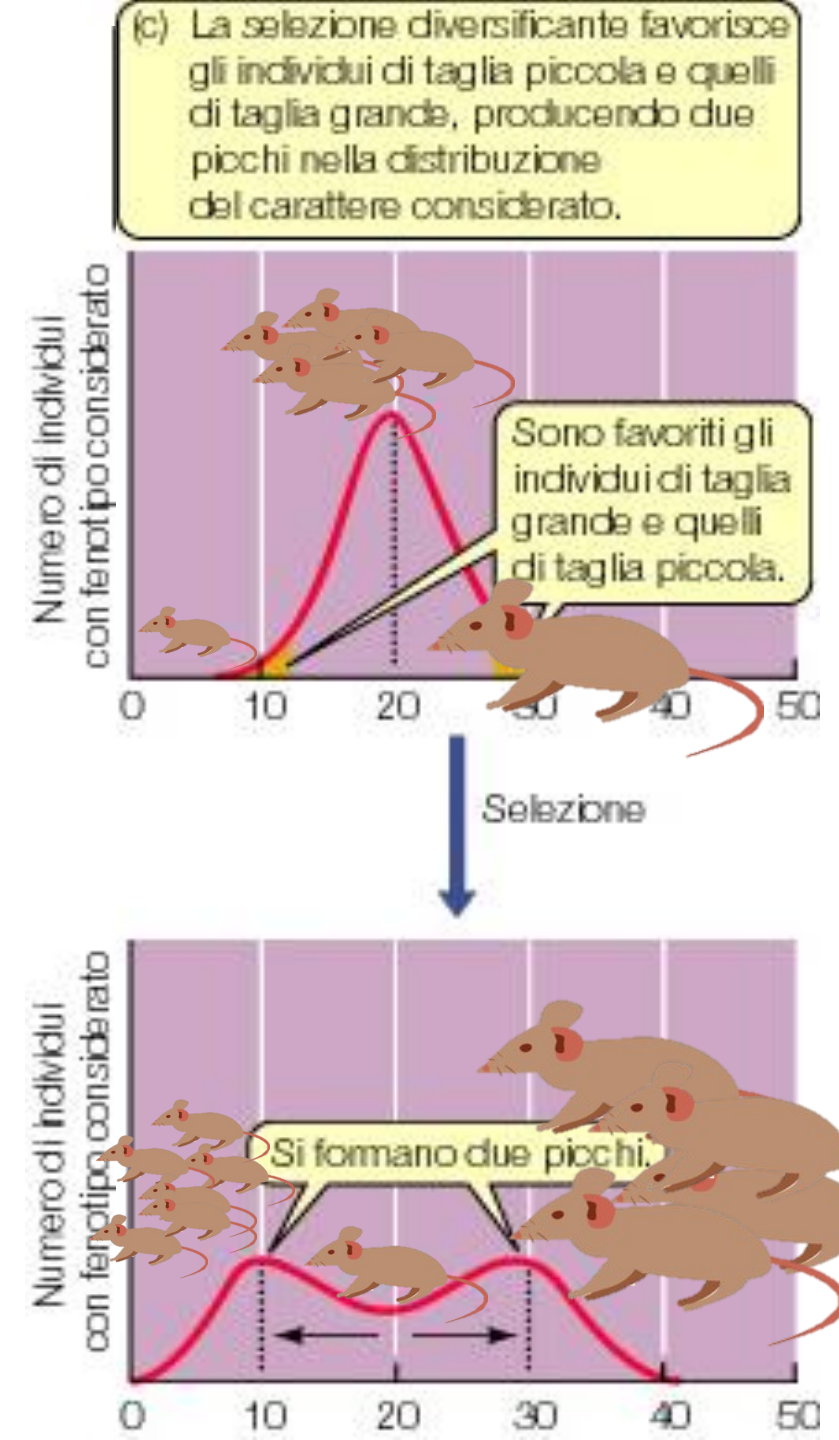
Tipi di Selezione naturale

3) Selezione diversificante (o distruttiva)

Favorisce tutti fenotipi estremi a scapito di quello intermedio.

- Ad esempio, in una popolazione in cui i grandi maschi alfa sono dominanti perché riescono ad accoppiarsi (e a tramandare i loro geni) con la forza bruta, i maschi piccoli possono intrufolarsi per copulazioni furtive con le femmine nel territorio di un maschio alfa. In questo caso, saranno selezionati sia i grandi maschi alfa che i piccoli maschi, mentre i maschi di taglia media, che non possono competere con i maschi alfa e sono comunque troppo grandi per accoppiarsi furtivamente, vengono sfavoriti nella selezione.

Il risultato di questo tipo di selezione è l'aumento della variabilità genetica man mano che la popolazione diventa più diversificata.



Tipi di Selezione naturale

4) Selezione sessuale

- Questo tipo di selezione, coniata da Darwin nel 1871 nel libro *The Descent of Man, and Selection in relation to Sex*, **avviene solo fra individui della stessa specie al fine di trovare partner sessuali**. La selezione sessuale NON favorisce lo sviluppo di caratteristiche atte a favorire la sopravvivenza di un individuo, ma **favorisce gli individui che possiedono caratteri sessuali che massimizzano il loro successo riproduttivo**, rispetto ad altri individui dello stesso sesso.

La selezione sessuale si manifesta in due tipi di comportamenti:

- **competizione tra maschi**, quando i contendenti maschi intraprendono delle lotte per conquistare la compagna.
- **scelta delle femmine**, quando invece i maschi cercano di attrarre la compagna con caratteristiche fisiche (es. ornamenti) o comportamentali (es. il canto).



Tipi di Selezione naturale

4) Selezione sessuale

La selezione sessuale si basa su due principi fondamentali:

a) Rapporto tra dimensione e complessità del carattere sessuale

- Stabilisce che **un carattere sessuale selezionato non potrà ingrandirsi o rendersi più appariscente all'infinito**. Questo perché ogni tratto sessuale (colorazione, grandezza delle corna, ecc), oltre ad essere vantaggioso in termini di fitness (successo riproduttivo), possiede anche svantaggi sia in termini energetici, sia come handicap/ostacolo nella fuga da predatori.
- Ad es., la coda di un pavone non può crescere o essere più appariscente all'infinito, perché sebbene più attraente per le femmine, peggiorerebbe la capacità di sfuggire o rendersi poco visibili ai predatori, quindi diverrebbe un handicap.



Tipi di Selezione naturale

4) Selezione sessuale

b) Principio dell'handicap

- Conosciuto anche come principio del segnale onesto, fu formulato nel 1975 dal biologo israeliano Amotz Zahavi. Secondo questa ipotesi, **il segnale emesso da un animale è tanto più attendibile quanto più appare evidente lo sforzo nel produrlo.**
- In altri termini, i tratti sessualmente selezionati devono essere molto costosi (sia in termini energetici che di handicap), affinché possano dimostrare alla femmina la qualità genetica dell'individuo, e quindi il buon investimento che la femmina farebbe nello scegliere quel maschio.



I palchi del cervide estinto *Megaloceros giganteus*





Ornamenti e
colori negli uccelli



Lo *stotting* (corsa a saltelli)
nelle antilopi



La coda del
pavone



La gorgiera nei
dinosauri
ceratopsidi

5) Selezione inclusiva

*Siete disposti a sacrificare più per i
vostri amici o per i vostri familiari ?*



Perché?

Tipi di Selezione naturale

5) Selezione inclusiva

- Conosciuta anche come "selezione parentale", è quel meccanismo di selezione naturale per cui **un individuo rinuncia ad una parte di proprie risorse o si assume un determinato rischio per fornire un beneficio ad un altro individuo con cui possiede uno stretto legame di parentela. Lo scopo è quello di favorire comunque la trasmissione della propria linea genetica a qualsiasi costo.**



Oviraptor morto
all'interno del
proprio nido

- E' uno dei meccanismi selettivi che danno origine ai comportamenti altruistici su base parentale nel mondo animale (incluso l'uomo).

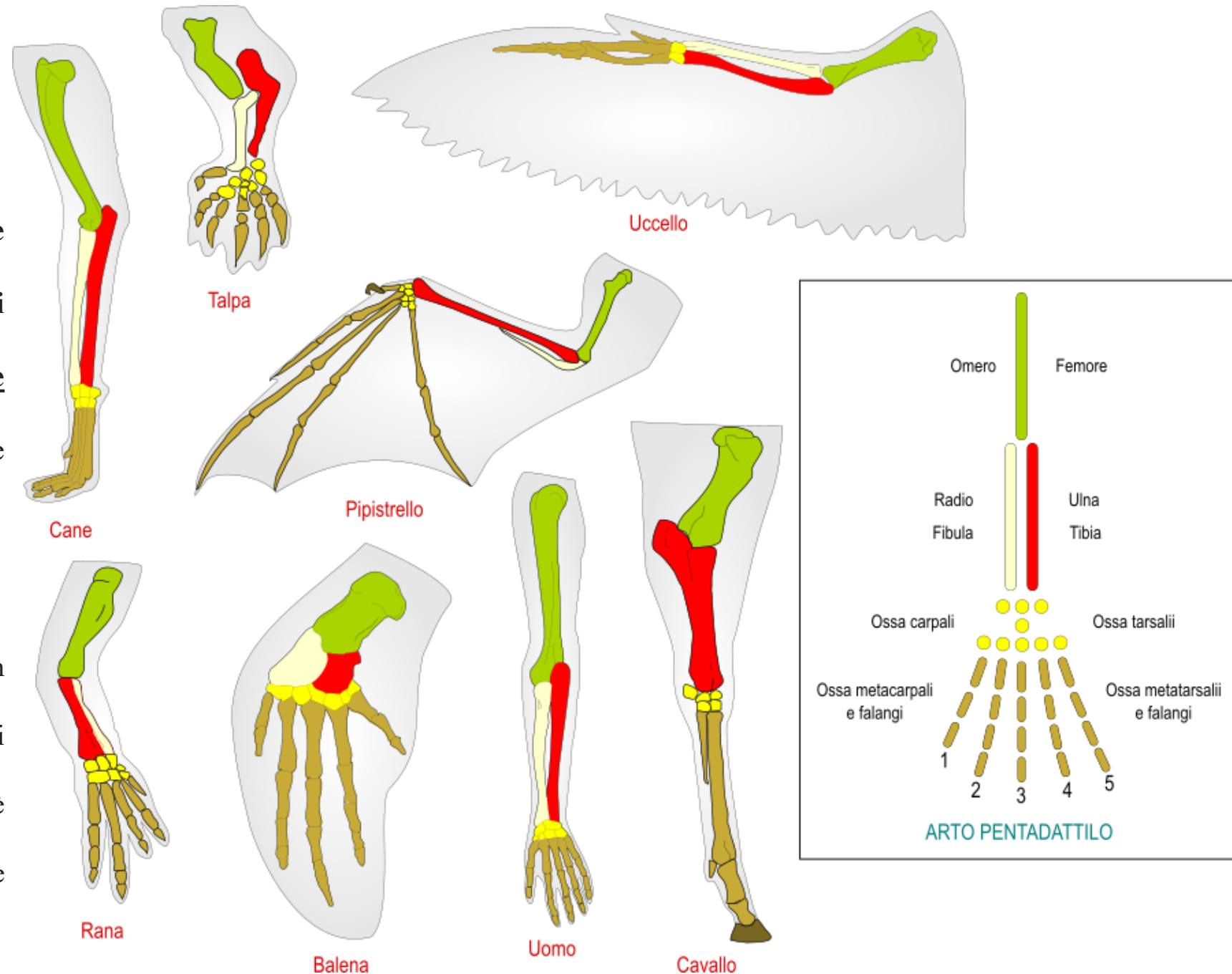


Le prove dell'Evoluzione

1) Anatomia comparata

Fornisce la prova che organismi anche molto diversi tra loro discendono da comuni antenati, grazie alle strutture omologhe (aventi stessa origine evolutiva, anche se hanno spesso evoluto una diversa funzione).

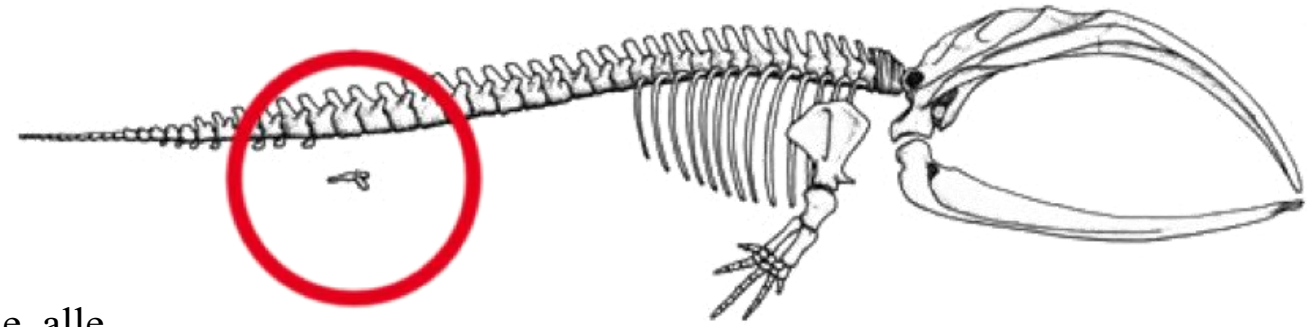
Le similarità delle strutture omologhe in organismi anche lontanamente imparentati dimostrano che la loro somiglianza di base è dovuta all'evoluzione da uno stesso antenato che possedeva quel determinato carattere.



Le prove dell'Evoluzione

2) Organi vestigiali

- Sono strutture prive di alcuna funzione ma che sono omologhe alle stesse strutture normalmente sviluppate e funzionanti in gruppi affini.
- La presenza di organi "imperfetti" o "inutili" non è spiegabile con la Creazione. L'ipotesi più plausibile è che essi siano resti di **organi un tempo funzionali**.
- ...e grazie ai fossili, sappiamo che sono la prova di discendenza da progenitori nei quali questi organi erano funzionali.



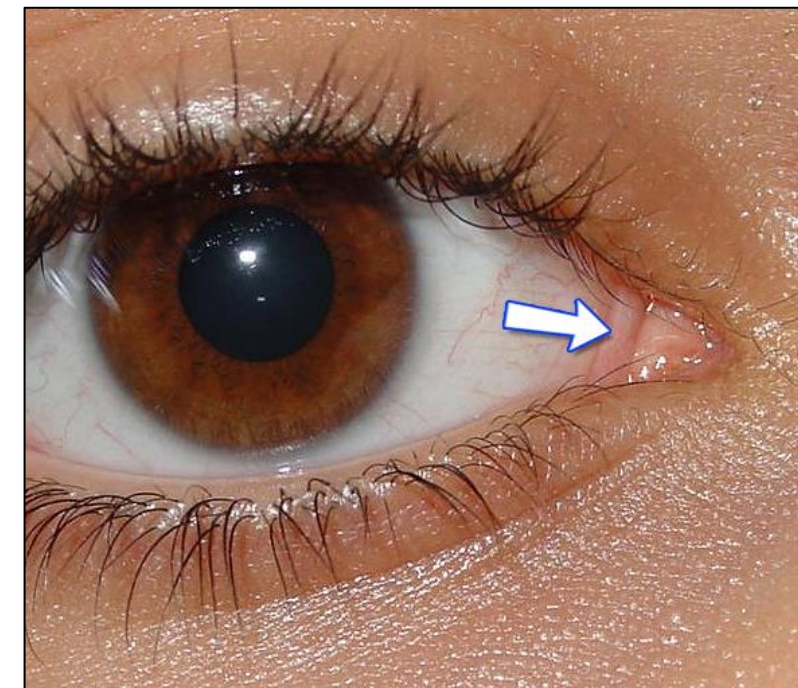
il cinto pelvico
dei cetacei



Pakicetus, uno dei più antichi cetacei di circa 50 Ma fa, con un cinto pelvico funzionale.

Le prove dell'Evoluzione

2) Organi vestigiali



La plica semilunare, vestigia della membrana nittitante



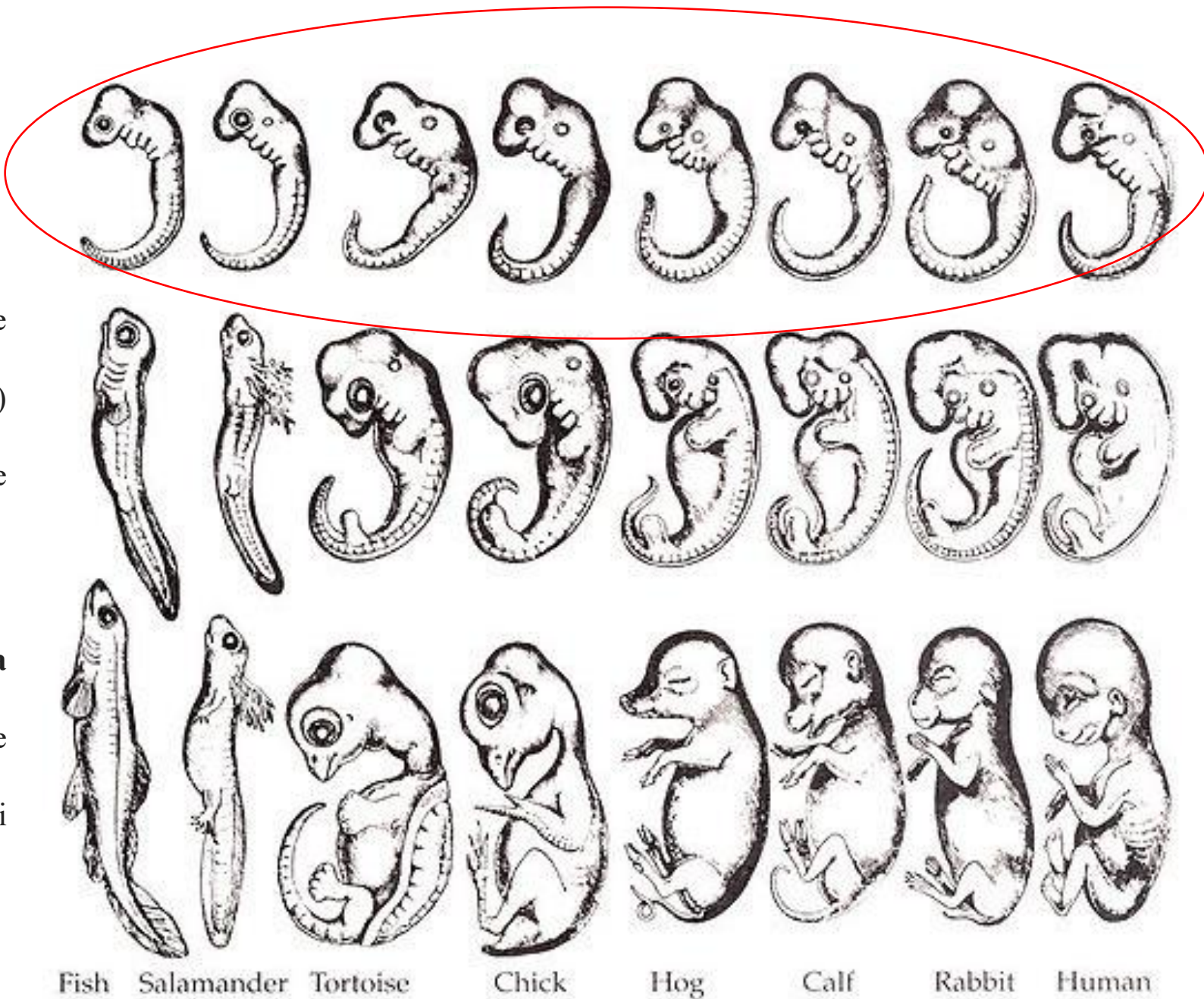
Tetrapodophis amplexus, un serpente estinto con arti vestigiali

Le prove dell'Evoluzione

3) Embriologia

Confrontando i primi stadi embrionali di specie diverse di uno stesso gruppo (ad es. dei vertebrati) notiamo una forte somiglianza morfologica tra le varie classi.

L'embriologia dimostra l'esistenza di uno schema comune, a partire dal quale si formano strutture completamente diverse grazie alla presenza di specifici geni che controllano lo sviluppo.



Le prove dell'Evoluzione

4) Biogeografia



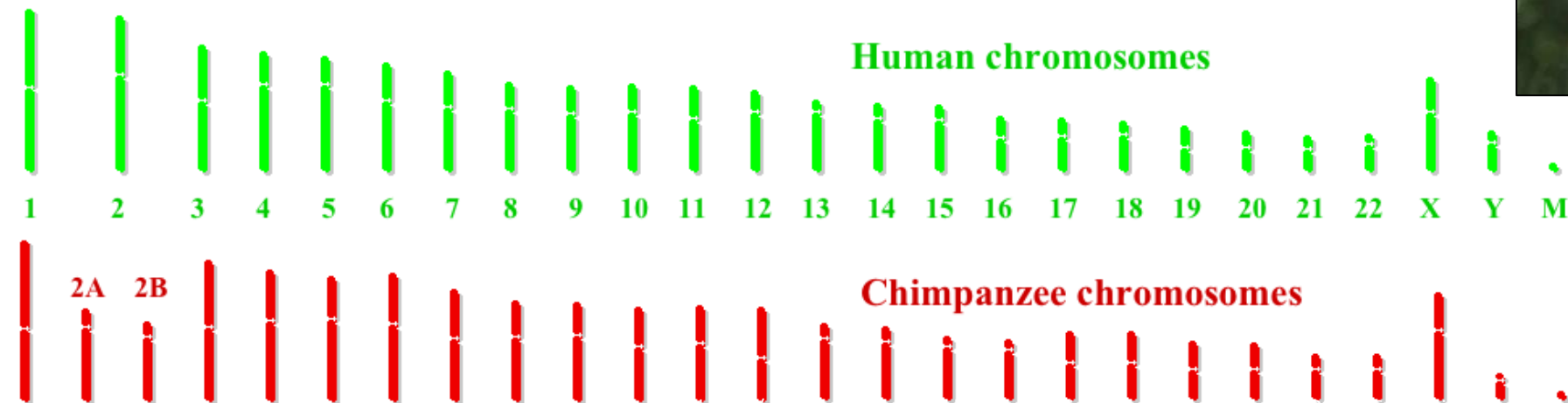
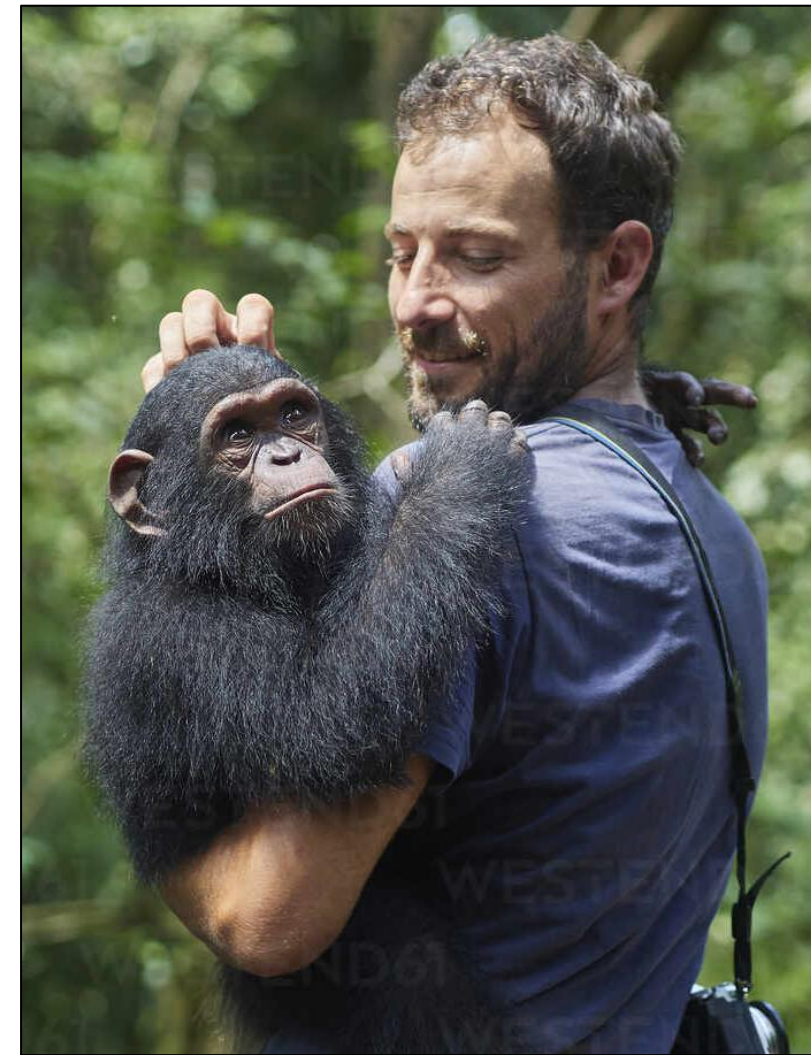
Osservando la distribuzione geografica degli organismi attuali si nota che ogni continente e oceano ha una propria fauna e flora tipiche (spesso endemiche), che può essere solo spiegata con il fatto che la deriva dei continenti ha isolato le popolazioni e ha fatto sì che animali e piante si evolvessero indipendentemente a seconda della regione in cui sono rimasti isolati.

Le prove dell'Evoluzione

5) Genetica

Il fatto che specie simili condividono buona parte del loro DNA è **prova dell'esistenza di un progenitore comune da cui queste si sono evolute.**

L'uomo (*Homo sapiens*) e lo scimpanzé comune (*Pan troglodytes*) condividono circa il 99% del DNA (2,97 miliardi di basi su 3 miliardi).



Le prove dell'Evoluzione

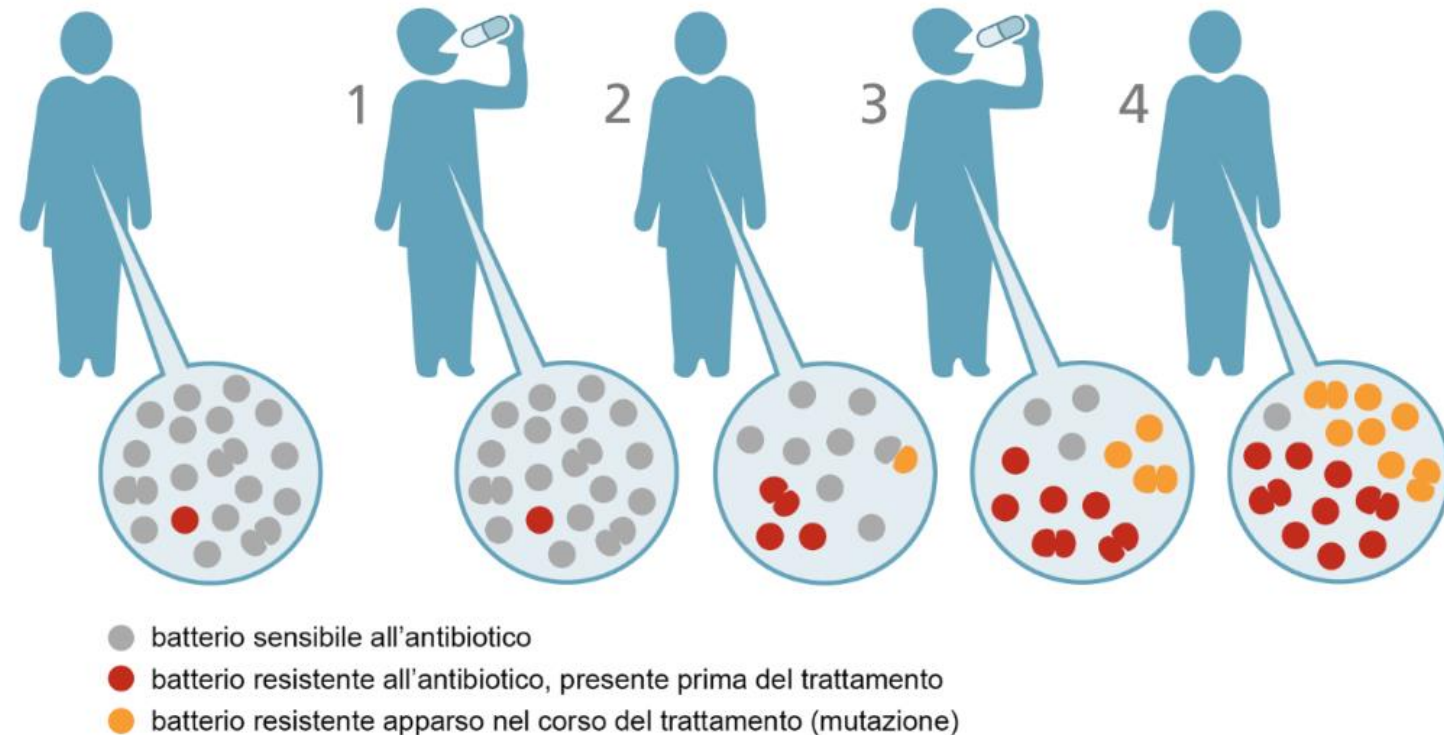
6) La resistenza dei batteri agli antibiotici

Uno dei fenomeni di evoluzione osservabili "in corso d'opera", per via della rapidità con cui è possibile osservare la successione delle generazioni, è la progressiva resistenza agli antibiotici da parte dei batteri.

È necessario utilizzare sempre nuovi antibiotici per assicurare trattamenti efficaci perchè:

- a causa della **variabilità genetica**, possono essere presenti, già prima del trattamento, batteri casualmente resistenti all'antibiotico.
- dal momento che **le mutazioni** sono presenti anche nei batteri, quegli individui le cui mutazioni determinano una maggiore resistenza a quello specifico antibiotico sopravvivranno.

Questi batteri più resistenti possono dunque **trasmettere il loro carattere di "resistenza" agli antibiotici** alle generazioni successive.



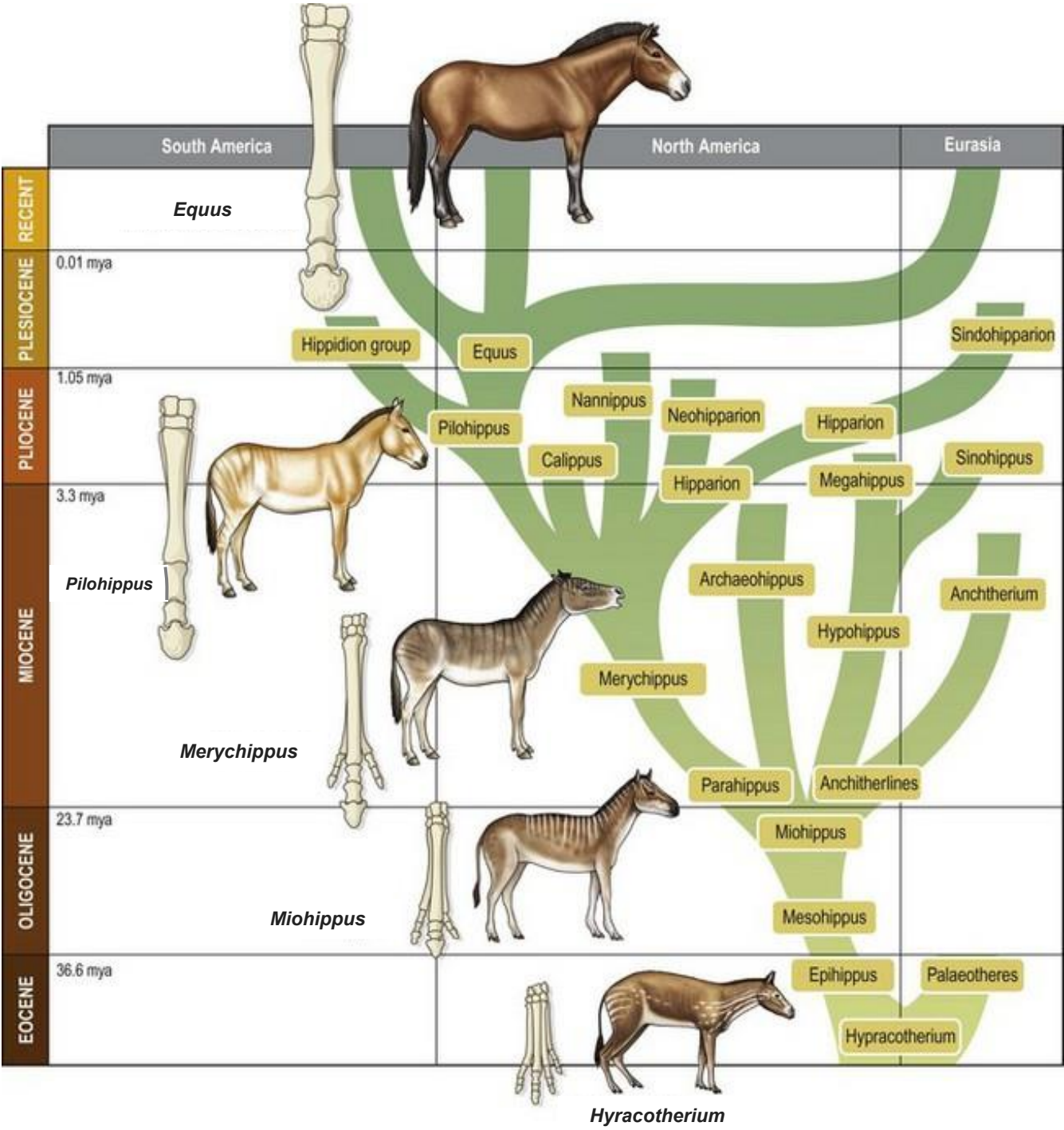
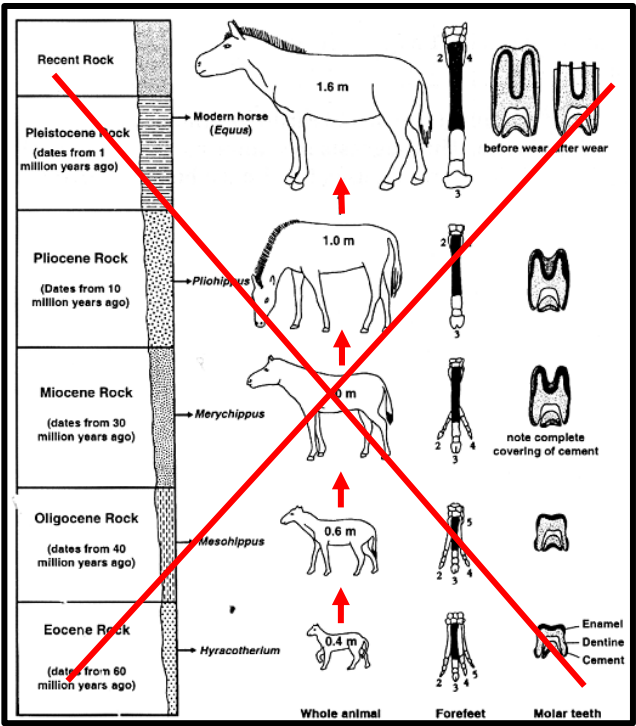
Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

Sono prova dell'evoluzione per diversi motivi:

A) Rivelano una graduale successione di forme che variano nel tempo: infatti, le rocce più recenti contengono organismi più simili a quelli attuali; rocce più antiche contengono forme con maggiori differenze.

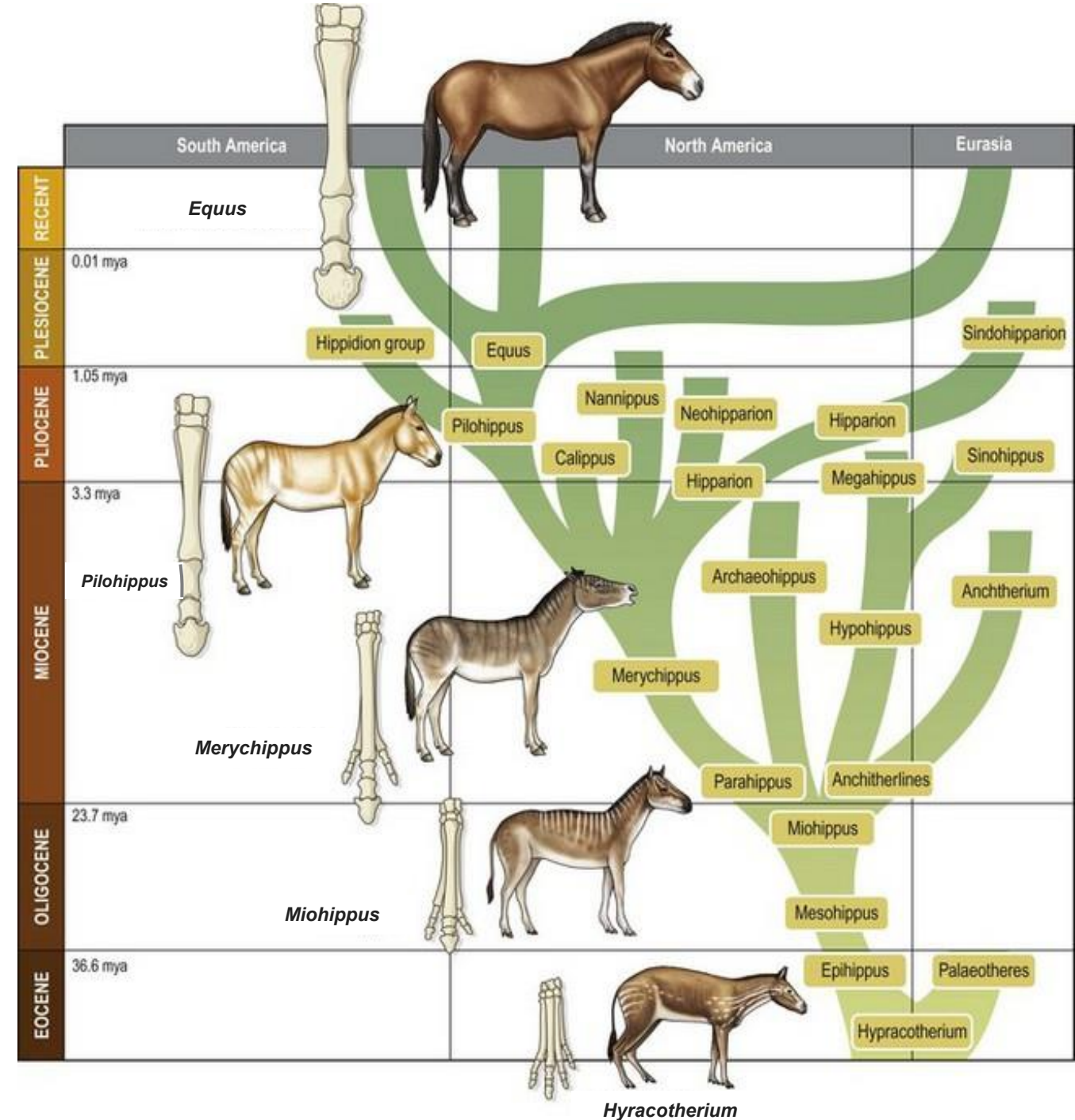
NB: l'evoluzione NON è unidirezionale, ma segue un andamento ramificato. Non c'è una linea diretta che va da *Hyracotherium* all'attuale *Equus*, ma l'evoluzione va per tentativi, con alcune linee che hanno successo, e altre che si estinguono.



Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

Per capirci, fossili abbastanza recenti (es. del Pleistocene) possono essere attribuiti generalmente a generi o specie attuali (es. *Equus*), mentre quelli via via più antichi sono sempre più diversi e devono essere attribuiti ad altri generi o famiglie. Ma dal momento che le caratteristiche morfologiche di base permangono, essi possono essere spesso attribuiti agli stessi gruppi tassonomici di ordine elevato attuali (ordini, classi o phyla).



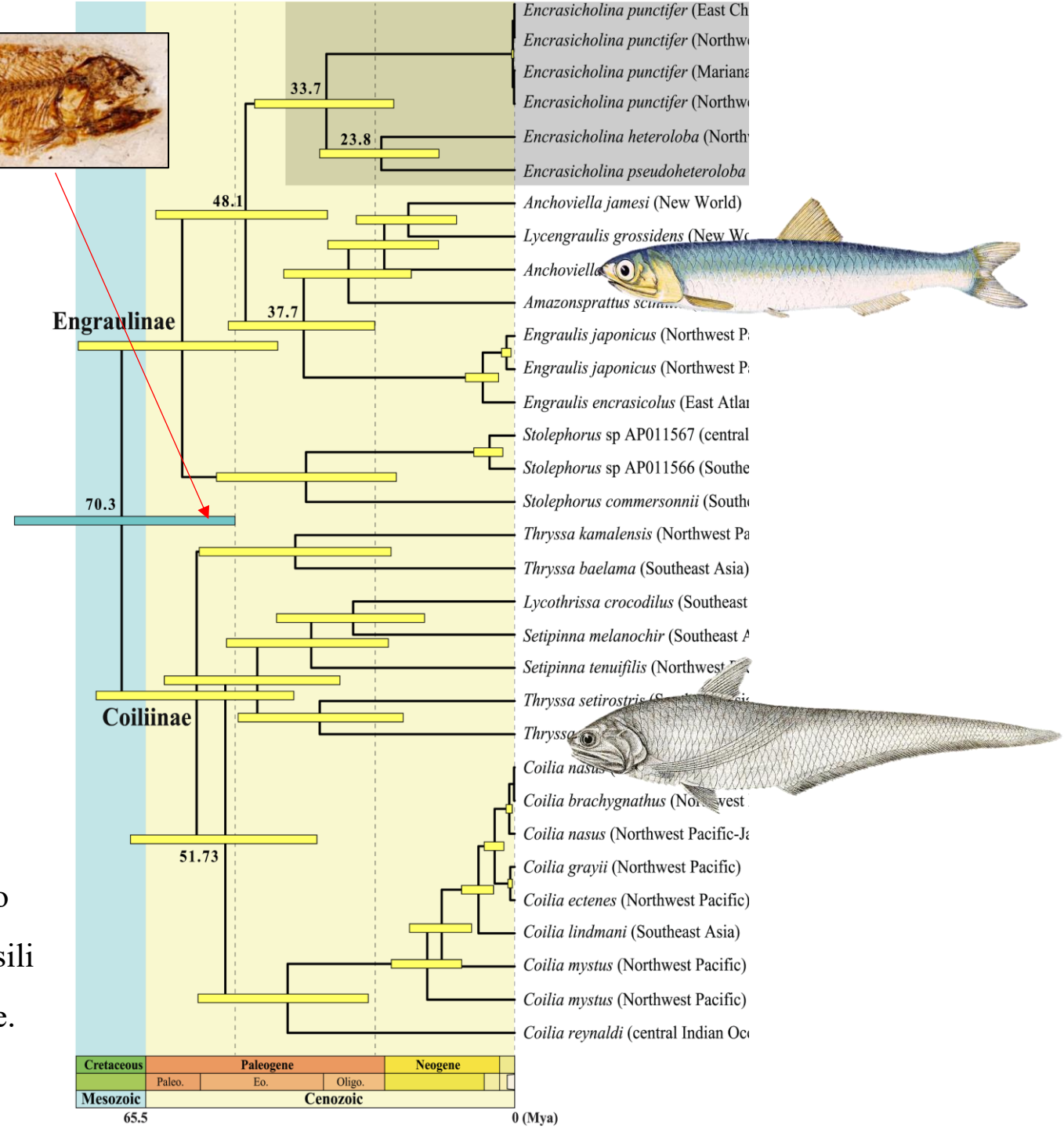
Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

B) Fossili e genetica molecolare danno stessi risultati sull'età di divergenza tra i cladi

Ovvero, le date di divergenza tra i cladi stimata dei dati
molecolari (DNA) corrispondono nella maggior parte dei
casi alle date ricavate dai fossili, confermando entrambe e
indipendentemente la Storia evolutiva.

Esempio: analisi molecolari suggeriscono che le due diverse
sottofamiglie di acciughe esistenti (Engraulinae e Coiliinae) si siano
separati in un periodo compreso tra 80 e 45 milioni di anni fa. I fossili
più antichi di acciughe risalgono proprio a questa finestra temporale.



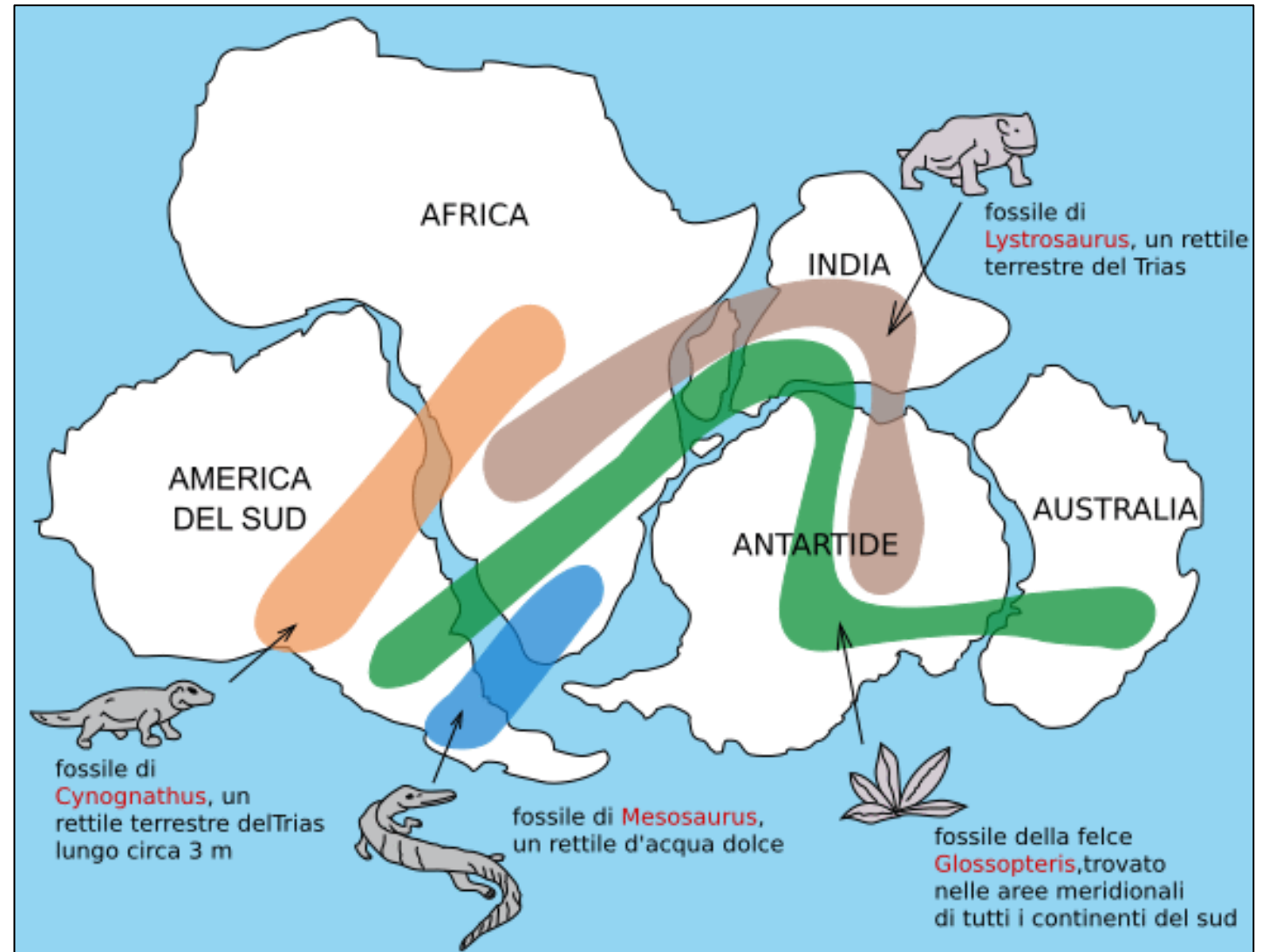
Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

C) Paleobiogeografia

I fossili forniscono informazioni sulla **distribuzione spaziale degli antichi organismi**, supportando il concetto di antenati comuni ed evoluzione.

Ad esempio, i rinvenimenti di fossili appartenenti alla stessa specie in continenti oggi separati, provano che un tempo vi erano connessioni faunistiche e geografiche tra questi continenti, provando al contempo che le masse terrestri avevano una disposizione diverse dalla attuale (sono anche prova della deriva dei continenti).



Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

C) Paleobiogeografia

Un altro esempio lampante è fornito dagli attuali marsupiali, presenti solo in America e Australia.

I marsupiali dei due continenti sono oggi molto diversi tra loro perchè si sono evoluti in modo diverso in risposta alle diverse condizioni ambientali locali dopo la separazione geografica.



Le prove dell'Evoluzione

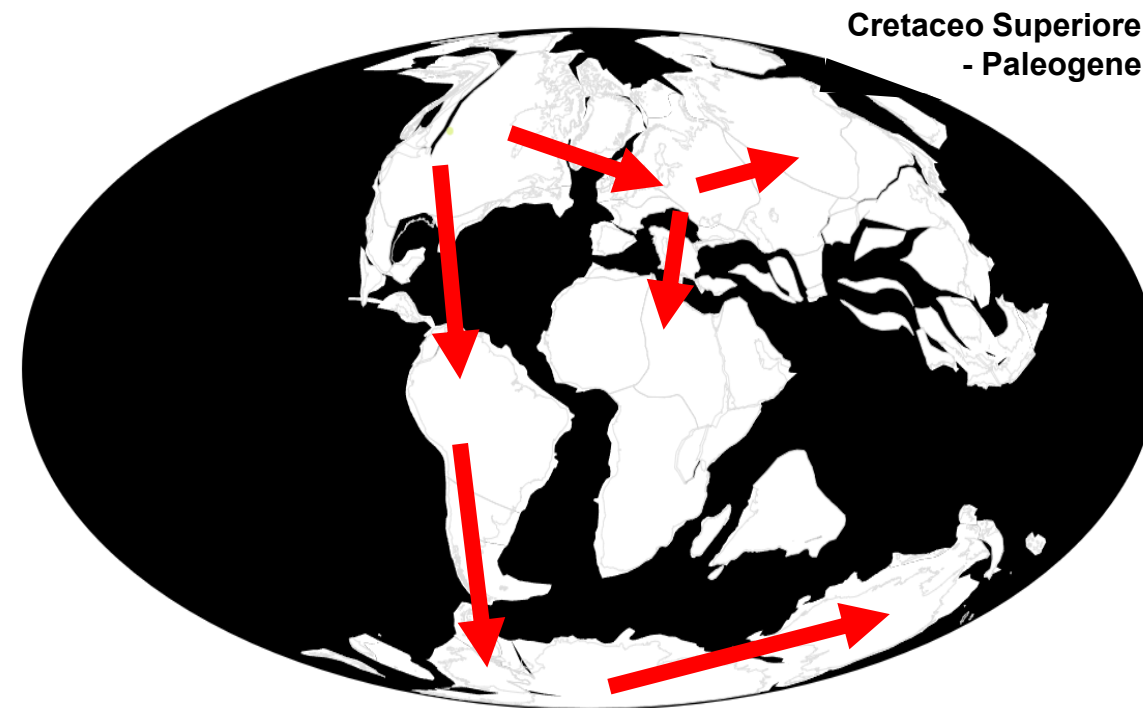
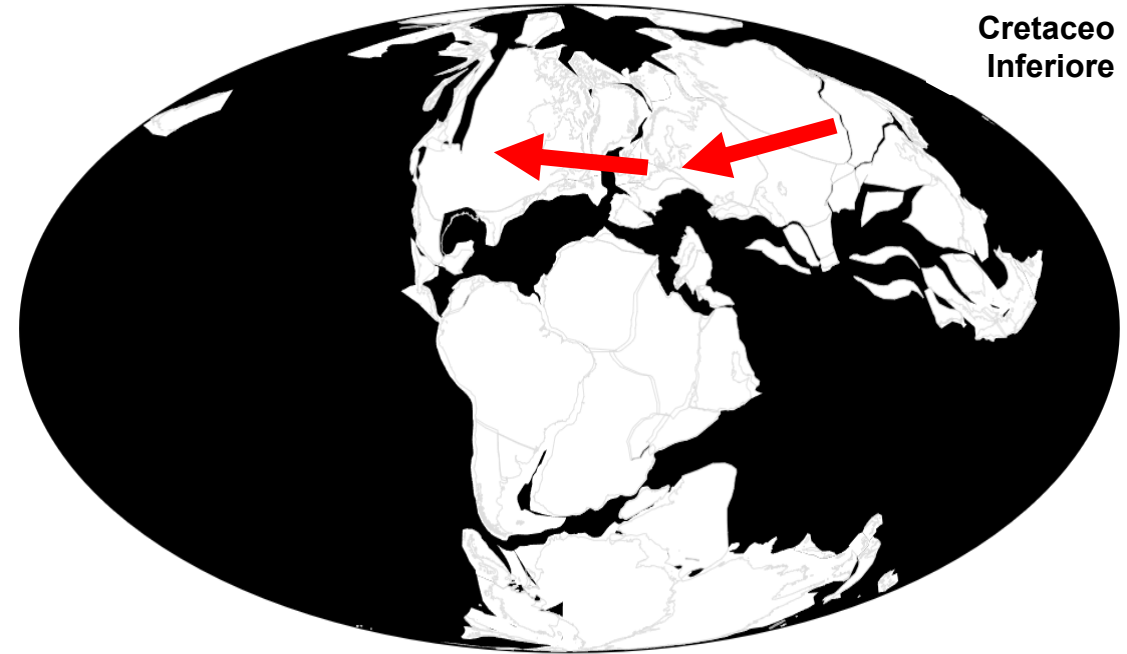
7) I fossili

C) Paleobiogeografia

Ciò è dimostrato dai loro fossili.

I fossili trovati in varie parti del mondo provano che i marsupiali, dopo essersi originati in Asia nel Cretaceo Inferiore (c. 130 Ma fa), migrarono attraverso l'Europa in Nord America e quindi, a partire dal Cretaceo Superiore (c. 100 Ma fa) in Sudamerica, e dopo aver attraversato l'Antartide nell'Eocene (50 Ma fa), arrivarono in Australia.

Col tempo gli altri marsupiali si estinsero e solo quelli americani (opossum) e quelli australiani (canguri, vombati, ecc) sopravvissero.

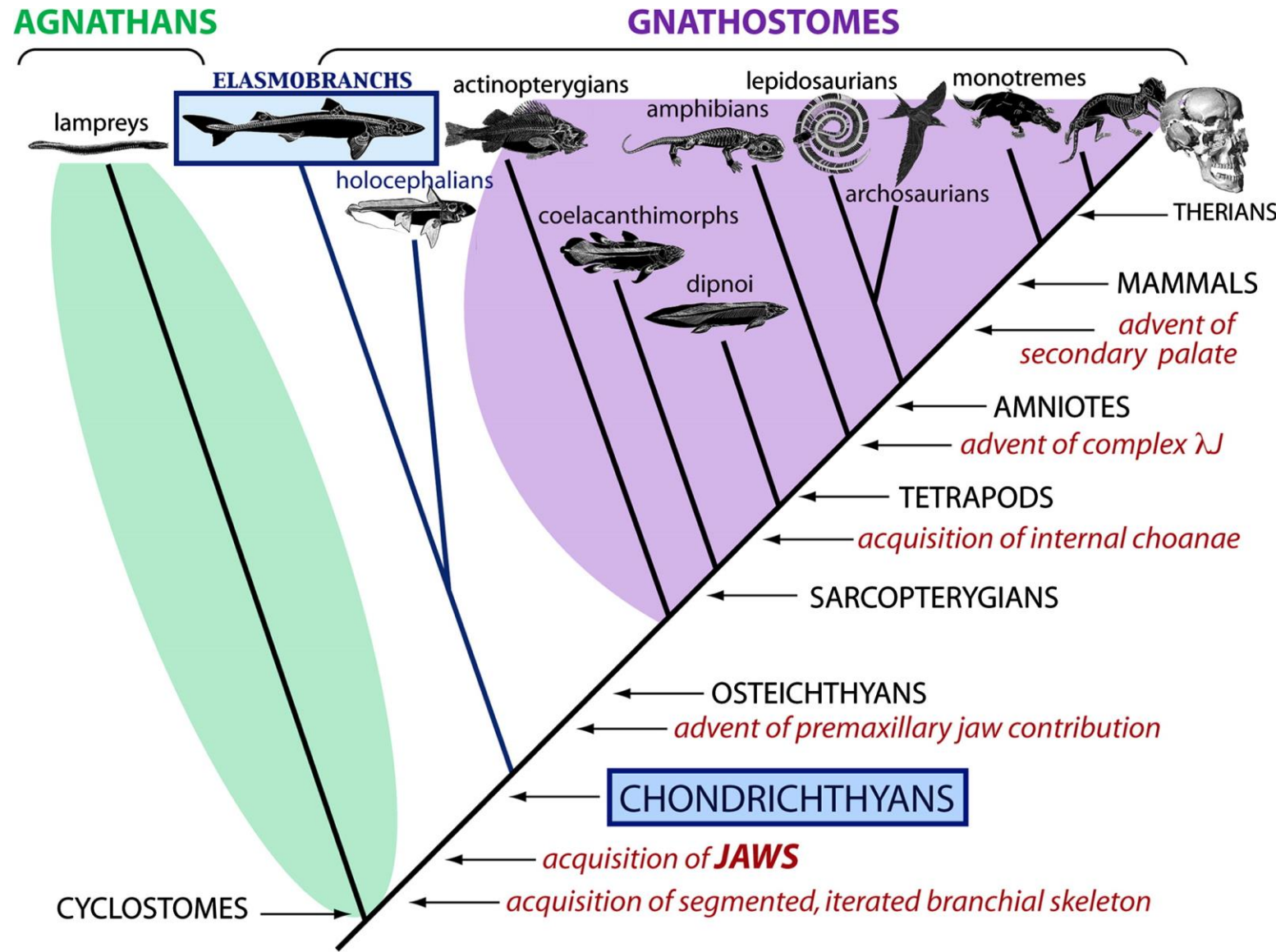


Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

Compagnucci et al. (2013). *Develop. Biol.* 377:428-448

D) Provano che l'insieme dei caratteri morfologici che contraddistinguono un clade (famiglia, ordine, ecc), non sono comparsi istantaneamente in un gruppo ma sono stati acquisiti gradualmente con l'evoluzione in step successivi.



Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

E) Chiariscono l'origine dei cladi oggi viventi e delle strutture anatomiche esistenti perché migliorano la precisione nella ricostruzione delle relazioni tra gruppi di organismi (ad es. i dinosauri teropodi piumati mostrano come si sono originati gli uccelli).



Il dinosauro teropode *Zhenyuanlong suni* del Cretaceo inferiore della Cina mostra l'evidente presenza di penne e piume (apparse prima del volo).

Lu & Brusatte (2015) - *Scientific Reports* 5:11775

Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

F) Forme di transizione.

Alcuni fossili mostrano spesso caratteristiche intermedie tra specie più antiche e più recenti. Queste forme "intermedie", un tempo chiamati "anelli mancanti" forniscono prove dirette del cambiamento evolutivo nel tempo. Ad esempio, il più antico uccello fossile risalente a circa 150 Ma fa, *Archaeopteryx*, presenta caratteristiche sia dei dinosauri non aviani (denti, coda lunga, artigli nelle dita, ecc) che degli uccelli (struttura dell'ala e delle penne che consentono il volo attivo), supportando l'idea di una transizione tra questi due gruppi.



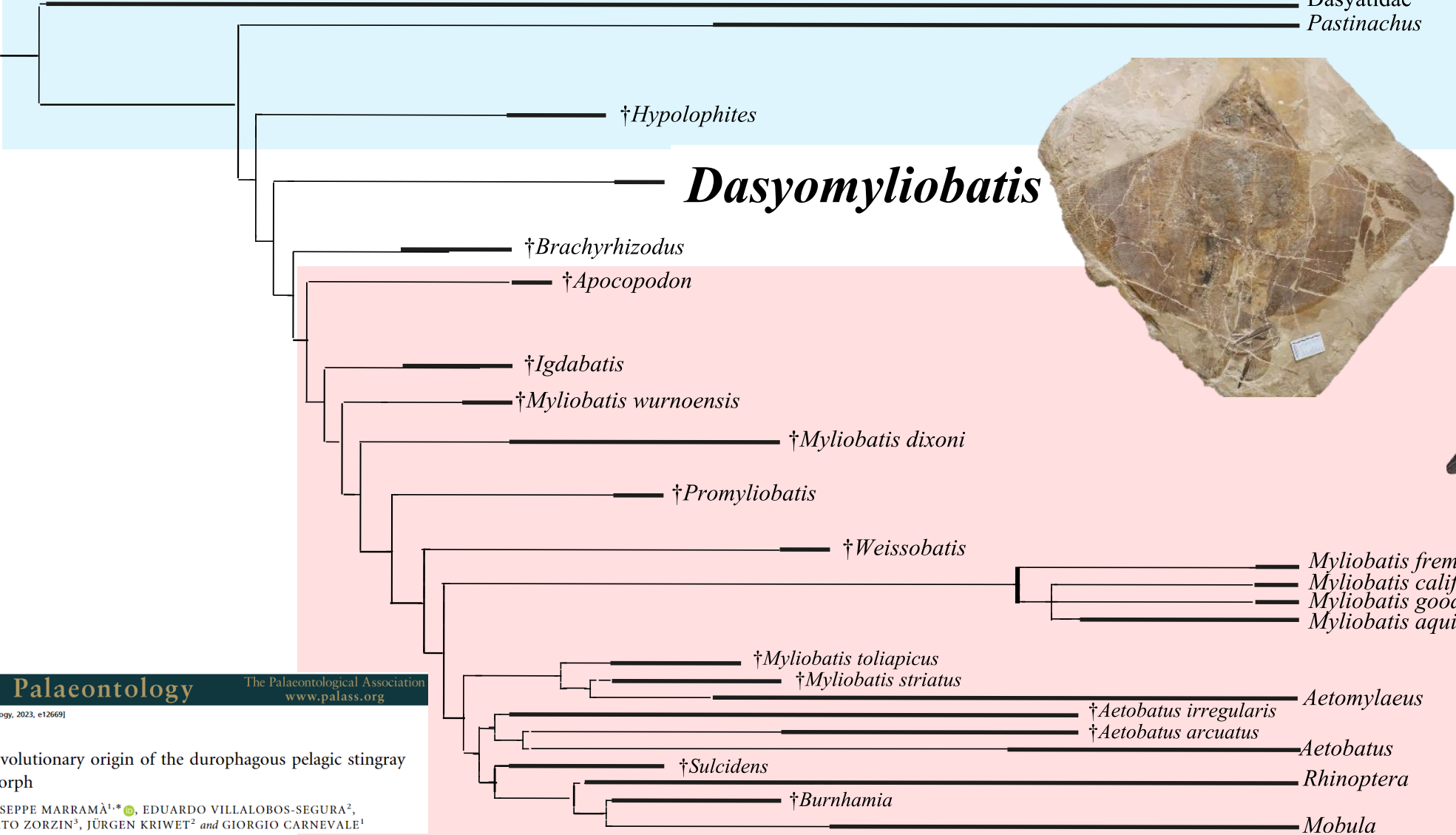
Il famoso *Archaeopteryx*, il più antico uccello, proveniente dal Lagerstätte giurassico di Solnhofen (Germania).

Cretaceous							Paleogene							Neogene					Quaternary																
Lower				Upper			Paleocene		Eocene			Oligocene		Miocene			Pliocene	Pleistocene		Hol.															
Berrisian	Valanginian	Hauterivian	Barremian	Aptian	Albian	Cenomanian	Turonian	Coniacian	Santonian	Campanian	Maastrichtian	Danian	Selandian	Thanetian	Ypresian	Lutetian	Bartonian	Priabonian	Chattian	Rupelian	Aquitanian	Burdigalian	Langhian	Serravallian	Tortonian	Messinian	Zanclean	Piacenzian	Gelasian	Calabrian	Chibanian	Upper	Greenlandian	Northgripian	Meghalayan



Razze
bentoniche
non-durofaghe

Dasyatidae
Pastinachus

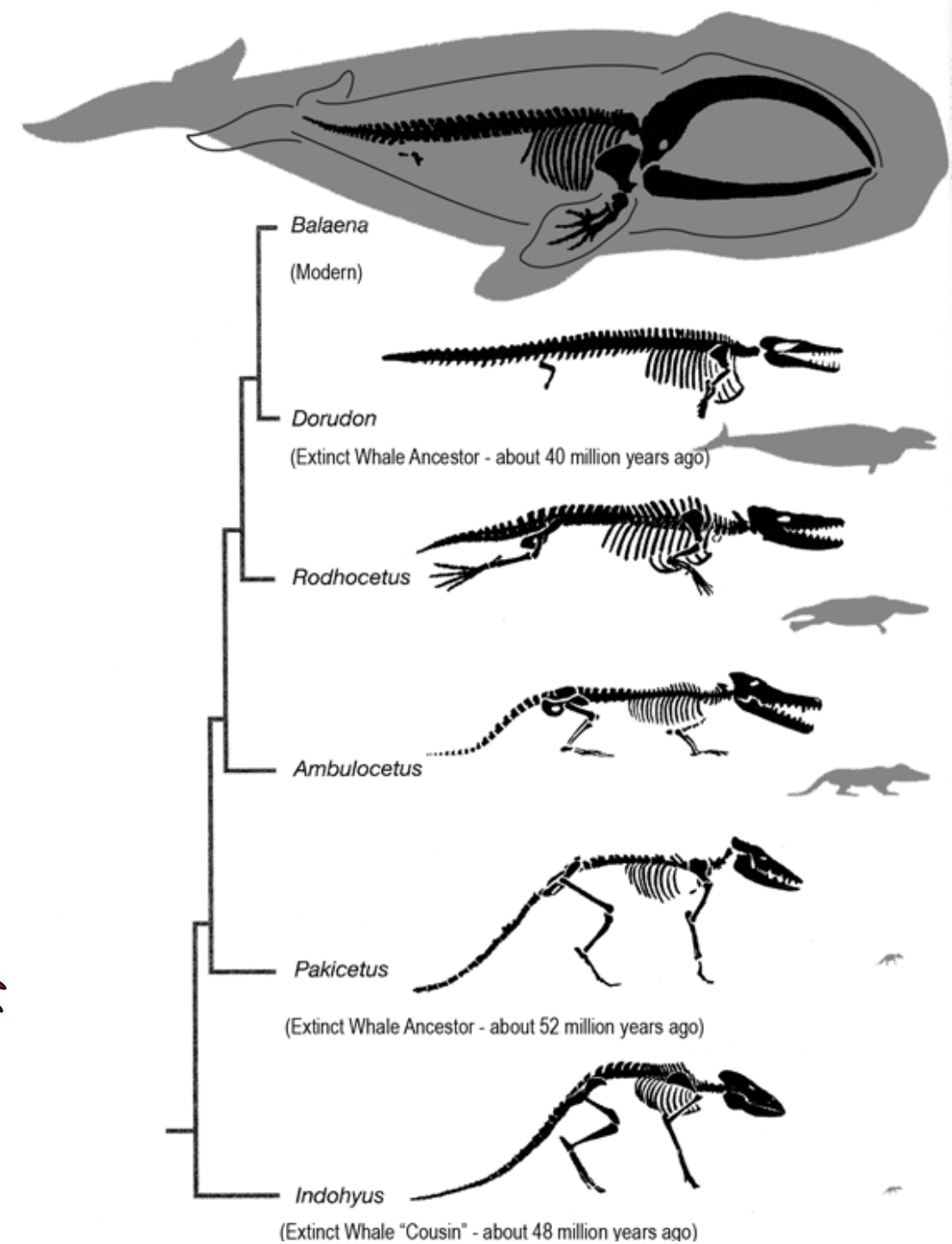
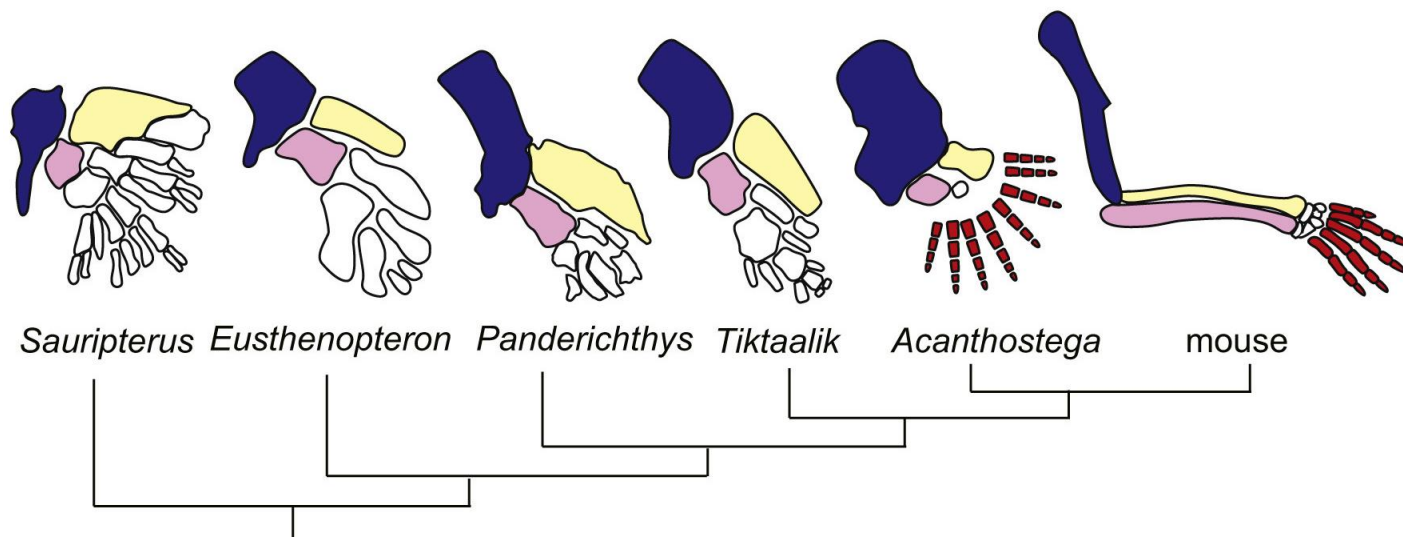


Razze pelagiche e
durofaghe

Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

G) Caratteristiche anatomiche transitorie. I fossili spesso conservano strutture che sono intermedie tra quelle trovate in specie ancestrali e discendenti. Queste caratteristiche transitorie forniscono prove tangibili delle transizioni evolutive, come lo sviluppo graduale degli arti dai pesci sarcopterigi ai tetrapodi primitivi, o come lo sviluppo di caratteri anatomici che hanno consentito il passaggio da cetacei ancora terrestri a balene completamente acquatiche.



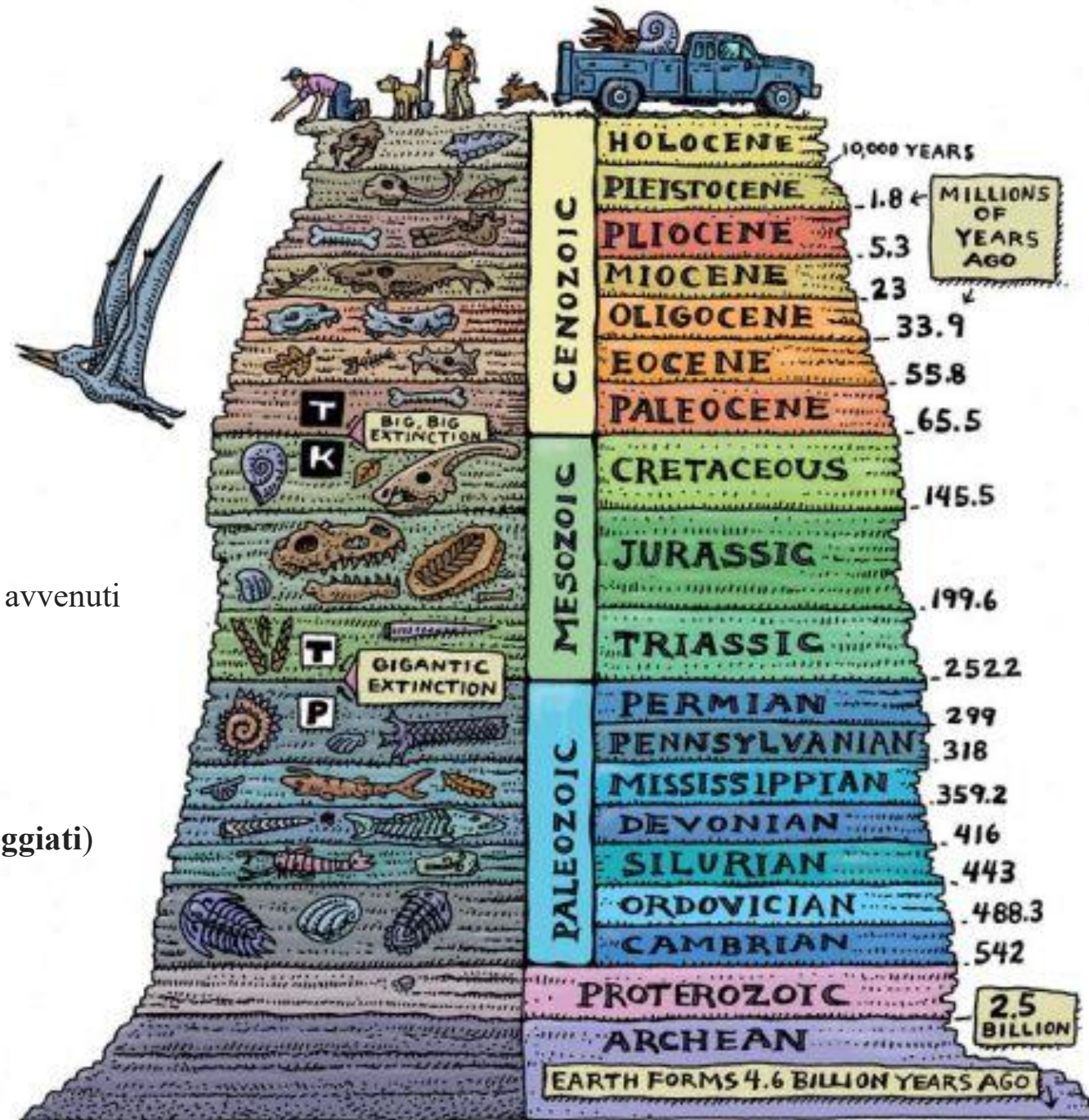
Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

H) Sequenza cronologica. I fossili si ritrovano in strati di rocce sedimentarie, con gli strati più profondi che rappresentano periodi più antichi e strati più superficiali che rappresentano tempi più recenti.

Questa sequenza cronologica permette di osservare i cambiamenti avvenuti negli organismi nel tempo, rivelando modelli di evoluzione come:

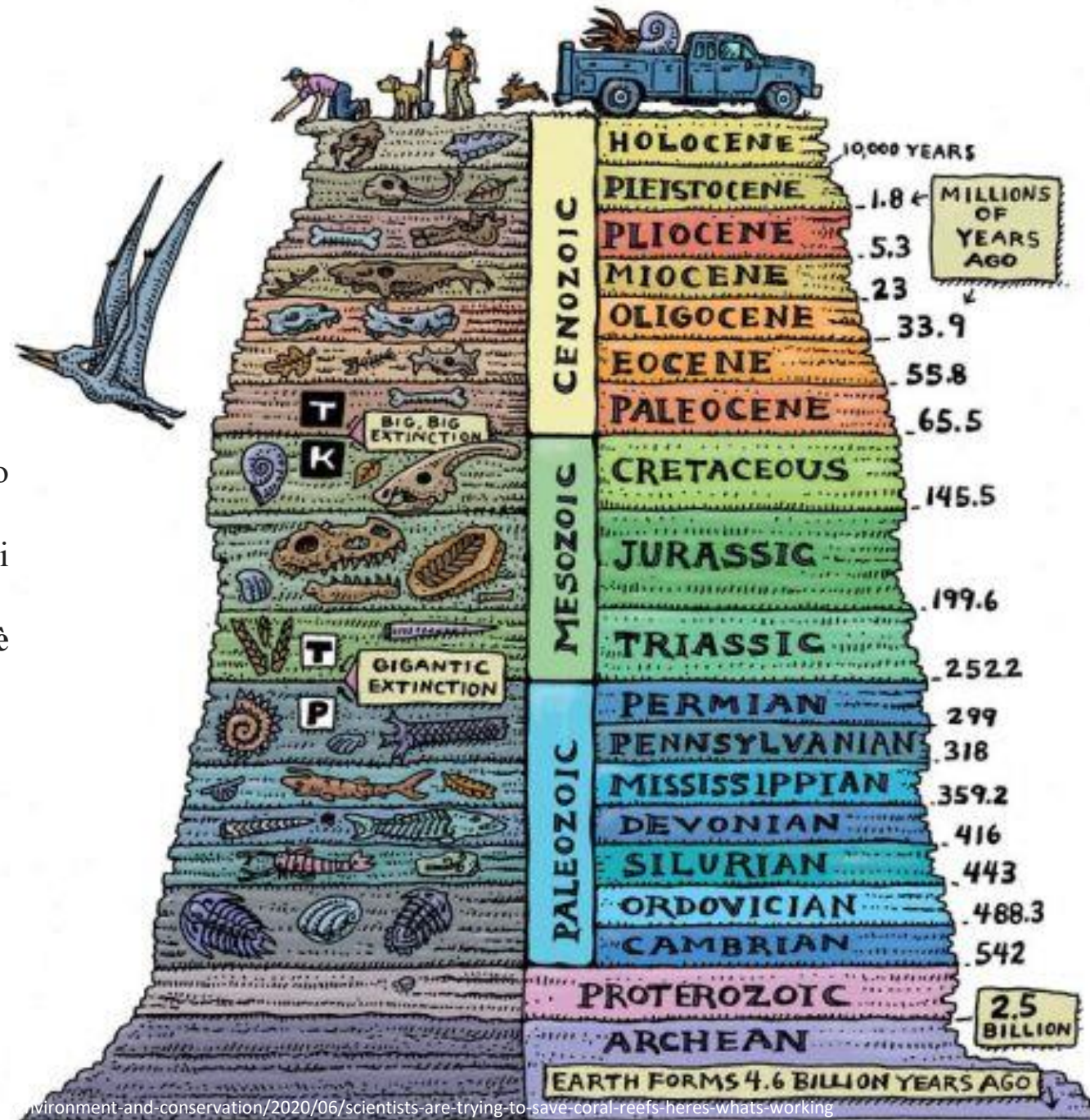
- l'apparizione graduale di nuove specie (**gradualismo**)
- la diversificazione di nuove specie in poco tempo (**equilibri punteggiati**)
- l'**estinzione** di quelle più vecchie.



Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

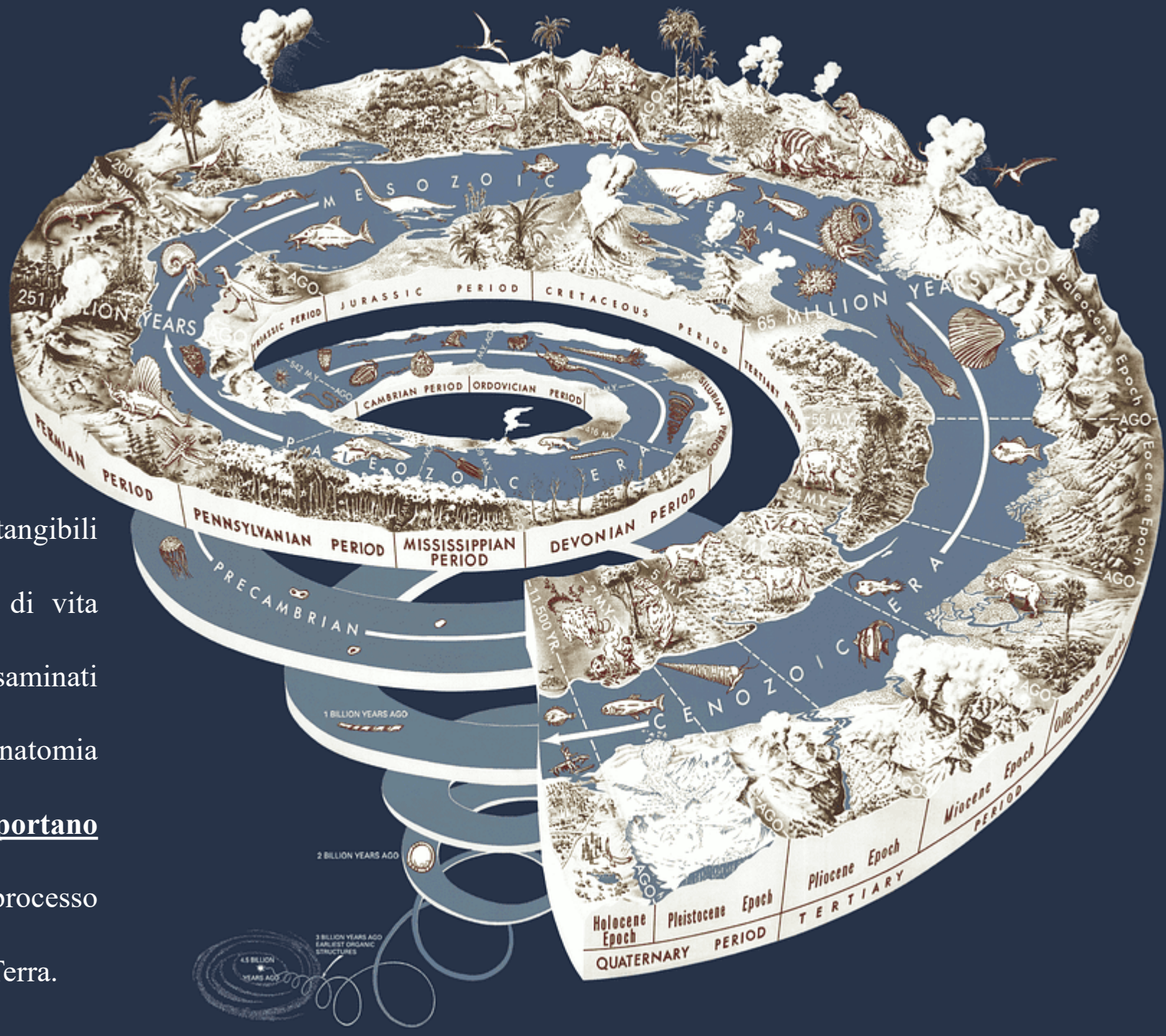
I) Inoltre, dal momento che gli organismi più semplici si trovano negli strati rocciosi più antichi e quelli più complessi negli strati più recenti, **i fossili mostrano che la complessità biologica è aumentata via via nel corso del tempo, e quindi si è evoluta.**



Le prove dell'Evoluzione

7) I fossili

In generale, dunque, i fossili offrono prove tangibili dell'evoluzione fornendo un registro delle forme di vita passate e dei loro cambiamenti nel tempo. Quando esaminati insieme ad altre linee di evidenza come l'anatomia comparata, la genetica e l'embriologia, i fossili supportano la teoria generale dell'evoluzione come processo fondamentale che guida la diversità della Vita sulla Terra.



3.2 Evoluzione e record fossile



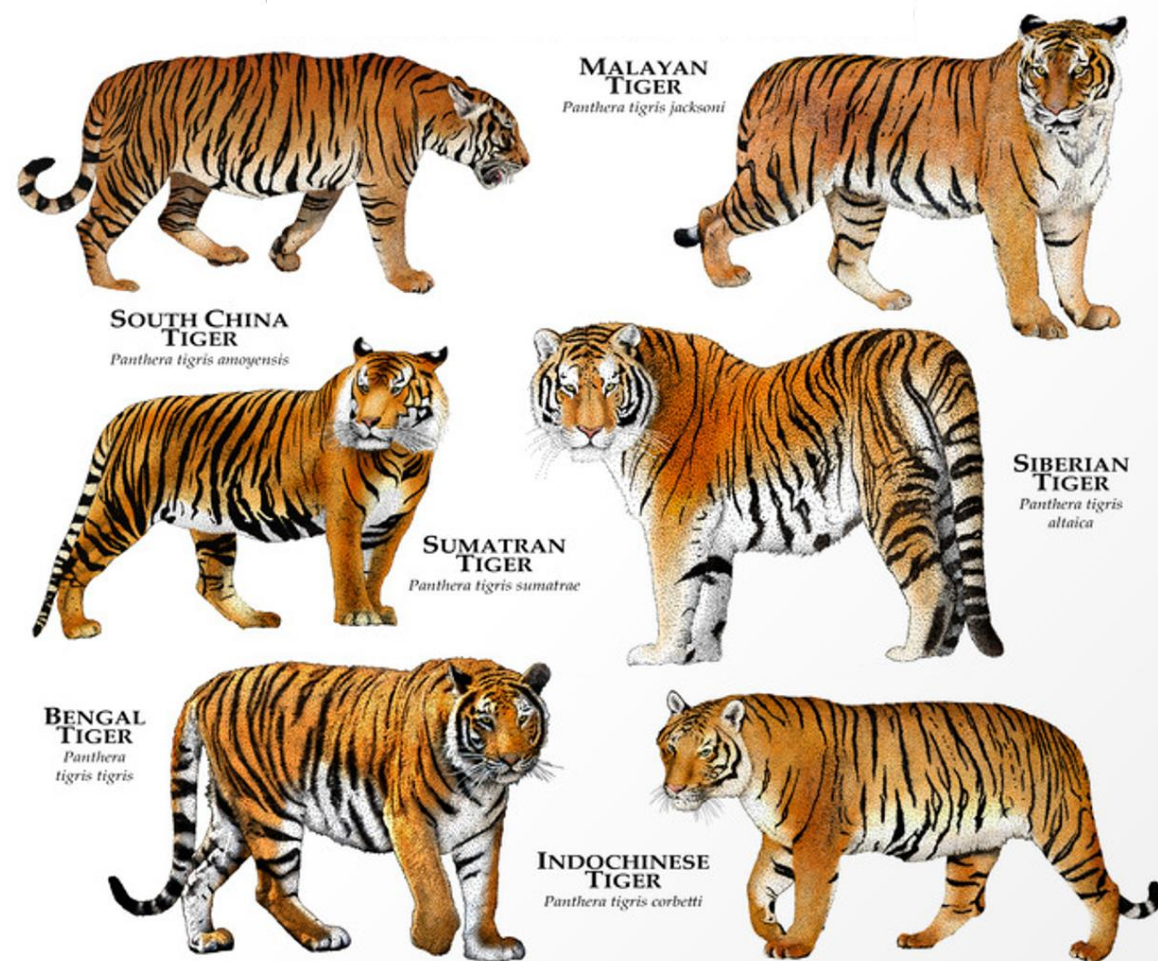
...qualche minuto di pausa

Abbiamo visto come la selezione naturale agisce all'interno di una popolazione attraverso diverse forme di selezione (stabilizzante, direzionale, diversificante, sessuale, inclusiva) favorendo fenotipi che possono essere più adatti in un determinato contesto ambientale.

La comparsa di nuovi fenotipi vincenti e le loro variazioni nella frequenza all'interno di una stessa specie è la **microevoluzione**.

- La microevoluzione è dunque l'evoluzione operante al di sotto del **livello di specie** ed è dovuta all'interazione tra fenomeni quali mutazioni, ricombinazione genetica, deriva genetica (=aumento casuale di un allele), interazione locale con altre specie (parassitismo, predazione e concorrenza) e la selezione naturale.
- Essa opera in tempi relativamente brevi ed è dunque possibile osservarla "in corso d'opera".
- La microevoluzione è quella che dà origine alle sottospecie.

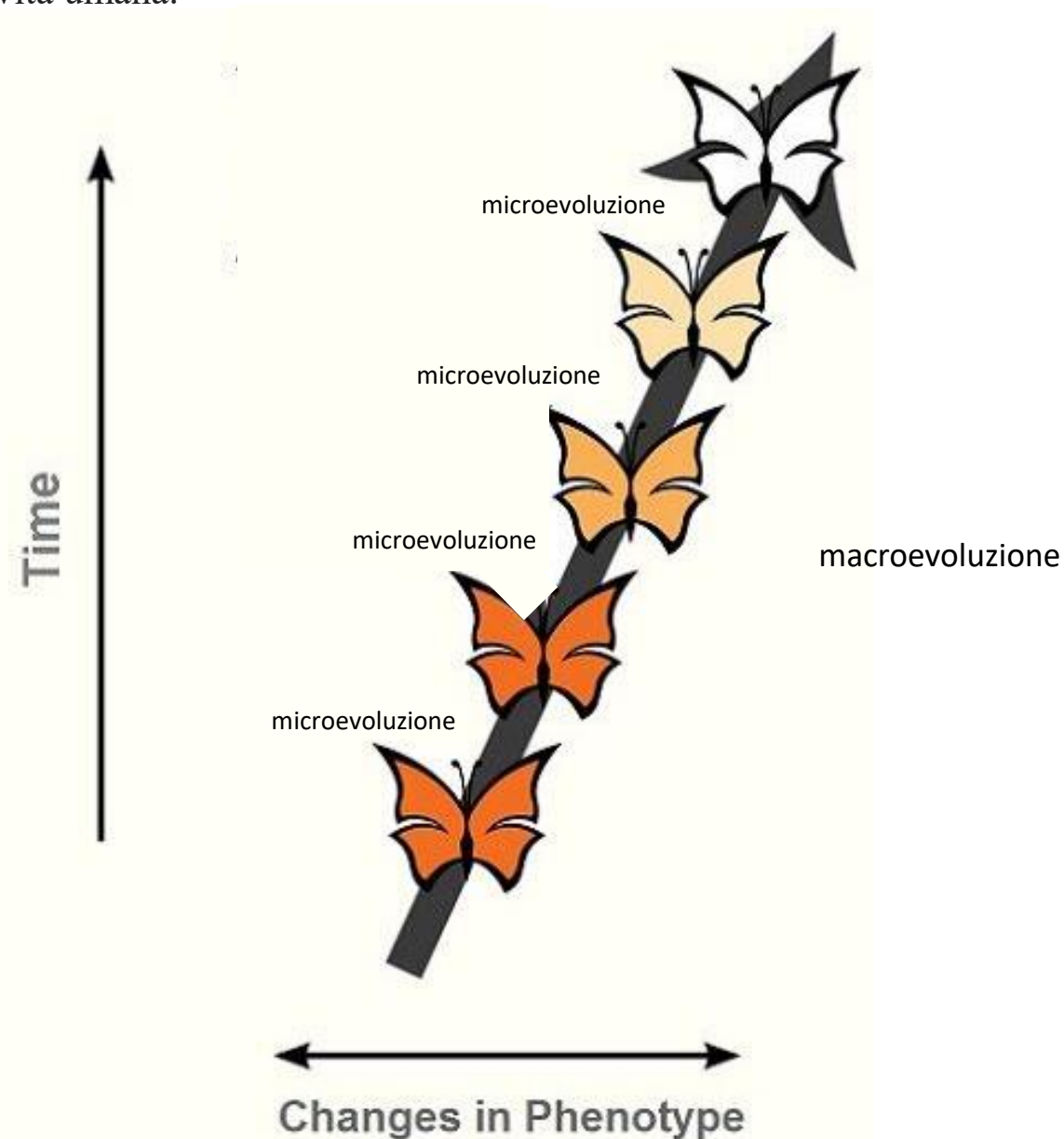
Varie sottospecie di *Panthera tigris*



Al contrario, quando la selezione naturale **opera a livello di specie** o **al di sopra del livello di specie** (generi, famiglie, ordini, ecc) si parla di **macroevoluzione**, che opera in tempi molto più lunghi, impercettibili in una vita umana.

Il prodotto più interessante della macroevoluzione è la nascita di una nuova specie, ovvero la speciazione.

- A lungo andare, la comparsa di nuovi e sempre più numerosi cambiamenti morfologici all'interno di una stessa specie, farà sì che gli individui "di partenza" e quelli "finali" (che hanno accumulato tanti cambiamenti genetici) saranno così diversi che non si potranno più incrociare tra loro.
- Le due popolazioni (iniziale e finale) sono ora diverse e quella derivata dalla prima può essere considerata **una nuova specie**.



3.2.2 Il concetto di specie



La disciplina che regola la definizione di una specie in paleontologia e che stabilisce i principi e le regole per nominare e classificare le specie è la **Paleontologia tassonomica**, che rientra nel campo della Paleontologia Sistemática.

PALEONTOLOGIA GENERALE

Tafonomia

Paleoecologia

Paleobiogeografia

Paleoclimatologia

Biostratigrafia

Paleobiologia

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Paleontologia tassonomica

Paleozoologia

Paleoicnologia

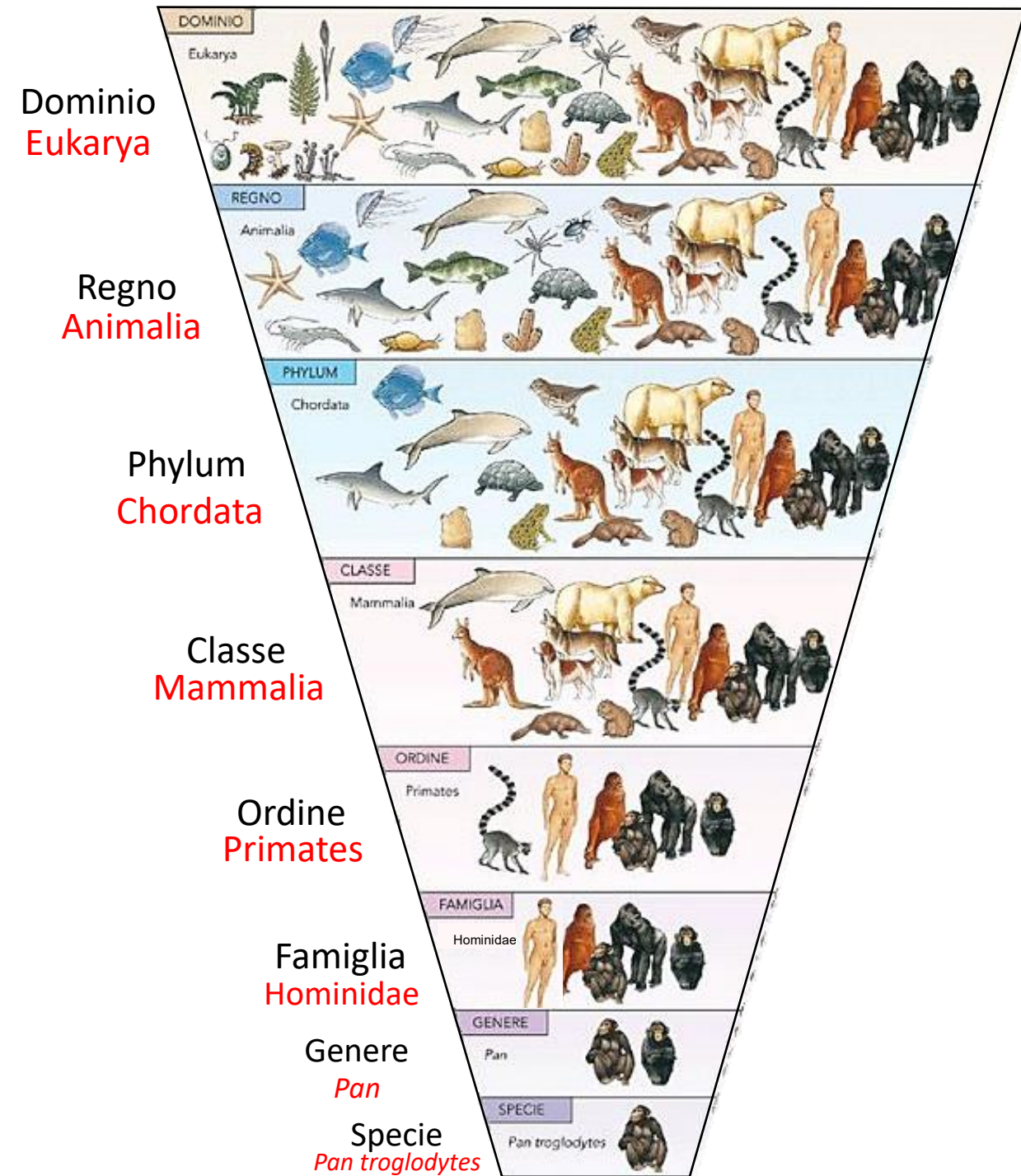
Micropaleontologia

Paleoantropologia

Paleobotanica

Paleontologia tassonomica

- E' la disciplina che **stabilisce i principi e le regole per la classificazione degli organismi vissuti nel passato**, e si basa sulle stesse regole del mondo vivente.
- "**Classificare**" vuol dire ordinare gli organismi all'interno di categorie tassonomiche gerarchiche omogenee, ovvero i **taxa** (taxon al singolare) (specie, generi, famiglie, ordini, classi, ecc), in base alle relazioni tra essi.



PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Paleontologia tassonomica

La paleontologia tassonomica include due branche principali:

- 1) **Tassonomia**, dal greco τάξις (taxis) “ordine” e νομία (nomia) “metodo”: disciplina che definisce i metodi per classificare gli organismi. È la base per la classificazione, ed è necessaria per studiare le cause delle relazioni e delle somiglianze tra i viventi e/o organismi fossili.
- 2) **Nomenclatura**: stabilisce le regole e i principi con cui assegnare un nome agli organismi.

Dominio
Eukarya

Regno
Animalia

Phylum
Chordata

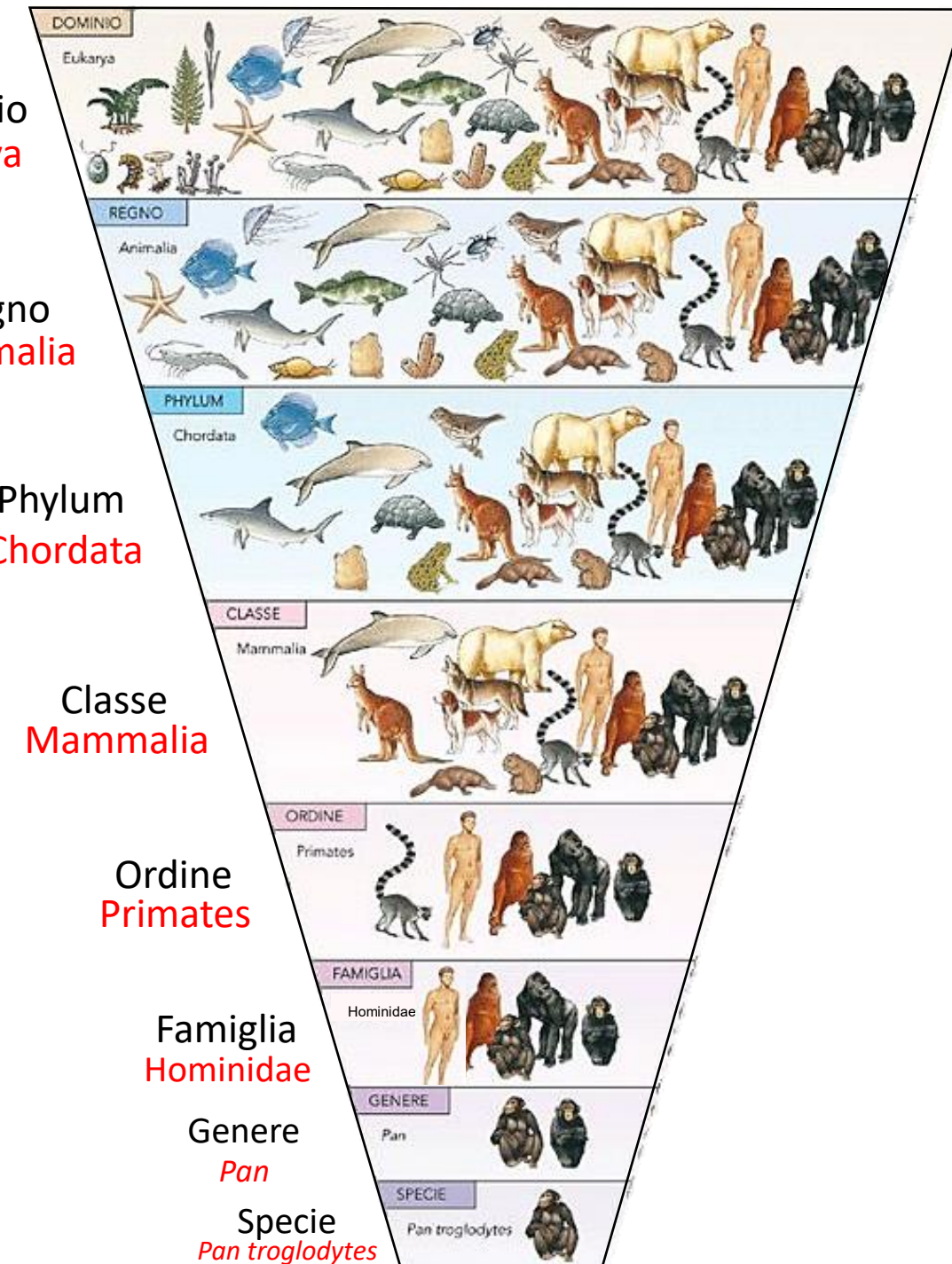
Classe
Mammalia

Ordine
Primates

Famiglia
Hominidae

Genere
Pan

Specie
Pan troglodytes



Paleontologia tassonomica

Le principali fasi della paleontologia sistematica consistono in:

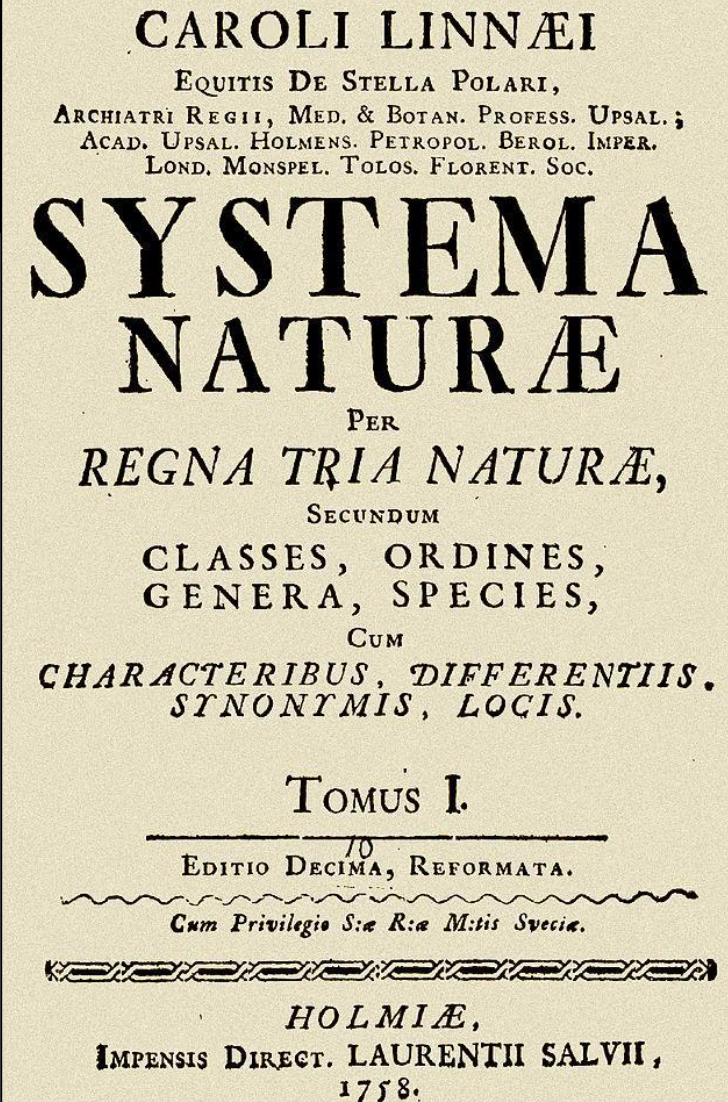
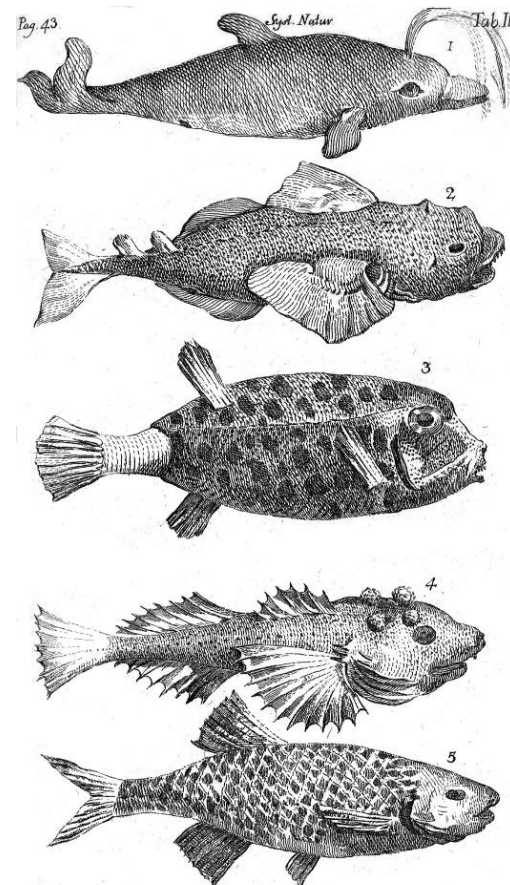
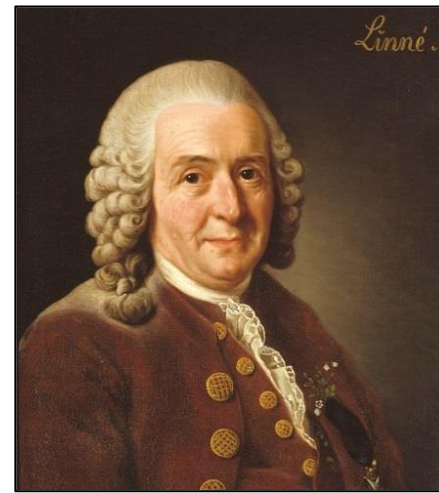
1. Descrizione dettagliata dei caratteri morfologici degli organismi fossili dal punto di vista anatomico/morfologico.
2. Classificazione, ovvero ordinare gli organismi in gruppi (categorie tassonomiche) in maniera gerarchica.
3. Nominare in modo univoco i taxa secondo le regole della nomenclatura.

PS: Attenzione a non confondere la *classificazione* con l'*identificazione* (o *determinazione*) che consiste nell'attribuire gli individui oggetto di analisi a categorie tassonomiche precostituite (già stabilite).



Classificazione e categorie tassonomiche

- Carl Nilsson Linnaeus (1707-1776), conosciuto in italiano come **Carlo Linneo**, medico e naturalista svedese, tramite le celebri opere *Systema plantarum* (1752) e *Systema Naturae* (1758) fu il primo a proporre un sistema di classificazione, rispettivamente per le piante e gli animali, sulla base di caratteristiche morfologiche comuni, i cui fondamenti sopravvivono ancora oggi.
- Per questo motivo, le categorie tassonomiche (taxa) vengono anche chiamate **ranghi linneani**, sebbene vi siano alcune differenze tra il sistema usato da Linneo e i sistemi di classificazione moderni.



Classificazione e categorie tassonomiche

Alla base della classificazione ereditata da Linneo si colloca la

SPECIE

**l'unità fondamentale del sistema di classificazione moderno, ovvero
il raggruppamento più piccolo che accomuna gli individui più simili**

E' necessario a questo punto definire cos'è la specie...

“... toute collection d’individus semblables que la génération perpetue dans le même état” (Lamarck, 1800)

“a reproductive community of individuals that share a common gene pool” (Dobzhansky, 1951)

“ .. a groups of inbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups” (Mayr, 1963)

“... a complex of spatially distributed reproductive communities ... a complex of vicarying communities of reproduction ..” (Hennig, 1966)

“... the smallest detected samples of selfperpetuauing organisms that have unique stets of characters (Nelson & Platnick, 1981)

“ .. a single lineage (an ancestor-descendant sequence of populations) evolving separately from others” (Simpson, 1981)

Tabella 11.1 Un elenco dei concetti di specie presenti nella letteratura (da Hey, 2001).

da Ferraguti & Castellacci, 2011	Biologico	Genetico
	Coesivo	Henningiano
	Ecologico	Filogenetico (versione diagnostica)
	Evolutivamente significativo	Riconoscitivo
	Evolutivo	Basato sulla competizione riproduttiva
	Agamospecie	Non-dimensionale
	Cladistico	Fenetico
	Composito	Filogenetico (versione monofiletica)
	Genealogico	Filogenetico (versione diagnostico-monofiletica)
	Genotipico	Politetico
	Internodale	Successionale
	Morfologico	Tassonomico

Il concetto biologico di specie

«*Gruppo di individui capaci di incrociarsi tra loro e produrre prole fertile*»

(Ernst Mayr, 1940)

- La specie è l'unità fondamentale di tutte le categorie tassonomiche e corrisponde all'unica suddivisione naturale del mondo organico.
- Essa è cioè **l'unico rango linneano con un reale significato biologico**.
- Al contrario, tutte le altre categorizzazioni, dal genere al regno, sono soggettive.



Canis lupus



Homo sapiens

Il concetto biologico di specie

L'unicità delle specie è mantenuta dalle cosiddette **barriere riproduttive** che impediscono il mescolamento di geni di specie diverse (anche se simili).

Esistono due tipi di barriere:

1) Barriere pre-zigotiche (impediscono la fecondazione)

- *Isolamento spaziale o ecologico*. Le specie vivono in ambienti diversi.
- *Isolamento temporale*. Le specie si riproducono in periodi diversi dell'anno.
- *Isolamento comportamentale*. Differenze nei rituali di corteggiamento fanno sì che le due specie non si riconoscono come partner.
- *Isolamento anatomico o meccanico*. La diversa anatomia degli organi riproduttivi impedisce la copula.
- *Isolamento gametico*. I gameti non si fondono a causa di barriere di tipo chimico.



rana leopardo meridionale
(*Lithobates sphenoccephalus*)



rana leopardo settentrionale
(*Lithobates pipiens*)

Il concetto biologico di specie

2) Barriere post-zigotiche (impediscono lo sviluppo se i gameti si uniscono)

- *Zigote anomalo*. La cellula uovo fecondata non si sviluppa.
- *Ibridi non vitali*. Gli individui che nascono risultano deboli e/o malformati.
- *Ibridi sterili*. Gli individui che nascono sono sterili e non producono gameti in grado di garantire la riproduzione.



Mulo
(*Equus asinus* ♂ + *Equus caballus* ♀)



Ligre
(*Panthera leo* ♂ + *Panthera tigris* ♀)

Il concetto biologico di specie

- E' chiaro quindi che **il concetto biologico di specie è fondato sul DNA** dove sono registrate tutte le proprietà morfologiche e la capacità di riproduzione.

Possiamo applicare il concetto biologico di specie alla paleontologia ?

LIMITI al concetto biologico di specie:

- Non è possibile sapere se due individui fossili simili potevano riprodursi o meno.
- Non è possibile dimostrare l'isolamento riproduttivo attraverso l'identificazione di barriere pre- o postzigotiche.
- Il DNA non si conserva!



Tartarughe dal sito eocenico (47 Ma) di Messel (Germania), morte e fossilizzatesi nell'atto della copula.

**Il concetto biologico di specie
NON
è applicabile ai fossili!**

La specie in paleontologia

Ecco perché in paleontologia si usa il **concetto morfologico di specie**, ovvero...

MORFOSPECIE

"Gruppo di individui con caratteristiche morfologiche simili"

Ne consegue che specie, generi, famiglie, ecc. sono identificati sulla base dei caratteri morfologici.

Per questo motivo i taxa in paleontologia vengono definiti **morfotaxa** (morfospecie, morfogeneri, ecc).

Le regole con cui assegnare i nomi alle specie paleontologiche sono stabilite (come per le specie biologiche) dalla **nomenclatura**...



NOMENCLATURA

Disciplina che stabilisce le regole con cui assegnare un nome agli organismi.

E' regolata da due insiemi di norme:

- il Codice Internazionale di Nomenclatura Zoologica (ICZN)
- il Codice Internazionale di Nomenclatura per alghe, funghi e piante (IAPT)

International Commission on Zoological Nomenclature

Search...

SEARCH

● All

● Case

HOME

ABOUT

THE CODE

CASES

BULLETIN OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE

SUBSCRIPTION AND ACCESS

OTHER PUBLICATIONS

ZOOBANK

LIST OF AVAILABLE NAMES

FAQS

MAKE A DONATION

The history of Zoological Nomenclature

The International Commission on Zoological Nomenclature

ICZN



Welcome to the ICZN

The International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) acts as adviser and arbiter for the zoological community by generating and disseminating information on the correct use of the scientific names of animals. The ICZN is responsible for producing the International Code of Zoological Nomenclature - a set of rules for the naming of animals and the resolution of nomenclatural problems.

QUICK LINKS

- [Submit a case](#)
- [Comment on a case](#)
- [Enquiry](#)

News & Updates



[Ratification of Amendments to the Constitution](#)
Tue, 2022-06-14 17:30 -- The [proposed Amendments to the Constitution](#) have been ratified by the International Union for Biological Sciences (IUBS).



[New ICZN Executive Secretary](#)
Wed, 2022-01-26 09:25 -- The position of ICZN Executive Secretary has been filled by Mr Dominic Ng. He started on 25 January 2022.



[Bulletin of Zoological Nomenclature completely open-access on Biotaxa](#)
2022-01-01 22:38 -- As of 2022, the *Bulletin of Zoological Nomenclature* is now open-access on [Biotaxa](#).



[Term begins for newly elected Commissioners](#)
Fri, 2022-01-01 00:48 -- The International Commission on Zoological Commission welcomes its newest cohort of Commissioners. The Commission now comprises 27 members from 20 countries, as listed [here](#).



[BZN 78: volume complete, articles published 30 December 2021](#)
Fri, 2022-01-01 00:46 -- The final tranche of articles for BZN volume 77 was published 30 December 2020.



[New Commissioners elected](#)
The International Commission on Zoological Nomenclature is pleased to announce that voting for new Commissioners has been completed. Biographical sketches of the newly-elected Commissioners can be found [here](#). Their terms will begin 1 January 2022.

WHY ARE NAMES IMPORTANT?

DONATE

LATEST PAGES UPDATED

Case studies... [more>>](#)

Scientific names: reasons and best practices... [more>>](#)

ICZN activities depend to a crucial extent on donations from individuals, institutions, learned societies and grant-giving bodies.

Speak to us about how you can be a part of this important work
iczn@nus.edu.sg / +65 6516 8364

[Commissioners](#) - updated 2022-01-01 00:48 (GMT +8)

[Biographical sketches of Commission nominees](#) - updated 2021-11-10 05:40 (GMT+8)

International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants

The *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* is the set of rules and recommendations that govern the scientific naming of all organisms traditionally treated as algae, fungi, or plants, whether fossil or non-fossil, including blue-green algae (*Cyanobacteria*), chytrids, oomycetes, slime moulds, and photosynthetic protists with their taxonomically related non-photosynthetic groups (but excluding *Microsporidia*). Before 2011 it was called the *International Code of Botanical Nomenclature* (ICBN).

This edition of the *Code* embodies the decisions of the Nomenclature Section of the XIX International Botanical Congress (IBC), which took place in Shenzhen, China in July 2017. This *Shenzhen Code* supersedes the *Melbourne Code* (McNeill & al. in *Regnum Veg.* 154, 2012), published after the XVIII IBC in Melbourne, Australia in 2011. The rules of the *Shenzhen Code* became effective immediately upon acceptance of the resolution at the closing plenary session of the XIX IBC on 29 July 2017, that the decisions and appointments of its Nomenclature Section be approved. The *Shenzhen Code* in its final form was published on 26 June 2018 (printed version). This electronic version was made available on 27 June 2018. A [PDF version](#) was made available to members of the [International Association for Plant Taxonomy](#) on 27 January 2019.

Several authorized translations of the *Shenzhen Code* have been made available and can be accessed at <https://www.iaptglobal.org/shenzhen-code>. Note that in questions about the meaning of provisions in translated editions of this *Code*, the English edition is definitive. Automatic translations, such as those provided by some web browsers, may be inaccurate and should not be relied upon.

Provisions of the *Code* relating solely to names of fungi are gathered together in its [Chapter F](#). The content of Chapter F may be modified by action of the Fungal Nomenclature Session of an International Mycological Congress (IMC). Chapter F was revised as a result of decisions approved on 21 July 2018 by the closing plenary session of the 11th IMC, held in San Juan, Puerto Rico. The resulting *San Juan Chapter F* was published in the journal *IMA Fungus* on 27 December 2019 as an open-access article. The *San Juan Chapter F* supersedes Chapter F of the *Shenzhen Code*.

<https://www.iczn.org/>

Dal momento che i fossili sono da considerarsi *ex-vivi*, per essi si utilizzano i medesimi schemi classificativi in uso per i viventi.

<https://www.iapt-taxon.org/>

INTERNATIONAL CODE OF
NOMENCLATURE
FOR
ALGAE, FUNGI, AND PLANTS
(SHENZHEN CODE)

2018

CAROLINIANAE										REGNUM ANIMALE.																			
I. QUADRUPEDIA.					II. AVES.					III. AMPHIBIA.					IV. PISCES.					V. INSECTA.					VI. VERMES.				
Corpus infirmum. Pedes quatuor. Fimbriae virgatae, latitudine.					Corpus plumosum. Alae duae. Pedes duo. Rostrum ossium. Fimbriae virgatae.					Corpus nudum, vel squamosum. Dentes molares nulli. Respiratio per branchia. Fimbriae latitudine.					Corpus apodum, pinnis vix infrastrum, nudum, vel squamosum.					Corpus crassa cutis cum loco testum. Caput antennarum infrastrum.					Corporis Mollusca ad una parva bae cūdam foliis affici.				
Homo. Natus in Africa.					Aquila. Natus in Europa.					Triton. Natus in Europa.					Thrinacosaurus. Natus in Europa.					Bata. Natus in Europa.					Gordius. Natus in Europa.				
Simia. Natus in Africa.					Falcon. Natus in Europa.					Rana. Natus in Europa.					Monodon. Natus in Europa.					Dryfus. Natus in Europa.					Tennis. Natus in Europa.				
Brydus. Natus in Africa.					Parus. Natus in Europa.					Lacerta. Natus in Europa.					Balena. Natus in Europa.					Mido. Natus in Europa.					Limulicus. Natus in Europa.				
Urfus. Natus in Africa.					Corvus. Natus in Europa.					Anguis. Natus in Europa.					Kaja. Natus in Europa.					Forficula. Natus in Europa.					Hirudo. Natus in Europa.				
Leo. Natus in Africa.					Cuculus. Natus in Europa.					Cecilia. Natus in Europa.					Squalus. Natus in Europa.					Noceps. Natus in Europa.					Linnaeus. Natus in Europa.				
Tigris. Natus in Africa.					Ficus. Natus in Europa.					Cecilia. Natus in Europa.					Aipenfer. Natus in Europa.					Curculio. Natus in Europa.					Buceros. Natus in Europa.				
Nefelis. Natus in Africa.					Cecilia. Natus in Europa.					Cecilia. Natus in Europa.					Lacerta. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.				
Mafus. Natus in Africa.					Cecilia. Natus in Europa.					Cecilia. Natus in Europa.					Lacerta. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.				
Didelphis. Natus in Africa.					Cecilia. Natus in Europa.					Cecilia. Natus in Europa.					Lacerta. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.					Lacuna. Natus in Europa.				
Lutra. Natus in Africa.					Cecilia. Natus in Europa.																								