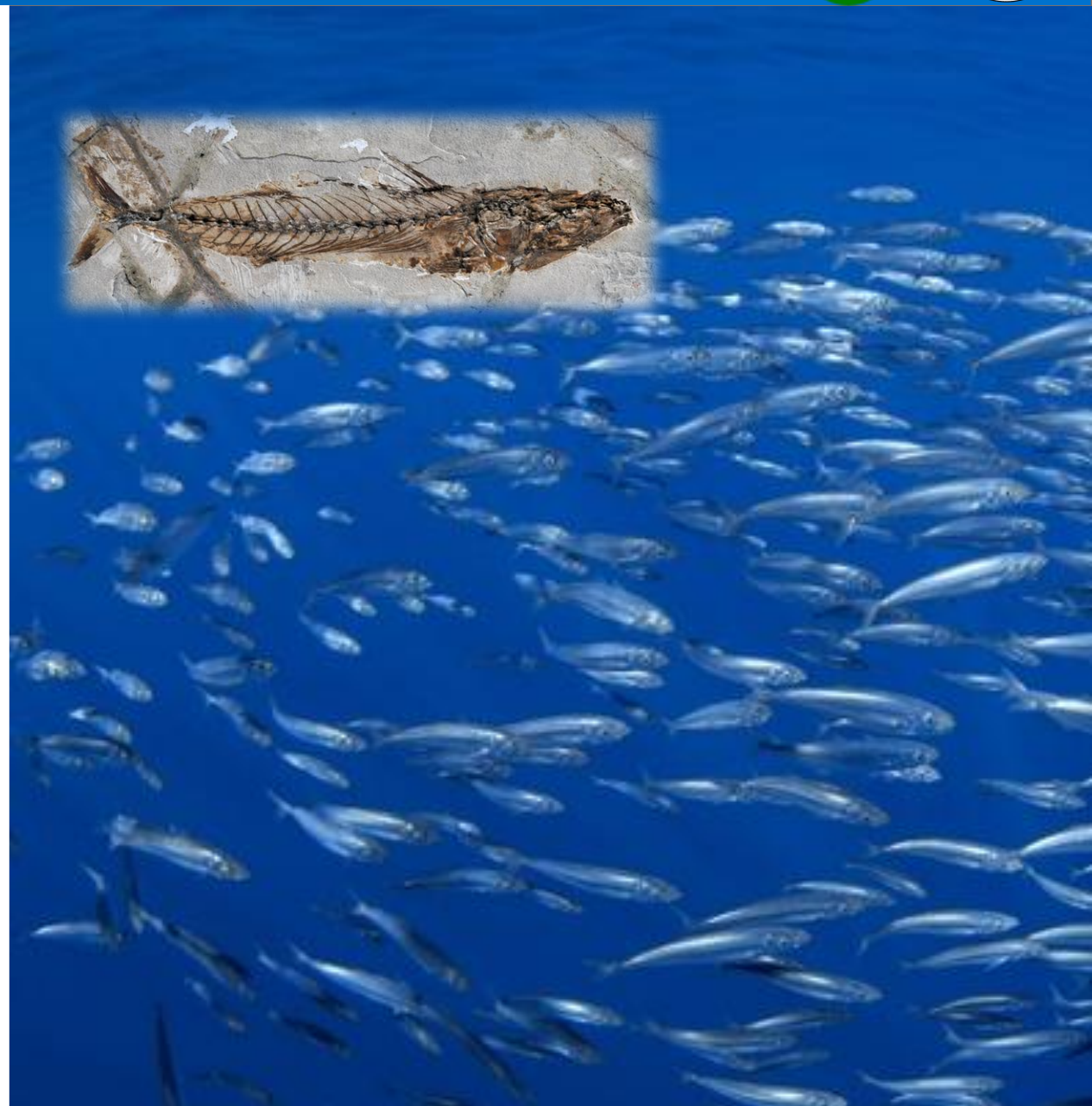


4. FORMA E FUNZIONE



4.1 Morfologia e ambiente

- Abbiamo visto che la selezione naturale agisce sui fenotipi, ovvero i caratteri fisici, fisiologici e comportamentali risultanti dall'interazione tra i geni, e tra i geni e l'ambiente. Quindi, dal momento che l'ambiente costituisce una forza "canalizzatrice" della morfologia degli organismi, ne consegue che:

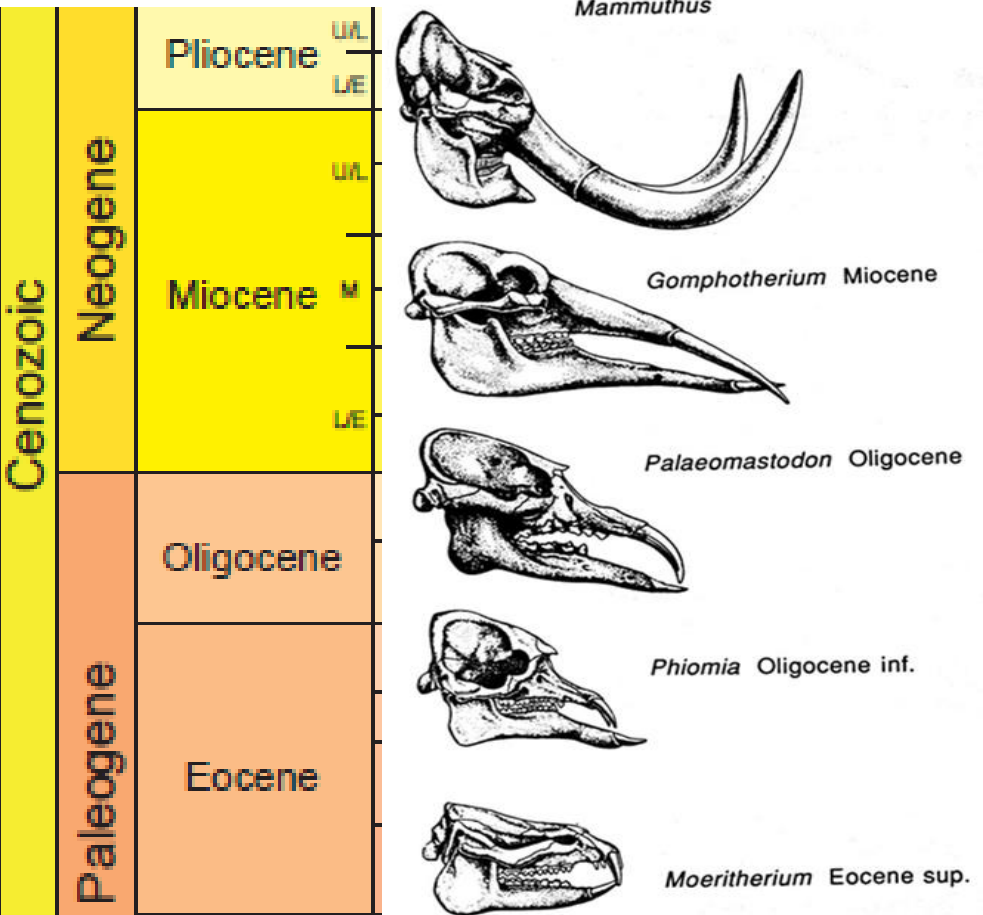
1. La morfologia degli organismi è una diretta conseguenza dell'azione "modellatrice" della selezione naturale

2. La diversità morfologica (disparità) che si osserva tra gli organismi che abitano i diversi habitat è una conseguenza diretta della diversità degli ambienti.



Perchè è importante lo studio della forma?

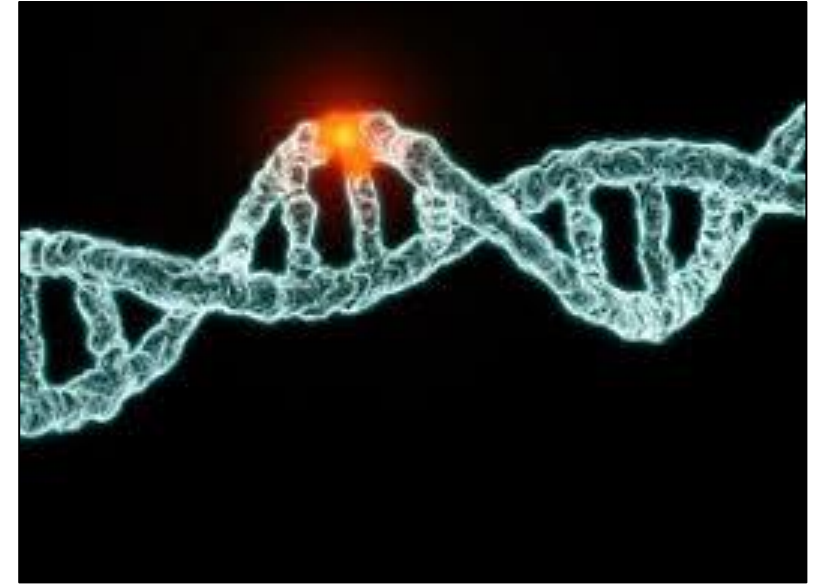
1. Permette di identificare le specie e ricostruire il loro aspetto e relazioni.
2. Permette di ricostruire habitat, ruolo ecologico, comportamento e biologia di taxa estinti, conosciuti solo attraverso i fossili.



3. Permette di ricostruire i pattern temporali di diversità morfologica attraverso il tempo.
4. Le variazioni delle forme nel tempo ci danno informazioni sui pattern dell'evoluzione stessa.

Perchè è importante lo studio della forma?

5. Lo studio della forma permette di comprendere le cause della variazione morfologica (variabilità individuale, ontogenetica, sessuale, adattamenti ambientali, deformazioni tafonomiche, o variabilità interspecifica).



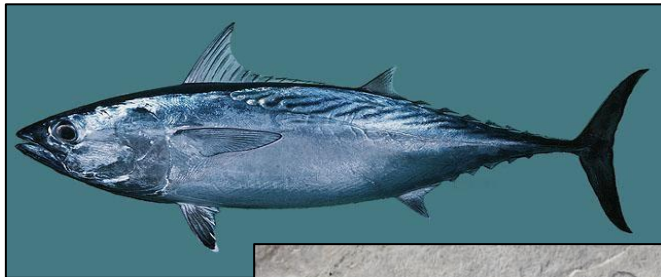
Perchè è importante lo studio della forma?

6. Dal momento che la forma del corpo è altamente correlata all'ambiente di vita dell'organismo, il suo studio ci permette di ricostruire i paleoambienti.

corpo alto
(pesci manovratori)



ambienti
eterogenei
(es. barriere
coralline)



corpo allungato
(pesci da crociera)

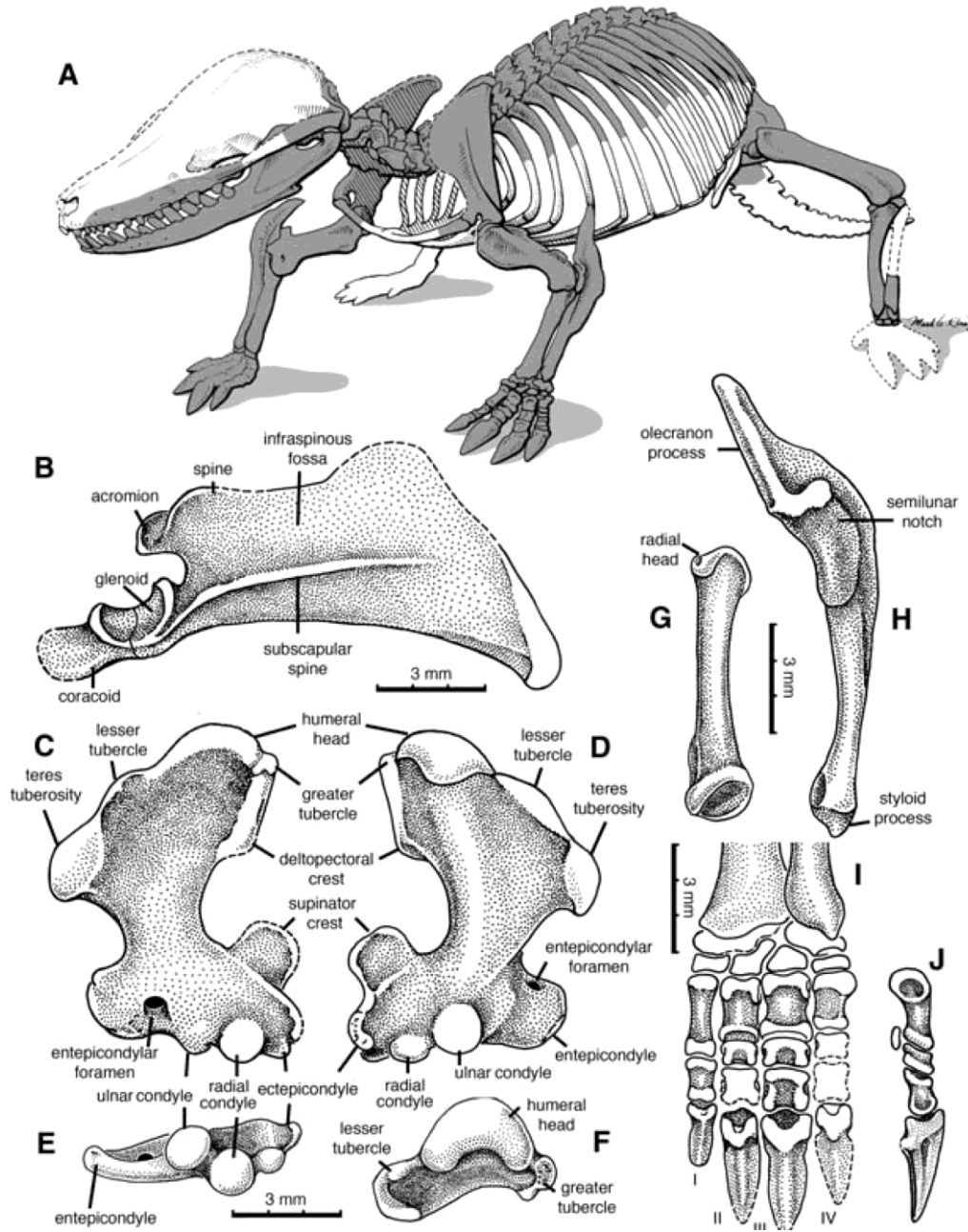
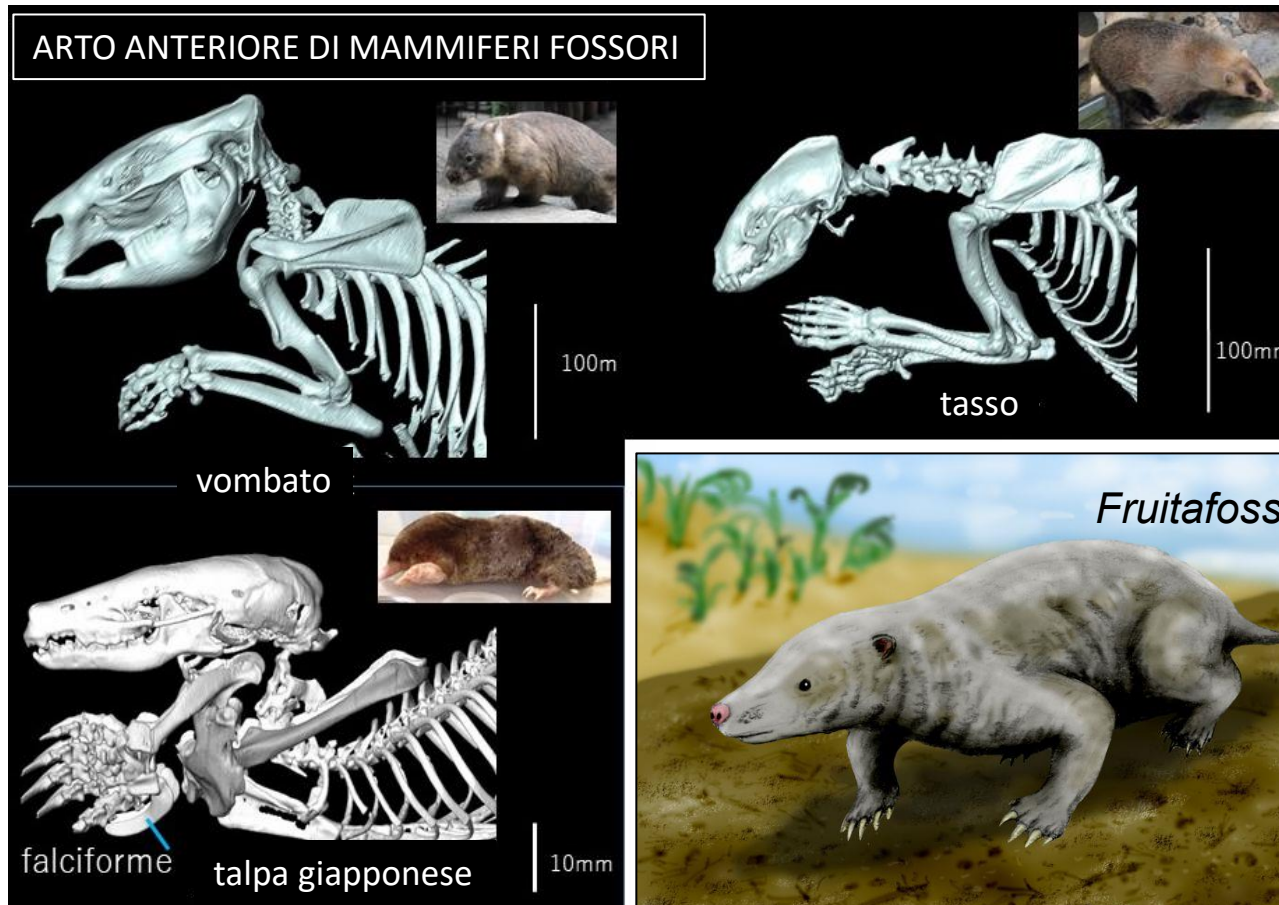


ambiente
pelagico di mare
aperto

Perchè è importante lo studio della forma?

7. La forma delle singole strutture è in molti casi correlata ad una particolare funzione (ad es. alimentazione, scavo, volo). E' possibile quindi inferire dieta, trofismo, etologia ed ecologia degli organismi, dalla forma di singole strutture.

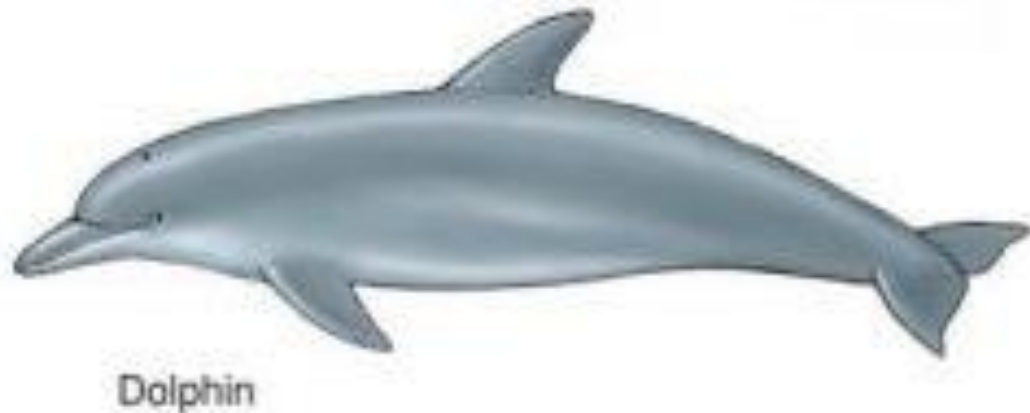
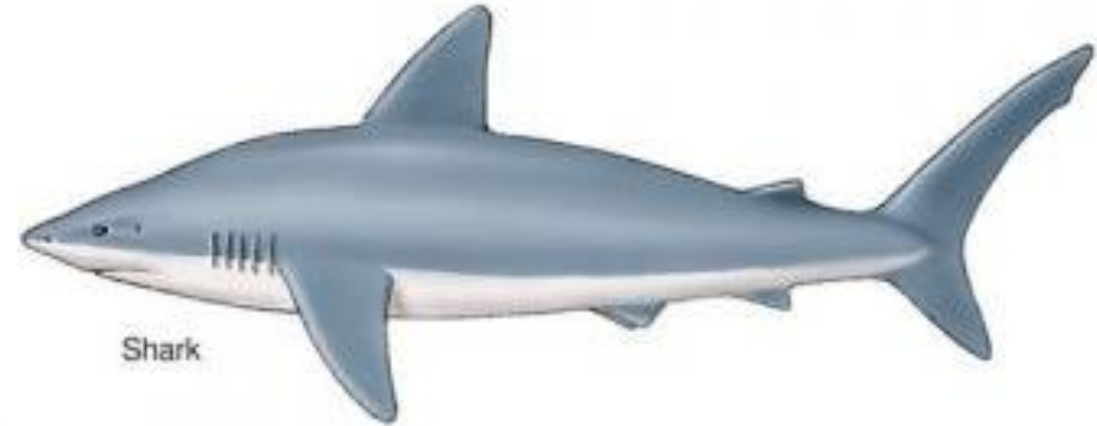
Fruitafossor, un piccolo mammaliforme del Giurassico (150 Ma).
Notare le similitudini di scapola, omero e unghie con quelle di mammiferi fossori attuali. Da Luo & Wible (2005) *Science* 308.



Perchè è importante lo studio della forma?

Il fatto che l'ambiente agisce nel modellare le forme è dimostrato dalla presenza delle **tendenze evolutive**:

1. Convergenza adattativa
2. Evoluzione parallela
3. Evoluzione iterativa
4. Braditelia e tachitelia
5. Aumento della taglia
6. Ipertelia
7. Esattamento



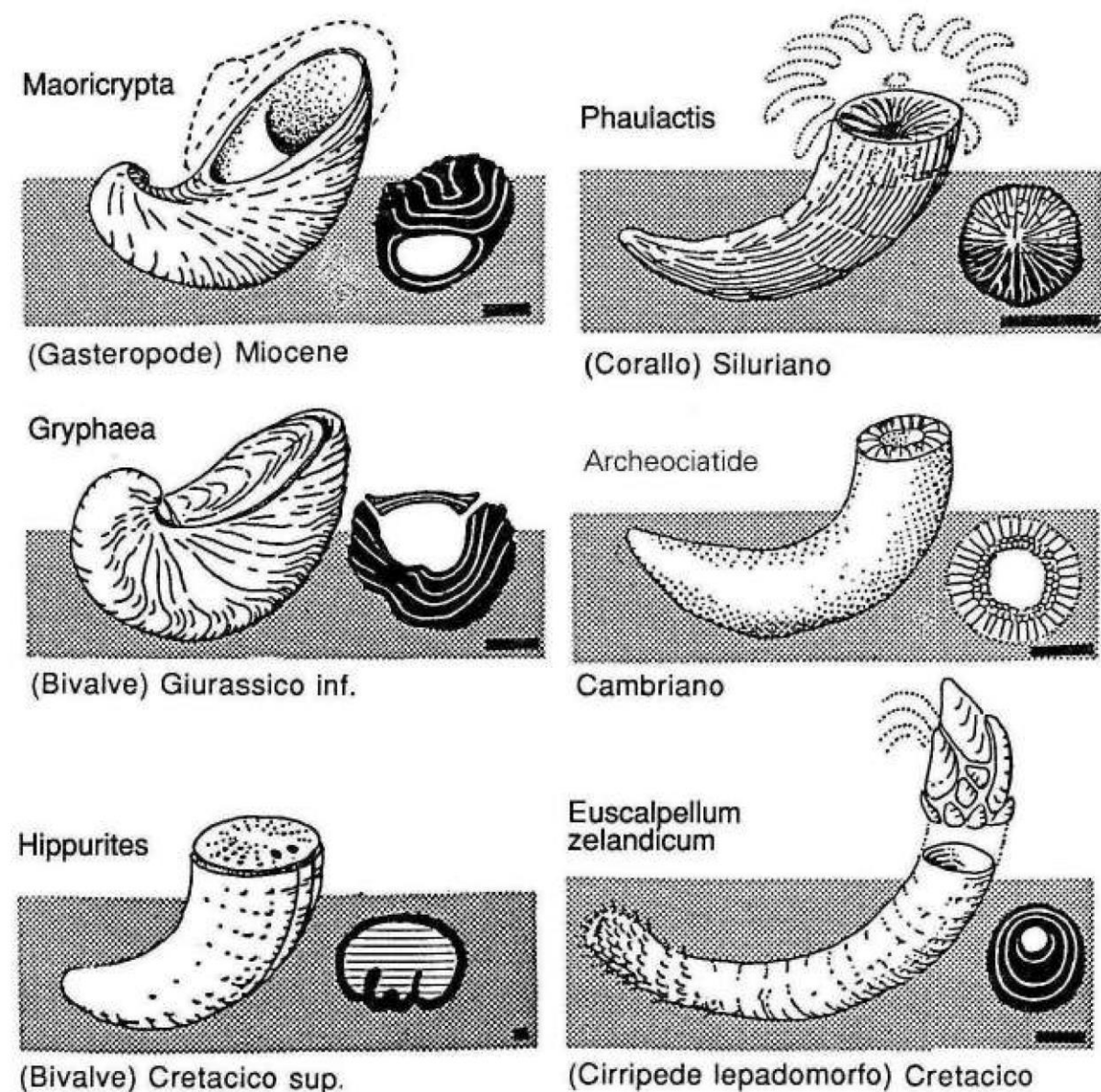
Tendenze evolutive

1. Convergenza adattativa

- E' la tendenza per la quale specie non imparentate tra loro (che non discendono dallo stesso antenato) evolvono nel tempo, per azione della selezione naturale, morfologie simili (**omeomorfia**).
- L'omeomorfia può riguardare singole strutture o l'intero corpo.

Cause della convergenza adattativa:

- le specie vivono in ambienti simili
- sfruttano le stesse risorse e/o nicchie ecologiche
- possiedono simili modi di vita



Diversi gruppi di invertebrati marini (gasteropodi, coralli, cirripedi, bivalvi) che abitavano contesti ad alta energia idrodinamica, hanno evoluto una simile morfologia dello scheletro che limita il rotolamento dovuto alle correnti.

Tendenze evolutive

1. Convergenza adattativa

- Nel record fossile, la convergenza adattativa è evidente ad esempio nei vertebrati nel caso di **adattamenti morfologici per una stessa funzione.**



Adattamenti per il volo

Nel corso della Storia della Vita sulla Terra, tre soli gruppi di vertebrati hanno conquistato in maniera indipendente una nicchia ecologica «nuova», l'aria: gli pterosauri (rettili mesozoici), gli uccelli (dinosauri aviani), e i chiroteri (mammiferi placentali).

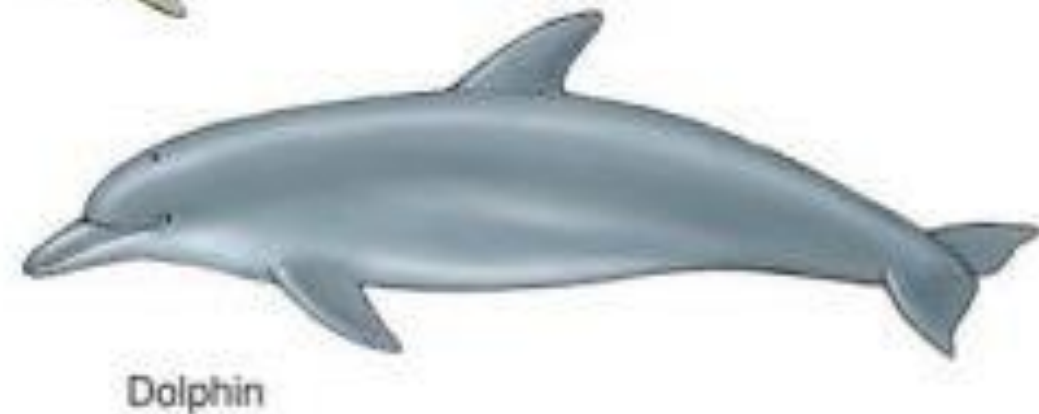
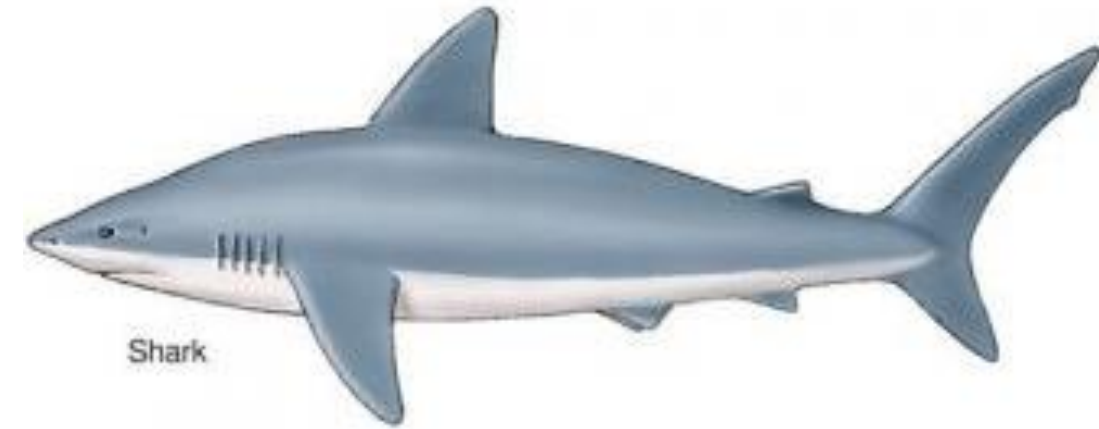
In essi si riscontrano le stesse modifiche (in particolare l'allungamento delle ossa degli arti anteriori) al fine di sostenere un'ala (la struttura che consente il volo)

Tendenze evolutive

1. Convergenza adattativa

Adattamenti per la vita in acqua

Diversi gruppi di vertebrati, in maniera indipendente, hanno evoluto adattamenti per la stessa nicchia ecologica, **l'acqua**. Gli squali (pesci), ittiosauri (rettili mesozoici) e i cetacei (mammiferi placentali) hanno evoluto in tempi diversi strutture corporee e adattamenti fisiologici simili tra loro che li hanno portati a divenire organismi completamente acquatici.

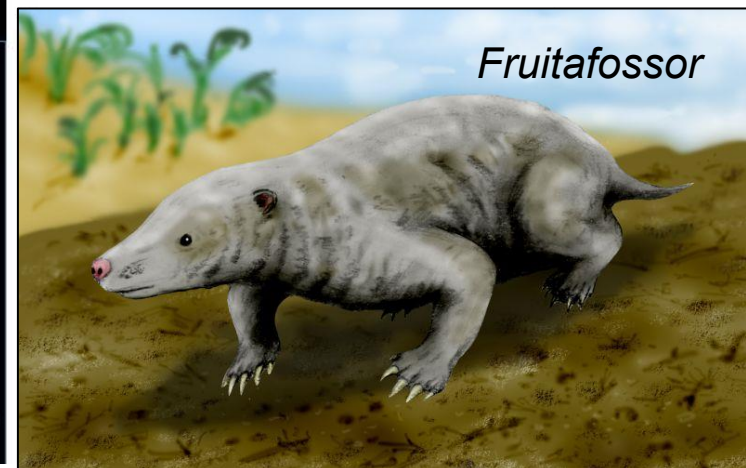
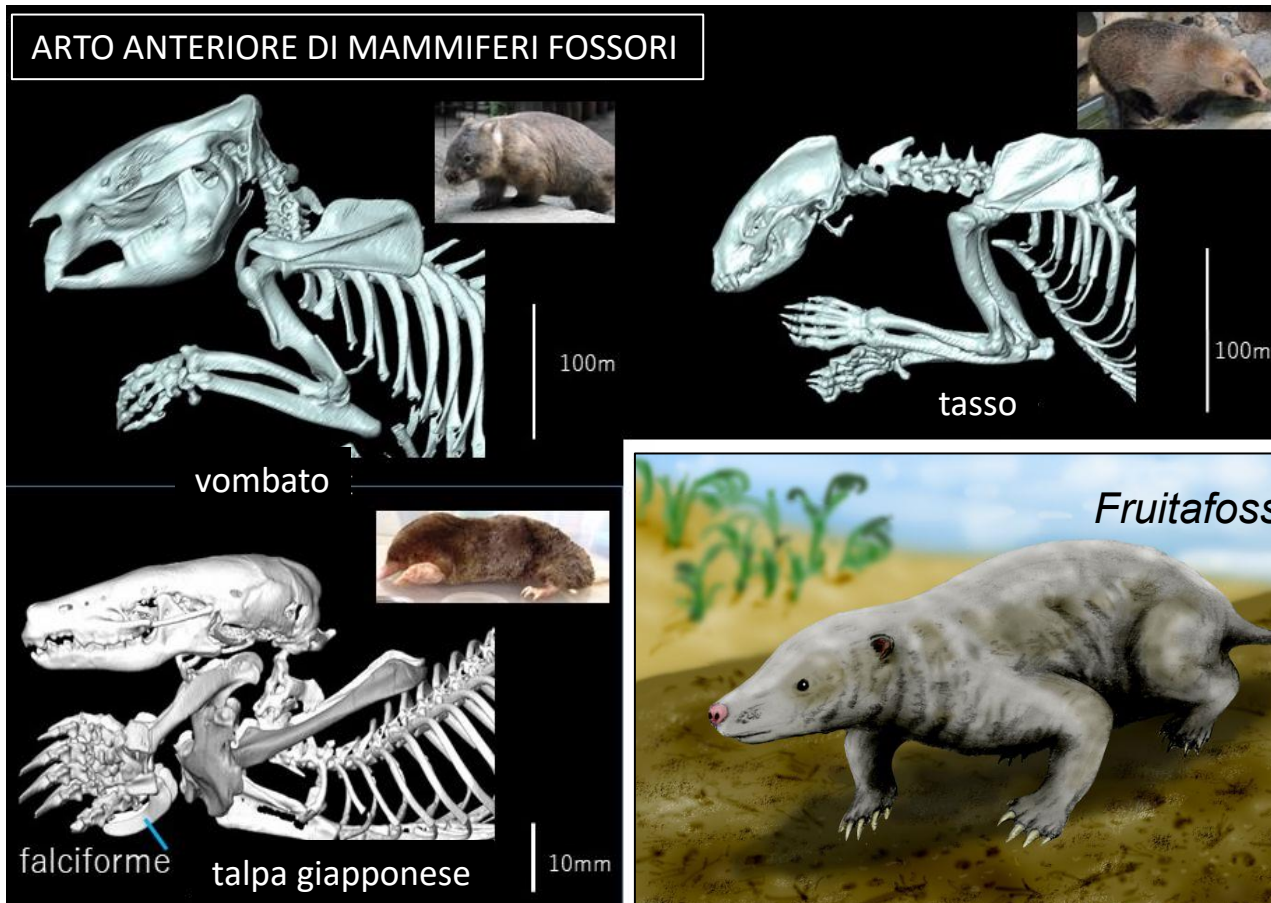


Tendenze evolutive

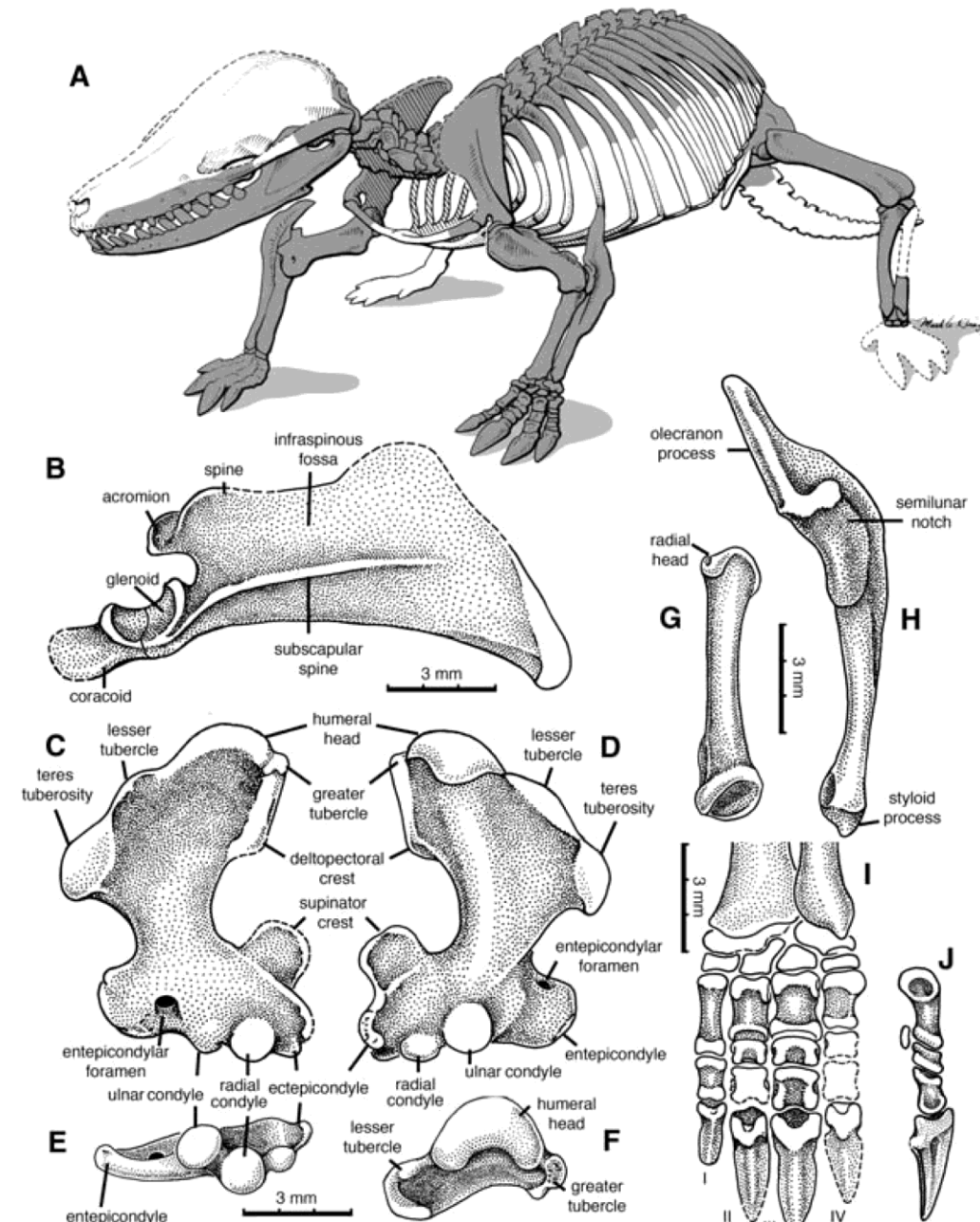
1. Convergenza adattativa

Adattamenti per la vita fossoria

Questi adattamenti si ritrovano in diversi gruppi di mammiferi e rettili, nei quali le ossa degli arti anteriori (omero, radio, ulna, scapola, unghie) vanno incontro alle stesse modifiche strutturali.



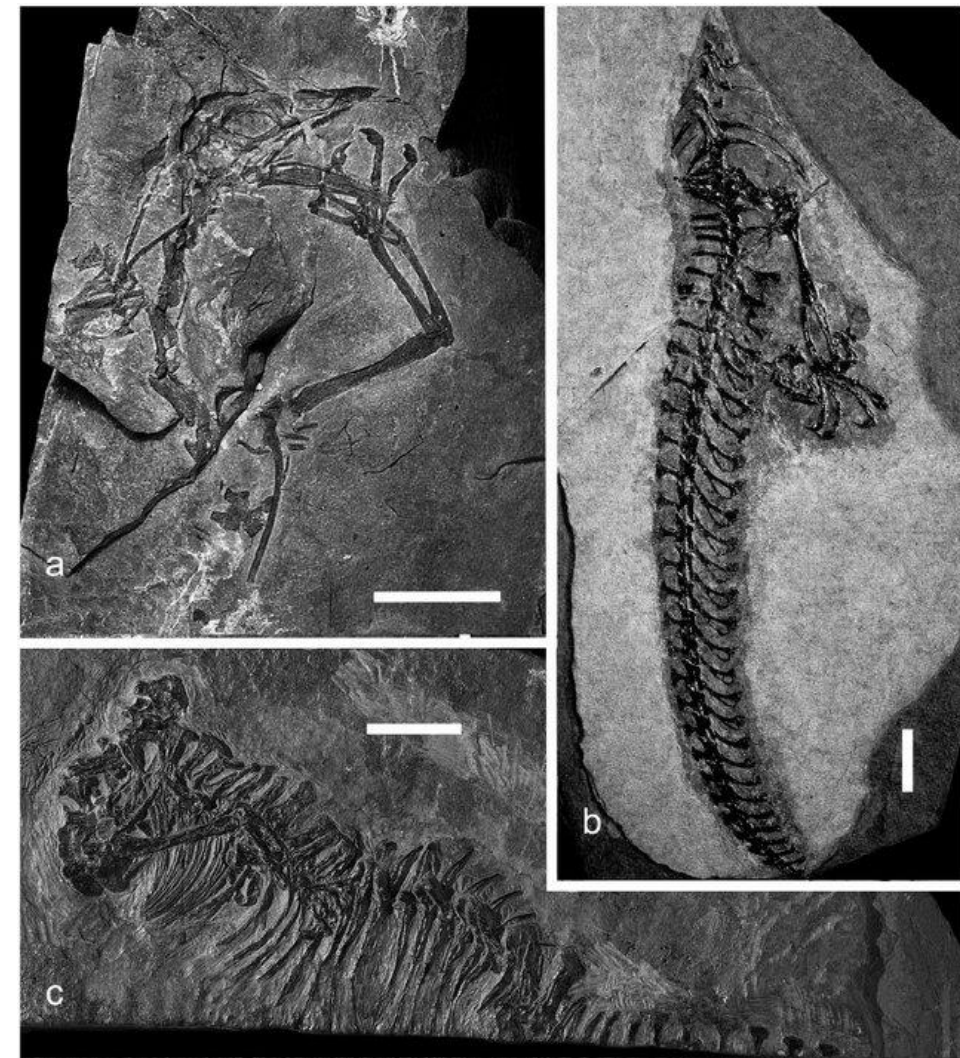
Fruitafossor, un piccolo mammaliforme del Giurassico (150 Ma).
Notare le similitudini di omero, scapola e unghie con quelle di mammiferi fossori attuali. Da Luo & Wible (2005) *Science* 308.



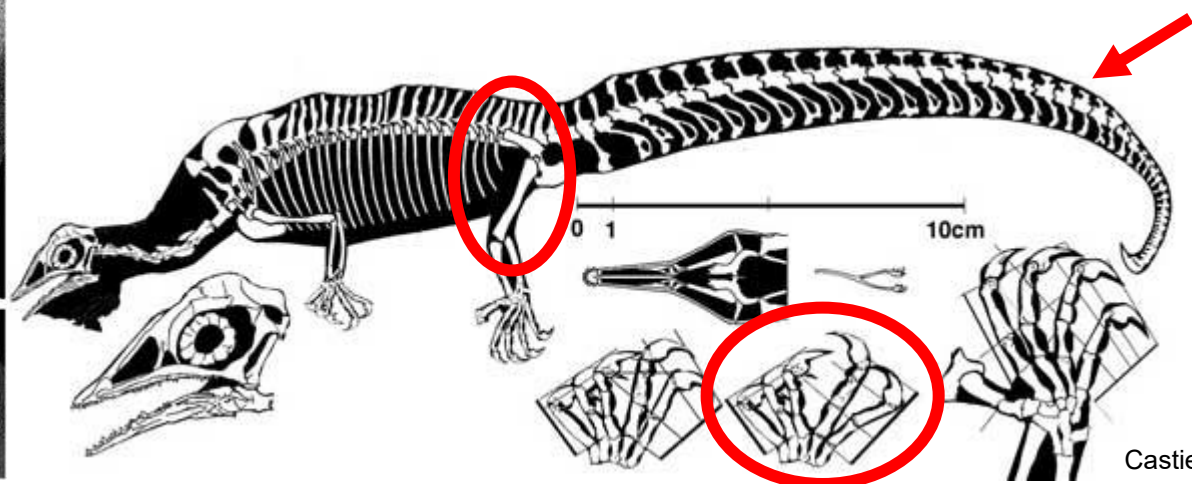
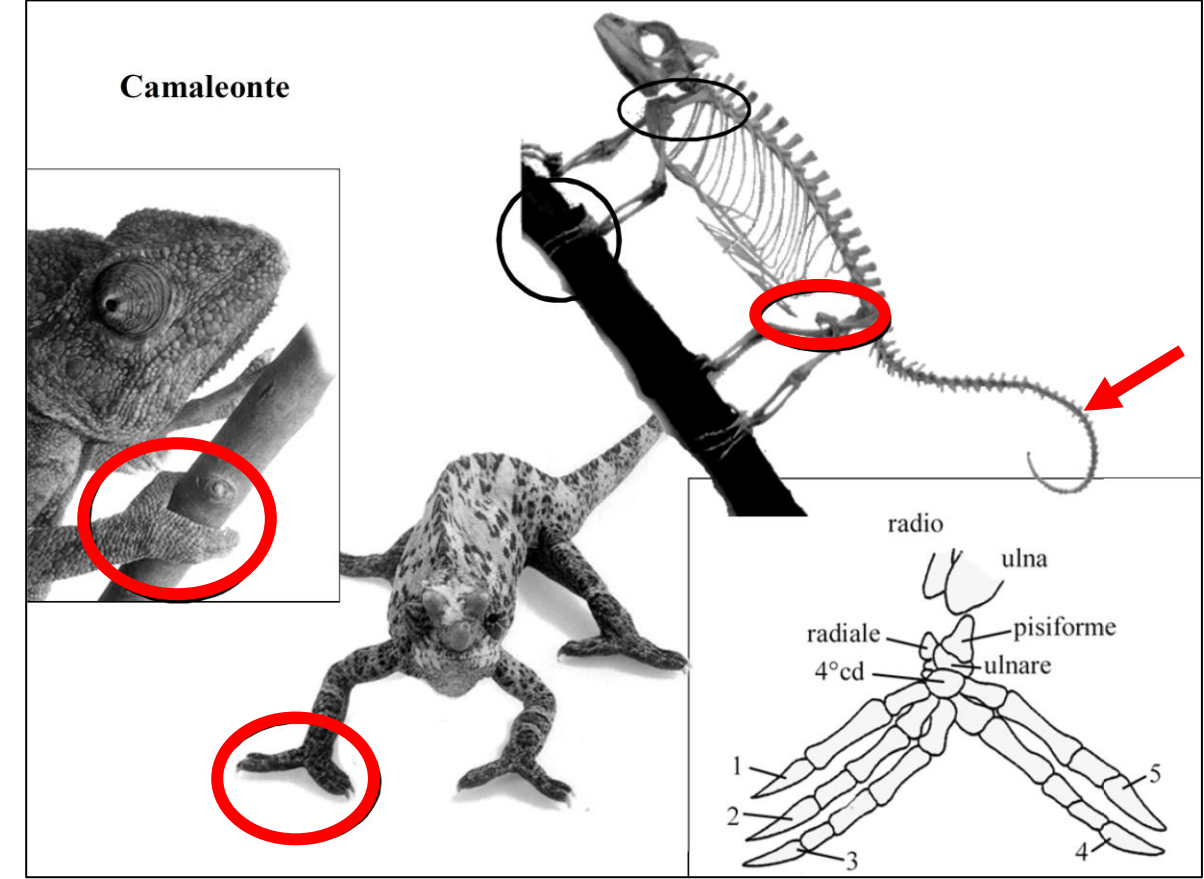
Tendenze evolutive

1. Convergenza adattativa

Adattamenti per la vita arborea



Megalancosaurus, un piccolo rettile del Triassico (230 Ma). Notare le similitudini anatomiche con il camaleonte.

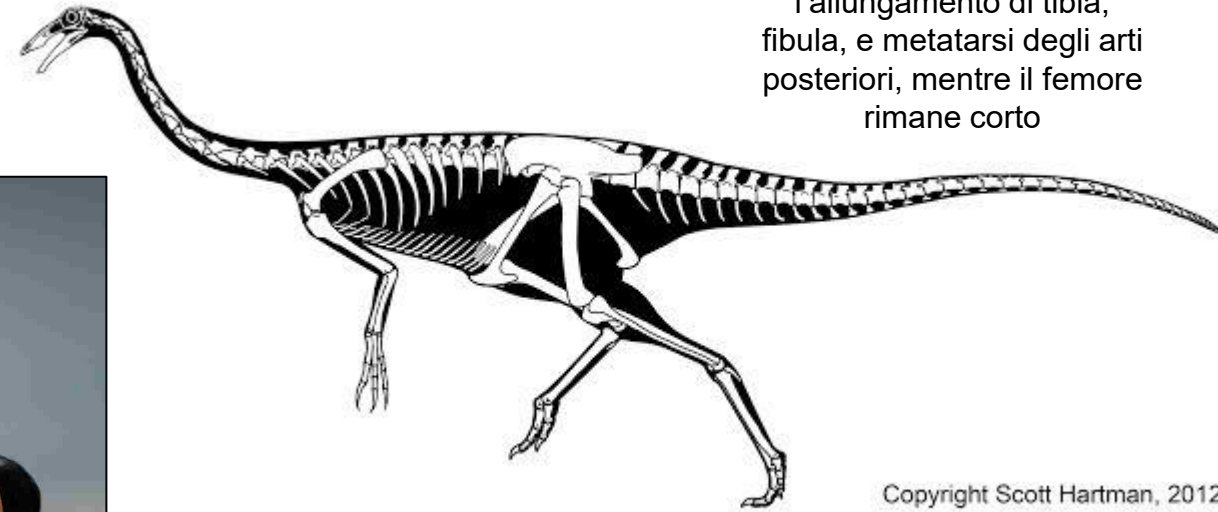
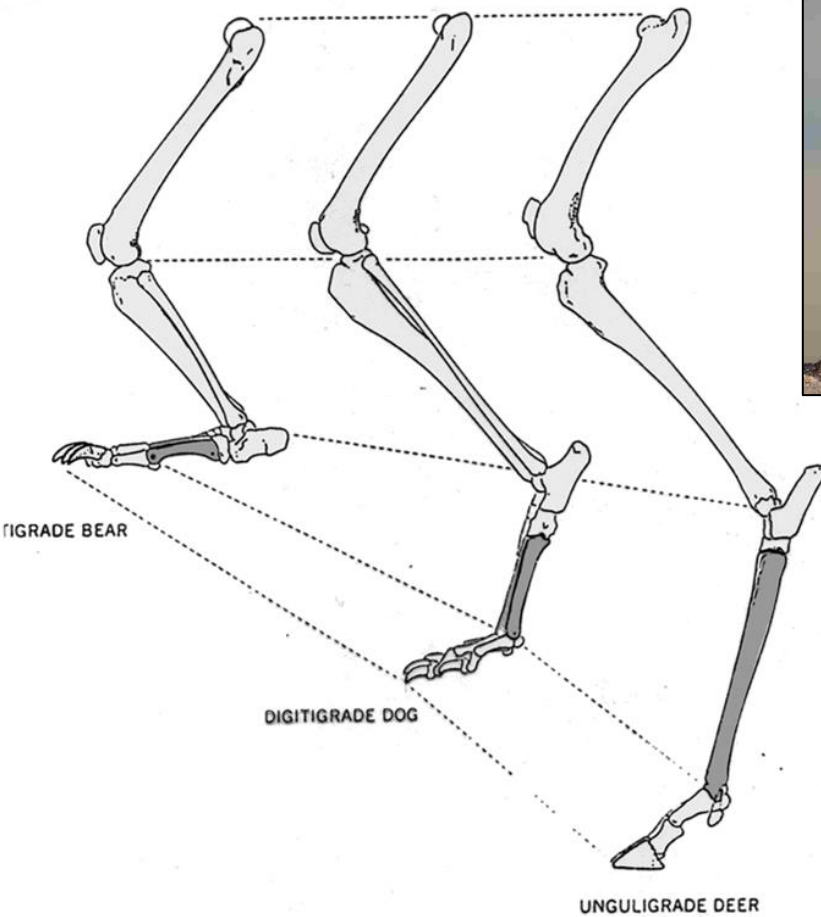


Tendenze evolutive

1. Convergenza adattativa

Adattamenti per la corsa

Evolutisi grazie all'allungamento di alcune ossa degli arti in diversi gruppi di vertebrati.



Tendenze evolutive

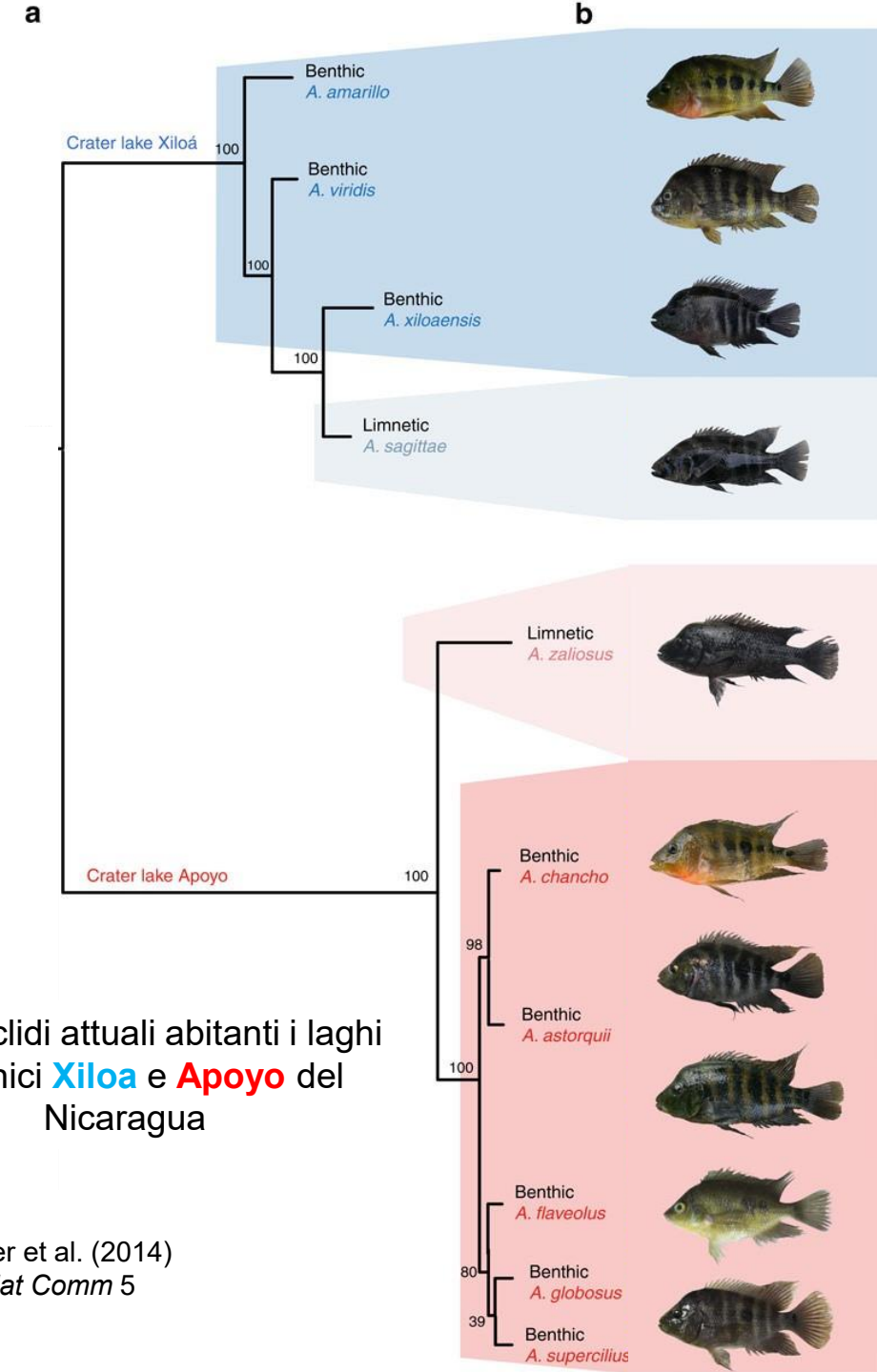
2. Evoluzione parallela (parallelismo)

Specie discendenti da un antenato comune ma geograficamente separate, evolvono indipendentemente e contemporaneamente caratteri morfologici simili in risposta alle stesse opportunità adattative.



Pesci ciclidi attuali abitanti i laghi vulcanici **Xiloa** e **Apoyo** del Nicaragua

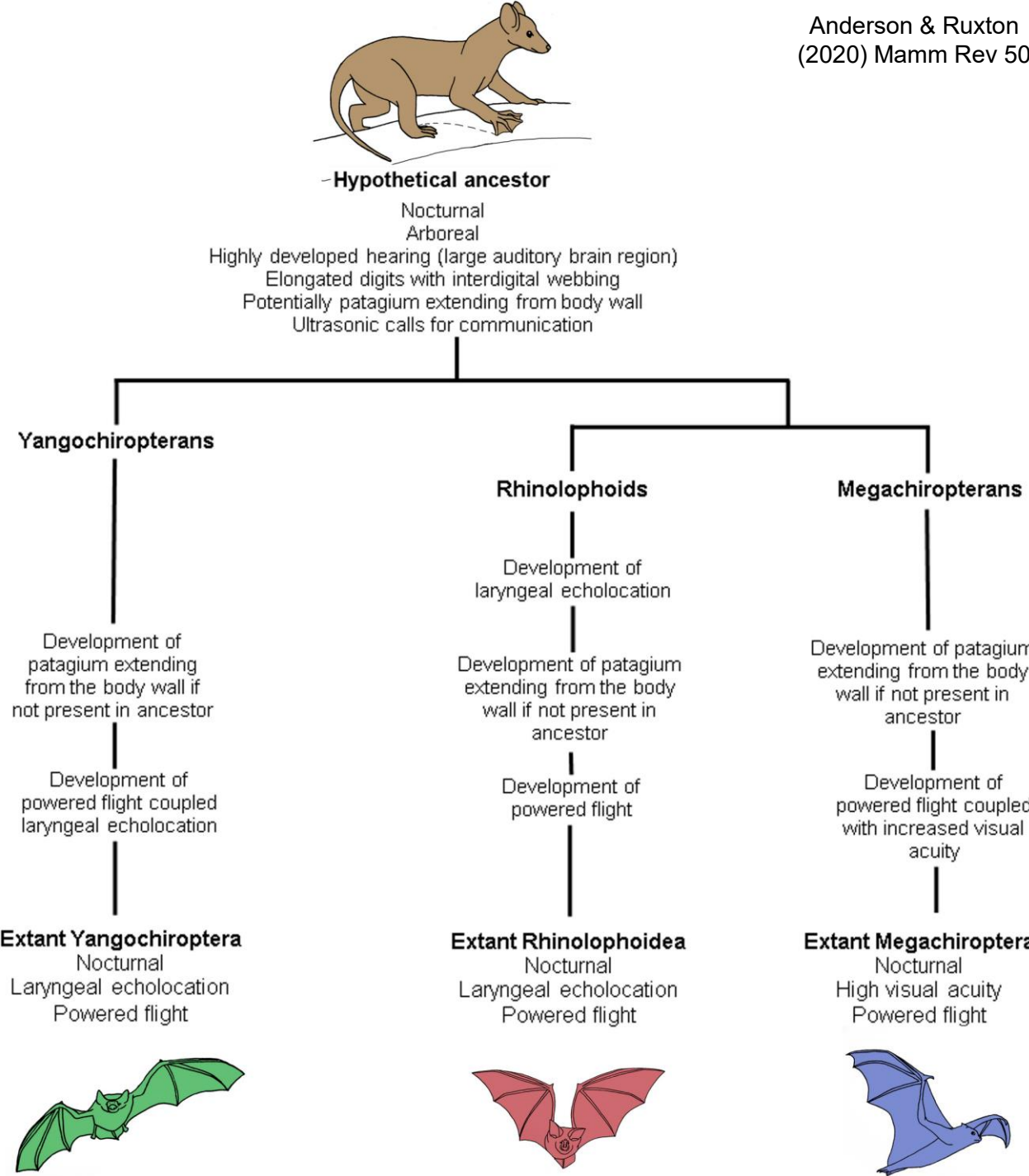
Elmer et al. (2014)
Nat Comm 5



Tendenze evolutive

2. Evoluzione parallela (parallelismo)

La membrana delle ali dei chiroteri si sarebbe evoluta indipendentemente e contemporaneamente nei tre sottordini attuali per evoluzione parallela, in quanto il constraint (vincolo) iniziale (la presenza di membrana interdigitale in un antenato comune) ha "costretto" e "incanalato" l'evolversi di un'ala in un solo modo possibile.



2. Evoluzione parallela (parallelismo)

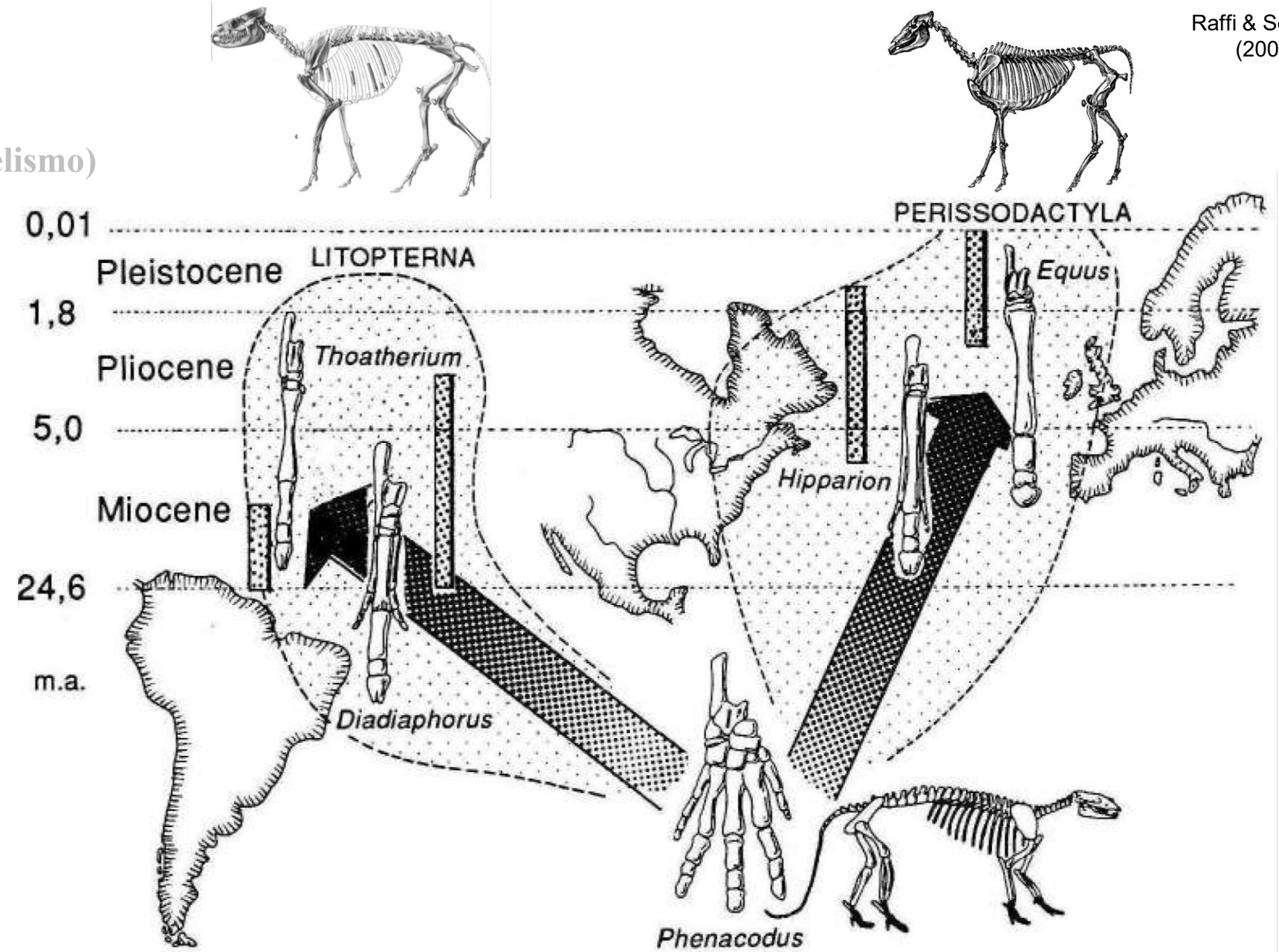


Fig. 4.36 – Evoluzione parallela tra i perissodattili dell'emisfero settentrionale e i litopternidi del Sud America. Entrambi i taxa derivano dal genere *Phenacodus* (da Ziegler, 1983, con modifiche).

3. Evoluzione iterativa

Specie discendenti da un antenato comune ma geograficamente separate, evolvono in tempi (geologici) diversi caratteri morfologici simili, in risposta alle stesse opportunità adattative.



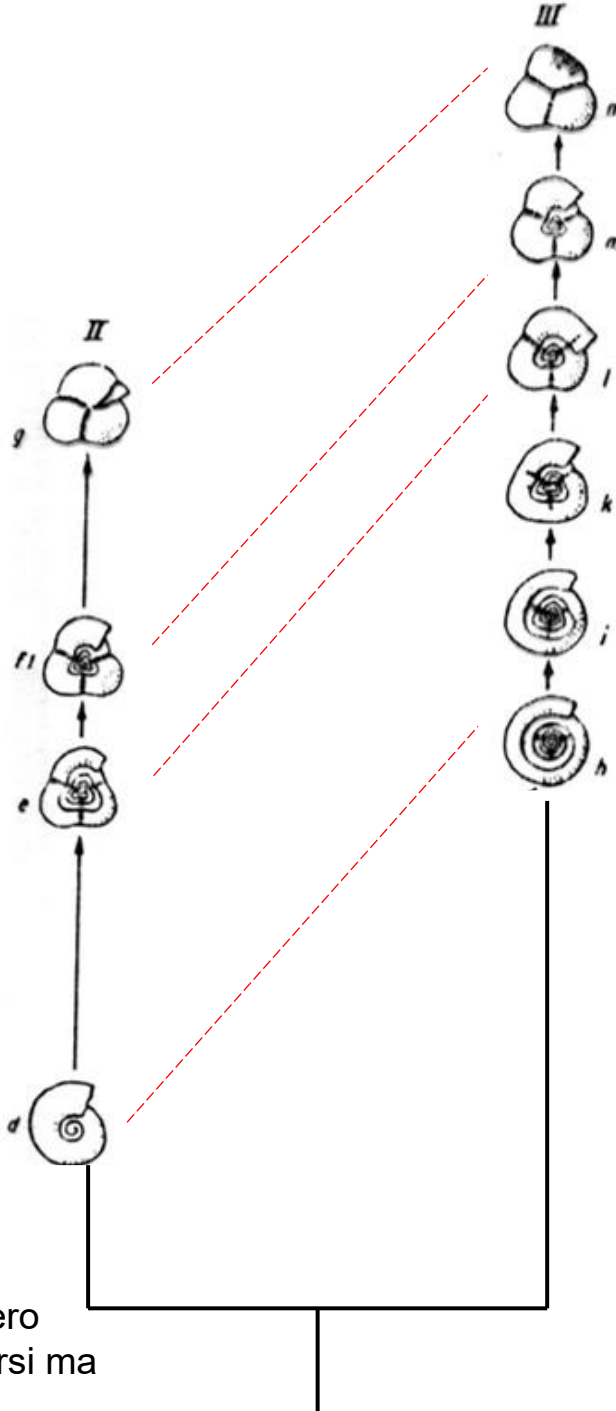
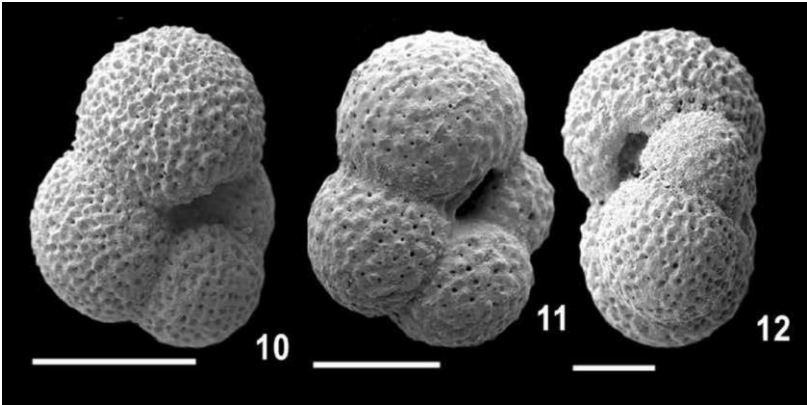
Tylacinus cynocephalus,
marsupiale dell'Australia
originatosi nel Pliocene ed
estintosi in tempi storici



Protylacinus patagonicus,
marsupiale del **Miocene**
dell'Argentina

Tendenze evolutive

3. Evoluzione iterativa



Cenozoic	Quaternary	Holocene	U/L M L/E U/L	Meghalayan Northgrippian Greenlandian Upper		present
						0.0042
Neogene	Pleistocene	Chibanian	M			0.0117
						0.129
						0.774
	Pliocene	Zanclean	L/E			1.80
						2.58
						3.600
	Miocene	Messinian	U/L			5.333
						7.246
						11.63
						13.82
Paleogene	Oligocene	Serravallian	M			15.97
						20.44
						23.03
	Eocene	Langhian	L/E			27.82
						33.9
						37.71
						41.2
						47.8
						56.0
						59.2
	Paleocene	Thanetian				61.6
						66.0

Evoluzione iterativa due diversi lignaggi del foraminifero bentonico del genere *Globigerina* evolutisi in periodi diversi ma che hanno prodotto simili morfologie

4. Braditelia e tachitelia

Organismi diversi possono avere tassi evolutivi diversi, ovvero, alcuni si evolvono e diversificano rapidamente, altri più lentamente. Distinguiamo così:

➤ **Linee filetiche tachiteliche:** hanno tassi evolutivi molto rapidi.

Le linee filetiche tachiteliche sono caratterizzate da:

- breve permanenza nel tempo (circa 1-2 milioni di anni)
- grande numero di specie stenotopiche (con limitata tolleranza fisiologica)
- grande numero di specie che coabitano in uno stesso areale
- tendono a differenziarsi e adattarsi velocemente a tutte le possibili situazioni ambientali.

Questo fa sì che, di solito, **le linee filetiche tachiteliche siano meno suscettibili agli sconvolgimenti ambientali**, poiché i loro rapidi tassi evolutivi rendono più probabile che nascano nuove specie adattate al nuovo ambiente.



Le ammoniti (cefalopodi estinti), i trilobiti (artropodi estinti) e i mammiferi hanno tassi di evoluzione molto alti.

Tendenze evolutive

4. Braditelia e tachitelia

➤ Specie e linee filetiche

braditeliche: hanno tassi evolutivi lenti. Ad es. alcune specie di bivalvi e piante persistono per 10-14 milioni di anni. Il genere di brachiopode *Lingula* persiste quasi immutato

dal Cambriano (~500 Ma) !

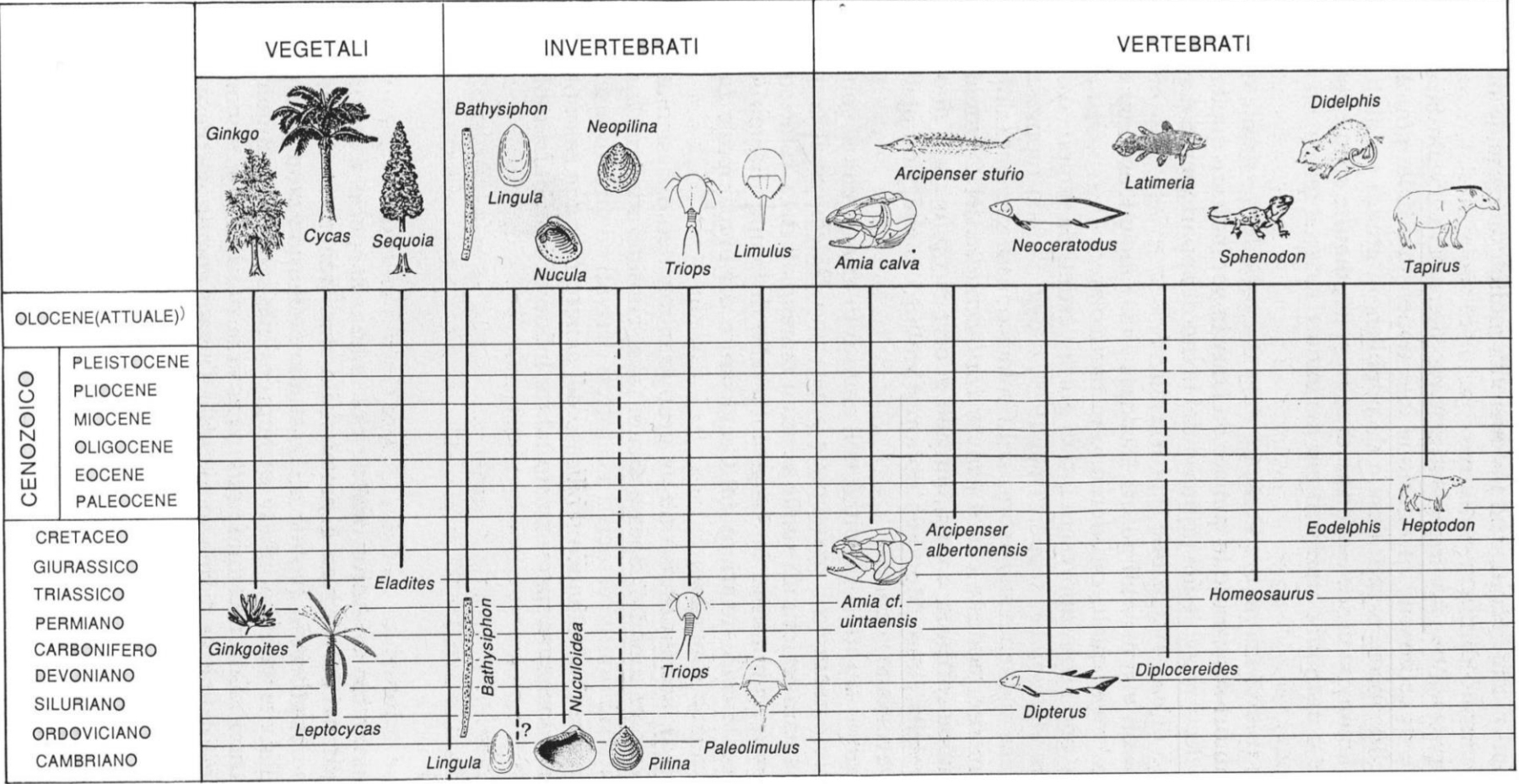


Fig. 4.47 – Alcuni classici casi di fossili viventi. Le linee continue indicano l'effettiva distribuzione stratigrafica dei generi interpretati come fossili viventi; le linee tratteggiate indicano la distribuzione stratigrafica dei più antichi rappresentanti dello stesso gruppo tassonomico.

- Tassi evolutivi lenti fanno sì però che le singole specie o i lignaggi braditelici siano più suscettibili agli sconvolgimenti ambientali, poiché i loro lenti tassi evolutivi rendono meno probabile che nascano nuove specie adattate ad un nuovo contesto ambientale.

Tendenze evolutive

4. Braditelia e tachitelia

Per ovviare questo problema, le linee braditeliche sono caratterizzate da:

- gran numero di specie euritopiche (aventi ampia diffusione geografica e ampia tolleranza fisiologica)
- gran numero di specie che non coabitano nello stesso areale

Questo permette alle linee braditeliche di avere più possibilità di persistere nel tempo, in quanto anche se alcuni taxa possono scomparire a causa di sconvolgimenti locali, altri potrebbero permanere in altri habitat non alterati.



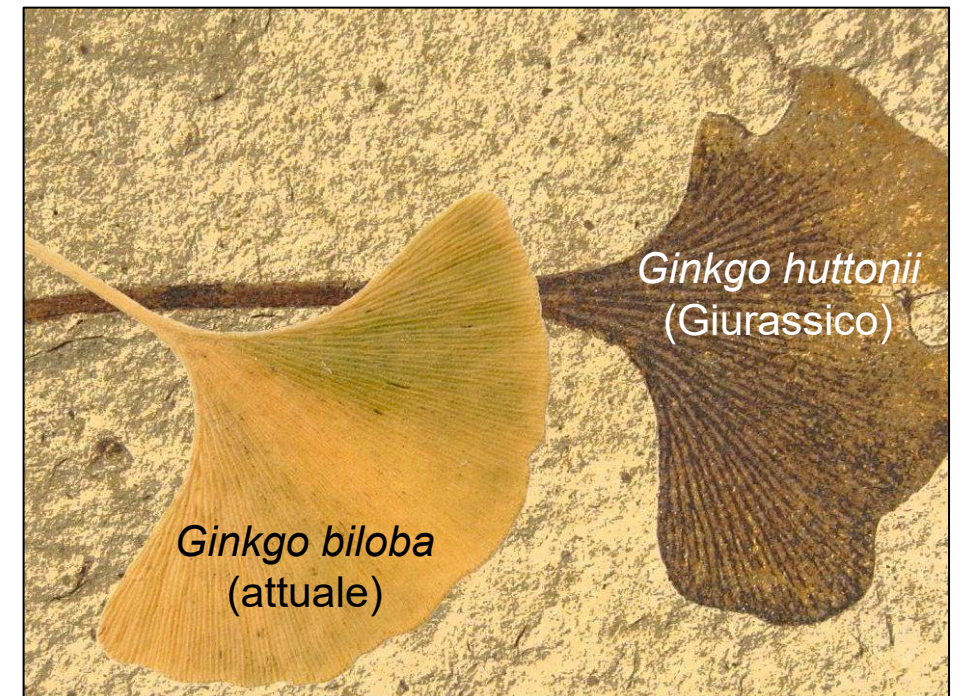
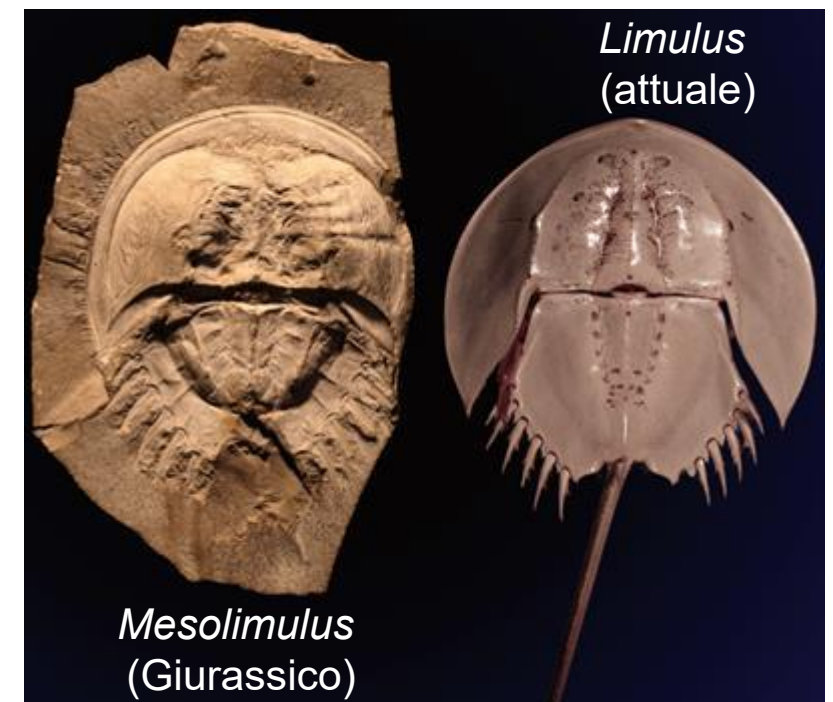
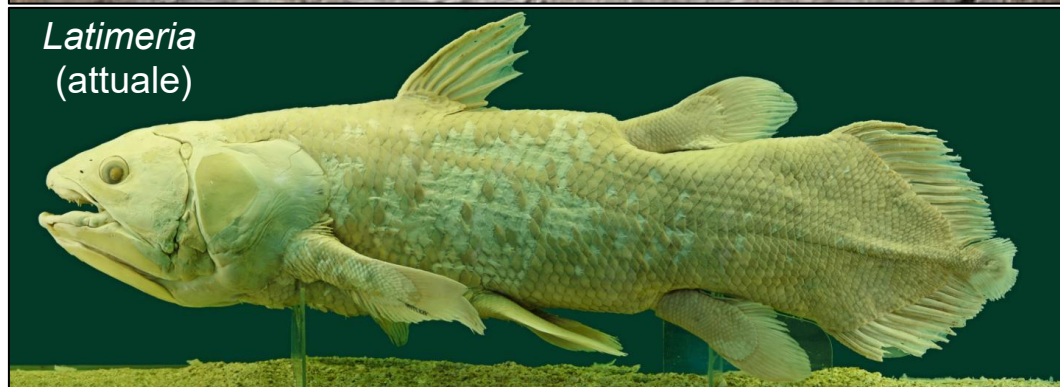
Il brachiopode *Lingula*.
Sopra, un fossile Paleozoico,
sotto, un esemplare odierno.



Tendenze evolutive

4. Braditelia e tachitelia

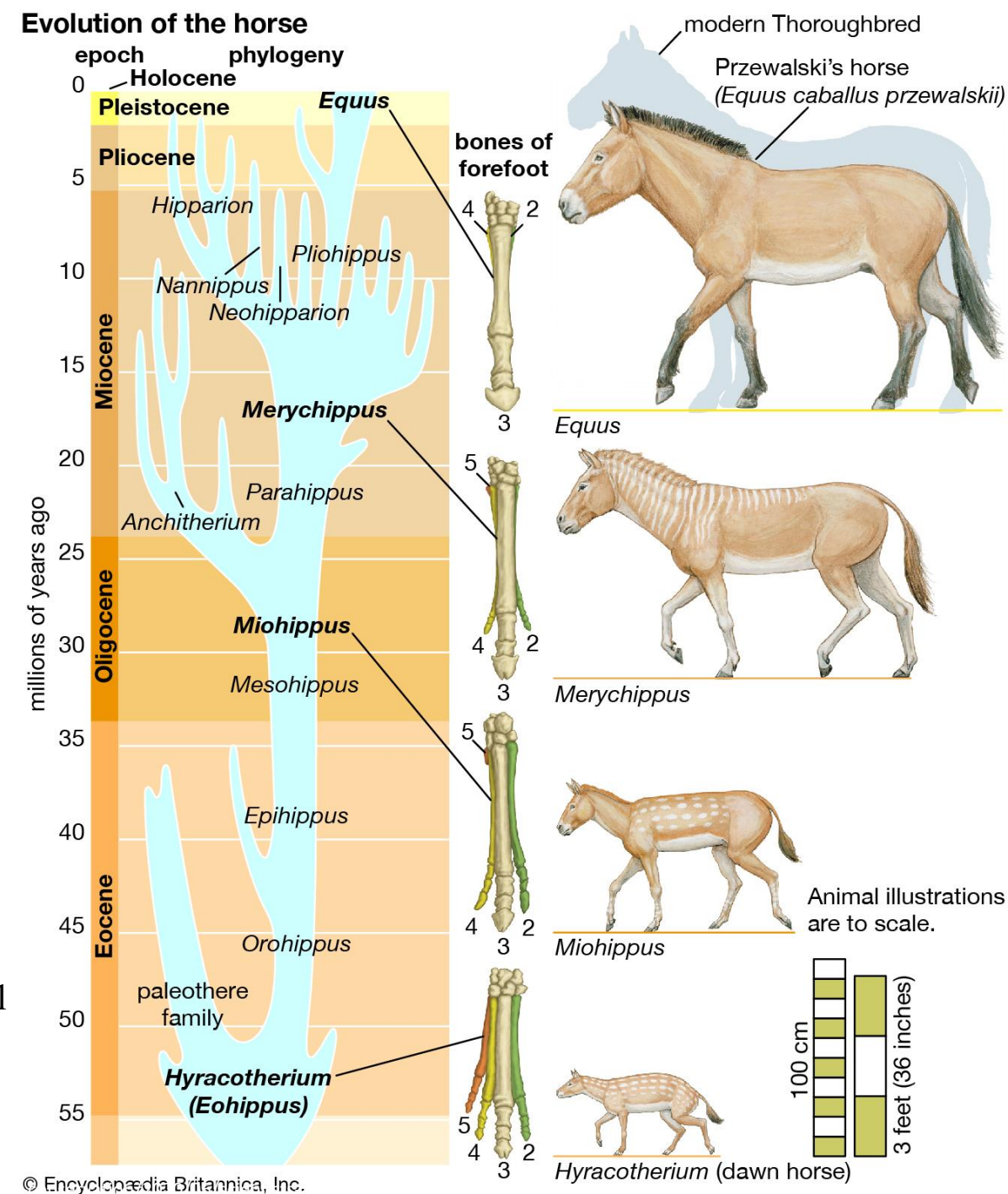
- Un caso estremo di braditelia sono i cosiddetti "**fossili viventi**", specie attuali che sono rimaste apparentemente immutate per milioni di anni.
- Attenzione però! Questo non vuol dire che una specie attuale è la stessa identica specie del passato, né che la loro morfologia sia identica, ma solo che, essendo **taxa braditelici**, i cambiamenti morfologici avvengono così lentamente e sono così minimi che sono (quasi) impercettibili, anche se intercorrono milioni di anni tra due taxa.



5. Aumento della taglia

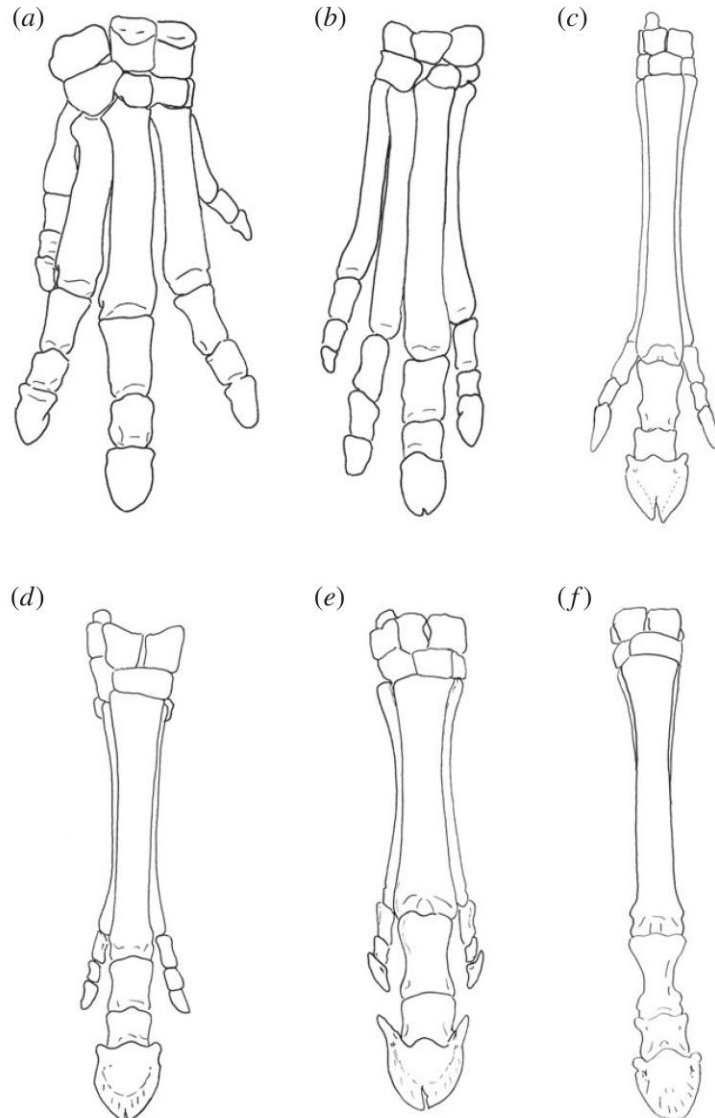
Vantaggi:

- migliore difesa dalla predazione
- imposizione nella competizione sessuale, per il territorio e le risorse
- migliore protezione della prole (=maggiori possibilità di tramandare il proprio patrimonio genetico)

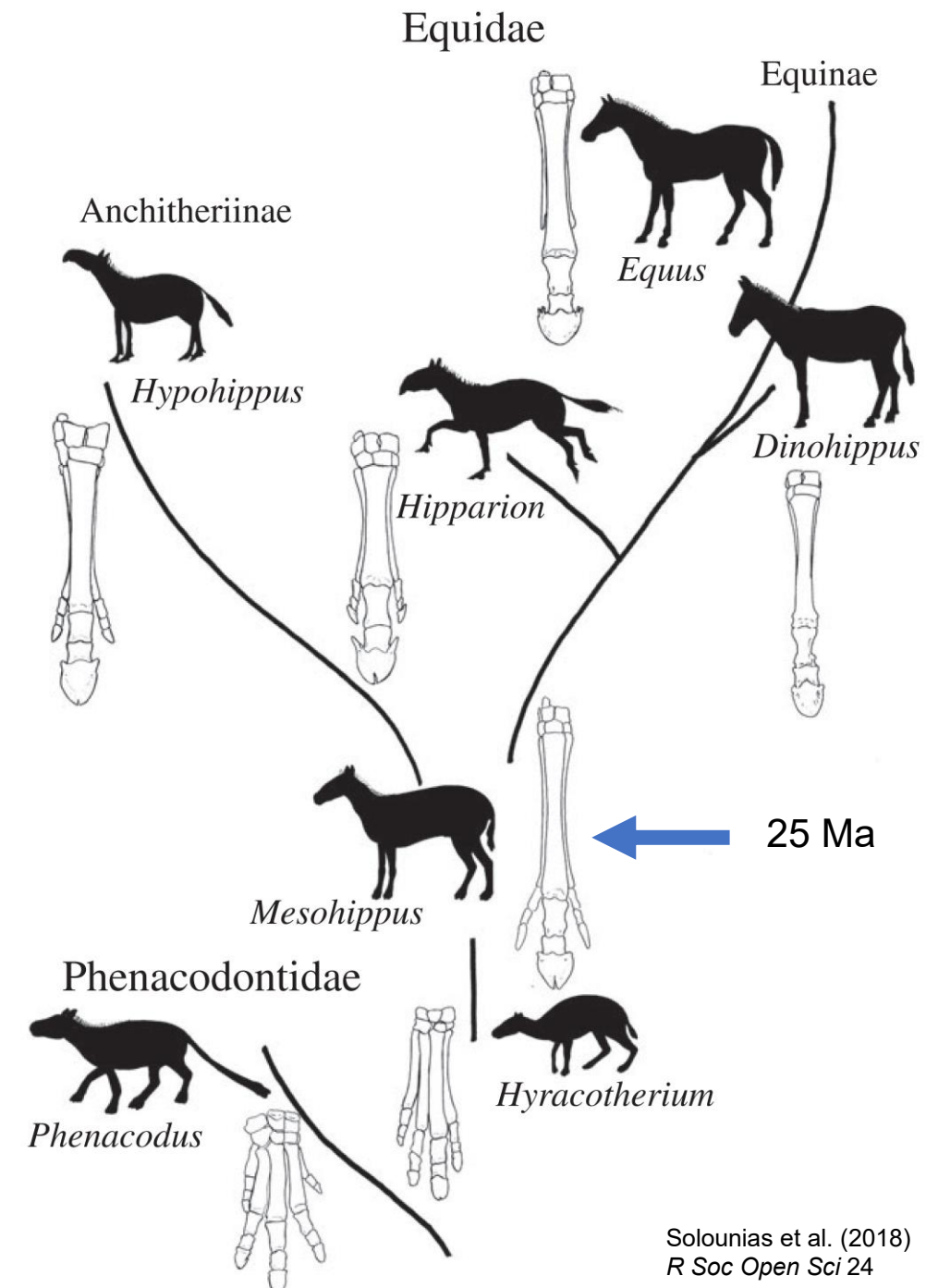


Tendenze evolutive

5. Aumento della taglia



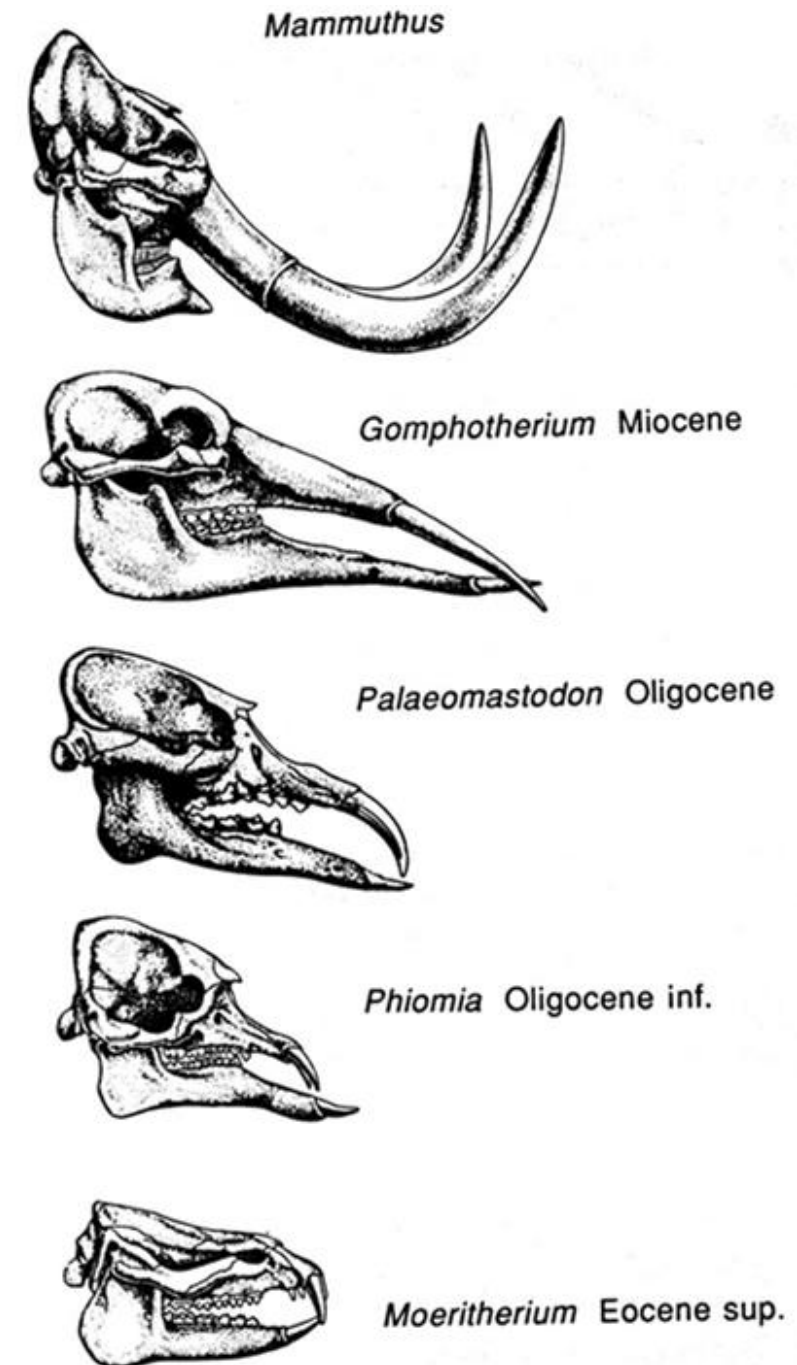
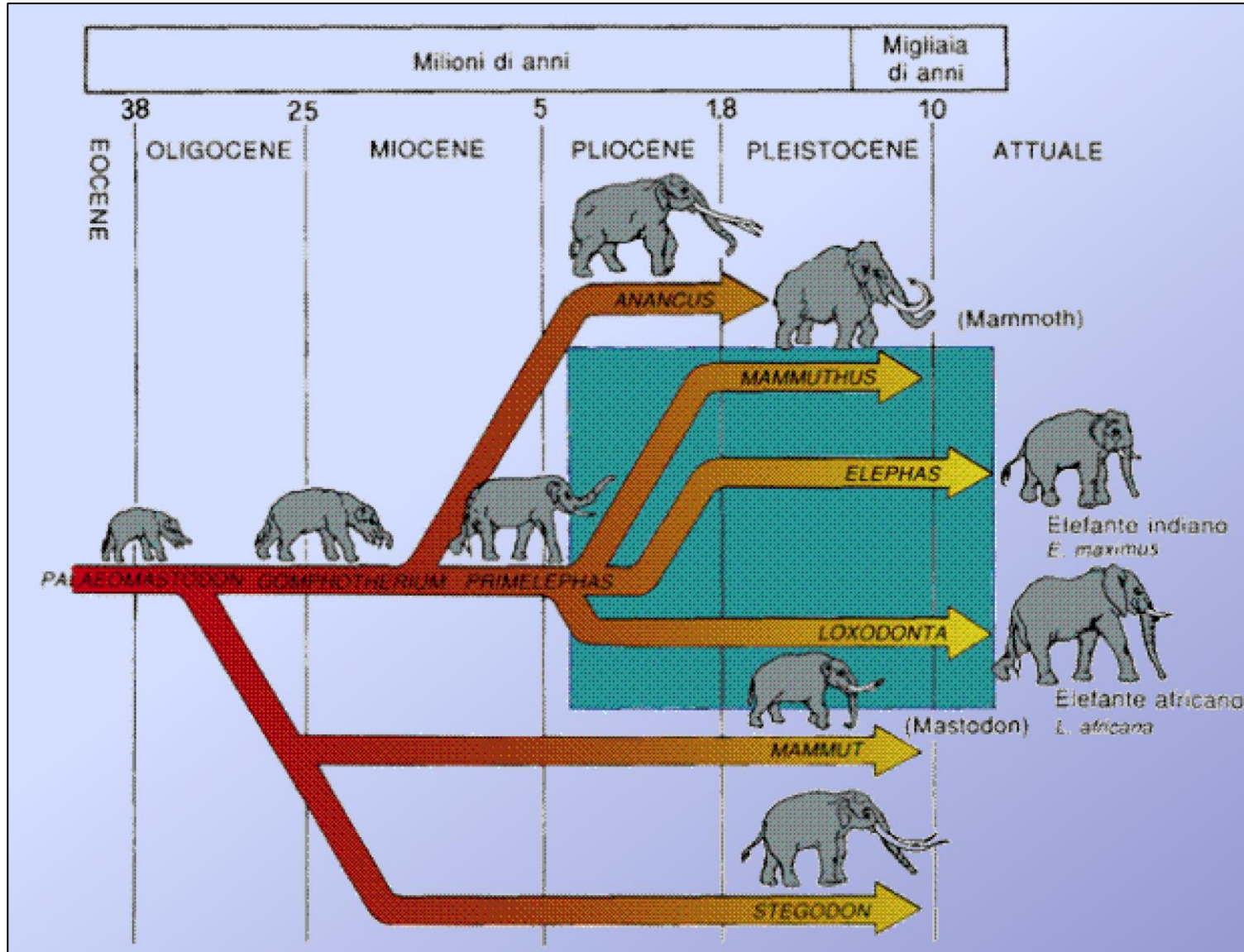
L'aumento della taglia nei cavalli è dovuto al passaggio da un ambiente di foresta ad uno di steppa, come dimostra la riduzione del numero di dita e l'allungamento degli arti come adattamento alla corsa in spazi più aperti. La radiazione principale coincide con la comparsa delle praterie a graminacee, avvenuta durante il Miocene, circa 25 milioni di anni fa, segnando il passaggio dagli equidi mangiatori di foglie a quelli brucatori.



Tendenze evolutive

5. Aumento della taglia

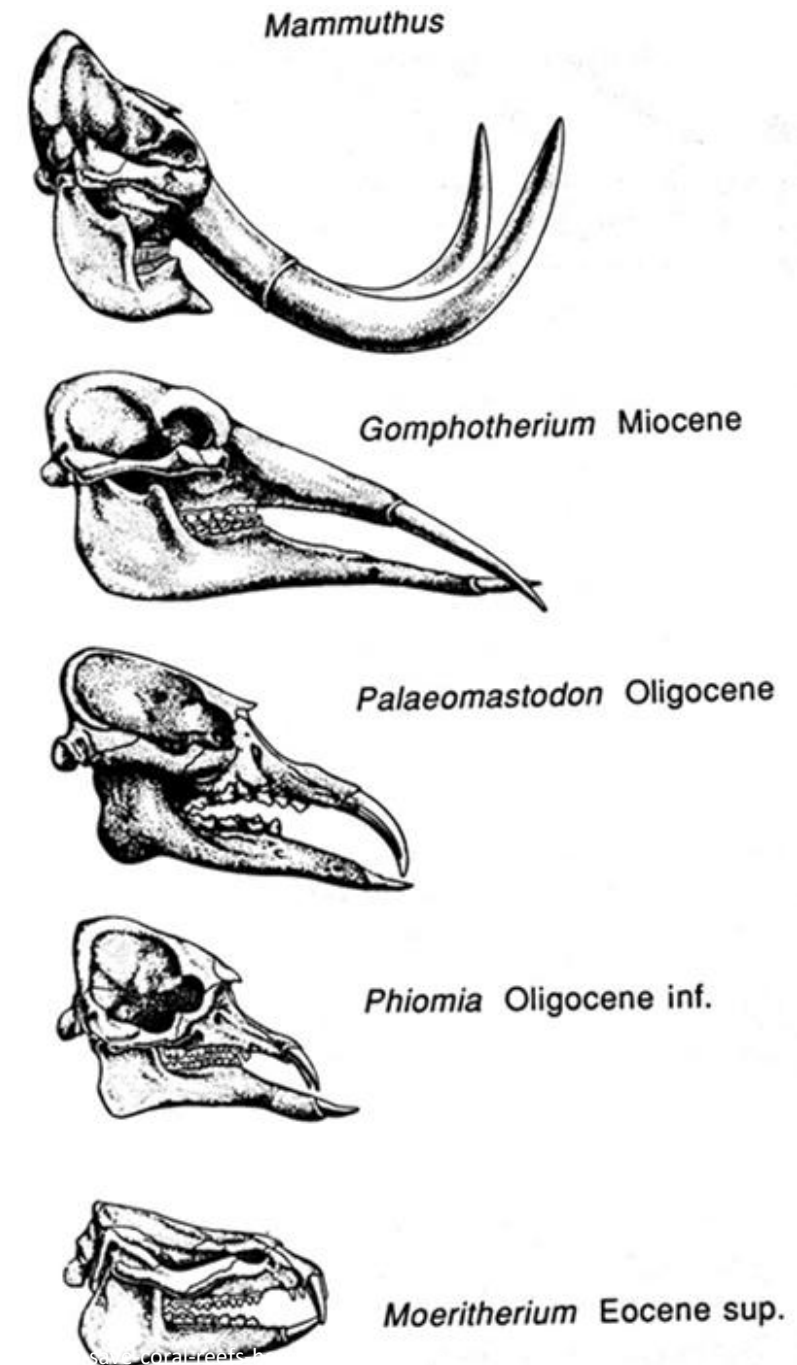
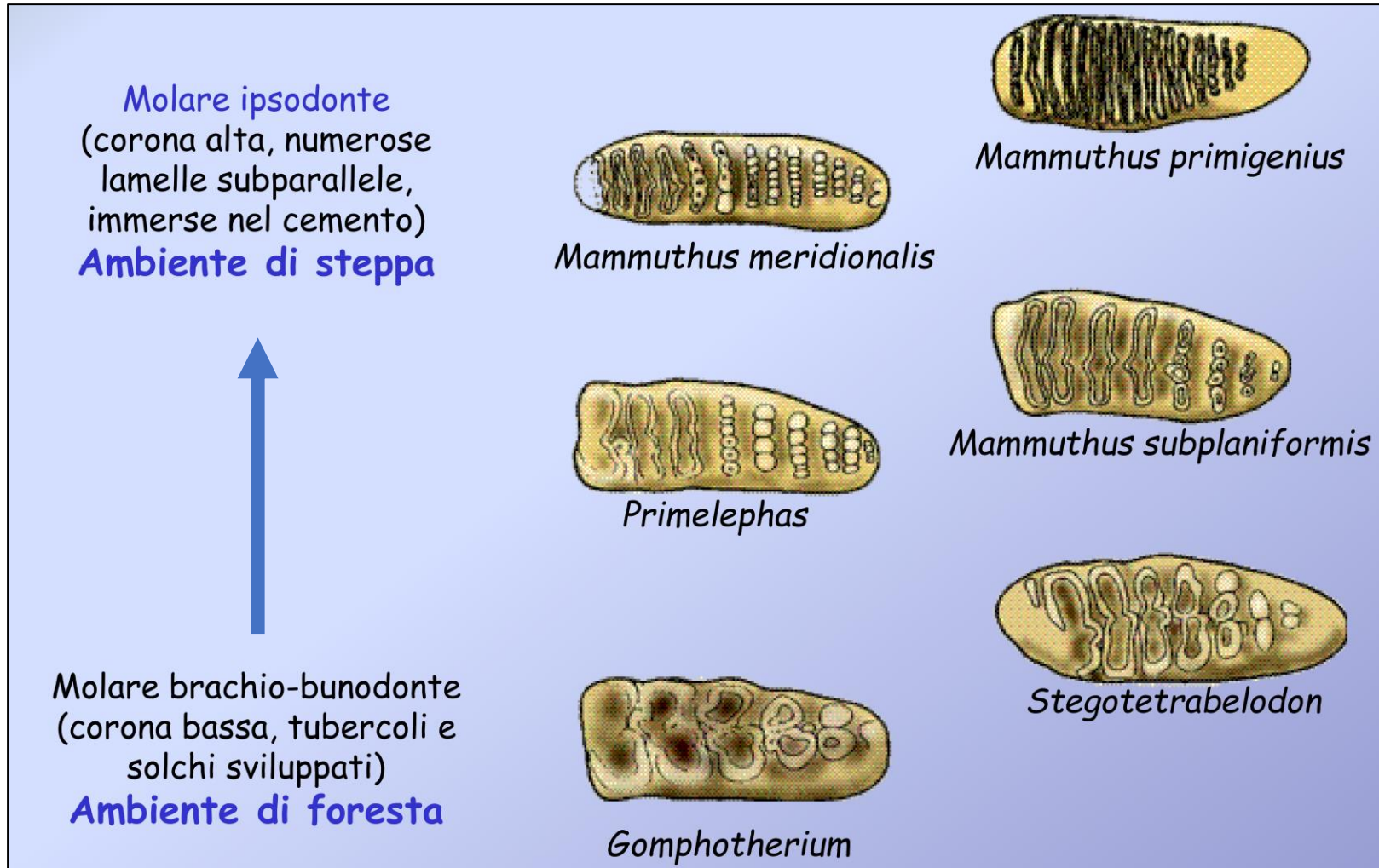
L'evoluzione dei proboscidati nel Cenozoico. Gli antenati degli elefanti attuali avevano dimensioni molto più piccole (1 metro di altezza al garrese) rispetto ai loro discendenti.



Tendenze evolutive

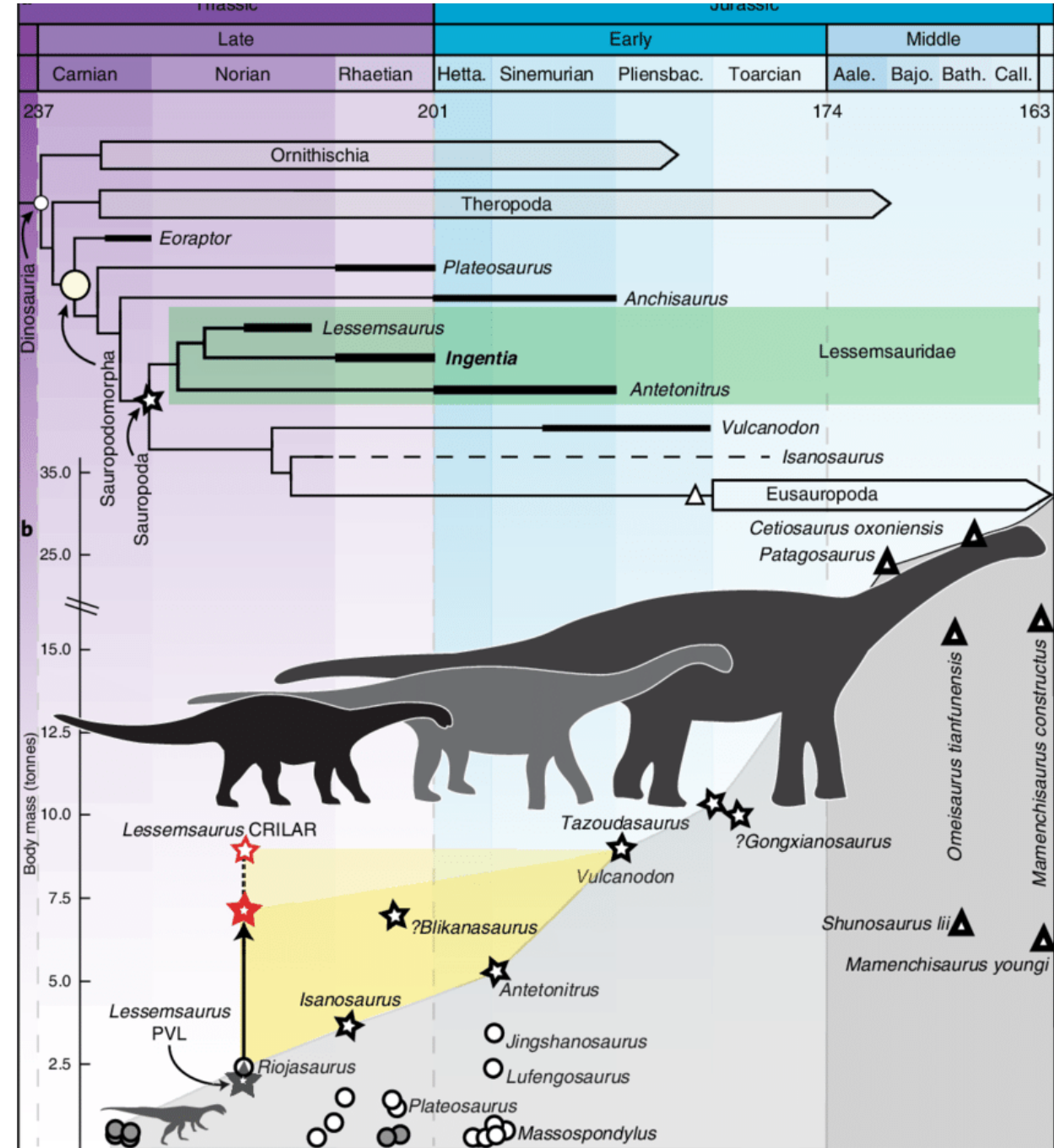
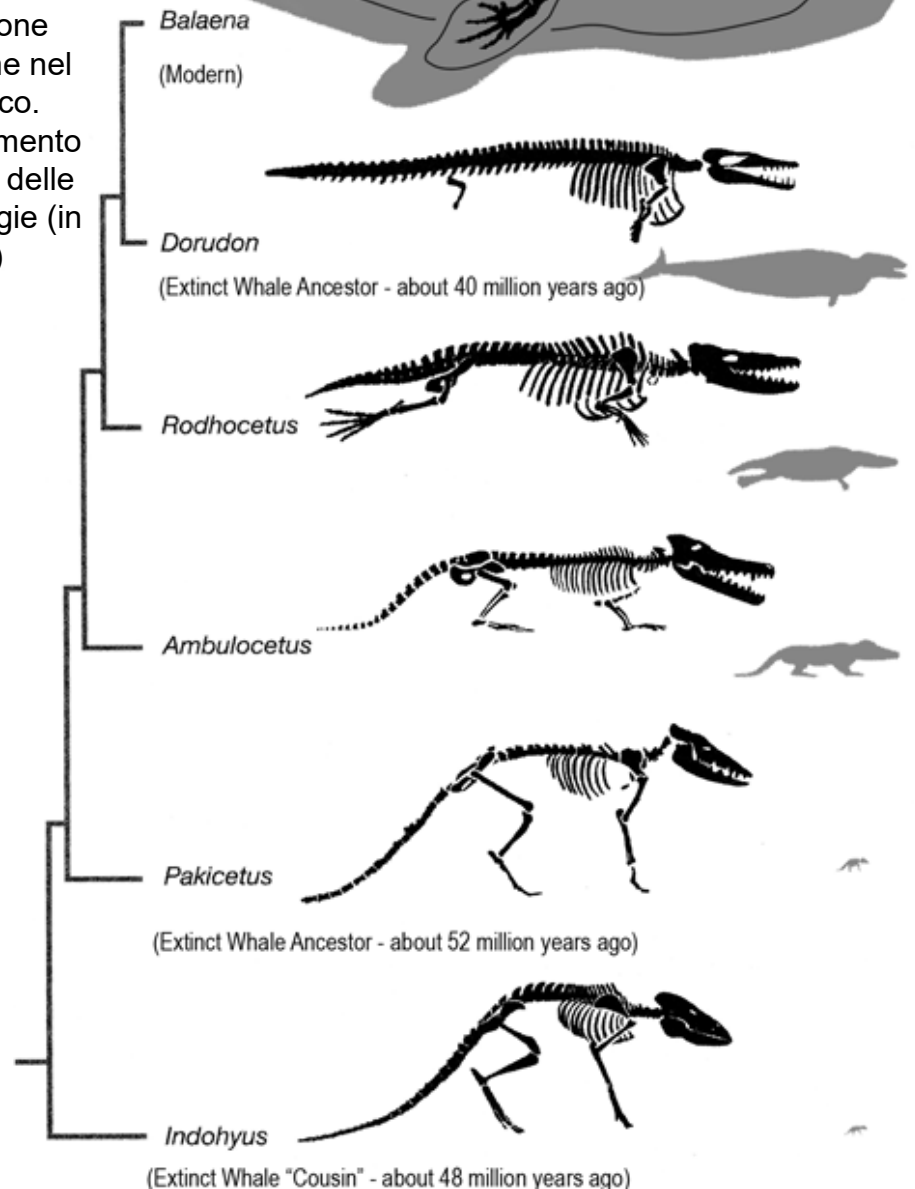
5. Aumento della taglia

L'aumento della taglia negli elefanti è stato anch'esso dovuto al passaggio da un ambiente di foresta ad uno di steppa, come dimostra il cambiamento nella morfologia dei denti a seguito del cambio di dieta.



Tendenze evolutive

L'evoluzione delle balene nel Cenozoico. Notare l'aumento della taglia delle sagome grigie (in scala)



L'evoluzione dei dinosauri sauropodi nel Triassico e nel Giurassico.

Tendenze evolutive

5. Aumento della taglia

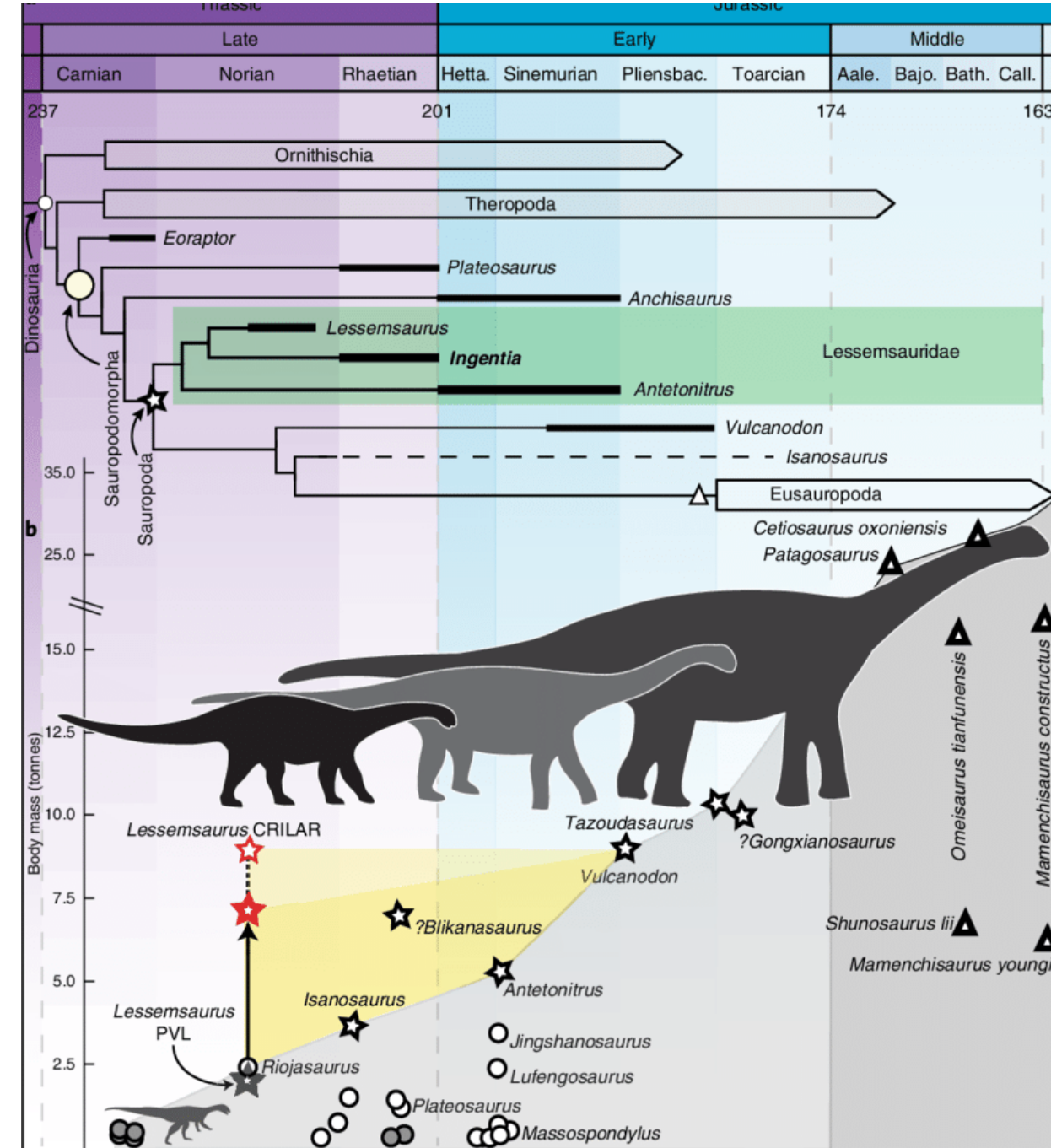
Perché allora le specie non si accrescono oltre un certo limite?

Perché la tendenza non è vantaggiosa indefinitamente, a causa di una serie di limiti anatomici e fisiologici che porterebbero a **svantaggi** che aumentano in maniera direttamente proporzionale all'aumentare della taglia:

- Aumento del peso: limita la resistenza degli arti e i movimenti.
- Risorse: più si è grandi più le specie devono nutrirsi e quindi trascorrere più tempo per la ricerca di cibo (e meno per altro).

Perché non tutti i lignaggi seguono questo trend?

- Non tutti i lignaggi vivono in ambienti dove i diversi fattori biotici (es. cibo) e abiotici (es. spazio, temperatura, ecc) permettono l'aumento della taglia.
- Inoltre, i vincoli anatomici, ambientali ed etologici, impediscono nella maggior parte dei casi l'aumento della taglia.



L'evoluzione dei dinosauri sauropodi nel Triassico e nel Giurassico.

Tendenze evolutive

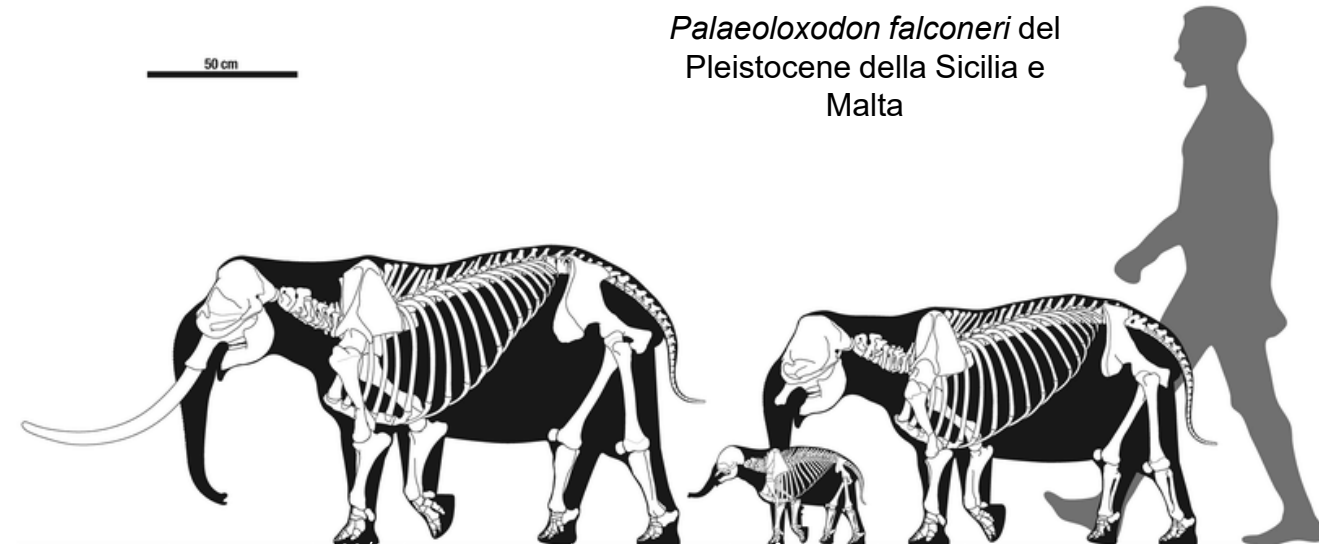
5. Aumento della taglia

Reversibilità della tendenza

- Al contrario di altre tendenze evolutive (ad es. la convergenza adattativa), l'aumento della taglia **non è irreversibile**.
- Lo dimostra il fenomeno del **nanismo insulare**, la tendenza verso una diminuzione delle dimensioni, giustificabile con l'adattamento ad ambienti con limitate risorse (es. isole).



Homo floresiensis, una piccola specie di ominide vissuta nelle isole dell'Indonesia fino a 50.000 anni fa, a confronto con *Homo sapiens*.



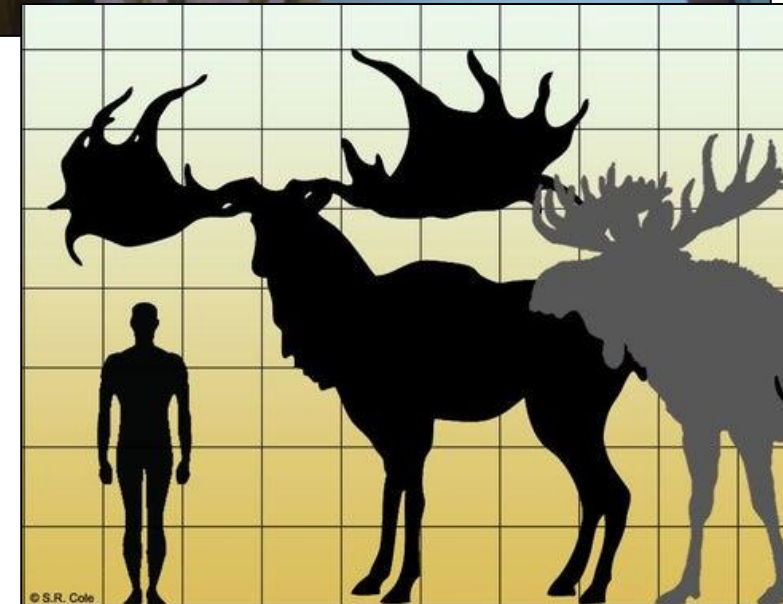
Palaeoloxodon falconeri del
Pleistocene della Sicilia e
Malta

6. Ipertelia

- Se le condizioni ambientali rimangono stabili per lungo tempo, o sono vincenti nella selezione sessuale, alcune specie tendono a divenire iperspecializzate.
- In questo contesto, alcune strutture morfologiche come denti, corna, ecc. possono andare incontro ad un **aumento delle dimensioni (sviluppo ipertelico)**.
- Organismi iperspecializzati sono però poco tolleranti alle variazioni ecologiche, andando spesso incontro ad estinzioni a seguito di cambiamenti repentini dell'habitat.

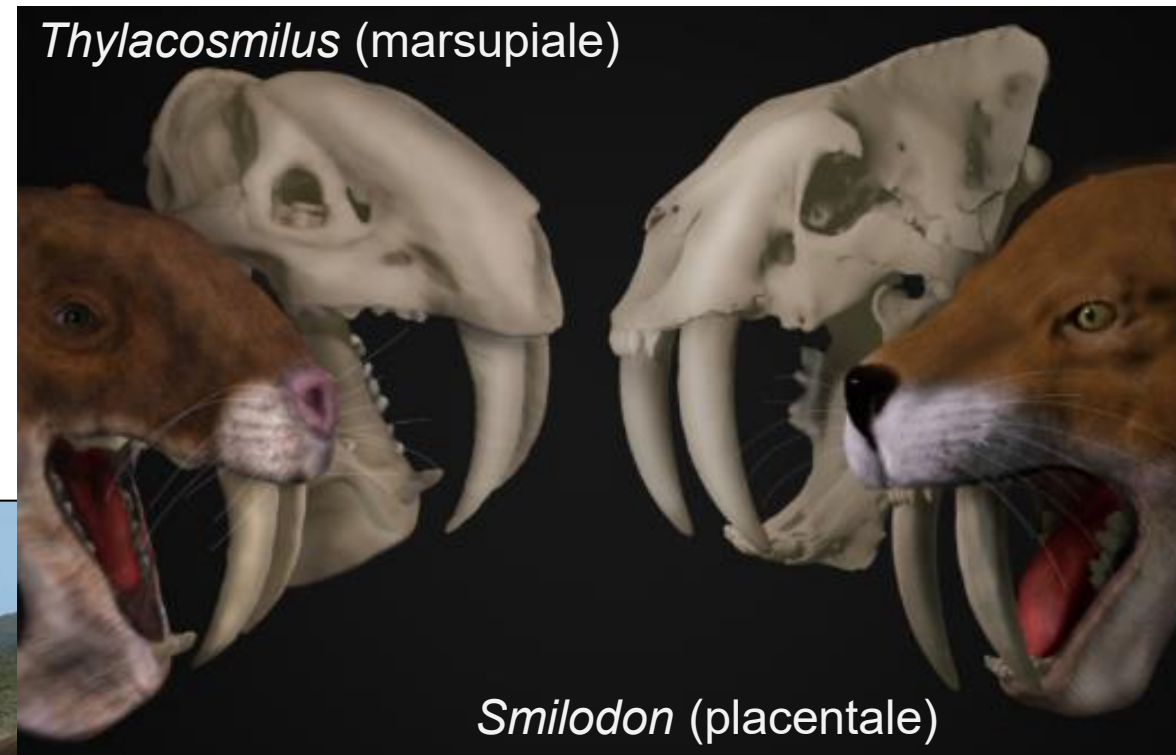


Megaloceros, un genere di cervidi vissuti in Europa e Nord America fino a 9.000 anni fa, a confronto con *Homo sapiens* e un alce attuale. L'aumento delle dimensioni delle corna fino a 4 metri fu probabilmente dovuto a selezione sessuale.



6. Ipertelia

Smilodon è un genere di felini vissuti in Nord America dal Pleistocene (2,5 Ma). Il cranio e i denti erano specializzati nella caccia a grandi animali. In maniera convergente questa ipertelia era presente anche in alcune specie di marsupiali carnivori, come *Thylacosmilus*.



6. Ipertelia

Ipertelia ed estinzioni

- In passato, alcuni autori ipotizzarono che l'estinzione di certe specie fosse stata causata proprio dallo sviluppo, ritenuto abnorme, di alcune strutture, che sarebbero risultate nel tempo ingombranti e quindi **non adattative**.
- In questa ottica si riteneva, ad esempio, che l'estinzione del cervo *Megaloceros*, fosse stata causata dallo sviluppo smisurato dei palchi, che raggiungevano un'apertura di quasi 4 m, che avrebbe impedito la fuga dai predatori in ambienti di foresta.
- O che l'estinzione delle tigri dai denti a sciabola fosse stata causata dall'ingombro provocato dai loro canini.

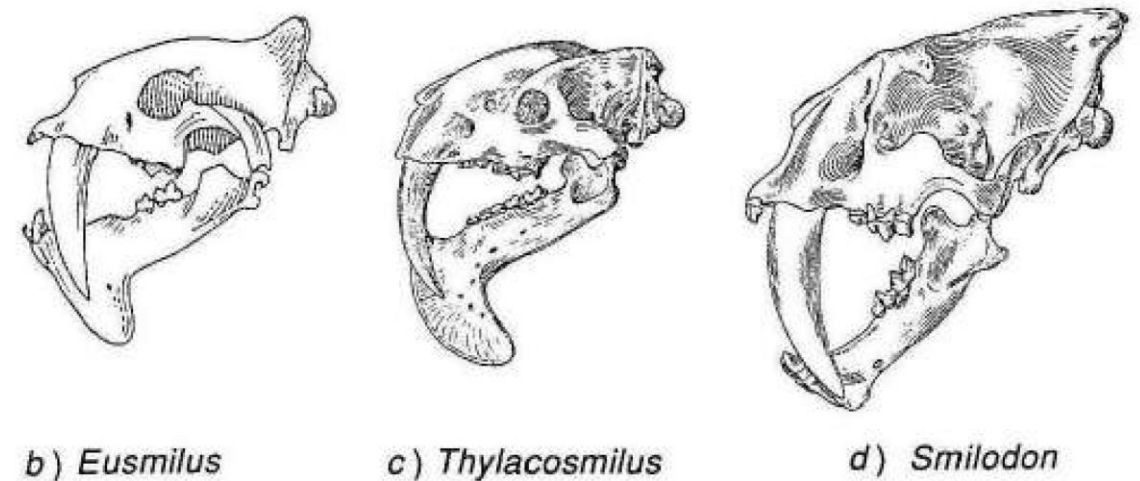
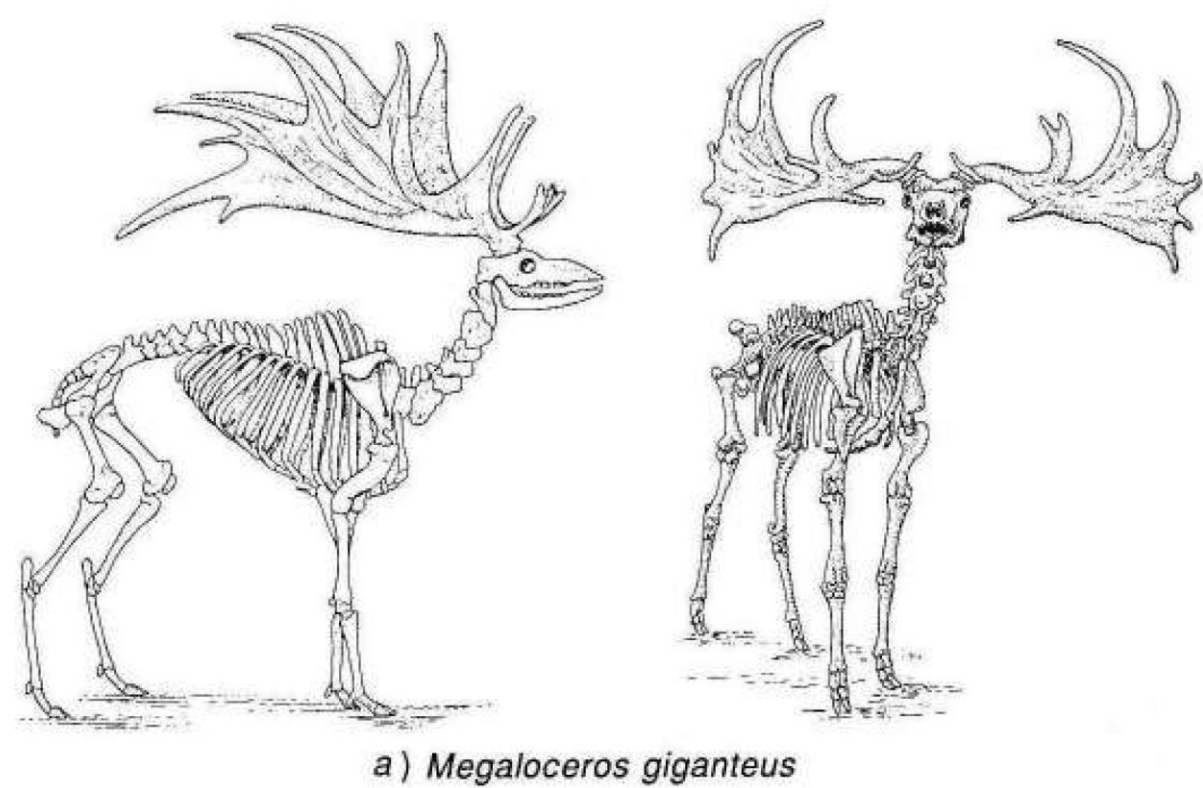


Fig. 4.44 – Alcuni animali estinti considerati erroneamente come esempi di evoluzione diretta all'acquisizione di caratteri non adattativi. a) *Megaloceros giganteus*; b-d) «Tigri dai denti a sciabola», gruppo polifiletico costituito da marsupiali (*Thylacosmilus*) e da placentati (*Eusmilus*, *Smilodon*, ecc.).

Tendenze evolutive

6. Ipertelia

Ipertelia ed estinzioni

- In realtà, non esiste alcun motivo per ritenere che le corna di *Megaloceros* o i canini delle tigri dai denti a sciabola siano diventati caratteri non adattativi.
- Furono invece i rapidi cambiamenti climatici che, modificando la rete trofica, portarono alla loro estinzione:
 - per *Megaloceros* la scomparsa delle praterie e loro sostituzione con tundra subartica.
 - per *Smilodon* e altre tigri dai denti a sciabola la competizione con carnivori meno specializzati o la scomparsa delle loro prede.



Panthera leo spelaea, un felino meno specializzato rispetto a *Smilodon*.



7. Esattamento (o preadattamento)

Tendenza evolutiva per cui un carattere inizialmente evolutosi per una funzione, ne assume più avanti una nuova e indipendente dalla prima.



Il piumaggio compare inizialmente in dinosauri teropodi incapaci di volare, ai fini della termoregolazione e/o display sessuale.

Solo nei loro discendenti, gli uccelli, il piumaggio assumerà una nuova funzione che consentirà il volo.



Limiti e vincoli dell'evoluzione

- Le tendenze evolutive non avvengono in tutte le direzioni ma **sono sempre canalizzate e limitate da vincoli (*constraints* in inglese)**, che "costringono" o "canalizzano" il cambiamento fenotipico in una direzione piuttosto che in un'altra.
- Questo perché **la direzione è stabilita dalla struttura, dalla fisiologia o dalla storia passata (filogenesi)**, anziché dall'adattamento.

Secondo Stephen J. Gould esistono 3 tipi di vincoli (*constraints*) principali:

- 1) strutturali
- 2) funzionali
- 3) storici (o filogenetici)



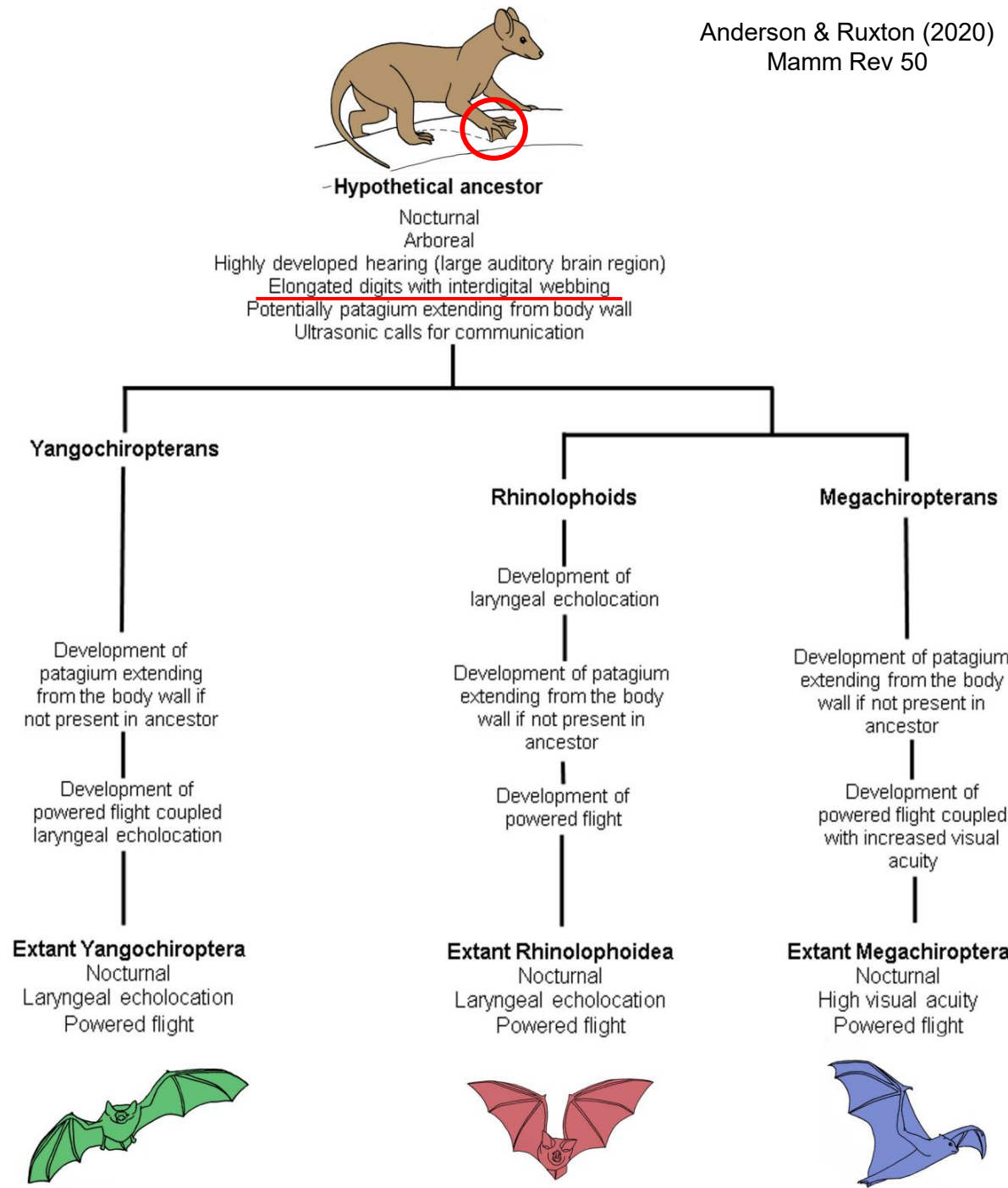
Limiti e vincoli dell'evoluzione

1) Vincoli strutturali

Sono quei vincoli posti dall'architettura morfologica (ossa, muscoli, organi) e dal piano di sviluppo corporeo già esistenti.

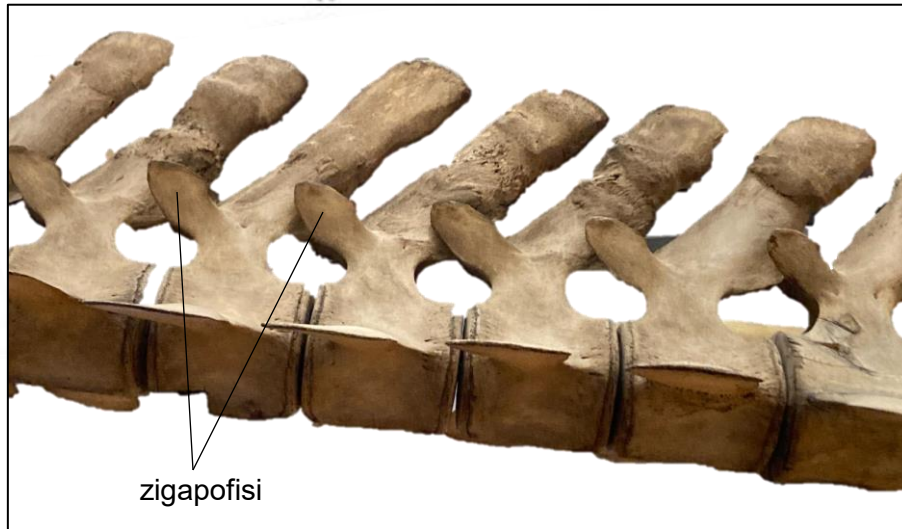
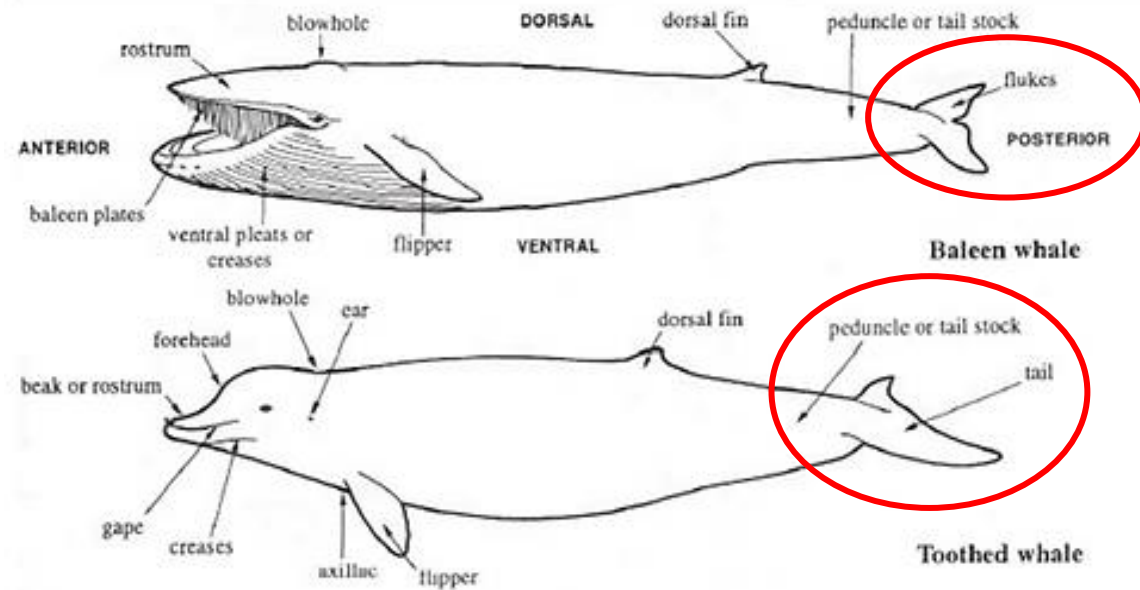


La membrana delle ali dei chiroteri si sarebbe evoluta indipendentemente assumendo una simile morfologia nei tre sottordini attuali, in quanto il **constraint** iniziale era probabilmente la presenza di membrana interdigitale nell'antenato comune.

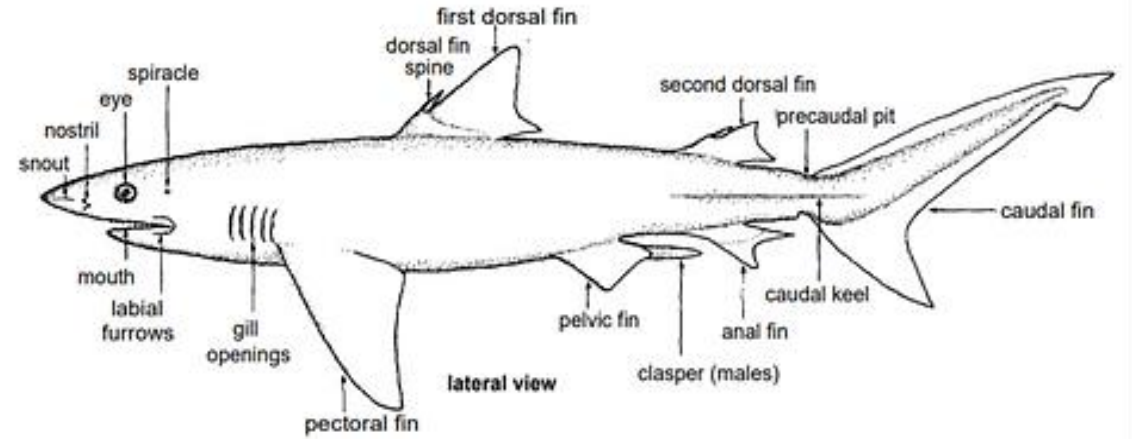


Limiti e vincoli dell'evoluzione

1) Vincoli strutturali



La pinna caudale dei mammiferi acquatici si sviluppa in orizzontale, anziché in verticale come nei pesci, perché nei mammiferi la flessibilità laterale della colonna vertebrale è limitata dalla presenza di processi (zigapofisi) che impediscono il movimento laterale, assenti o poco sviluppati nei pesci.



Limiti e vincoli dell'evoluzione

2) Vincoli fisiologici

Vincoli posti dalla fisiologia dell'organismo:

- un anfibio non può adattarsi ad ambienti terrestri freddi o secchi;
- un bivalve, adattato a respirare e ad assumere nutrienti per filtraggio dell'acqua grazie ai sifoni, non potrà mai adattarsi ad ambienti al di fuori delle acque;
- animali con elevato metabolismo non potranno vivere in ambienti con scarse risorse alimentari.

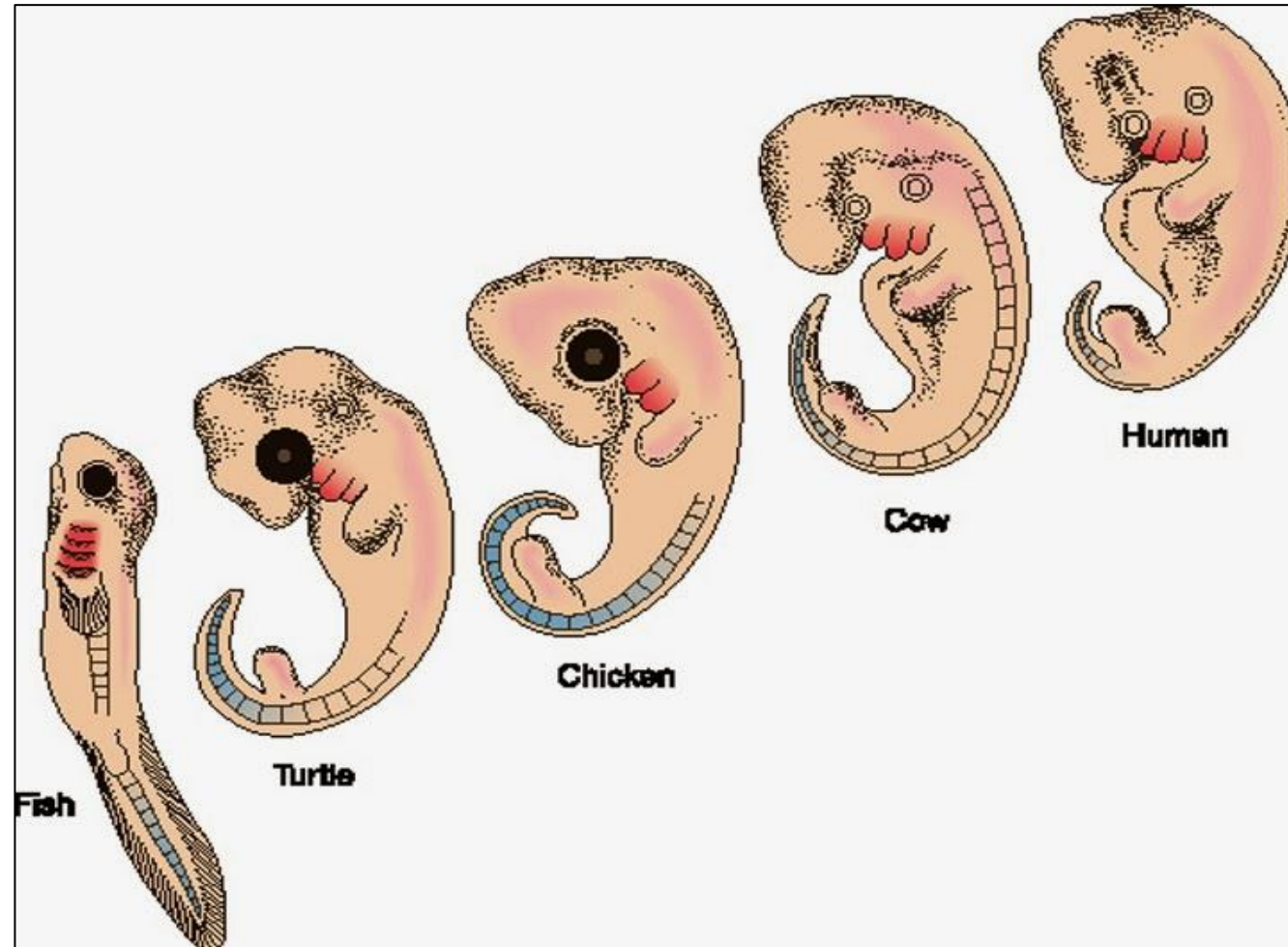


Limiti e vincoli dell'evoluzione

3) Vincoli filogenetici

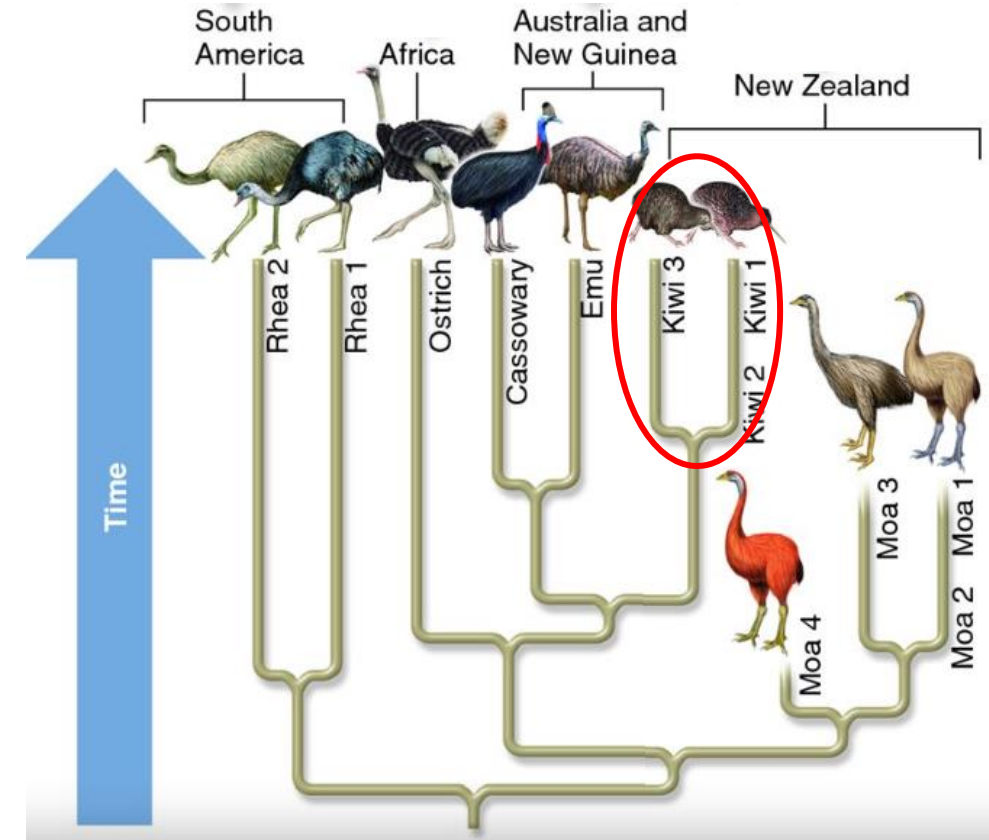
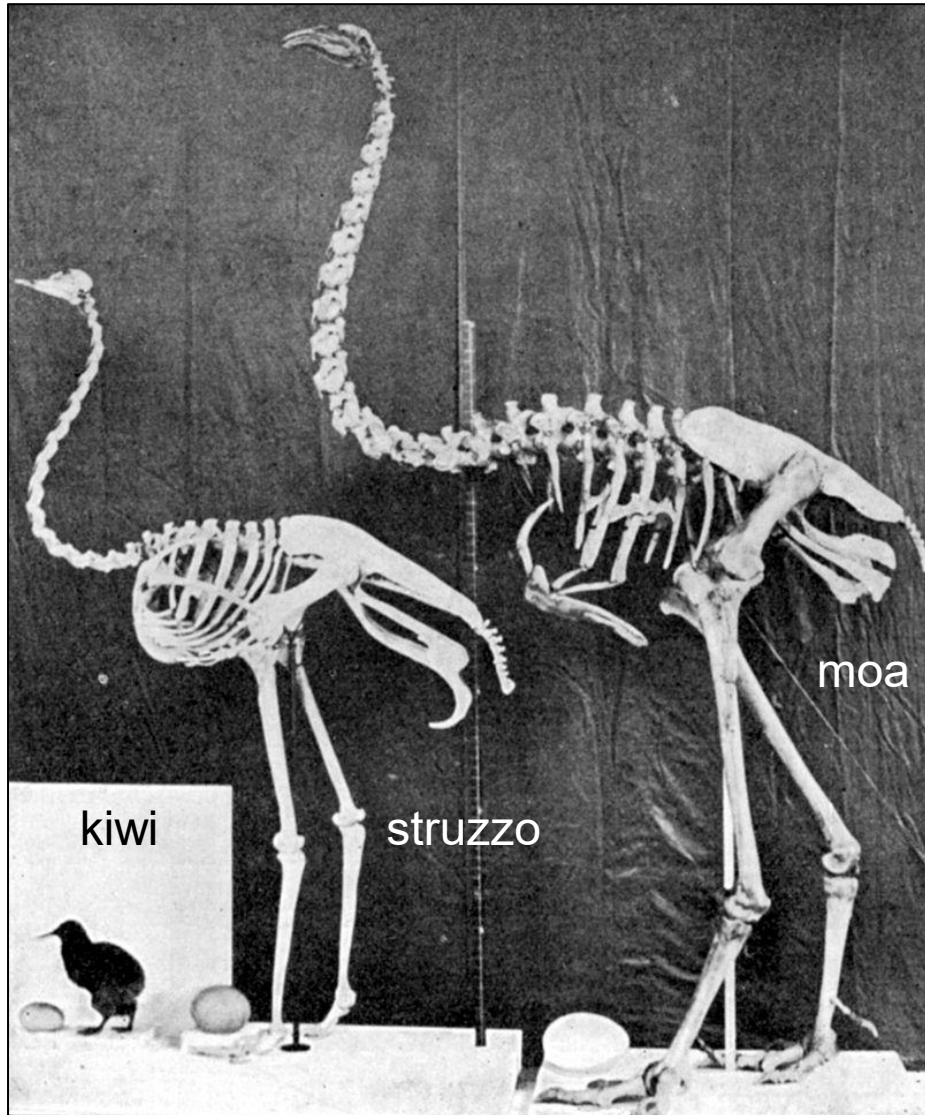
- I vincoli filogenetici sono posti dalla storia filogenetica dell'organismo.
- Essi spiegano la presenza di quelle strutture che non sono un prodotto dell'evoluzione ma emergono come eredità e retaggio della storia naturale delle specie.

Le branchie e la coda presenti nell'embrione umano non hanno una funzione, ma sono il retaggio della nostra evoluzione, che non ha potuto produrre un sistema di sviluppo che saltasse queste fasi.



Limiti e vincoli dell'evoluzione

3) Vincoli filogenetici



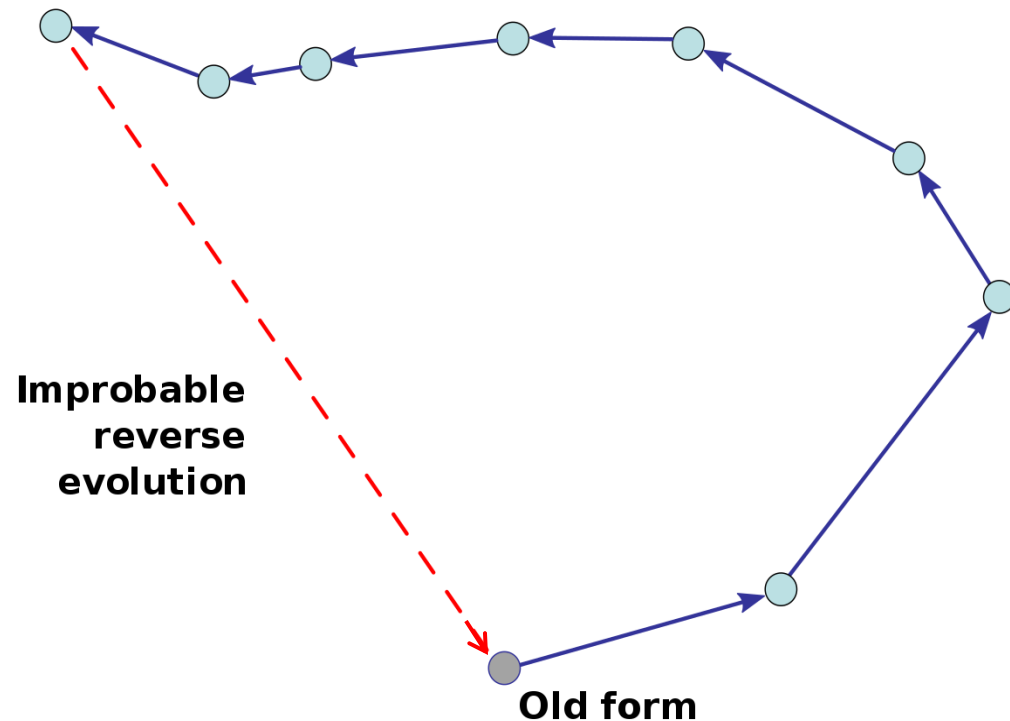
La grande taglia dell'uovo del kiwi non è un prodotto della selezione naturale perchè non ha alcun vantaggio evolutivo. E' solo un retaggio del fatto che i kiwi discendono da grandi uccelli non volatori antenati anche di moa e struzzi.

Limiti e vincoli dell'evoluzione

4. La legge dell'irreversibilità di Dollo

- La presenza dei limiti e vincoli nell'evoluzione dei fenotipi ci dicono anche che **i fenomeni evolutivi** (al contrario delle tendenze evolutive) **sono irreversibili**, anche se si ristabiliscono le stesse condizioni ambientali in cui l'organismo viveva in precedenza.

New form



- Secondo la legge, un organo perso durante l'evoluzione **NON** può, nel corso dell'ulteriore evoluzione, ritornare al suo stato iniziale o ricomparire.
- Più in generale, l'evoluzione non può ritornare a stadi già oltrepassati.



- Benchè la legge affermi che i fenomeni evolutivi sono irreversibili, essa **non esclude che gli organismi evolvano successivamente un organo nuovo con una forma o struttura simile a quella persa.**
- Quando ciò avviene è però dovuto a convergenza adattativa perché la nuova struttura acquisita non è omologa a quella persa.



Nel corso dell'evoluzione, uccelli, tartarughe, pterosauri e alcuni pesci hanno perso i denti in idrossiapatite (carattere apparso solo una volta nei vertebrati). Quelli "riapparirsi" in seguito non sono più i denti in idrossiapatite, ma sono ora, ad es., nuove strutture cornee.

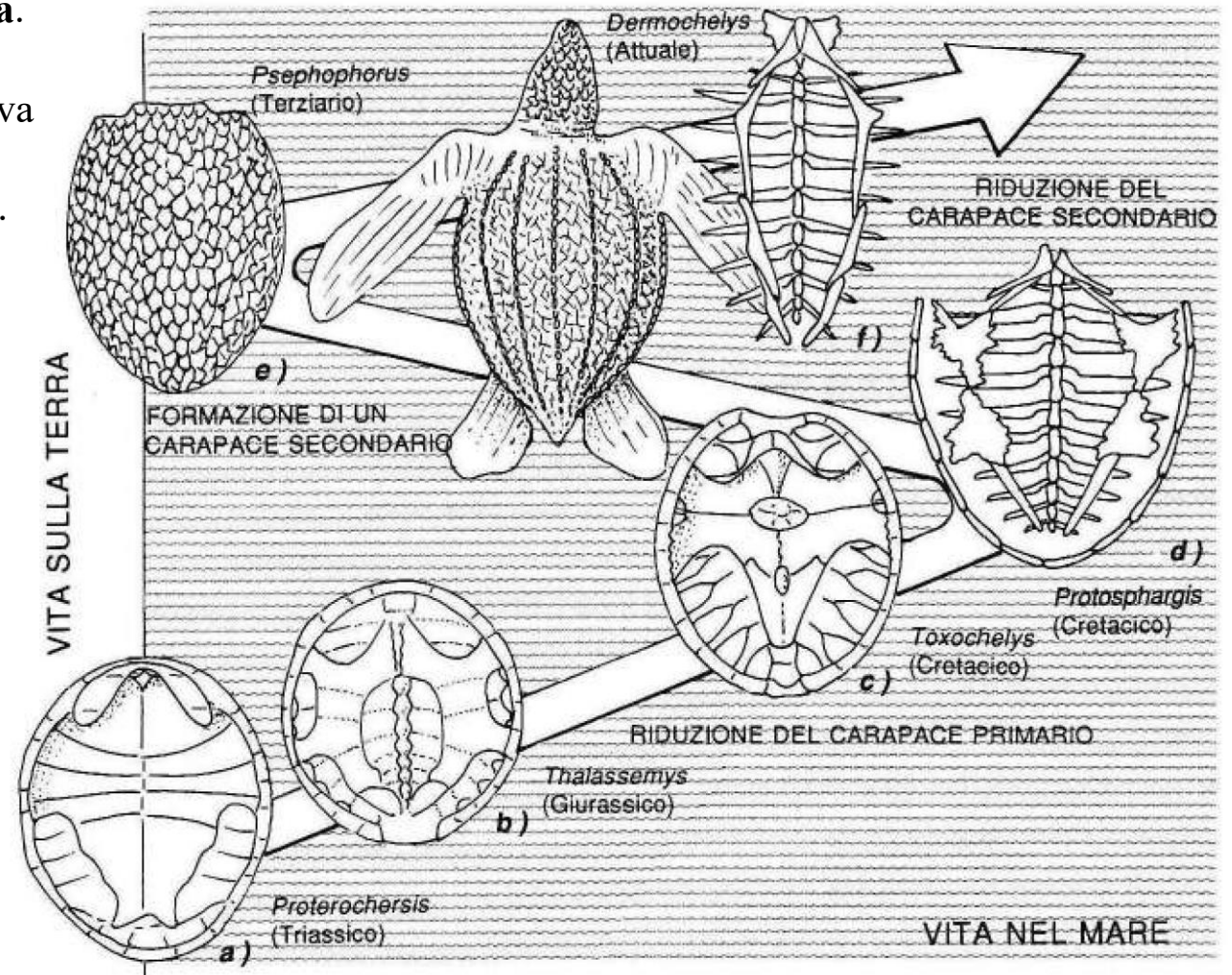
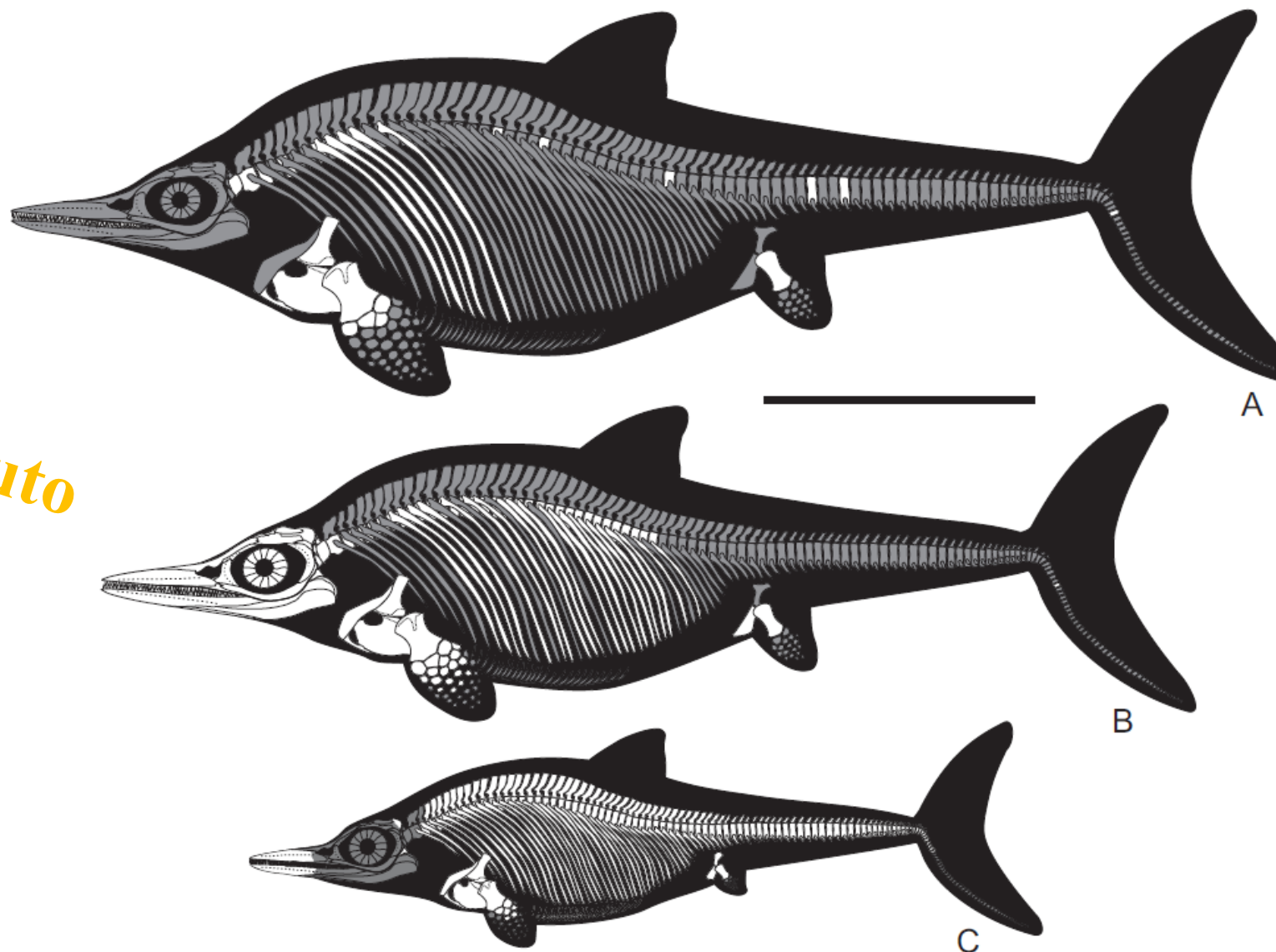


Fig. 4.45 – La storia evolutiva delle tartarughe (a-f) è stata utilizzata da Dollo per illustrare l'irreversibilità dei fenomeni evolutivi. Nel processo di adattamento all'ambiente marino il pesante carapace delle tartarughe (a,b) diviene progressivamente più «leggero» (c,d); quando, in seguito, le tartarughe riconquistano l'ambiente di spiaggia la struttura alleggerita viene ricoperta da piastre calcaree (e non ricompare la vecchia struttura) (e). Di nuovo, nella successiva riconquista dell'ambiente marino, viene proposta un'ulteriore innovazione morfologica (f) (da Ziegler, 1983).

Qualche minuto
di pausa...



Variabilità *intra*specifica

(variabilità morfologica all'interno di una stessa specie)

1. Variabilità individuale
2. Variabilità geografica
3. Effetto fenotipico
4. Dimorfismo sessuale
5. Variabilità ontogenetica

Variabilità *inter*specifica

(variabilità morfologica tra specie diverse)

Variabilità intraspecifica

1. Variabilità individuale

- E' la variabilità tra individui all'interno della stessa specie, dovuta a ricombinazione genetica o a mutazioni.
- Con l'eccezione dei gemelli omozigoti, **tutti gli individui all'interno di una stessa specie sono diversi tra loro**, ovvero i loro caratteri e le combinazioni dei vari caratteri sono sempre differenti (seppur in maniera minima) anche se derivano dagli stessi genitori, principalmente **a causa della ricombinazione genetica e delle mutazioni**.

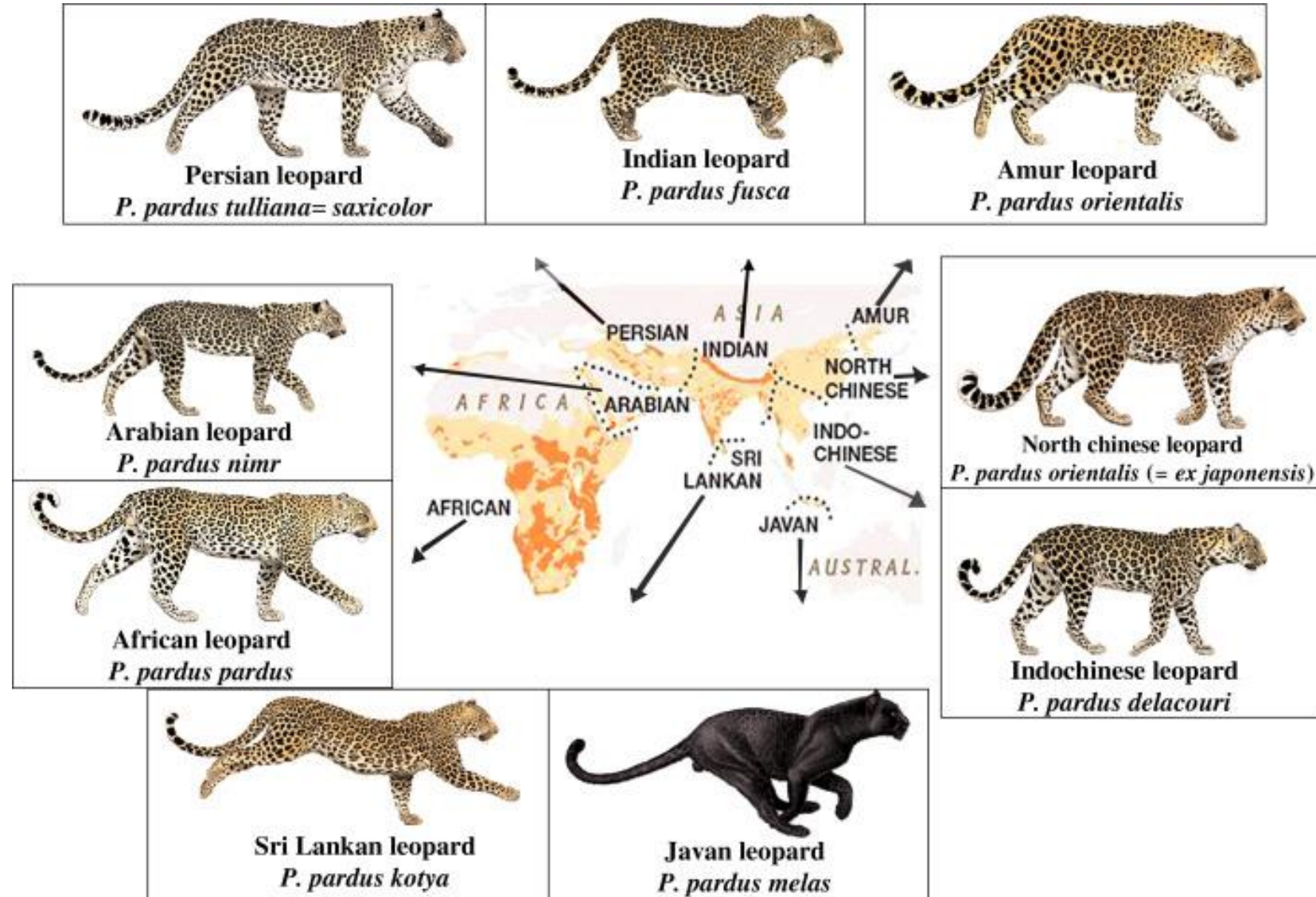


Variabilità intraspecifica

2. Variabilità geografica

Prodotta da differenze fisiche tra popolazioni che abitano in luoghi differenti, in particolare tra quelle distribuite su ampie aree geografiche (non per forza divise da barriere geografiche).

Da' talvolta origine alle **sottospecie**.



Variabilità intraspecifica

3. Variabilità ecofenotipico

- E' la variabilità intraspecifica dovuta essenzialmente **all'azione diretta dell'ambiente**, in quanto condizioni ecologiche localizzate possono avere effetto sulla forma di un organismo durante la sua crescita.
- Gli effetti ecofenotipici sono dunque modificazioni non ereditabili di un fenotipo, prodotte in risposta a fattori nell'ambiente o nell'habitat, che si possono registrare anche nel record fossile.

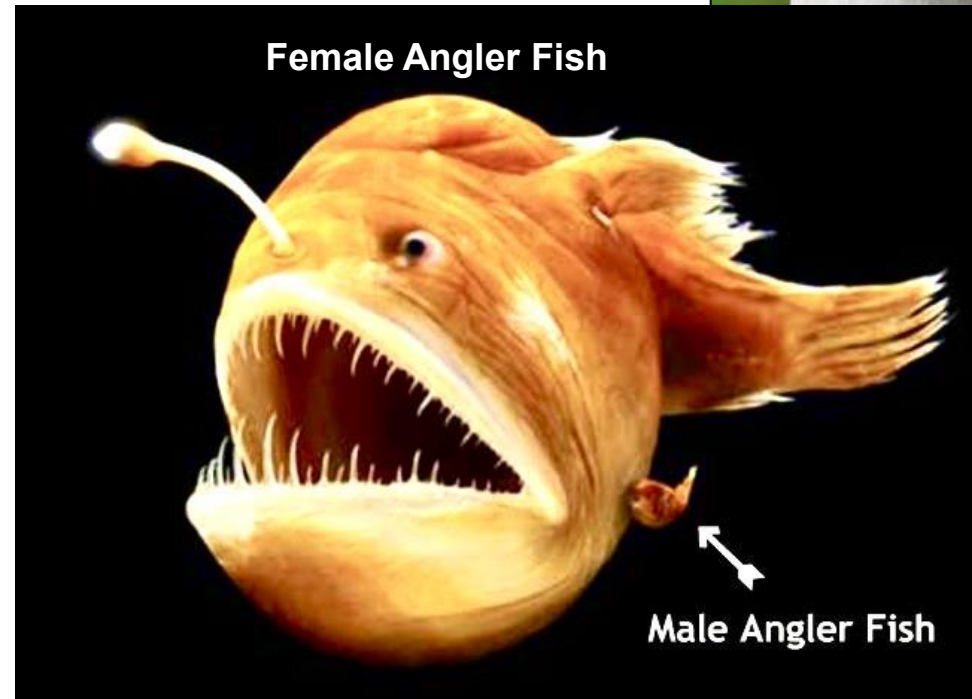
	<i>Patella</i>	<i>Porites</i>
Acque agitate		
Acque calme		



Organismi della stessa specie possono apparire diversi a seconda dell'ambiente in cui vivono. Comune è in popolazioni diverse di coralli della stessa specie del genere *Acropora* che vivono in ambienti con energia idrodinamica diverse.

4. Dimorfismo sessuale

- E' la variabilità prodotta dalle differenze fisiche tra maschi e femmine, che possono esibire taglie diverse, strutture e organi specializzati che servono per favorire la scelta della femmina (ornamenti, piume della coda, colori) o sono utili nella competizione tra maschi (corni, zanne, criniere, ecc).
- Le differenze possono riguardare solo alcuni elementi, senza interessare l'intera struttura fisica (ad es. il colore nei pappagalli), mentre in altri casi le differenze tra maschi e femmine sono talmente estreme che appaiono completamente dissimili (es. rana pescatrice).
- I caratteri sessuali sono oggetto della selezione sessuale.

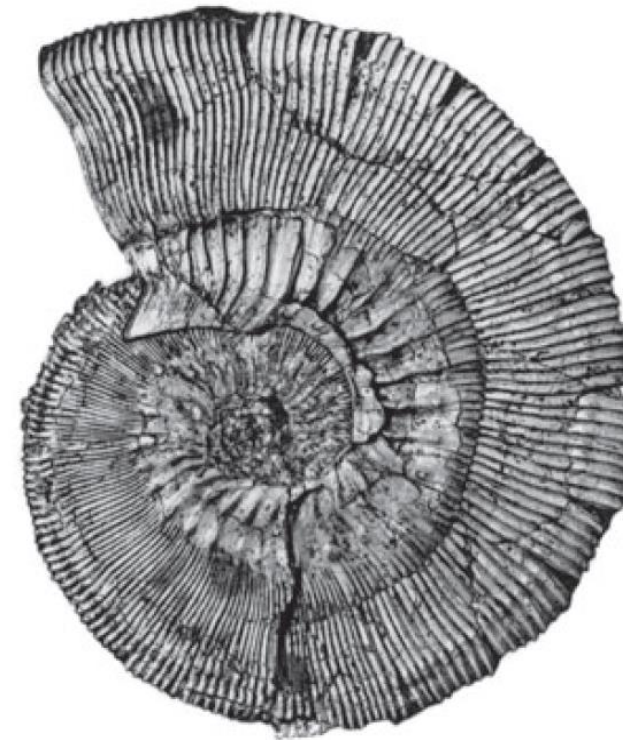


Variabilità intraspecifica

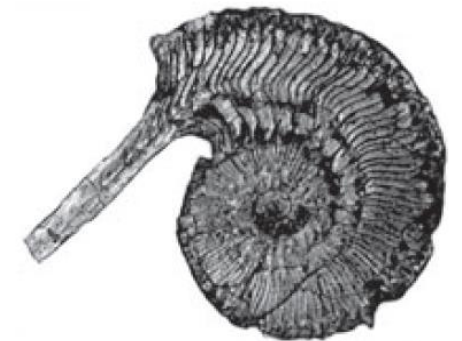
4. Dimorfismo sessuale

E con i fossili ? Gli organismi dovevano stare insieme per accoppiarsi, quindi ci aspettiamo che i dimorfi sessuali abitassero nello stesso luogo e nello stesso momento.

- Ad es., è molto comune nel record fossile ritrovare due forme diverse di ammoniti (cefalopodi estinti) negli stessi livelli di sedimenti (stesso tempo e spazio). Dal momento che il dimorfismo sessuale è presente anche negli attuali parenti più prossimi, possiamo speculare che le due forme estinte rappresentino maschi e femmine di una stessa specie.



(a)



(b)

Benton & Harper (2009)

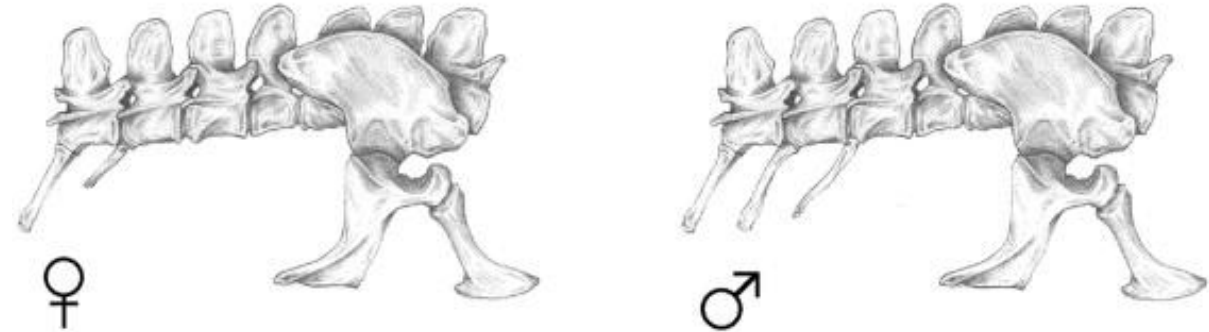
Figure 6.2 Sexual dimorphism in ammonites, the Jurassic *Kosmoceras*. The larger shell (a) was probably the female, the smaller (b) the male. (Courtesy of Jim Kennedy and Peter Skelton.)

Variabilità intraspecifica

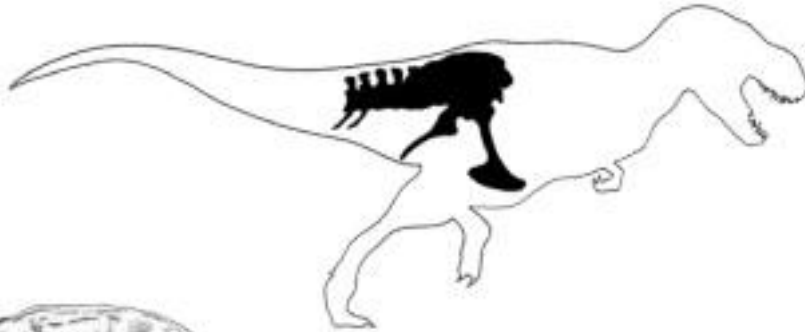
4. Dimorfismo sessuale

In altri casi, basta confrontare le strutture di organismi del passato con quelle di rappresentanti imparentati più recenti.

Crocodylus niloticus



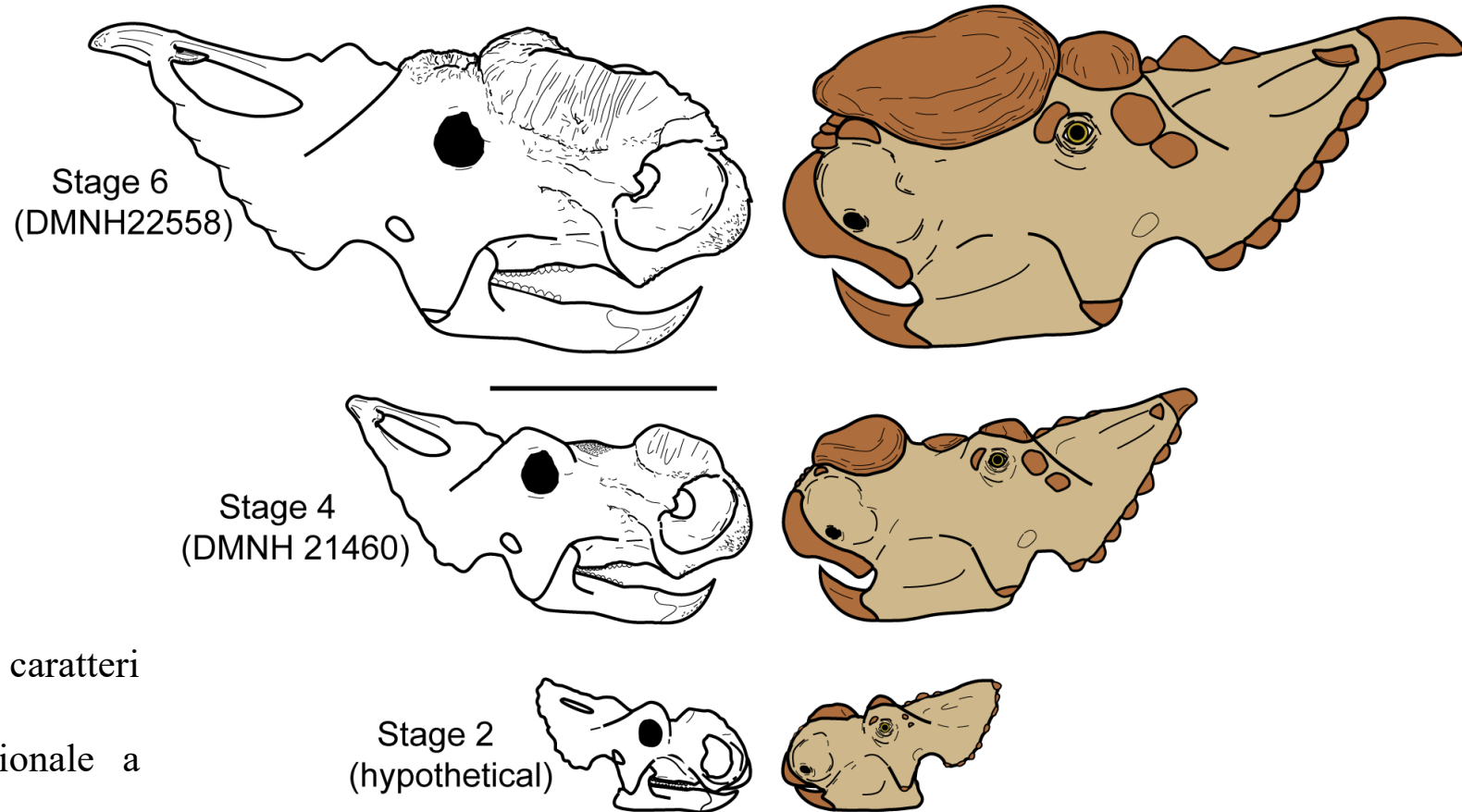
Tyrannosaurus rex



L'assenza di alcuni chevron nella parte iniziale della coda dei dinosauri indicherebbe che siamo in presenza di individui di sesso femminile, in quanto, come nei rappresentanti prossimi attuali, ciò indicherebbe la presenza di un passaggio per la deposizione delle uova. Al contrario, la presenza di chevron in quello spazio indicherebbe che queste strutture davano una maggiore area di attacco per i "muscoli retrattori del pene" maschili.

5. Variabilità ontogenetica

- E' la variabilità prodotta dalle differenze fisiche tra individui giovanili e adulti, che esibiscono taglie diverse e diverse proporzioni delle varie parti del corpo.
- Durante la crescita, la forma del corpo e dei caratteri anatomici variano dallo stadio larvale/embrionale a quello adulto (ad es. occhi e testa proporzionalmente più grandi negli stadi giovanili dei vertebrati).

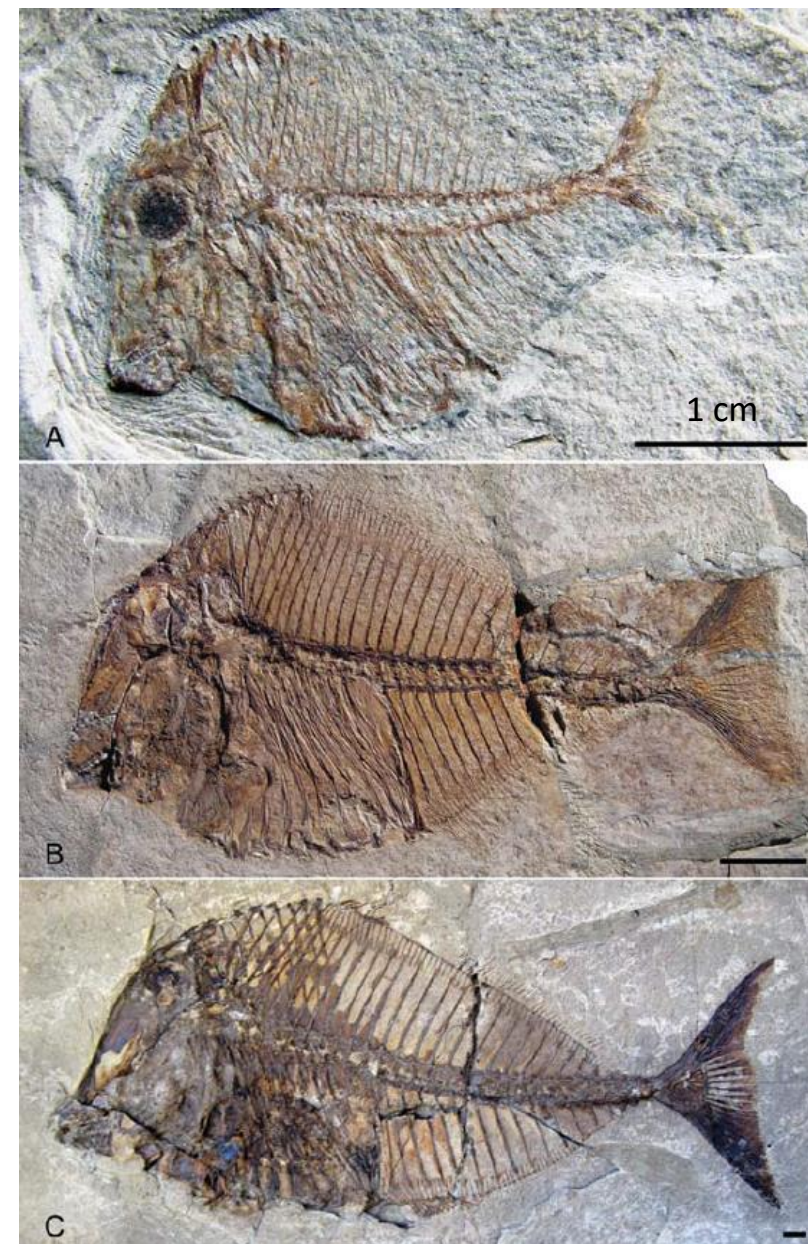
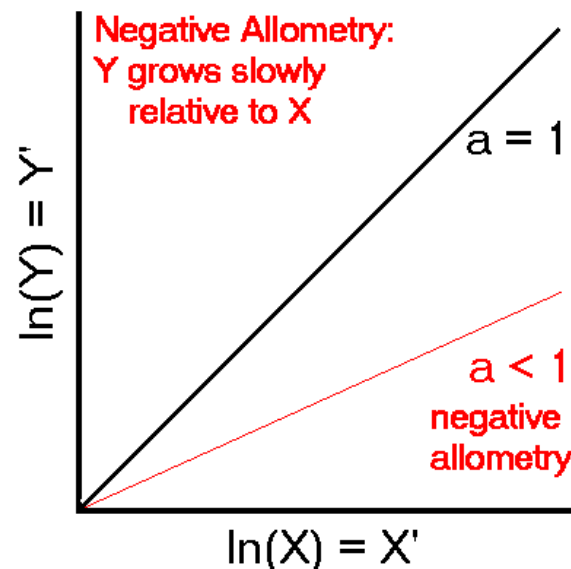
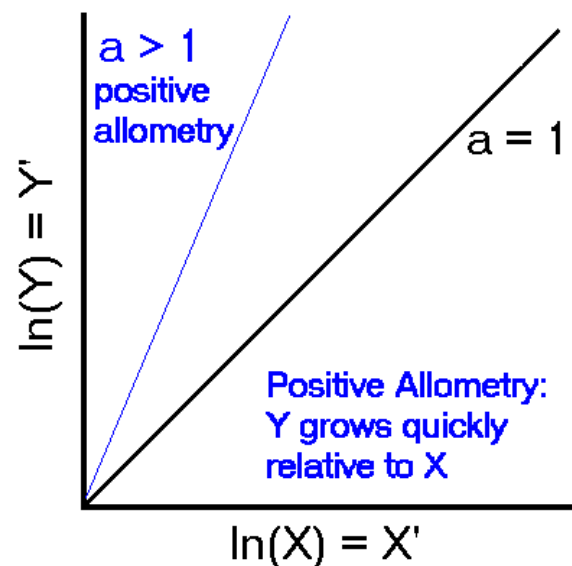


Fasi di crescita del
dinosauro ceratopside
Pachyrhinosaurus

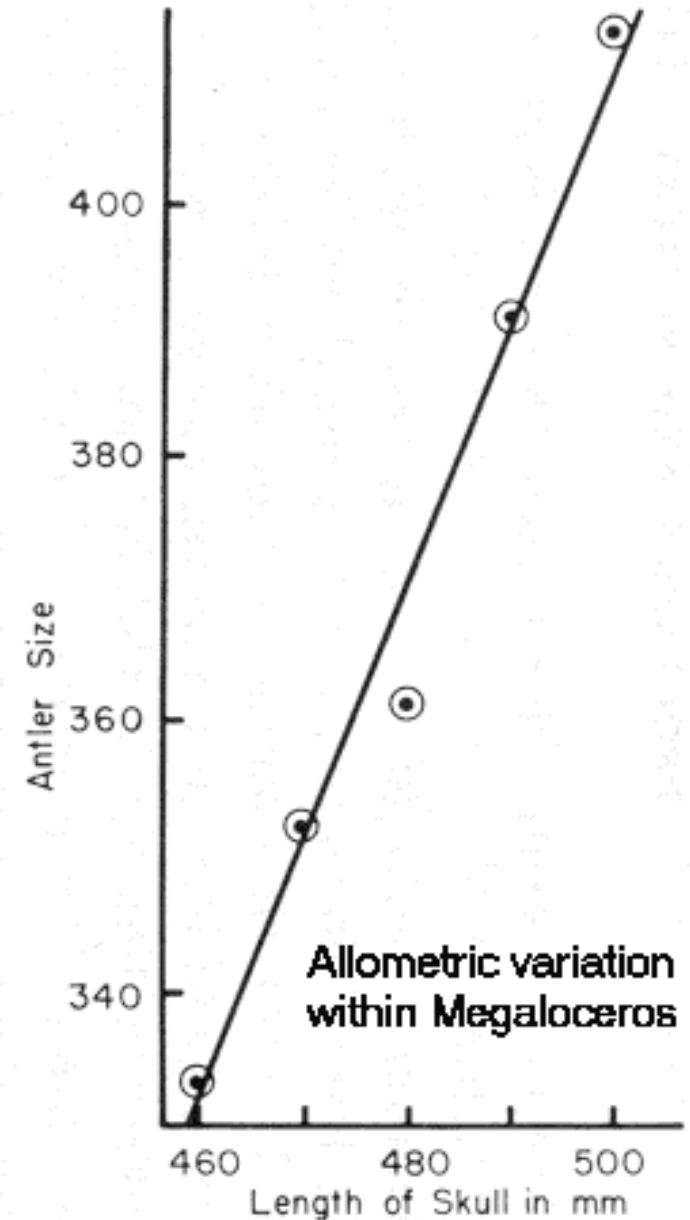
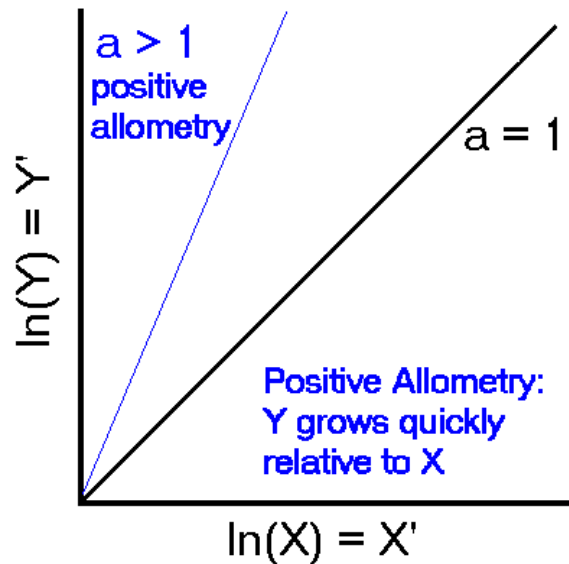
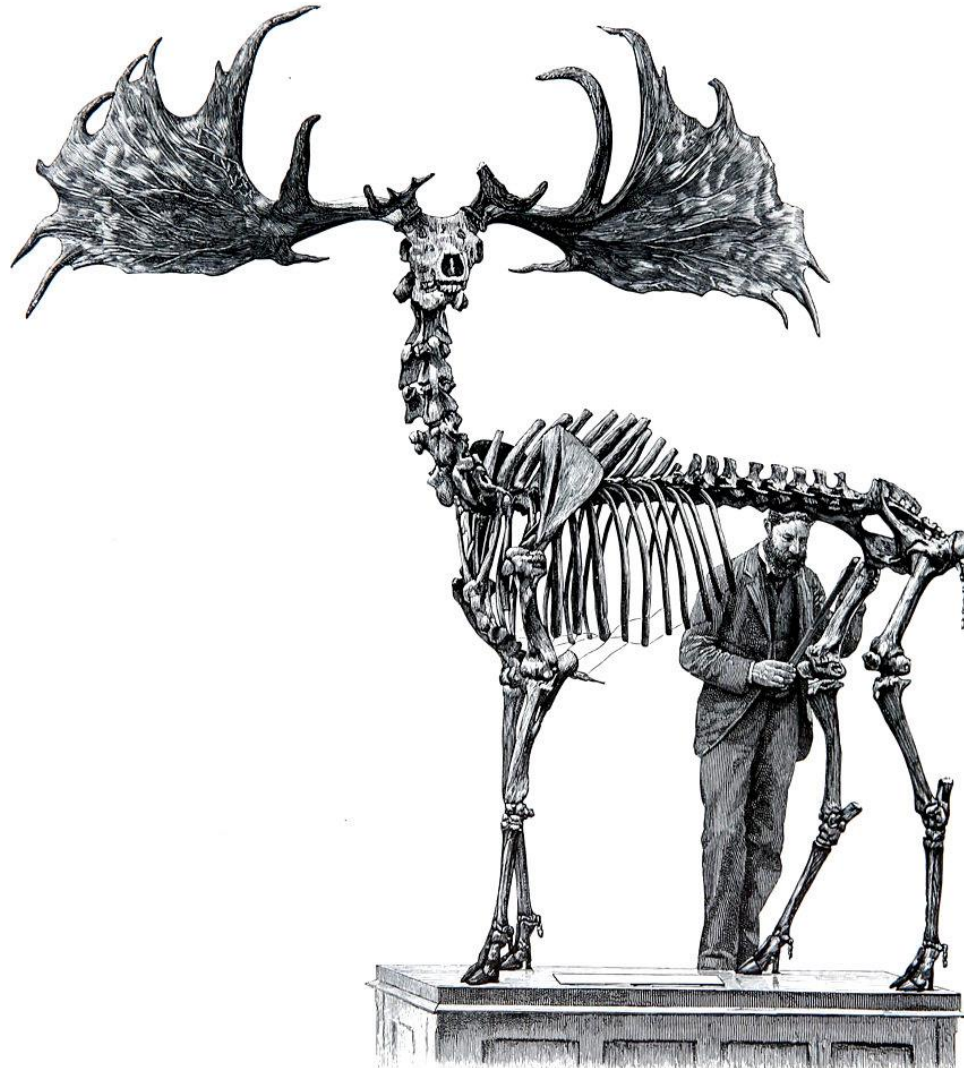
Variabilità intraspecifica

5. Variabilità ontogenetica

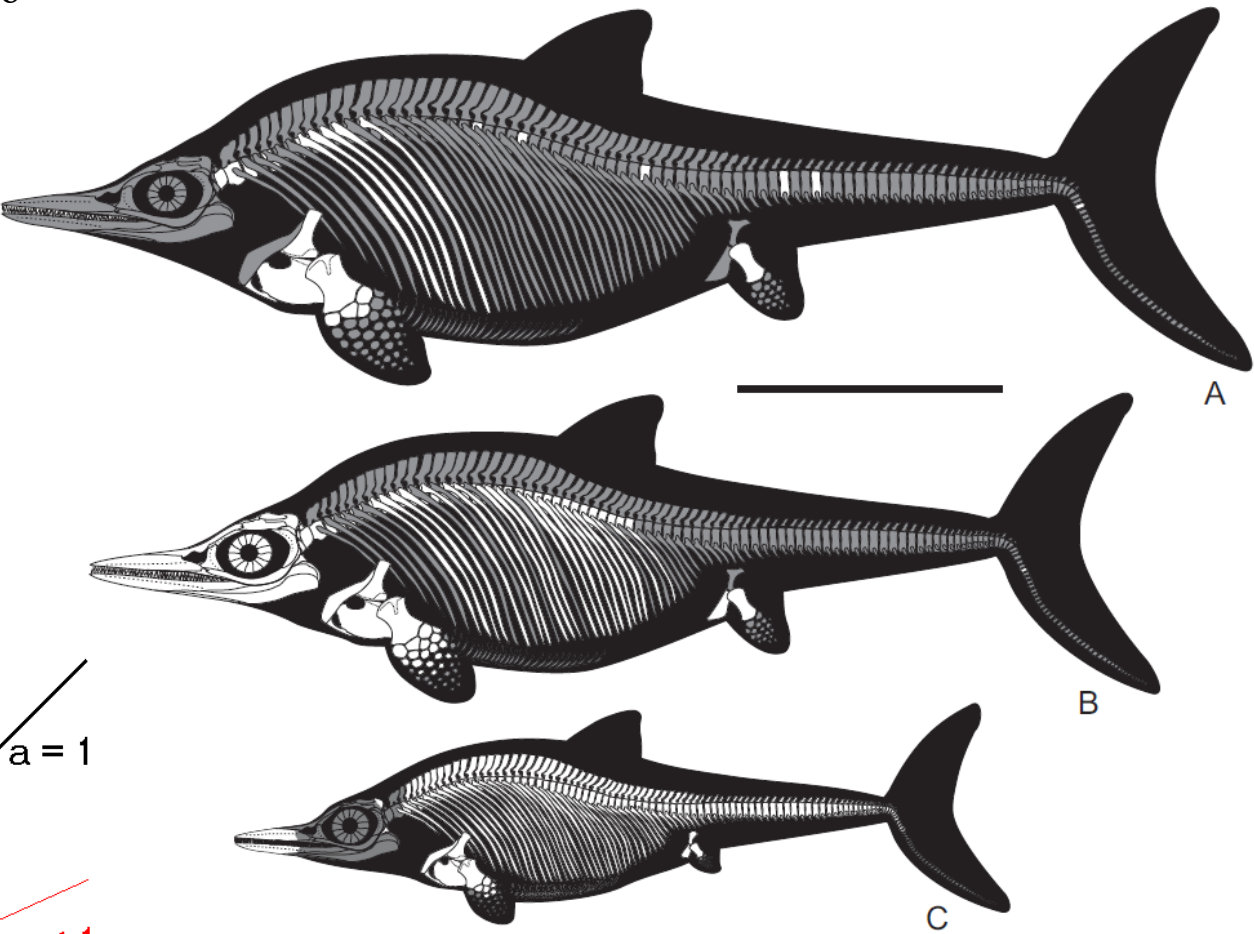
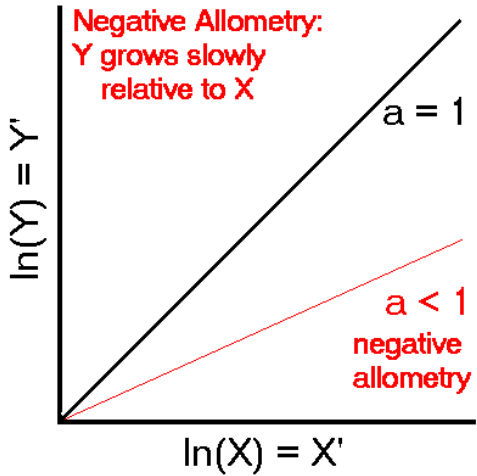
- Quando un carattere varia nelle dimensioni rispetto ad un altro durante la crescita (ad es. lunghezza della testa rispetto al corpo nei vertebrati) si parla di **allometria** (o **crescita allometrica**).
- Al contrario, se il rapporto tra le due misure resta invariato durante l'ontogenesi si parla di **isometria** (o **crescita isometrica**).



- Nello specifico, si parla di **allometria positiva** quando un carattere o organo Y cresce più rapidamente rispetto ad un altro carattere o organo X (o meglio più rapidamente rispetto all'aspettativa isometrica).
- Il risultato è che nell'adulto l'organo Y sarà, rispetto all'organo X, molto più grande di quanto lo era nell'individuo giovanile.



- Si parla invece di **allometria negativa** quando un carattere (o organo) cresce più lentamente rispetto ad un altro (più lentamente rispetto all'aspettativa isometrica). Ad esempio, nei vertebrati, la testa e gli occhi crescono più lentamente rispetto alla lunghezza del corpo.
- Il risultato è che nell'adulto l'organo Y sarà, rispetto all'organo X, molto più piccolo di quanto lo era nell'individuo giovanile.



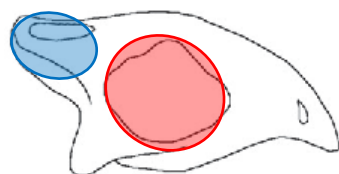
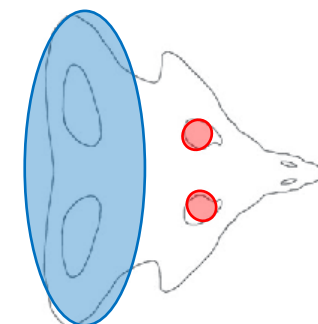
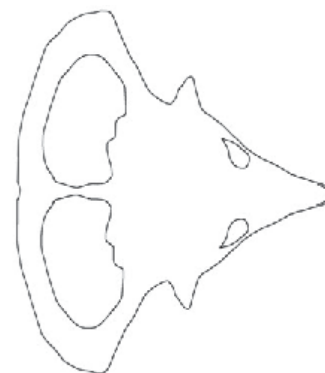
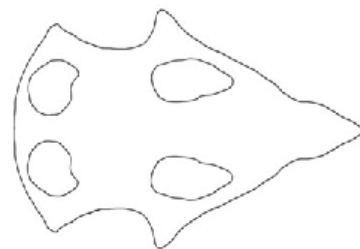
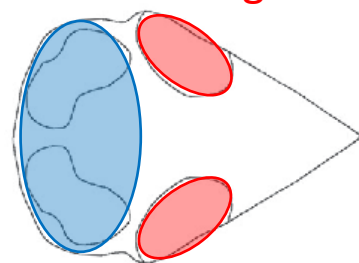
Fasi di crescita del rettile marino estinto
Ichthyosaurus

- Anche nello stesso individuo, alcune parti del corpo o organi possono andare incontro ad allometria positiva, mentre altre ad allometria negativa.



Allometria
positiva

Allometria
negativa



Fasi di crescita del dinosauro
ceratopside *Protoceratops*



Il rapporto tra le grandezze di due organi o strutture può essere espresso con l'equazione:

$$y = kx^a$$

y : misura di interesse (es. diametro occhi, lunghezza testa)

x : misura di paragone (es. lunghezza del corpo)

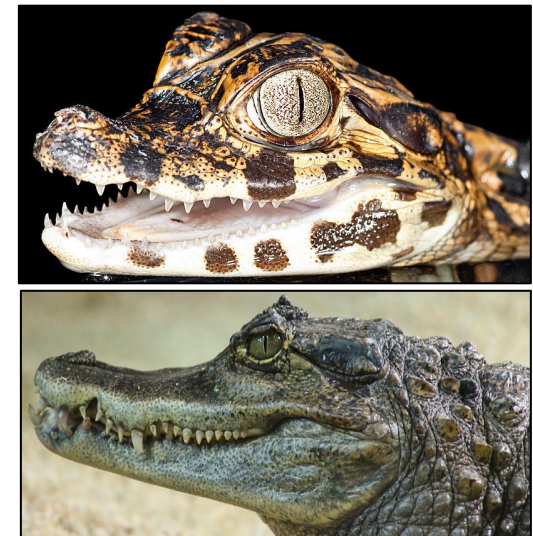
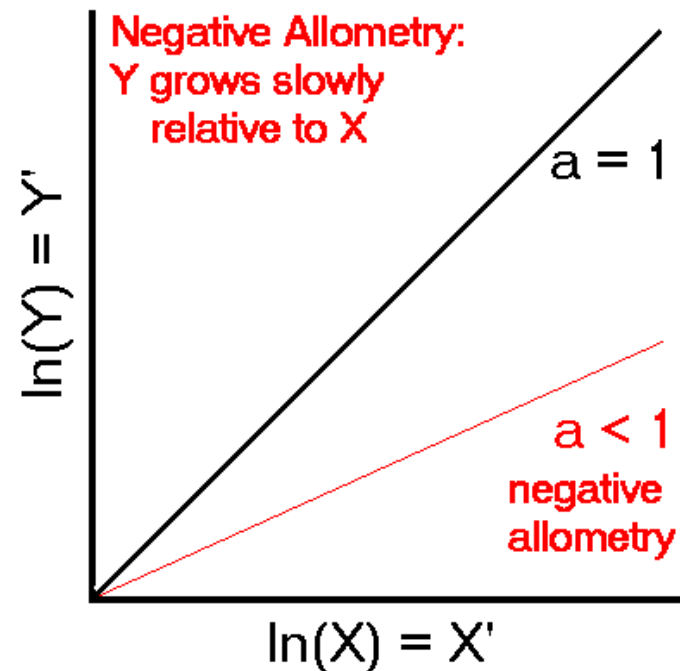
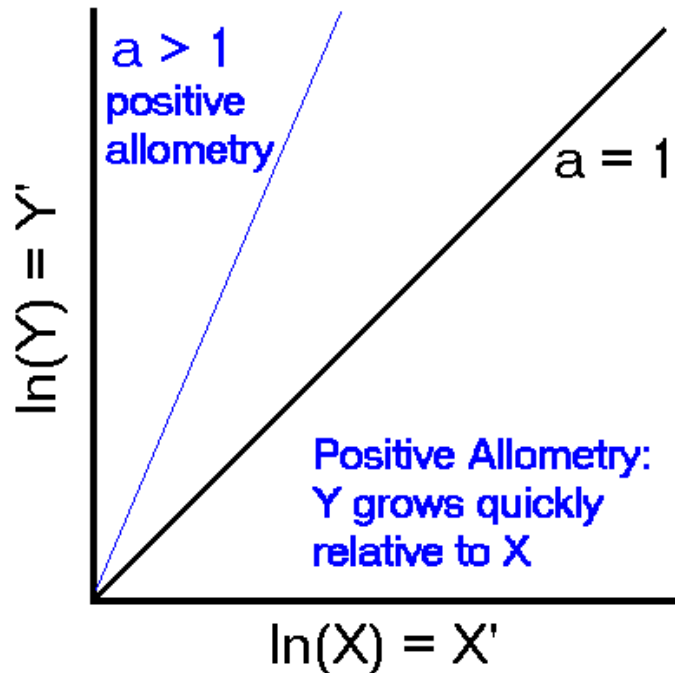
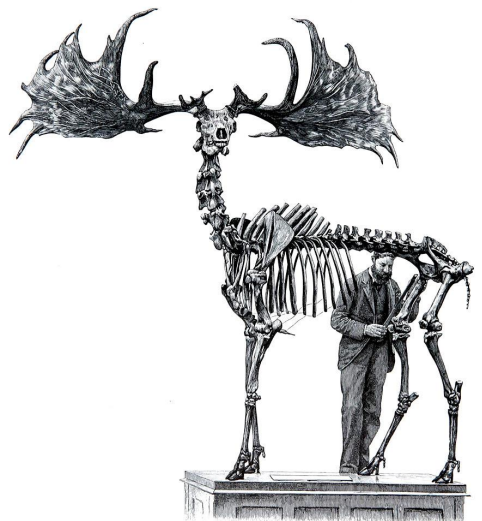
k : costante

a : coefficiente allometrico (indica l'inclinazione della retta di regressione)

per $a = 1$, retta = 45° (isometria)

per $a < 1$, retta $< 45^\circ$ (allometria negativa)

per $a > 1$, retta $> 45^\circ$ (allometria positiva)



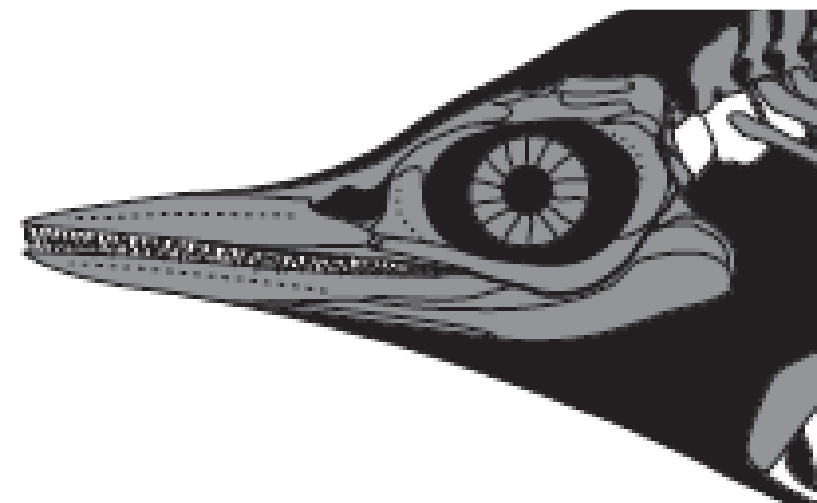
Una volta stabilito il tipo di allometria, il paleobiologo cercherà di capire il perché esiste questa variazione.

Ad es. occhi grandi negli ittiosauri neonati sono in funzione della loro necessità di cacciare prede subito dopo la nascita.

Meno probabile è la possibilità che questi servivano per renderli "più coccolosi" e incoraggiare cure parentali! (come invece succede nei mammiferi)



ittiosauro adulto

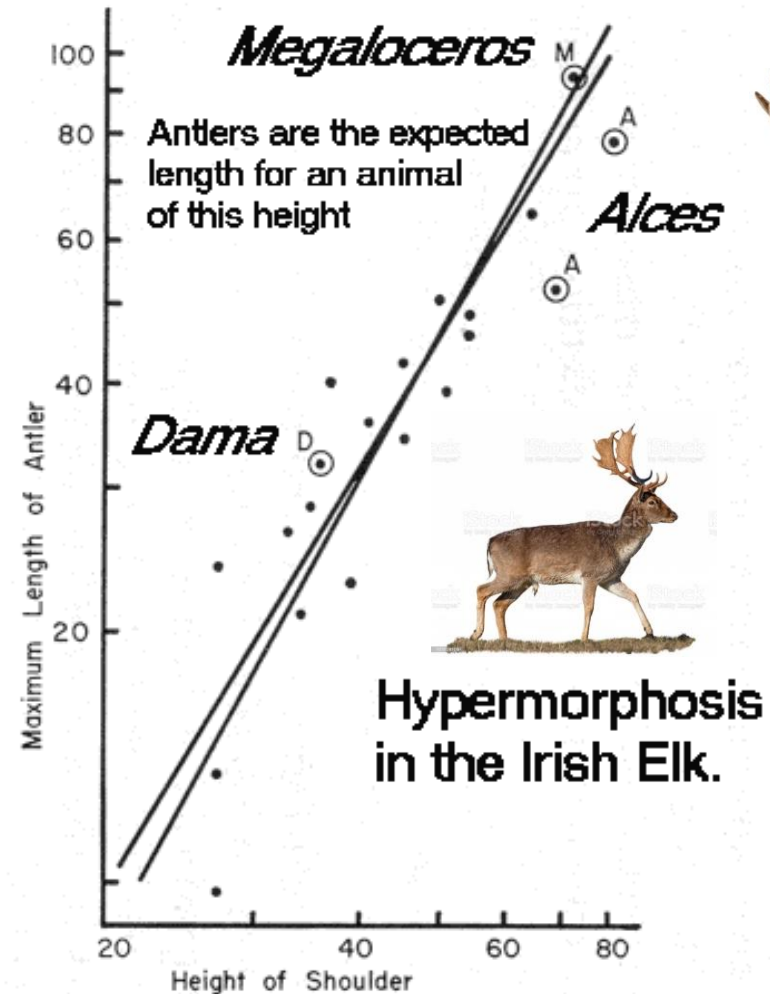


NON IN SCALA



ittiosauro giovanile

- L'allometria non è presente solo nel contesto dell'ontogenesi ma è possibile constatare la presenza di allometria anche nel confronto tra dimensioni in specie diverse (**allometria interspecifica**).
- Questo per via del **Principio di scala biologica** per il quale la taglia di alcuni organi o strutture è direttamente correlata alla massa o alla taglia degli organismi.



Variabilità intraspecifica o interspecifica ?

Come si fa in paleobiologia a riconoscere che forme differenti appartengono a due specie diverse (variabilità interspecifica) o, al contrario, che le loro differenze sono dovute invece a variabilità intraspecifica?

- 1) **Rilevando discontinuità morfologica costante tra due popolazioni**
- 2) **Producendo analisi filogenetiche a livello di esemplari**
- 3) **Studio della forma (es. morfometria geometrica)**

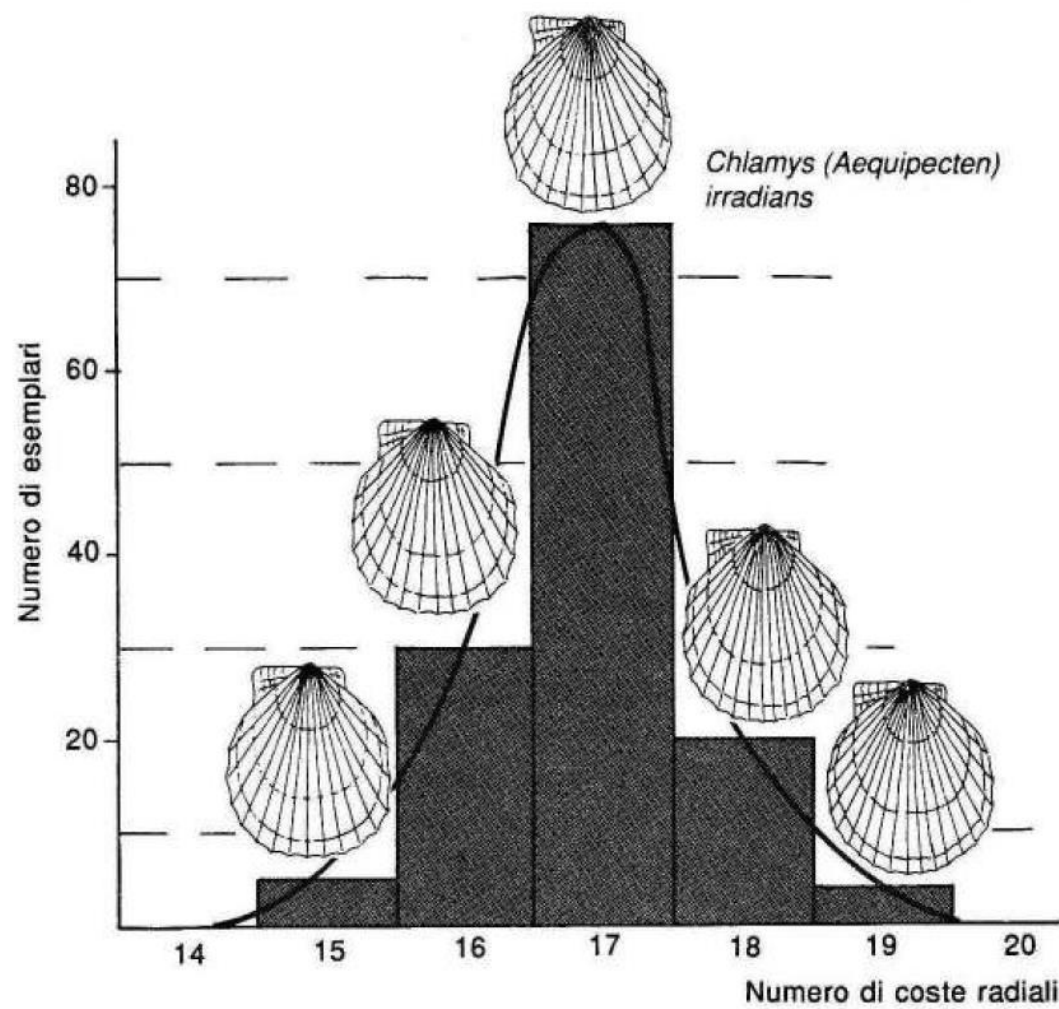


Soluzioni

1) Rilevare una discontinuità morfologica costante tra due popolazioni tramite approccio statistico

All'interno di una stessa specie, i caratteri morfologici possiedono solitamente un certo grado di variabilità intraspecifica, ma una delle classi di frequenza è rappresentata dal maggior numero di individui, corrispondente all'apice della curva Gaussiana (valore medio). Pochi sono invece gli individui che presentano i valori massimi e minimi del campo di variabilità.

- Quando, per un dato carattere morfologico, si ottiene una curva **unimodale**, si dice che **il campione è omogeneo per quel carattere** (e se si riscontra su diversi caratteri, lo si può considerare come **una sola specie**).



da Raffi & Serpagli (2004)

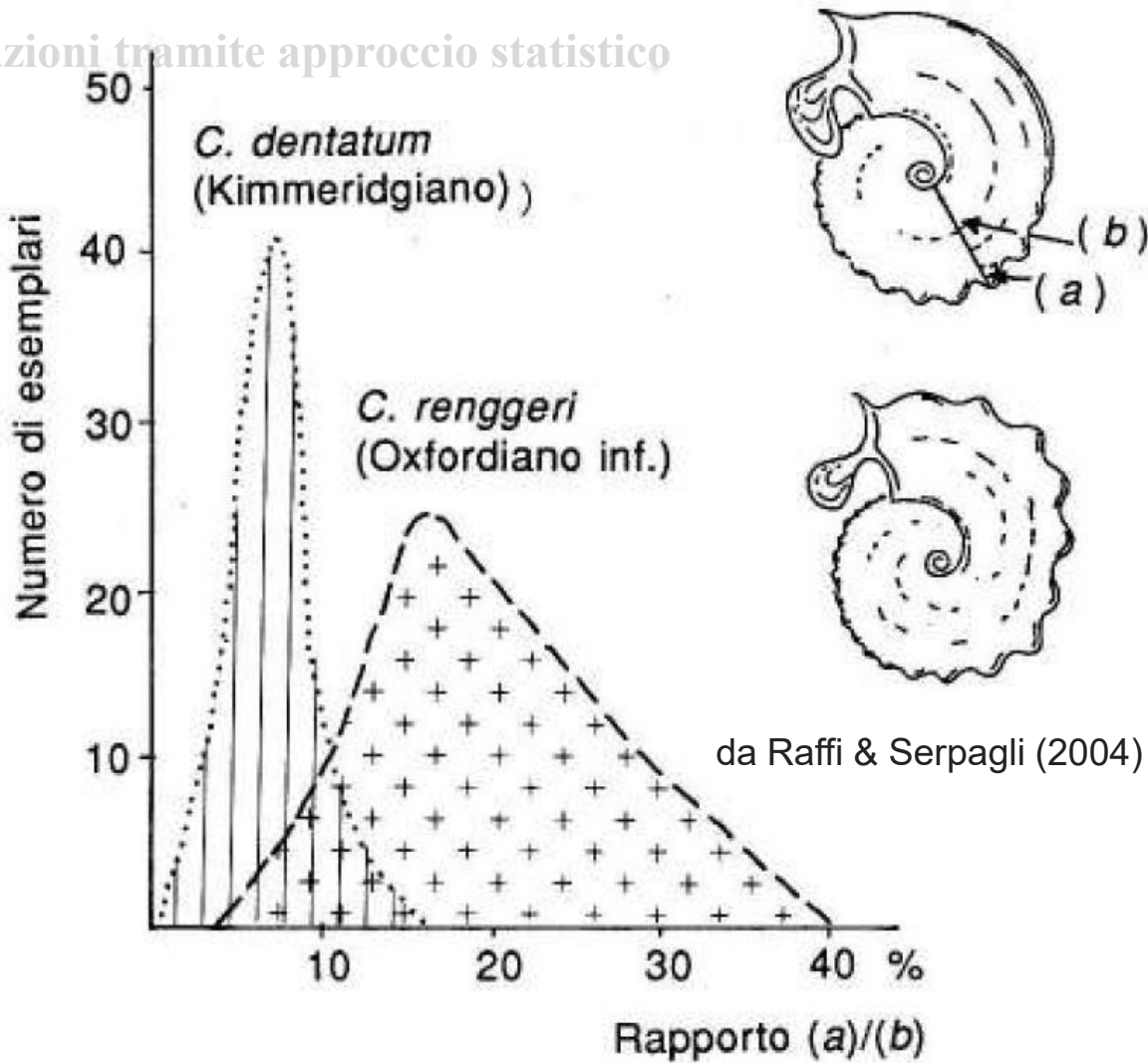
Soluzioni

1) Rilevare una discontinuità morfologica costante tra due popolazioni tramite approccio statistico

- Quando, invece, per un dato carattere morfologico, si ottiene una curva **bimodale** o **plurimodale**, si dice che il campione è **eterogeneo** per quel carattere.

Possiamo quindi ora ipotizzare:

- A) Presenza di specie diverse
- B) Dimorfismo sessuale (se abbiamo sempre e solo due forme coesistenti nel tempo e nello spazio)

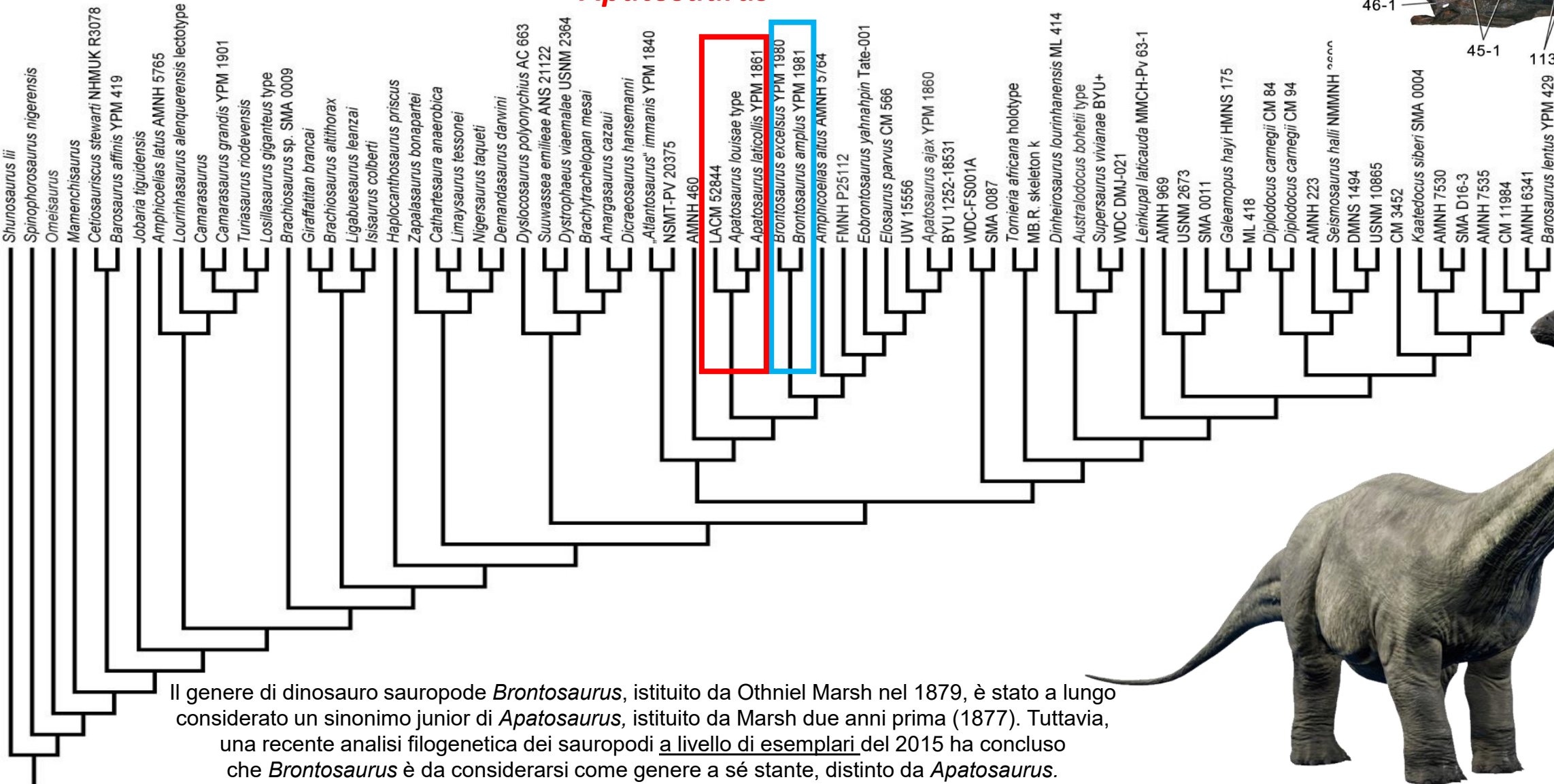
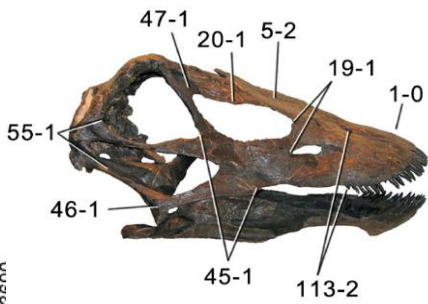


2) Produrre analisi filogenetiche a livello di esemplari

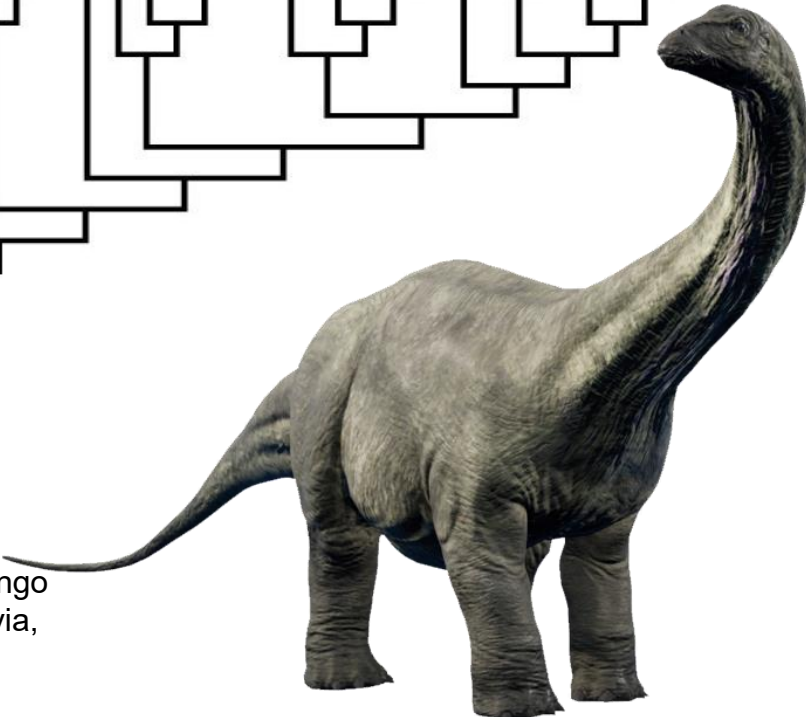
(senza includerli a priori all'interno dello stesso taxon)

Apatosaurus

Brontosaurus
IS BACK!



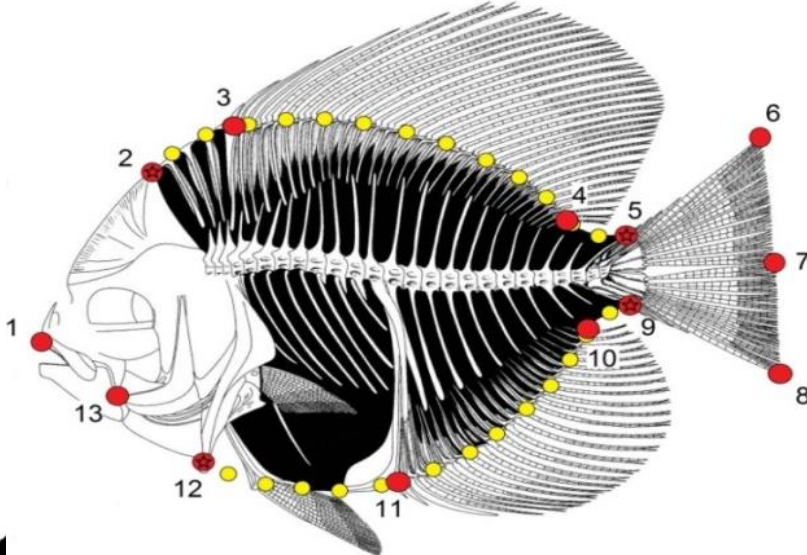
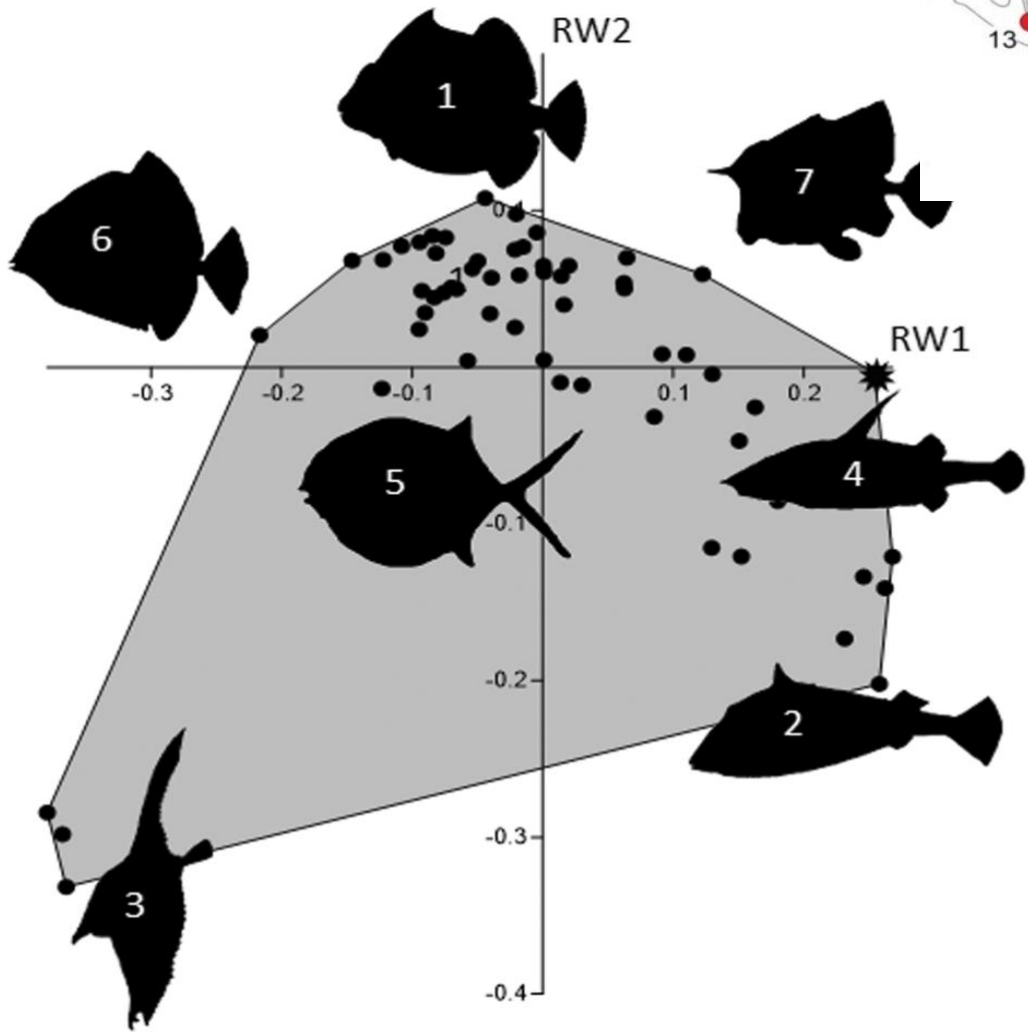
Il genere di dinosauro sauropode *Brontosaurus*, istituito da Othniel Marsh nel 1879, è stato a lungo considerato un sinonimo junior di *Apatosaurus*, istituito da Marsh due anni prima (1877). Tuttavia, una recente analisi filogenetica dei sauropodi a livello di esemplari del 2015 ha concluso che *Brontosaurus* è da considerarsi come genere a sé stante, distinto da *Apatosaurus*.



3) Studio della forma

Attraverso, ad es., la **morfometria geometrica**, un insieme di approcci multivariati che permettono di visualizzare e misurare quantitativamente i cambiamenti della forma attraverso una rappresentazione grafica, il **morfospazio**.

Il morfospazio è uno spazio empirico nel quale è possibile quantificare le differenze tra le forme biologiche

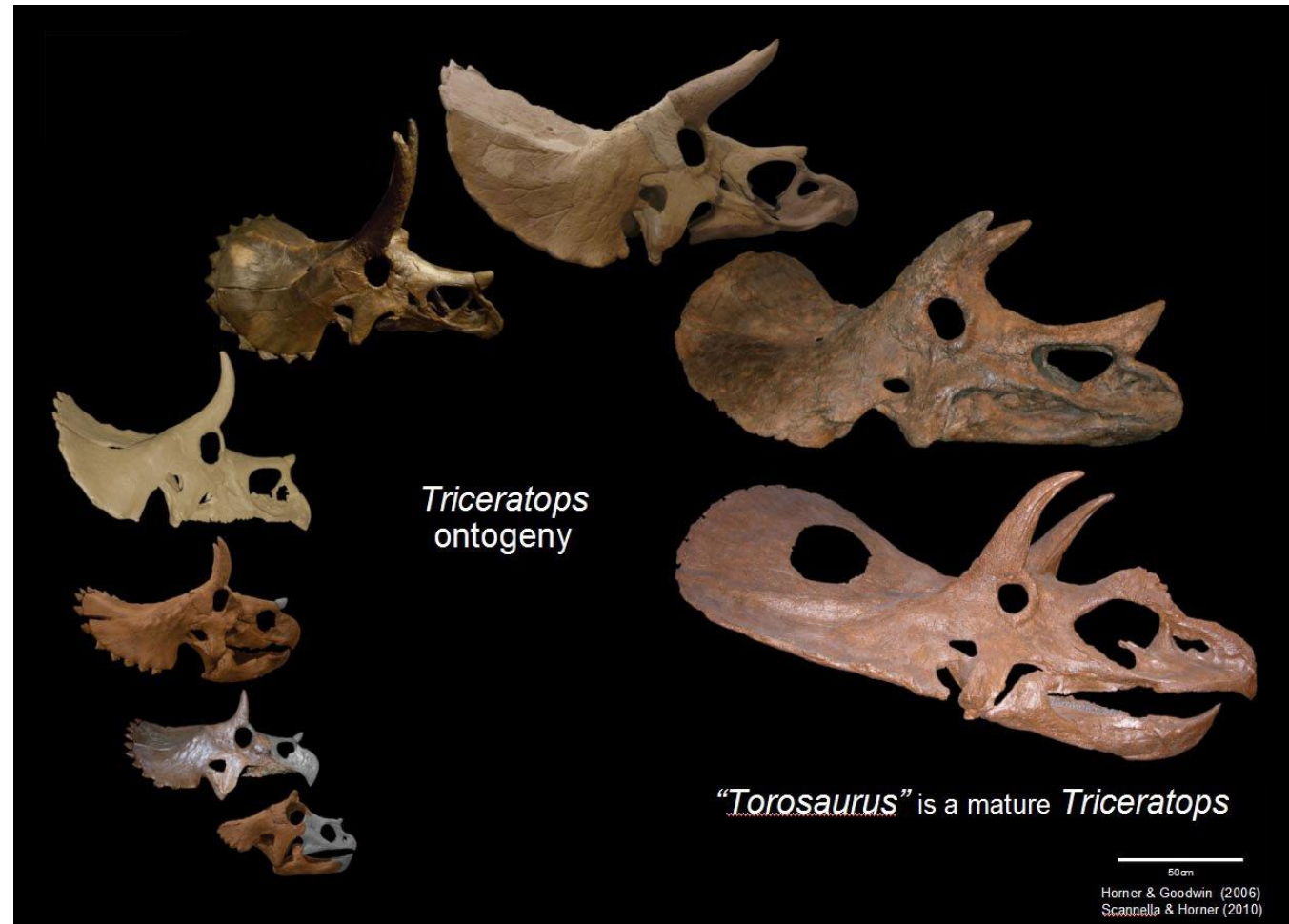


3) Studio della forma

Variabilità intraspecifica o interspecifica?

Il caso di studio di *Triceratops* e *Torosaurus*

Ipotesi 1: i differenti morfotipi rappresentano diversi stadi di crescita di un unico taxon (Longrich & Field 2012).



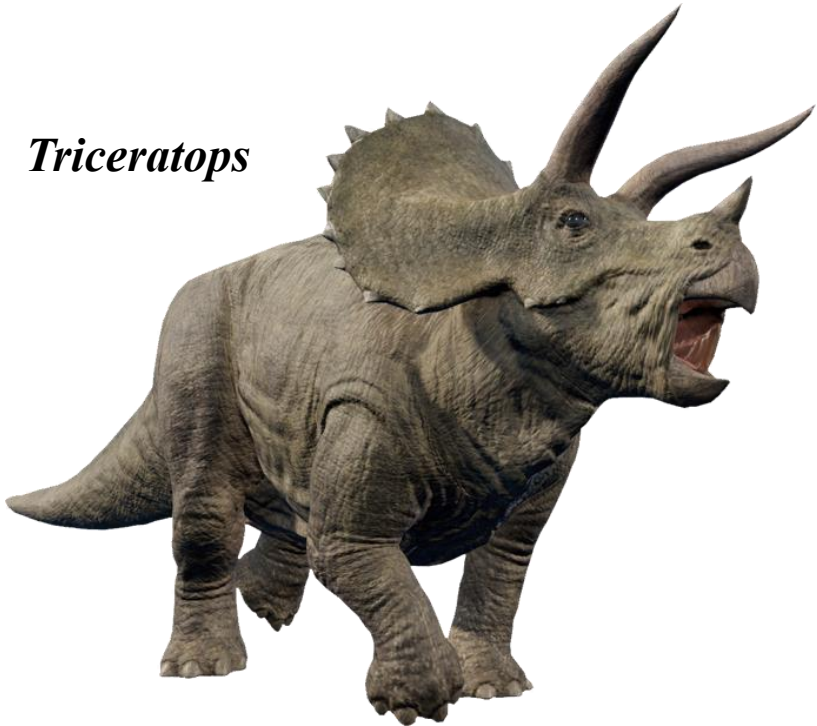
3) Studio della forma

Variabilità intraspecifica o interspecifica?

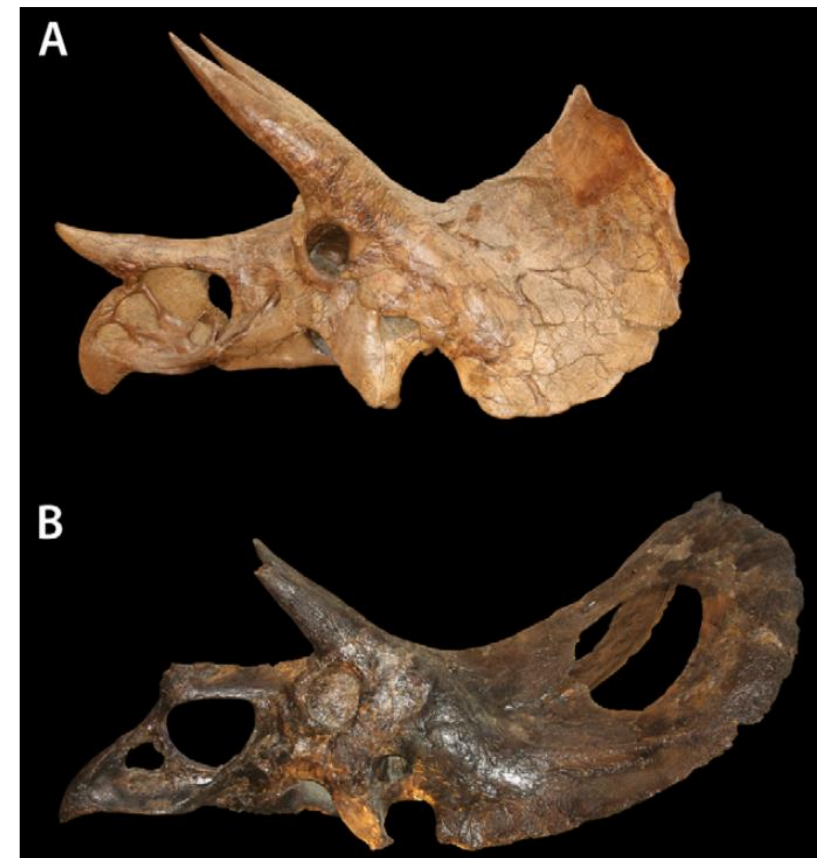
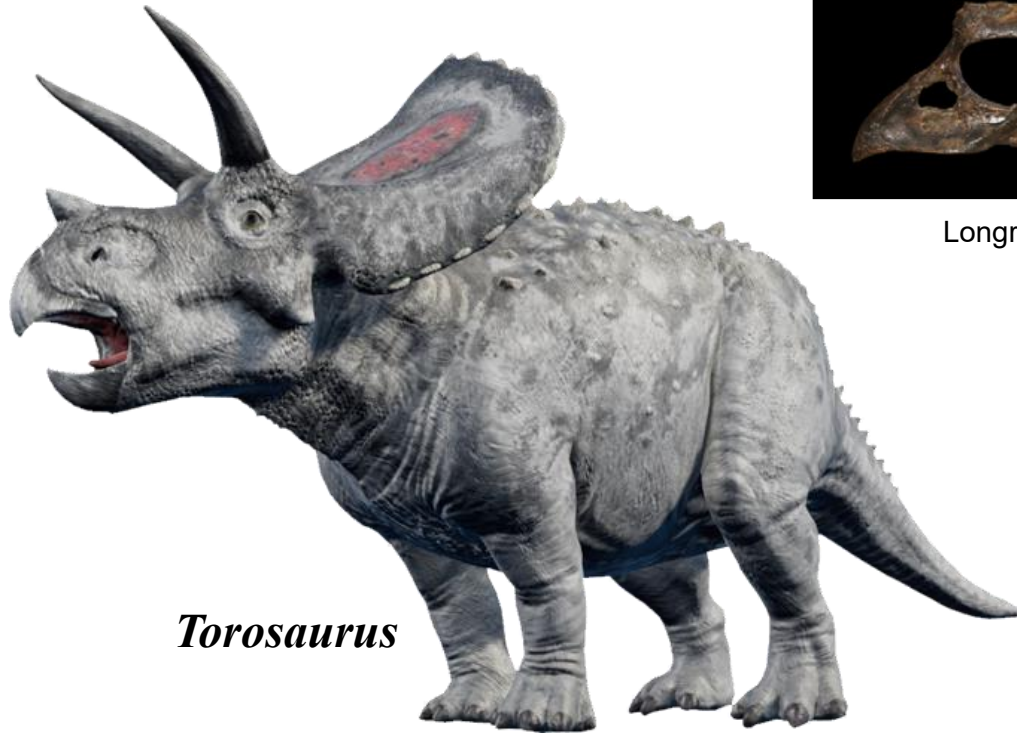
Il caso di studio di *Triceratops* e *Torosaurus*

Ipotesi 2: i differenti morfotipi rappresentano taxa distinti (Maiorino et al. 2013).

Triceratops



Torosaurus



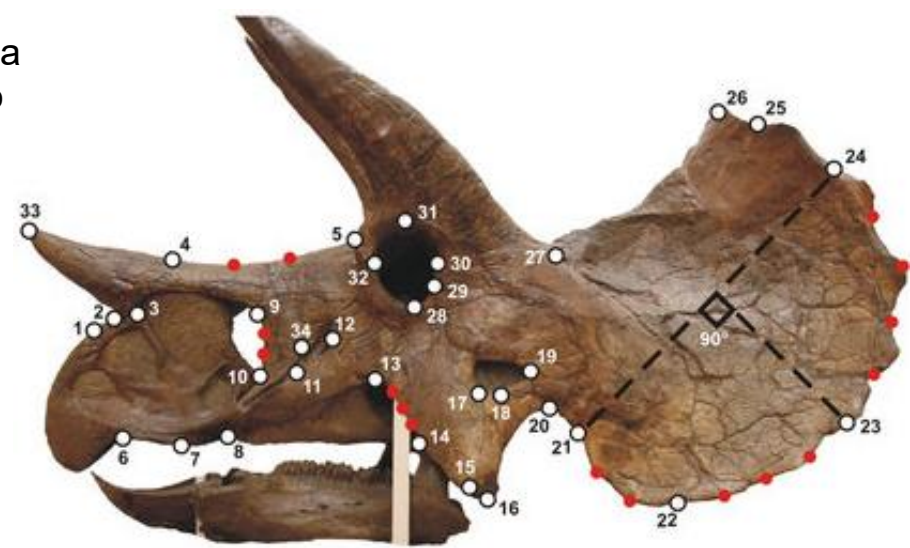
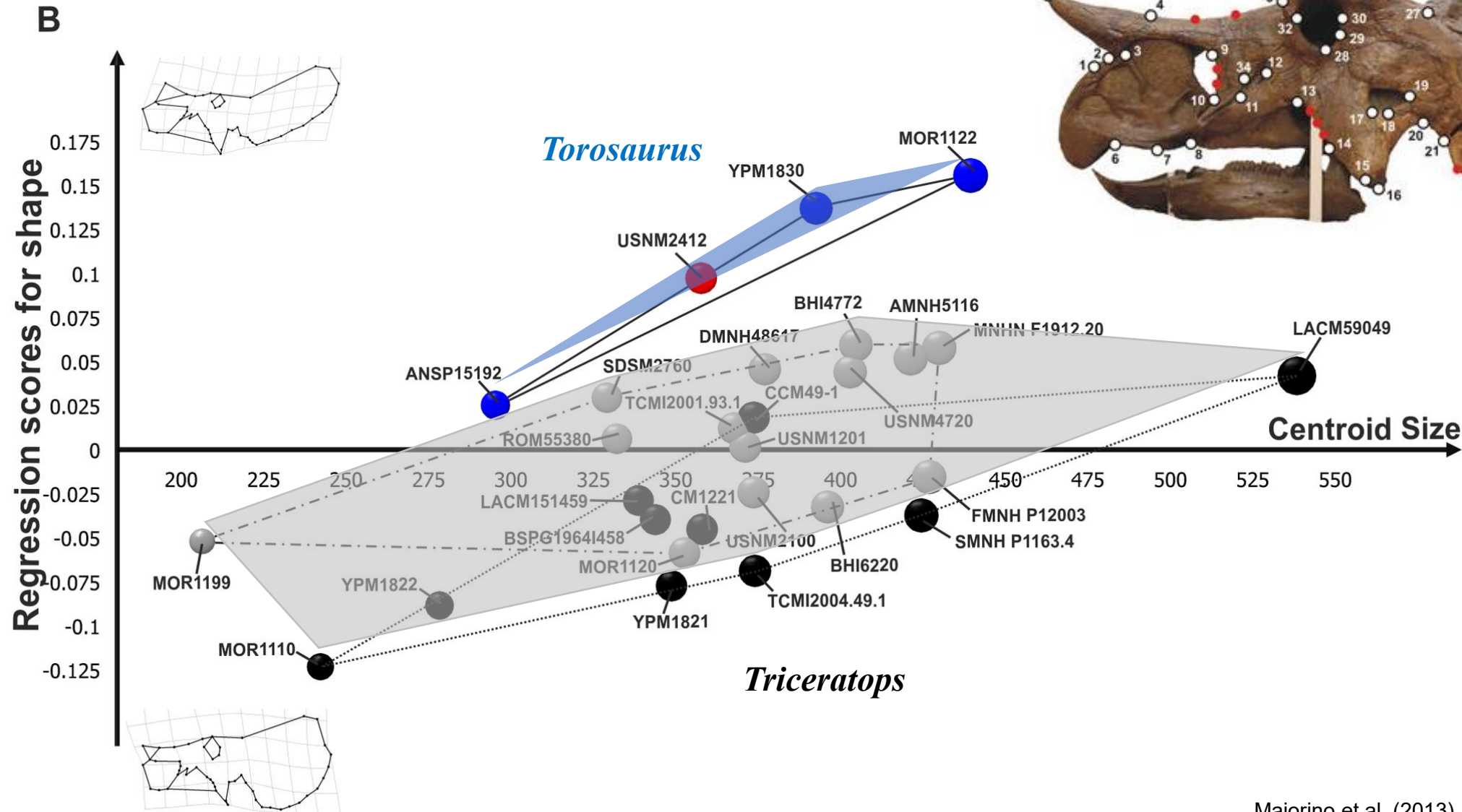
Longrich & Field (2012). PlosONE 7:e32623

3) Studio della forma

Variabilità intraspecifica o interspecifica?

Il caso di studio di *Triceratops* e *Torosaurus*

La morfometria geometrica applicata alla forma del cranio ha concluso che sono due taxa distinti.

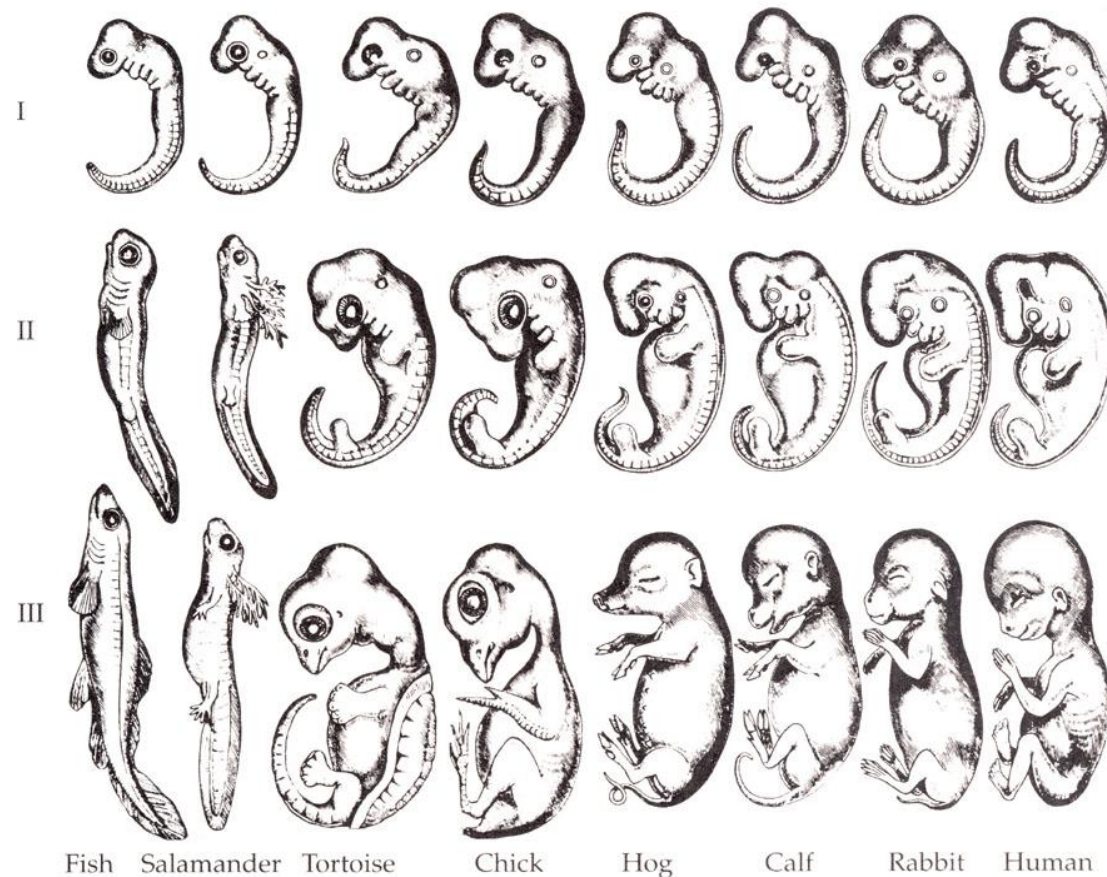


Esiste una correlazione tra sviluppo (ontogenesi) e storia evolutiva (filogenesi) ?

"La comune struttura embrionale rivela la comune discendenza" - Darwin (1859)

"L'ontogenesi ricapitola la filogenesi" - Haeckel (1866)

- Il concetto di Haeckel è che gli stadi di crescita (ontogenetici) dei vertebrati **seguirebbero/imiterebbero** la loro storia evolutiva.
- Ovvero, le prime strutture ad apparire durante lo sviluppo embrionale (es. branchie, colonna vertebrale, coda) sono state anche le prime ad apparire nella storia evolutiva dei vertebrati.
- Quelle che appaiono più tardi nel corso dello sviluppo embrionale (es. piume, peli, grande cervello) sarebbero state anche tra le ultime ad apparire nella loro evoluzione.



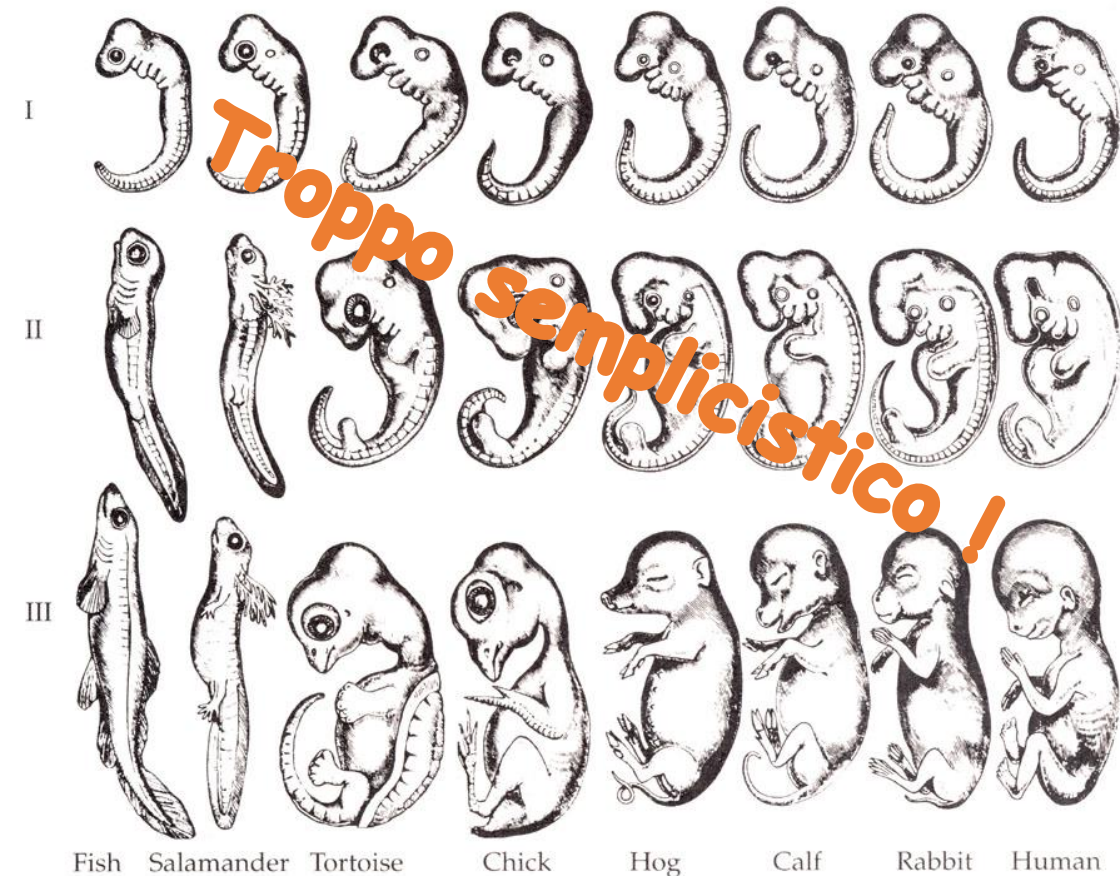
Esiste una correlazione tra storia evolutiva (filogenesi) e sviluppo (ontogenesi) ?

"La comune struttura embrionale rivela la comune discendenza" - Darwin (1859)

"L'ontogenesi ricapitola la filogenesi" - Haeckel (1866)

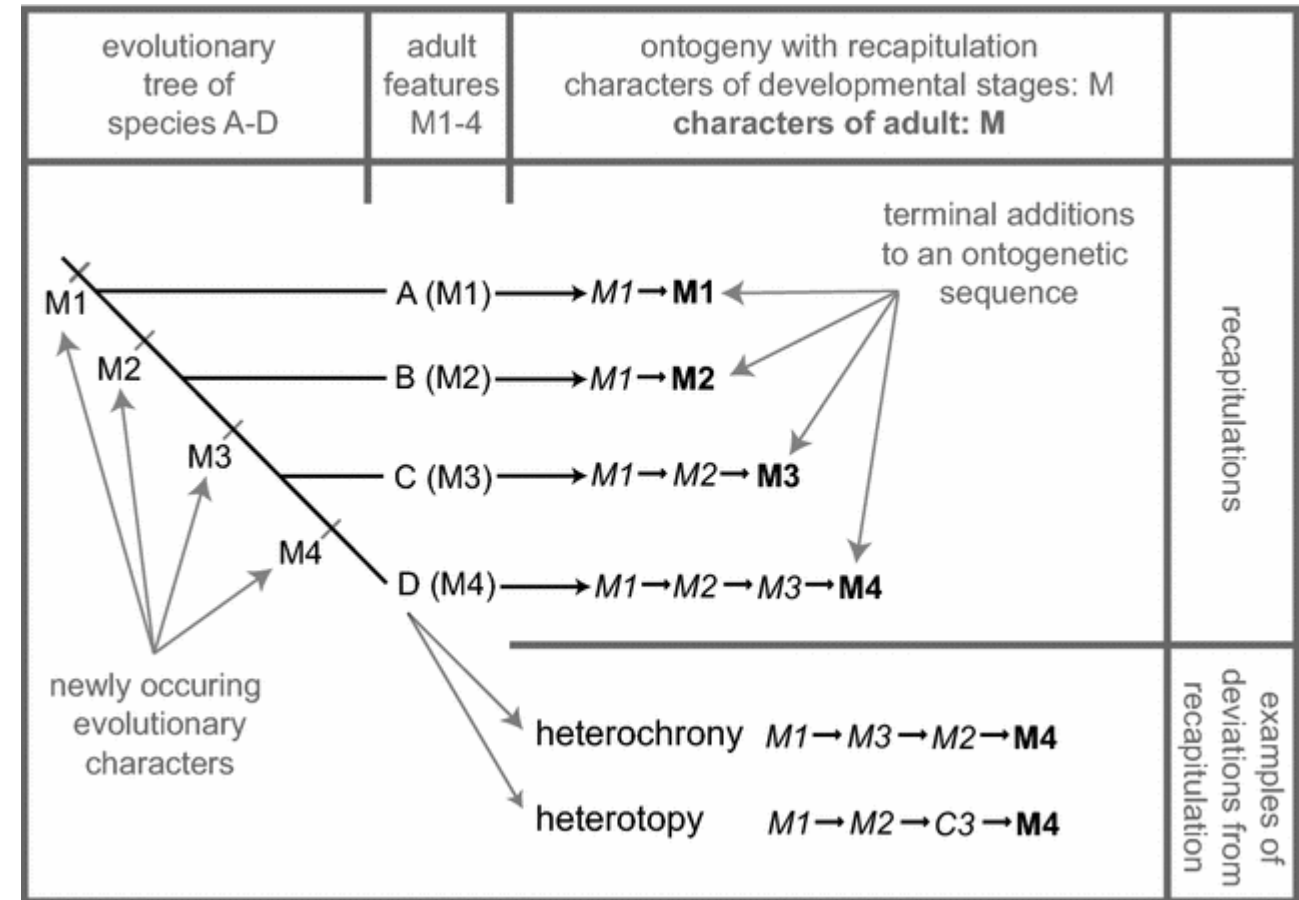


- Con l'avvento della cladistica e della moderna embriologia, la **Legge di Von Baer** (1792-1876) **evidenzia piuttosto un parallelismo tra ontogenesi e filogenesi, non una stretta correlazione**, stabilendo invece che i caratteri generali degli embrioni, visibili all'inizio del loro sviluppo (presenti a causa dei vincoli filogenetici), saranno gradualmente sostituiti dai caratteri diagnostici del proprio gruppo di appartenenza (famiglia, genere, specie).
- Gli embrioni di un pesce e di un mammifero, ad esempio, saranno simili durante le loro fasi iniziali e poi si differenzieranno gradualmente sviluppando caratteri propri.



L'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

- Perché avvenga una vera ricapitolazione dovrebbe verificarsi, durante l'ontogenesi, un'aggiunta di caratteri (M) alla fine di ogni traiettoria di sviluppo che ripercorra le tappe evolutive, con le specie più evolute (es. D) che dovrebbero trattenere durante la loro ontogenesi l'intera sequenza di trasformazioni evolutive



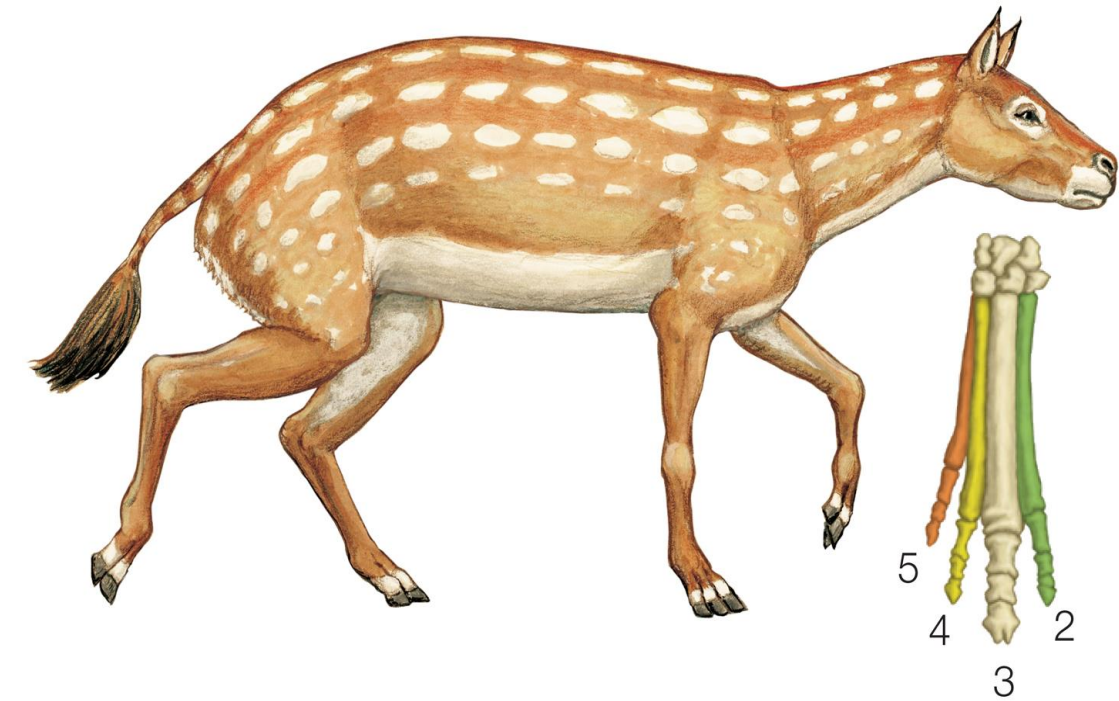
- In realtà, durante l'ontogenesi, nella maggior parte dei casi, si verificano deviazioni dallo schema ipotetico di ricapitolazione, ovvero uno o più caratteri possono comparire prima o dopo rispetto a quando sono apparsi nell'evoluzione, possono non comparire affatto, o possono comparire caratteri del tutto nuovi.

Alcune prove che l'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

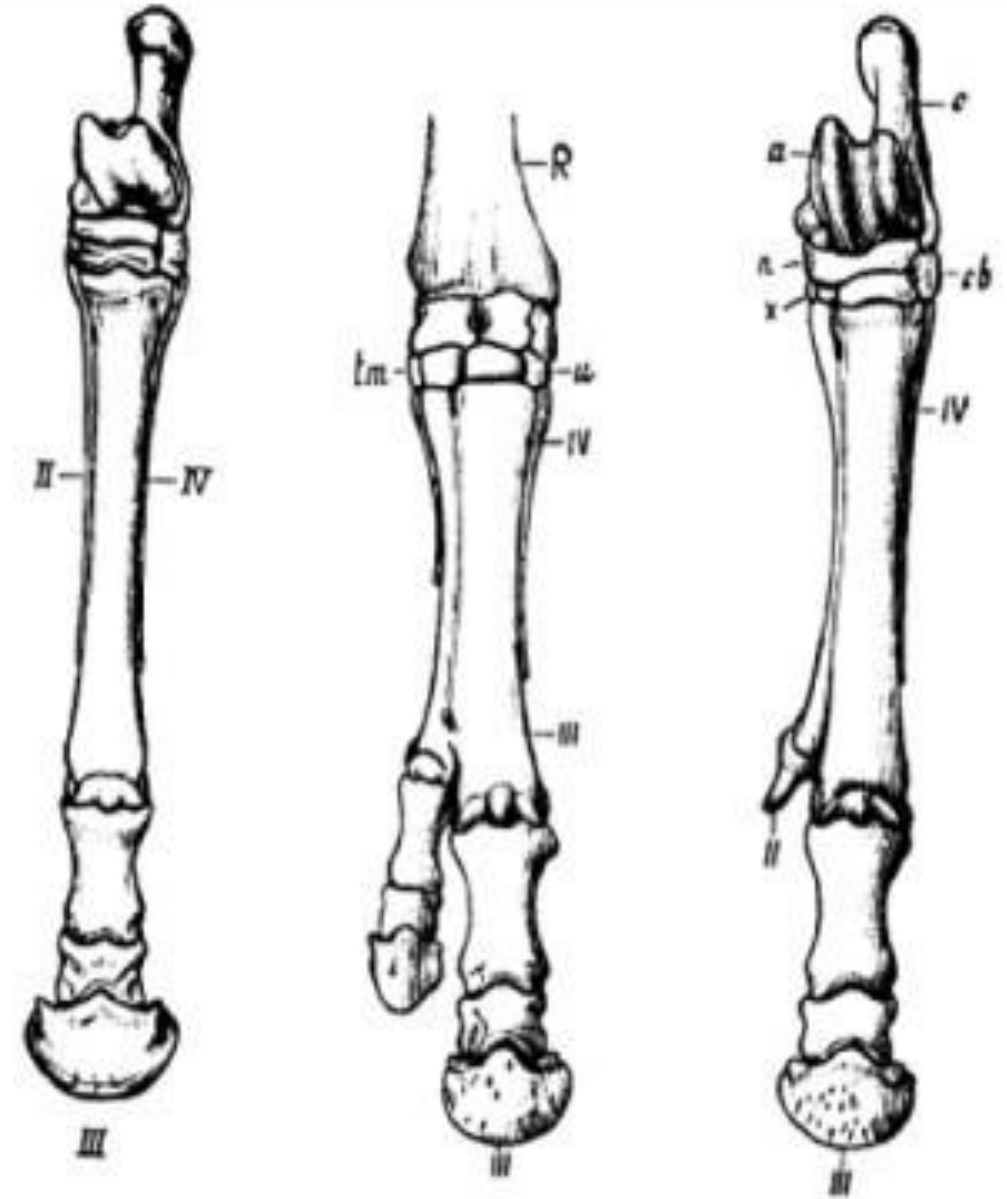
1. Atavismi

Ovvero anomalità o malformazioni nello sviluppo ontogenetico che mostrano le precedenti tappe dell'evoluzione, ma gli embrioni dei cavalli non possiedono 5 dita e comunque la loro ontogenesi non mostra come è avvenuta l'evoluzione dell'arto.

(*Hyracotherium*)



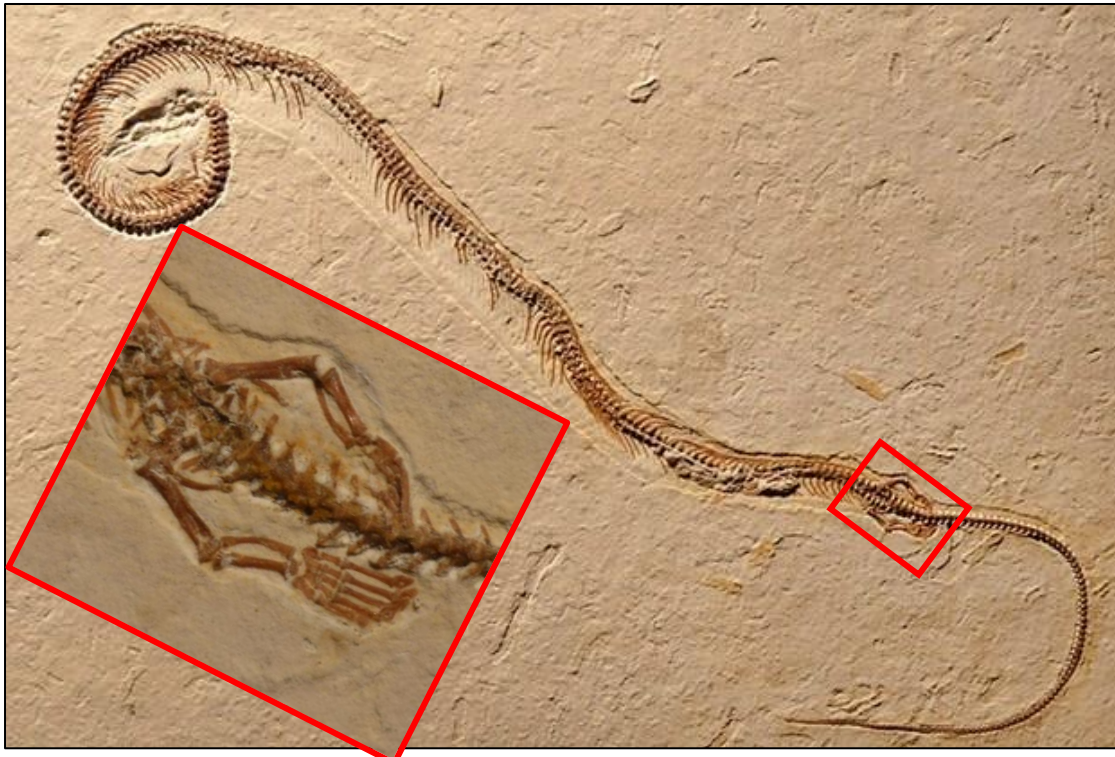
Atavismi nei cavalli odierni, mostrano come i loro antenati possedevano più dita ma gli embrioni dei cavalli non hanno 5 dita!



Alcune prove che l'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

1. Atavismi

Un piccolo foro vicino all'orecchio è presente nel 5% degli esseri umani. E' un atavismo che ci ricorda che tutti i vertebrati discendono da progenitori con le branchie. Spesso ereditato geneticamente, può essere presente in un solo orecchio o in entrambi.
Ma noi non manteniamo le branchie per tutta la vita, come vorrebbe la ricapitolazione.



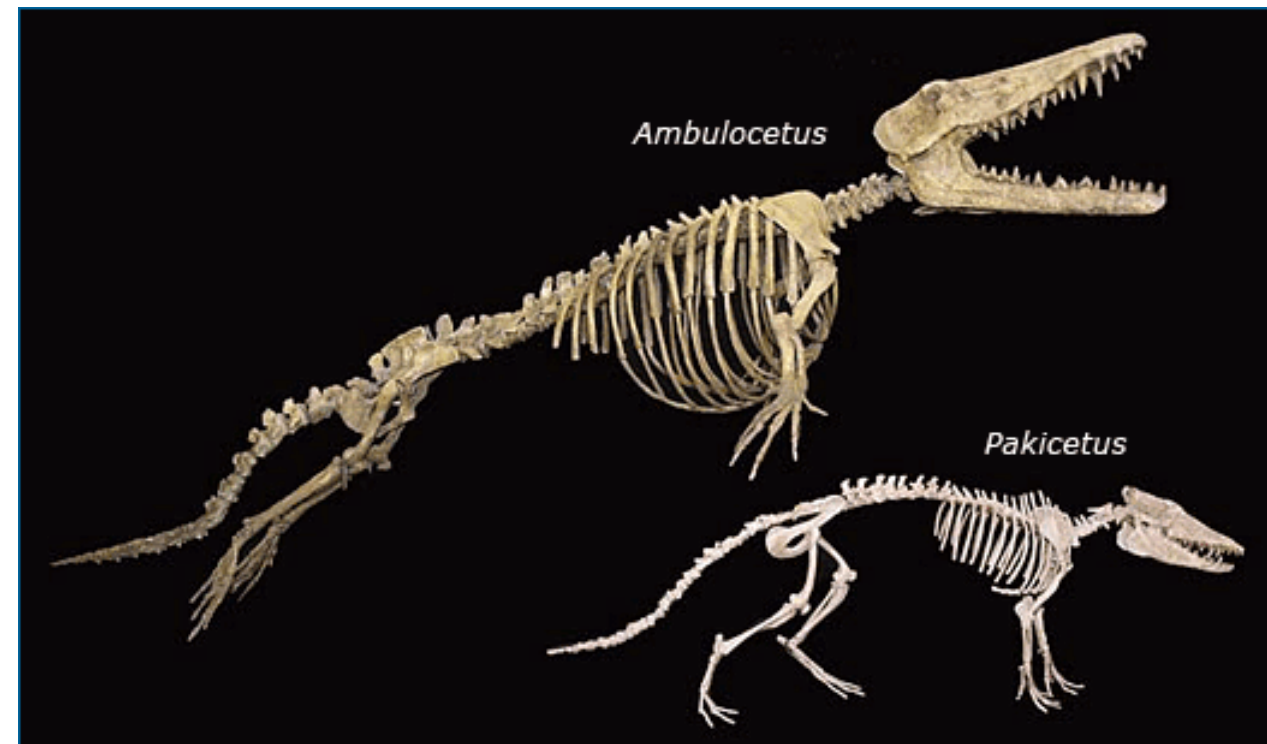
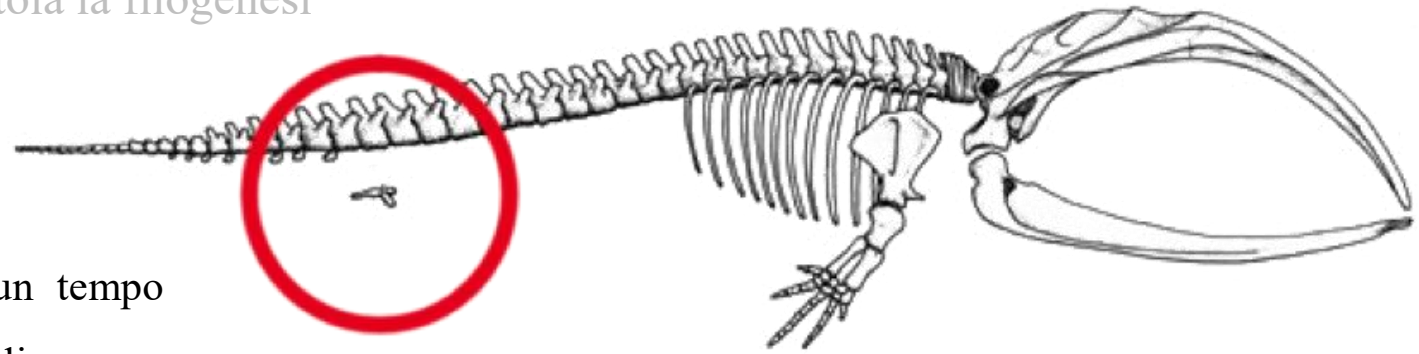
Atavismi nei serpenti odierni, mostrano come i loro antenati possedevano arti.

Alcune prove che l'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

2. Strutture vestigiali

Strutture e organi non più funzionali, residui di strutture un tempo funzionali, ma che sono diventati con il tempo non più funzionali.

Per la ricapitolazione, gli embrioni dei cetacei dovrebbero avere un cinto pelvico e arti posteriori completamente formati, ma non è così.



Il cinto pelvico ancora presente negli attuali cetacei prova come i loro antenati terrestri possedevano arti funzionali che permettevano la locomozione sulla terraferma.

Alcune prove che l'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

3. Eterocronia

Ovvero la diversa velocità di crescita di alcuni organi durante lo sviluppo ontogenetico, che si manifesta in due forme:

A) Pedomorfosi: l'adulto di un taxon recente (es. *Notosaria*) conserva tratti somatici degli individui immaturi dei suoi antenati (es. *Tegulorhynchia*).

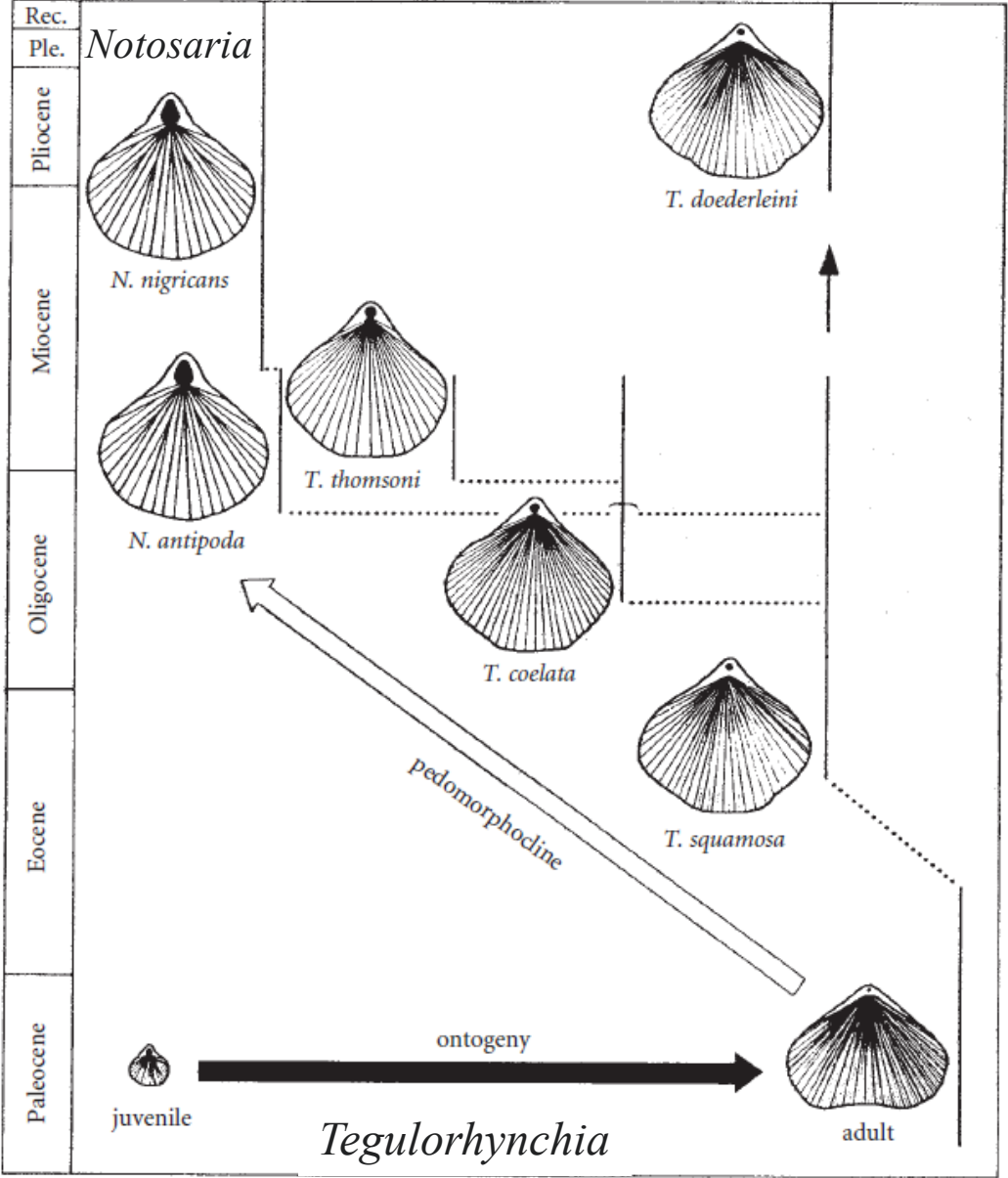
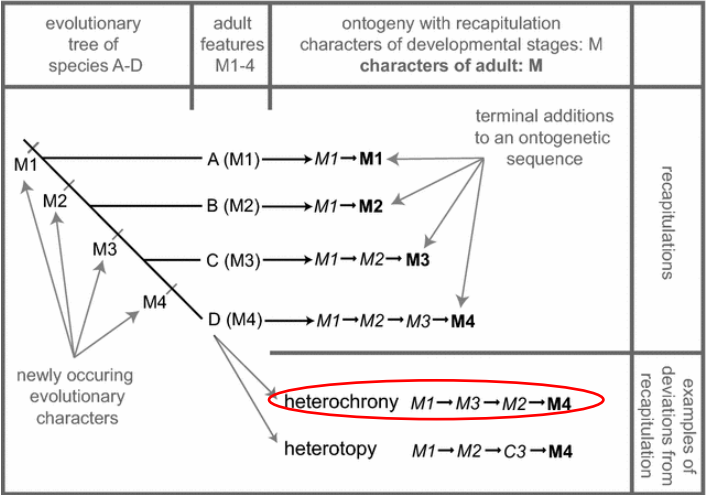


Figure 6.7 Heterochronic evolution in the Cenozoic brachiopods *Tegulorhynchia* and *Notosaria*. Adults of more recent species are like juveniles of the ancestor. Hence, pedomorphosis (“juvenile formation”) is expressed in this example. (Based on McNamara 1976.)

Alcune prove che l'ontogenesi (solitamente) NON ricapitola la filogenesi

3. Eterocronia

B) Peramorfosi: l'individuo giovanile di un taxon più recente (es. *Scaphonyx*) possiede tratti somatici tipici di individui maturi dei suoi antenati (es. *Mesosuchus*).

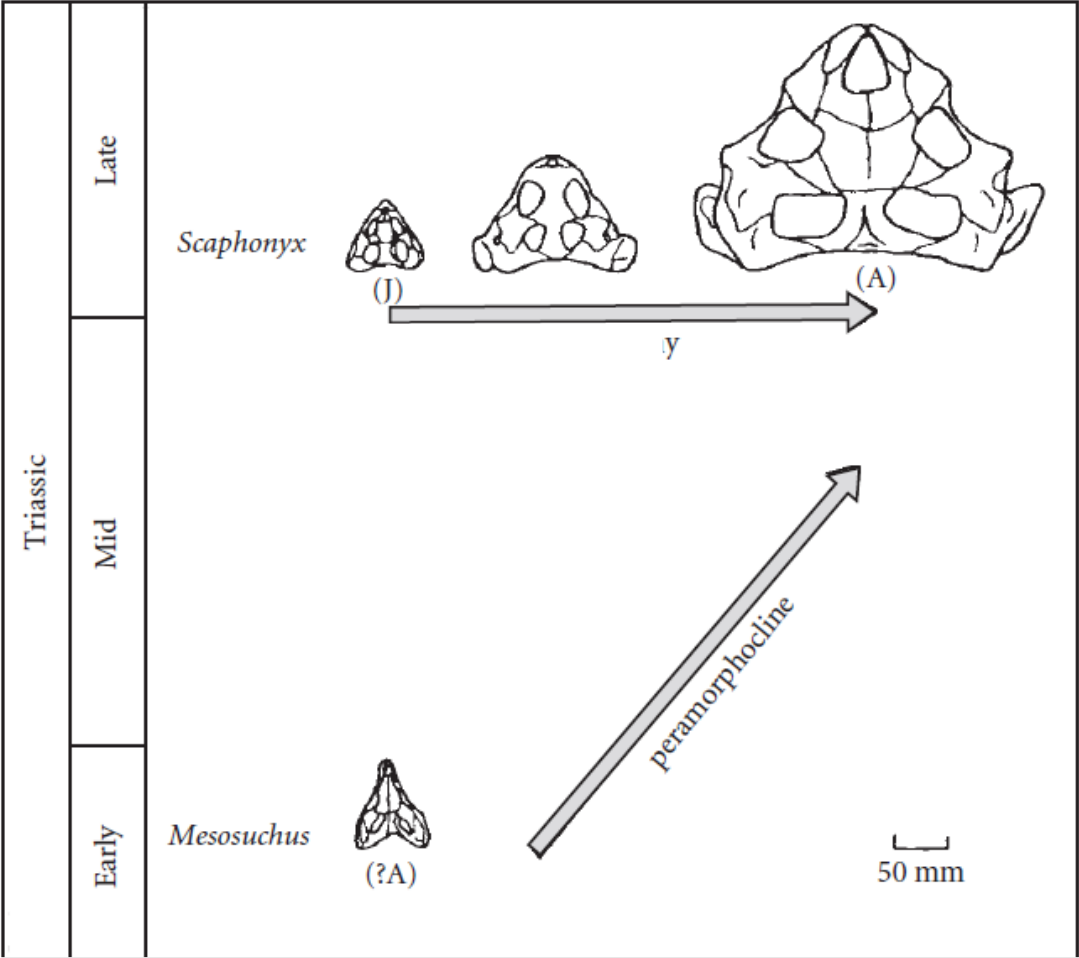
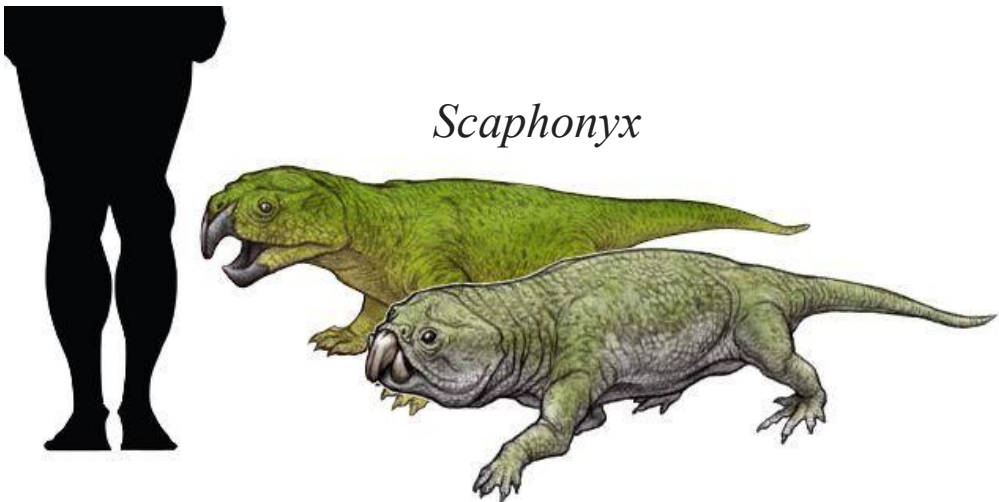
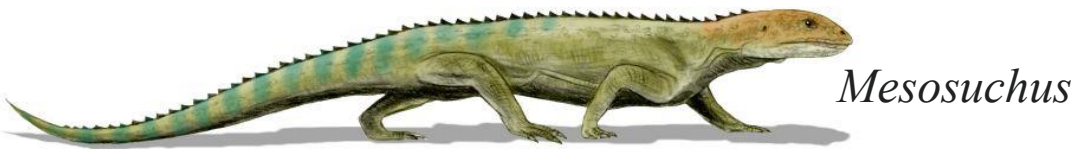


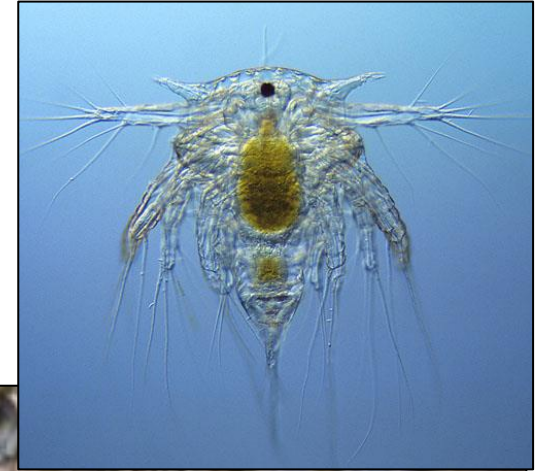
Figure 6.8 Heterochronic evolution in the Triassic rhynchosaur. The skull of adult (A) Late Triassic forms developed beyond the size and shape limits seen in earlier Triassic adult forms. Here, the juveniles (J) of the descendants resemble the ancestral adults, and this is thus an example of peramorphosis (“beyond formation”). (Based on Benton & Kirkpatrick 1989.)



L'importanza dell'ontogenesi nelle ricostruzioni filogenetiche

Abbiamo visto che l'ontogenesi può aiutare a comprendere le relazioni tra organismi, ma **perchè è importante usarla in un contesto paleobiologico ?**

1) Nelle analisi filogenetiche dei taxa fossili, **un approccio basato solo sugli stadi adulti può essere fuorviante.** E' bene quindi, quando possibile, incorporare anche altri stadi ontogenetici delle specie in esame.



Darwin fu il primo a capire che i cirripedi (Arthropoda, Crustacea), benchè possiedono un guscio calcareo allo stadio adulto, non sono molluschi ma crostacei. Infatti le loro larve sono identiche a quelle dei crostacei.

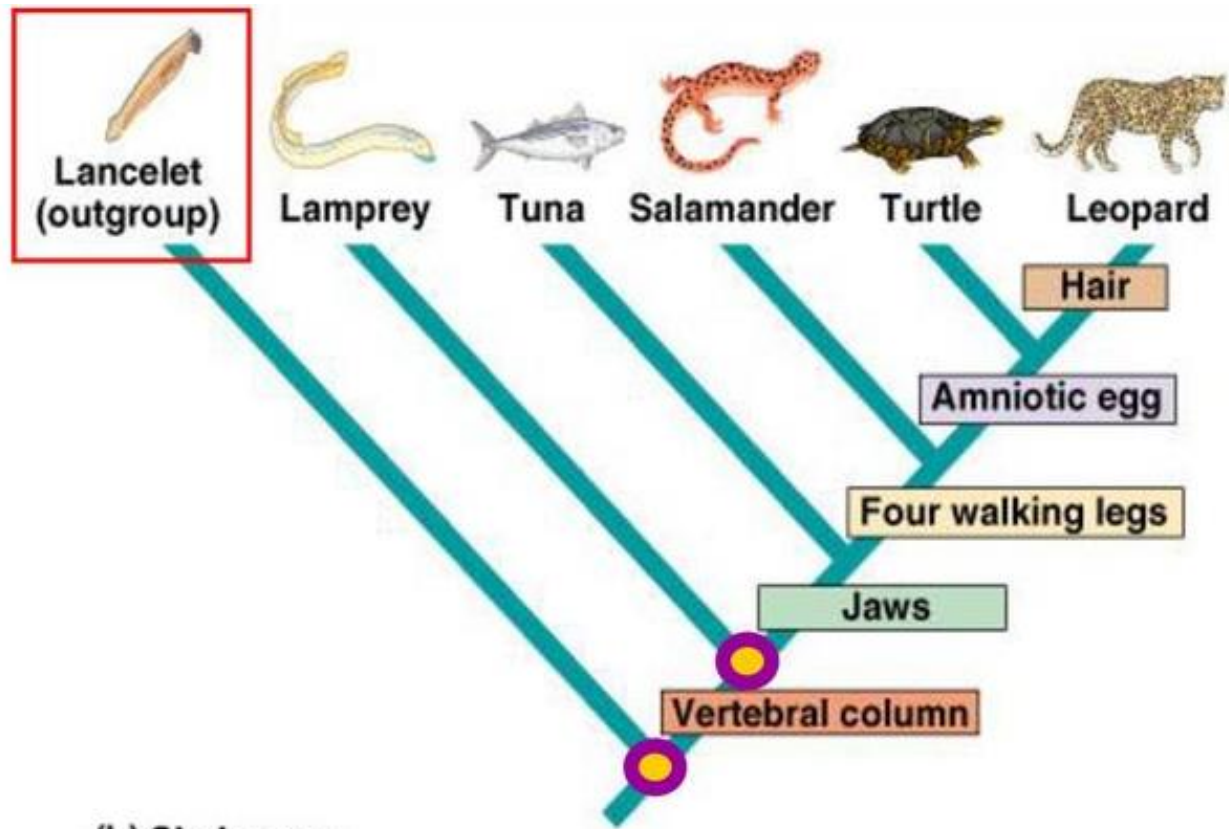
L'importanza dell'ontogenesi nelle ricostruzioni filogenetiche

2) Grazie alla Legge di Von Baer, l'ontogenesi può essere d'aiuto per **stabilire la direzione dei cambiamenti evolutivi dei caratteri**, ovvero può essere usata come criterio per capire la loro **polarità** (quali sono i tratti ancestrali e quelli derivati).

- Ma l'ontogenesi da sola non può essere usata come unico criterio per stabilire la polarità di un carattere.
- Confrontare invece il gruppo di interesse (ingroup) con i gruppi più strettamente imparentati (outgroups e stem-groups) aiuta a ricostruire meglio le relazioni di parentela.

CHARACTERS	TAXA					
	Lancelet (outgroup)	Lamprey	Tuna	Salamander	Turtle	Leopard
	0	0	0	0	0	1
	0	0	0	0	1	1
	0	0	0	1	1	1
	0	0	1	1	1	1
	0	1	1	1	1	1

(a) Character table



(b) Cladogram



4.4 Lo studio della forma



Alla prossima lezione!