

Gli anelli “mancanti”

LORENZO MUNARI

«Accettare la teoria moderna dell'evoluzione significa rinunciare a molte idee trasmesse dall'antichità, alle quali siamo affezionati e che non abbiamo mai abbandonato dai tempi di Mosè e Platone».

ERNST MAYR (1981)

Premessa

Nello studio dell'evoluzione degli organismi, il problema dei cosiddetti anelli mancanti ha rappresentato da sempre per i fautori delle tesi creazioniste ed essenzialiste (nel significato dell'*éidos* platonico) un fiore all'occhiello per le loro polemiche alla teoria darwiniana, polemiche a volte trasformatesi in attacchi rabbiosi quanto inconsistenti, se non addirittura deliranti (qualche debole eco purtroppo si è fatta sentire anche nella letteratura scientifica italiana).

Molti antidarwinisti e naturalmente gli antievoluzionisti in senso stretto, negano l'esistenza di forme di passaggio fra taxa di ogni livello e quindi di una gradualità dell'evoluzione, sostenendo altresì tesi che vanno dalla Creazione Divina in senso biblico (tesi peraltro superata anche dagli stessi teorici clericali quali ad esempio Padre P. Teilhard de Chardin) a quelle scientifiche (in senso lato) dell'origine di nuovi tipi mediante salti improvvisi o tramite l'esistenza di tendenze intrinseche di natura ortogenetica.

Risulta chiaro già da queste prime righe perché ho voluto porre fra virgolette, nel titolo di questo lavoro, la parola *mancanti*.

La teoria moderna dell'evoluzione (detta anche teoria sintetica) non pretende di «rivelare» la realtà delle cose (non sarebbe altrimenti una teoria) nè tanto meno di diventare un dogma del nostro secolo, bensì si sforza di proporre un modello d'indagine il più logico e coerente possibile, non contraddittorio, confutabile, supportato da un'immensa mole di dati scientifici in campi di ricerca biologica fra i più diversificati. Negare questo

significa accettare aprioristicamente le formule dell'irrazionalità, della fantasia, della speculazione fine a sè stessa ed i giochi di parole ... in ultima analisi essere fautori di una non-scienza.

Ho avuto modo inoltre di notare che molte affermazioni fatte anche da eminenti studiosi e accademici riguardo al problema degli anelli «mancanti» (meglio d'ora in poi denominarli anelli di congiunzione o forme di transizione) e dei meccanismi evolutivi, si basano su una interpretazione dei fatti totalmente errata o non conforme a quanto enunciato dalla moderna teoria dell'evoluzione.

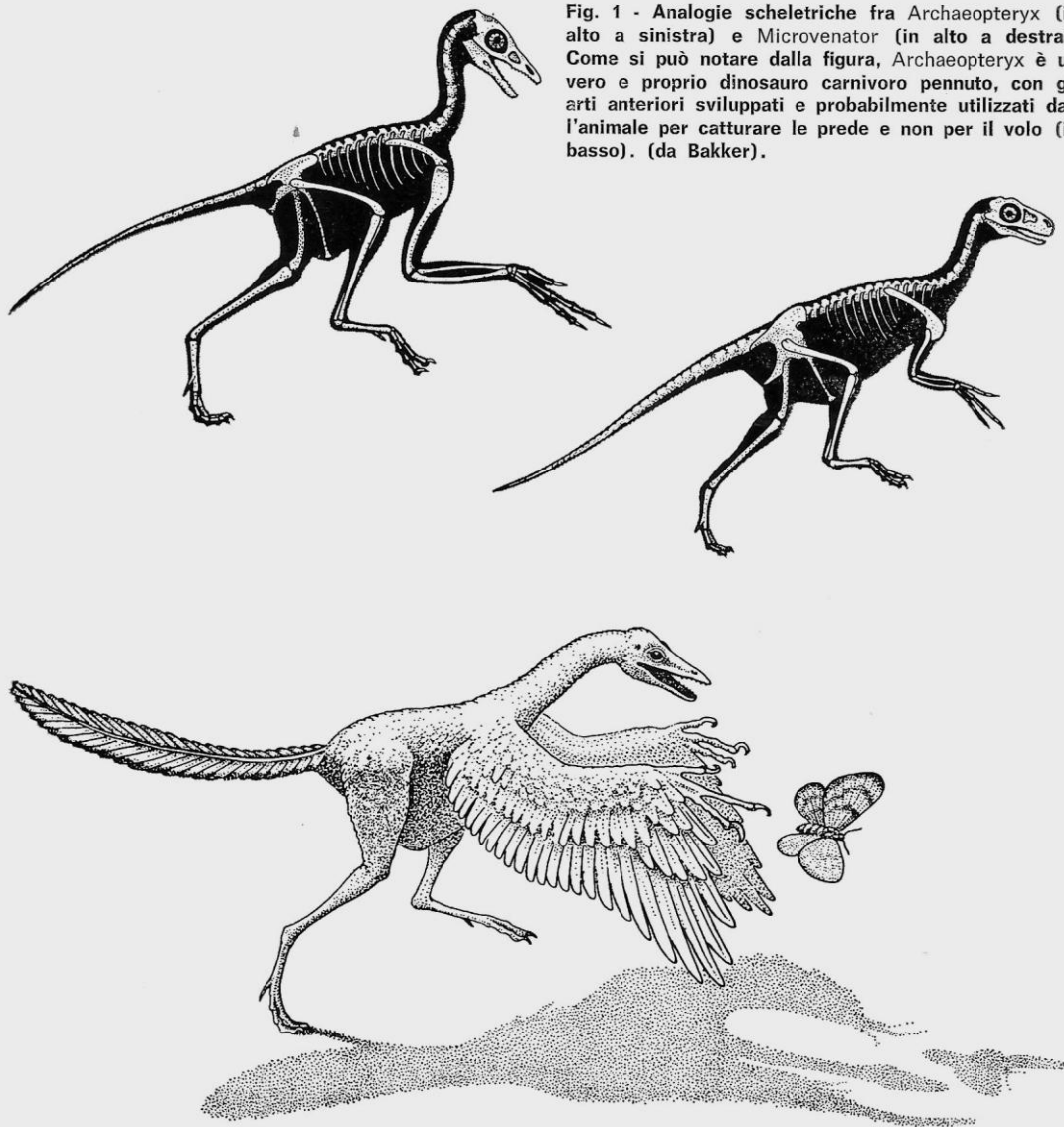
L'interpretazione degli anelli di congiunzione

Credere che un anello di congiunzione debba necessariamente essere una creatura simile alla mitica chimera, che debba possedere caratteri morfologici presenti in uguale numero nello stesso fenotipo per due livelli diversi di organizzazione e credere che tutte queste forme, dato che sono esistite, debbano essere già state dissepolte e interpretate, è pura follia o quanto meno grande ingenuità.

Non esistono infatti simili creature ma essenzialmente specie in cui si notano delle tendenze evolutive verso un diverso livello di organizzazione, che verrà acquisito solo da alcune di queste (polifiletismo) o addirittura da una sola (monofiletismo). Il processo è chiaramente molto lento e coinvolge migliaia di generazioni.

L'anello di congiunzione può essere considerato a livello di grandi taxa, come ad esempio il passaggio dagli invertebrati ai ver-

Fig. 1 - Analogie scheletriche fra Archaeopteryx (in alto a sinistra) e Microvenator (in alto a destra). Come si può notare dalla figura, Archaeopteryx è un vero e proprio dinosauro carnivoro pennuto, con gli arti anteriori sviluppati e probabilmente utilizzati dall'animale per catturare le prede e non per il volo (in basso). (da Bakker).



tebrati o dagli anfibii ai rettili, oppure a livello di taxa generici o specifici. Queste forme, in ultima analisi, non sono delle pure e semplici entità catalogabili a livello sistematico né tanto meno delle astrazioni, bensì dei veri e propri «momenti» irripetibili nella storia dell'evoluzione biologica. L'unica entità reale è la specie e cioè le popolazioni di individui che la compongono. La popolazione è la «conditio sine qua non» per ogni interpretazione evolutiva. MAYR (1963) fa giustamente notare che l'evoluzione «per salti», operando

necessariamente a livello individuale, è destinata al fallimento. È solo nelle popolazioni locali che la selezione naturale favorisce un aumento e una diminuzione di certi geni e combinazioni geniche. I nuovi caratteri non sono prodotti da mutazioni individuali, ma da una riorganizzazione del genotipo; non esistono infatti mutazioni che possano trasformare in una sola tappa un genotipo ben equilibrato in un altro estremamente differente (MAYR, 1981).

Per quanto riguarda questo tipo di tratta-

zione e cioè il significato e l'interpretazione evolutiva degli anelli di congiunzione, i termini macroevoluzione e microevoluzione saranno ugualmente usati seppur con valore esclusivamente descrittivo, essendo uguali i meccanismi operanti nel tempo in seno alle popolazioni, accordando in questo con eminenti studiosi quali Mayr, Simpson, Rensch, Heberer ecc.

A livello macroevolutivo, lo sviluppo di un nuovo taxon superiore avviene mediante l'occupazione di una nuova zona adattativa. Questo può essere possibile quando un orga-

nismo possiede un preadattamento e cioè quando «può assumere una nuova funzione senza interferenze con la funzione originaria» (MAYR, 1963).

Come va correttamente interpretato il fenomeno del preadattamento?

Il preadattamento e le prove paleontologiche dell'evoluzione

Sappiamo per certo che gran parte degli organi sono funzionali esclusivamente quando sono perfettamente sviluppati; le ali di un uccello o il patagio di un chiroterro non

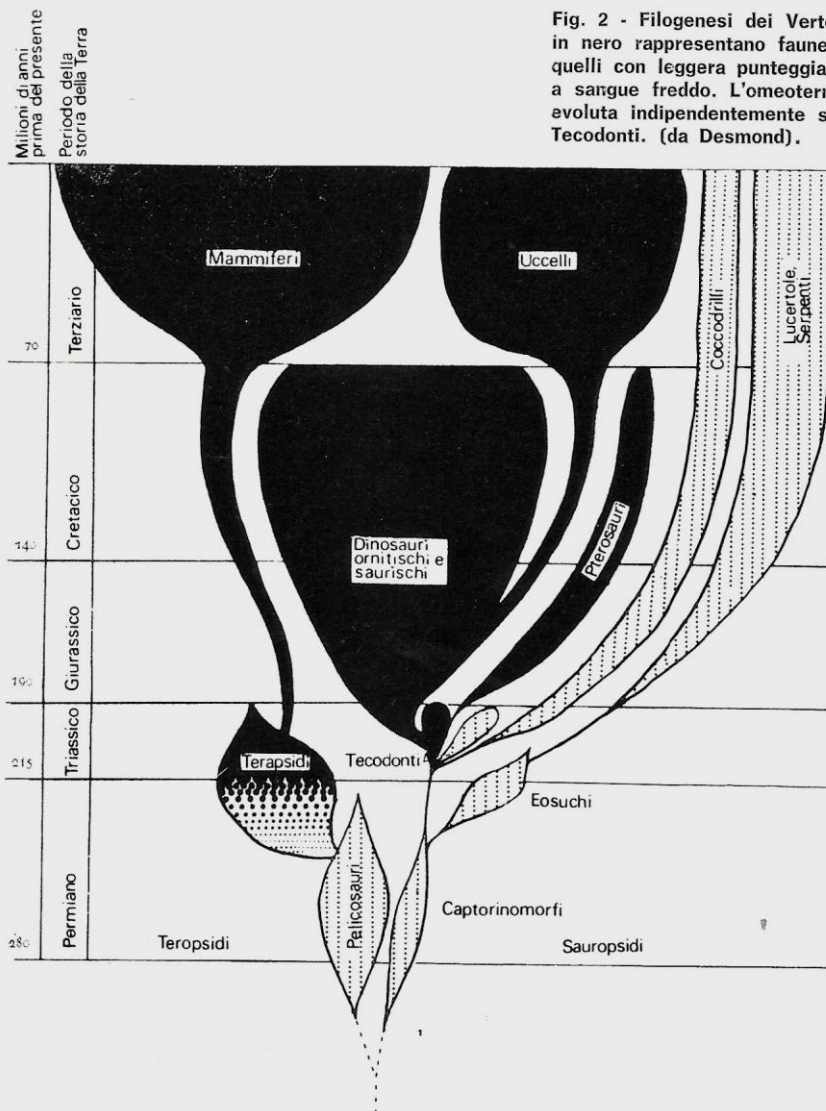


Fig. 2 - Filogenesi dei Vertebrati superiori. I gruppi in nero rappresentano faune a sangue caldo mentre quelli con leggera punteggiatura rappresentano faune a sangue freddo. L'omeotermia (o endotermia) si è evoluta indipendentemente sia nei Terapsidi che nei Tecodonti. (da Desmond).

servirebbero a nulla se non fossero semplicemente così come sono. La gran parte degli antievoluzionisti fa notare che tutti gli stadi evolutivi intermedi, non potendo essere adattativi, non solo sarebbero risultati inutili ma sarebbero stati subito eliminati dalla selezione naturale. Niente di più giusto ... se così fosse realmente! Ogni qual volta vi è l'occupazione di una nuova nicchia, si sviluppa pure una modificazione del comportamento e se l'organismo risulta in qualche modo preadattato si può assistere ad un irripetibile esperimento evolutivo.

Vediamo ora in base a quanto esposto come si possa ad esempio considerare *Archaeopteryx* una vera e propria forma di transizione, in questo caso fra un modello rettiliano ed uno aviario. *Archaeopteryx* (fig. 1) è un piccolo dinosauro pennuto del tardo Giurassico (calcare litografico di Solenhofen in Baviera). Alcuni autori negano che questa specie sia una forma di transizione; per il solo fatto che possedeva le penne esso deve essere considerato un vero e proprio uccello!

Questo modo di pensare è prettamente tipologico e si basa su statici concetti essentialisti, dove tutto deve risultare ben distinto, classificabile in tipi (in senso platonico), immutabile. Nemmeno per un attimo questi autori hanno potuto (o voluto) pensare che le penne possedessero un significato fisiologico quale quello del mantenimento della temperatura corporea, piuttosto che una funzione dicotomica ad esclusivo uso dei tassonomisti. Lo pterosauro *Sordes pilosus*, scoperto nel 1970 dal paleontologo sovietico A. G. Sharov in depositi del Giurassico superiore del Kazakistan, era ricoperto da una pelliccia ... pur non essendo un mammifero!

Le penne come i peli forniscono quindi un valido isolamento termico dall'ambiente esterno. Qualcuno obietterà che le penne come i peli sono caratteristici degli animali omeotermi e non dei rettili. Sta di fatto che già da qualche tempo è sufficientemente documentato che i gruppi dei Dinosauri e Pterosauri avevano già da lungo tempo acquisito l'omeotermia pur possedendo un modello scheletrico di tipo rettiliano (DESMOND, 1975; BAKKER, 1975) (fig. 2), ed il nostro *Archaeopteryx*, spogliato delle penne, ha uno scheletro praticamente identico a quello dei piccoli dinosauri celurosauri corridori.

Fra le varie obiezioni sulla morfologia scheletrica viene pure dibattuto il fatto che una lunga coda vertebrale come quella dell'*Archaeopteryx* non è da considerarsi un carattere prettamente rettiliano, perché è cosa risaputa che alcuni Pterosauri avevano questa estremamente ridotta. Diremmo allora per controbattere che una lunga coda la possiedono pure molti mammiferi e anfibi urodéli, non è quindi un carattere esclusivamente rettiliano, ma certamente il fatto che *Archaeopteryx* presentasse questo carattere mentre nessuna specie di uccelli estinti e attuali possiede la coda, assume un chiaro significato per attribuire questa forma fossile ad una discendenza rettiliana (a meno che non la si voglia porre fra i mammiferi o fra gli anfibi urodéli!?).

Ritornando alle argomentazioni sul preadattamento, siamo certi che l'evoluzione dell'ala sia ancora un fatto enigmatico?

Un uccello prima di essere in grado di volare deve possedere non solo le ali fornite di penne ma tutta una gamma di adattamenti muscolari, nervosi e scheletrici associati. Perché dunque un protouccello avrebbe sviluppato queste strutture molto prima di poter volare?

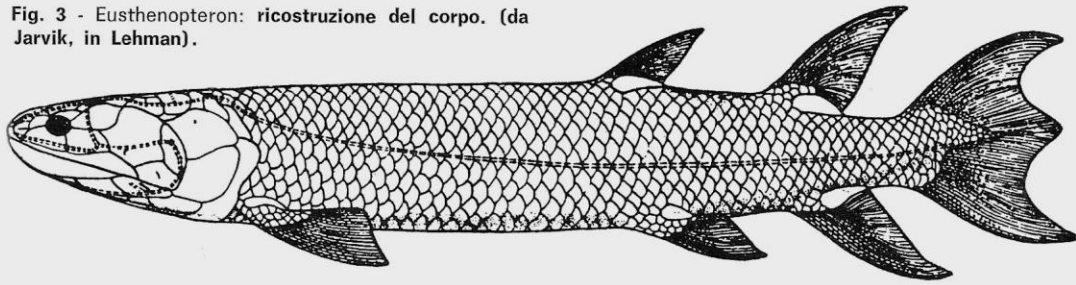
La soluzione sta nel fatto che ognuna di queste componenti deve in origine essersi evoluta per svolgere un'altra funzione. Quando tutte le strutture furono presenti poterono soddisfare ad una nuova funzione (DESMOND, 1975).

Archaeopteryx comunque era, come già detto, un piccolo dinosauro pennuto, privo delle modificazioni scheletriche che vengono associate al volo; era dunque incapace di volare pur possedendo qualcosa di molto simile alle ali. È stato provato che esso non poteva nemmeno planare e tanto meno atterrare dato che la struttura pelvica non avrebbe retto all'impatto con il suolo. Dunque?

Archaeopteryx aveva le penne perché omeotermo, derivato da progenitori a sangue caldo. «Gli uccelli furono il risultato del tentativo dei Dinosauri di ridurre le loro dimensioni; e le penne il lascito che significò successo» (DESMOND, 1975).

Sappiamo infatti che una diminuzione di dimensioni comporta un relativo aumento dell'area superficiale con conseguente eccessiva perdita di calore attraverso la cute.

Fig. 3 - Eusthenopteron: ricostruzione del corpo. (da Jarvik, in Lehman).



Questa specie era probabilmente un predatore agile, con un'ottima vista, che si cibava di insetti. Il modo migliore per catturare grossi insetti volanti è quello di usare una rete o qualcosa di simile... ad esempio una barriera di penne. OSTROM (1974) immagina questo protouccello saltellare come un pollo, aprire le ali sino a circondare la preda, per poi afferrarla con le zampe anteriori per poterla alla fine divorare (fig. 1).

In questo modo il battito delle ali assunse un significato molto importante per la cattura delle prede, e deve esser stato accompagnato da un migliore coordinamento nervoso. Desmond conclude che il dinosauro-uccello, completamente omeotermo, dotato di penne, ali e di un cervello capace di coordinare manovre complicate, era totalmente preadattato al volo.

Non direi certo che questo modello d'interpretazione sia particolarmente fantasioso, ma anzi si dimostra un modello logico e coerente con i dati della paleontologia; questo può non significare che necessariamente le cose siano andate esattamente in questo modo, il fatto importante è costituito dalla possibilità di costruire un modello interpretativo il più coerente possibile con i dati in nostro possesso.

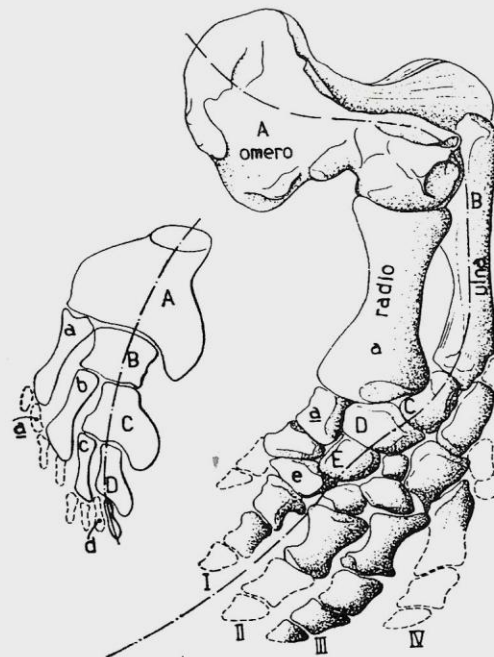
Tracciare quindi una linea di demarcazione fra uccelli e rettili è solo una questione di pura convenzione; *Archaeopteryx* è realmente una forma di transizione fra un modello rettiliano ed uno aviario.

Il preadattamento (inteso in questo modo) fornisce quindi all'organismo la possibilità di provare un esperimento evolutivo; se questo riuscirà la specie potrà usufruire di una grandissima quantità di nicchie disponibili, dando l'avvio ad una radiazione adattativa.

Se noi consideriamo la conquista delle terre emerse da parte delle forme acquati-

che dovremmo per forza analizzare un livello d'organizzazione di tipo anfibio, che si è probabilmente originato come forma di transizione solo grazie ad un preadattamento. Per meglio comprendere questo dobbiamo risalire al Devoniano, dove i vertebrati più progrediti erano pesci (fig. 3) con un rivestimento di piastre ossee (Crossopterigi Ripidisti). Essi erano dotati di coane e sacche polmonari ed erano inoltre piuttosto comuni in quel lontano periodo. La vescica natatoria, ben noto organo idrostatico, in questi pesci faceva le funzioni di polmone in supporto alle

Fig. 4 - Comparazione osteologica tra l'arto anteriore di Eusthenopteron - Crossopterigio del Devoniano - (a sinistra) e di Eryops - Anfibio del Permiano - (a destra). (da Gregory & Raven, in Dal Piaz & Malaroda).



branchie, quando l'ambiente si presentava povero d'ossigeno a causa della normale eutrofizzazione di stagni e lagune.

Questi organismi dovevano «catturare» ossigeno al di fuori dell'ambiente acquatico usando naturalmente non più le branchie ma il loro primitivo polmone. Uscire dall'acqua comportava però un apparato locomotorio diverso da quello dei comuni pesci. Questi pionieri possedevano infatti le pinne pettorali formate da un lobo carnoso sostenuto da uno scheletro osseo che può essere omologato nella sua regione prossimale, osso per osso, con quello degli arti degli anfibi e di tutti i vertebrati successivi (fig. 4).

Quando infine l'acqua delle pozze e degli stagni andava incontro ad una completa evaporazione, questi protoanfibi poterono spostarsi in cerca di altri biotopi umidi grazie ai loro lobi pettorali che si muovevano avanti e indietro e che erano preadattati a livello scheletrico ad una deambulazione di tipo tetrapode ed alla capacità di sollevare il torace dal terreno per respirare o meglio per inghiottire aria.

Questi mirabili preadattamenti favorirono la conquista dell'ambiente terrestre e l'irradiazione in un enorme quantità di nicchie disponibili, dato che non esistevano ancora i vertebrati terrestri.

Nel Devoniano superiore della Groenlandia orientale fu reperto un fossile, l'*Ichthyostega* (fig. 5), che possedeva ancora una pinna impari continua caudalo-dorsale da Ripidisto, un opercolo vestigiale ed un sistema di canali della linea laterale. Gli Ittiostegali mostrano come gli anfibi possano essersi evoluti dai Crossopterigi Ripidisti. Essi rappresentano i più antichi animali tetrapodi conosciuti.

Così si esprime PADOA (1971) riguardo alle forme di anfibi arcaici (Stegocefali): «Le somiglianze sono tali — e non possiamo svolgere tutto un capitolo di anatomia comparata per dimostrarle — da rendere sicura la derivazione degli Anfibi dagli antichi Crossopterigi del Devoniano».

Interessante notare come il Padoa concepisca a livello evolutivo la comparsa dei vertebrati terrestri e cioè come conseguenza del prolungato sforzo dei pesci crossopterigi a restare nel loro habitat acquatico.

Anche in questo caso è stata fondamentale la comparsa di un sistema preadattato

che ha permesso un esperimento evolutivo verso la conquista di un nuovo livello d'organizzazione.

Alcuni decenni fa sembrava cosa impossibile un passaggio graduale dai rettili ai mammiferi. Alcune caratteristiche del cranio quali l'articolazione mandibolare e gli ossicini dell'orecchio medio presenti nei mammiferi, avrebbero dovuto essere il risultato di una complessa evoluzione morfologica, che avrebbe presupposto una «migrazione» e conseguente modificazione funzionale di alcune ossa.

Come avrebbero potuto le forme di transizione essere favorite dalla selezione naturale? SERMONTI e FONDI (1980) non ammettono questo passaggio graduale dall'una all'altra condizione, affermando che se questo fosse realmente avvenuto, si dovrebbe accettare che per migliaia d'anni gli anelli di congiunzione fra rettili e mammiferi non furono in grado né di udire né di aprire la bocca senza difficoltà; sarebbero stati subito eliminati dalla selezione naturale.

I fossili che testimoniano il passaggio rettili-mammiferi sono molto numerosi e spesso in ottimo stato di conservazione. L'evoluzione del modello mammaliano s'è raggiunta senza grandi salti, in modo insensibile. In tutti i Terapsidi Teriodonti si svilupparono tendenze evolutive verso i mammiferi, particolarmente per ciò che riguarda la morfologia del cranio; l'omeotermia era già acquisita dai Terapsidi (fig. 2). GRASSÈ (1973) suppone che l'omeotermia delle forme più evolute di questi, fosse simile a quella imperfetta dei Monotremi attuali. Un metabolismo generale più elevato, un metabolismo fosfocalcico intenso, una crescita più rapida e continua ed in conseguenza di ciò una maggiore attività, portarono i Teriodonti verso la mammalizzazione.

L'evoluzione del cranio dei mammiferi inizia verso la fine del Carbonifero con la comparsa dei Pelicosauri e si completa nel Giurassico inferiore per una durata di circa 100 milioni di anni (fig. 6).

Le ossa del cranio si fondono fra loro diminuendo di numero e cambiando le dimensioni relative fra esse; in conseguenza di ciò muta la topografia cranica, vi è la formazione di un palato secondario e la differenziazione dei denti in incisivi, canini, postcanini.

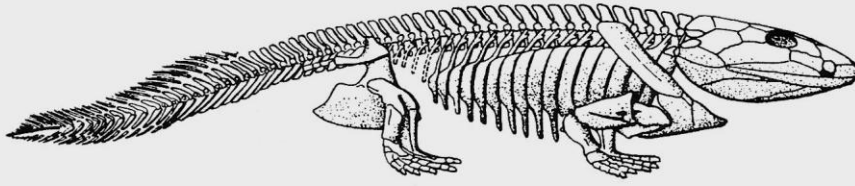


Fig. 5 - Ichthyostega sp. (da Jarvik, in Dal Piaz & Malaroda).

Tutto questo con una tendenza evolutiva orientata sia verso la forma mammaliana sia in senso proprio ad ogni linea filetica di Teriodonti.

I caratteri mammaliani non sono gli stessi in tutte le linee dei Teriodonti e non si esprimono né ugualmente né identicamente in tutti (GRASSÈ, 1973).

Il sistema mammaliano ha quindi un'origine polifletica, dove il primitivo stock genico dei Terapsidi conservava già una spiccata tendenza verso i mammiferi, mentre le varie linee filetiche successive possedevano caratteri fenotipici diversificati seppur accumulati appunto da un comune genotipo ancestrale. Il preadattamento di alcune strutture rispetto ad altre, i tentativi evolutivi da parte di varie linee filetiche, l'occupazione di nuove zone adattative, risultano essere condizioni ben più complesse e reali che non quelle di una ipotetica serie ortogenetica, dove i discendenti sarebbero stati necessariamente il risultato dell'evoluzione di una specie precedente che, mediante teratologie e condizioni limite di sopravvivenza causate da gravi handicap, si sarebbe «sforzata» di lasciare un miglior lascito alla discendenza.

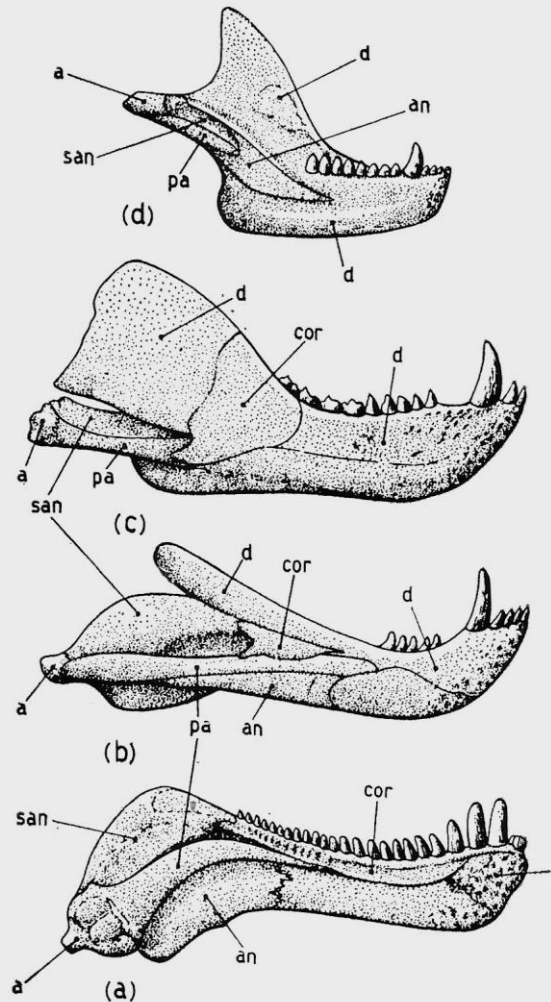
Per quanto concerne i dati paleontologici riguardo alle forme di transizione, HALSTEAD (1969) fa notare come, dopo la scoperta di rocce fossilifere in Russia che dapprima costituivano uno iato geologico e di conseguenza paleontologico fra le formazioni del Texas e quelle del Karoo in Sud Africa (famoso per le testimonianze fossili sull'evoluzione verso i mammiferi), ora abbiamo una soddisfacente sequenza di reperti che dai primitivi Captorinomorfi porta ai Mammiferi, con una serie di mutamenti graduali che non lasciano nessun dubbio sull'evoluzione del modello mammaliano da quello rettiliano.

Evoluzione a mosaico e ominazione

Nelle forme di transizione si assiste ad un connubio fra elementi morfologici pro-

Fig. 6 - Evoluzione della mandibola nei Rettili Sinapsidi, verso una struttura mammaliana. (a) Dimetrodon (Pelicosauro permiano); (b) Cynarioides (Terapside permiano); (c) Cynognathus (Terapside triassico); (d) Ictidosauro.

a, articolare; an, angolare; cor, coronoide; d, dentale; pa, prearticolare; san, soprangolare. (da vari AA., in Dal Piaz & Malaroda).



grediti verso un nuovo livello di organizzazione ed elementi arcaici dove la spinta evolutiva sembra essersi arrestata. Alcuni possono obiettare che l'evoluzione non si compie quindi secondo un graduale cambiamento ma «per salti» dimostrabili in organismi primitivi allorché compare improvvisamente il carattere progredito.

Anche in questo caso le cose non stanno in questo modo. Durante il trasferimento in una nuova zona adattativa, una struttura o un insieme di queste, si trovano sottoposte ad una fortissima pressione selettiva che le fa evolvere con grandissima rapidità, lasciando «indietro» gli altri caratteri. Non vi è quindi un cambiamento armonioso ma un'evoluzione a mosaico e cioè un mosaico di caratteri primitivi e di caratteri avanzati, di lineamenti generali e di quelli specializzati; è impossibile individuare gli anelli mancanti, se non si comprende che essi possono apparire come strane mescolanze di caratteri progrediti e caratteri primitivi (MAYR, 1963). Alcuni noti esempi fra i tanti che si possono citare, rivelano l'esistenza di una evoluzione a mosaico.

Dai Bauriamorfi (Terapsidi, Teriodonti) è derivata una forma interessante dove il cranio presenta una mescolanza di caratteri rettiliani (primitivi) e mammaliani (evoluti). Questa specie — *Diarthrognathus broomi* — che da sola costituisce l'ordine degli Ictidosauri (Triassico superiore del Sud Africa) possiede addirittura una duplice articolazione della mandibola con il cranio... un'articolazione da rettile e l'altra da mammifero (GRASSÈ, 1973). L'esperimento evolutivo era in atto!

Sempre il GRASSÈ (1973) così si esprime riguardo alle forme di transizione fra anfibi e rettili e cioè riguardo ai Seimouriamorfi (Anfibi Stegocefali Labirintodonti): «Il loro scheletro è un autentico mosaico di caratteri anfibi e rettiliani; la loro forma generale è di una grande banalità, è quella di un tritone o di una lucertola».

Lo stesso dicasi per forme di transizione fra taxa inferiori.

Piuttosto ben documentata è l'evoluzione della linea ominide che costituisce un esempio classico di evoluzione a mosaico.

Se si eccettuano alcuni autori moderni che negano uno sviluppo evolutivo graduale della

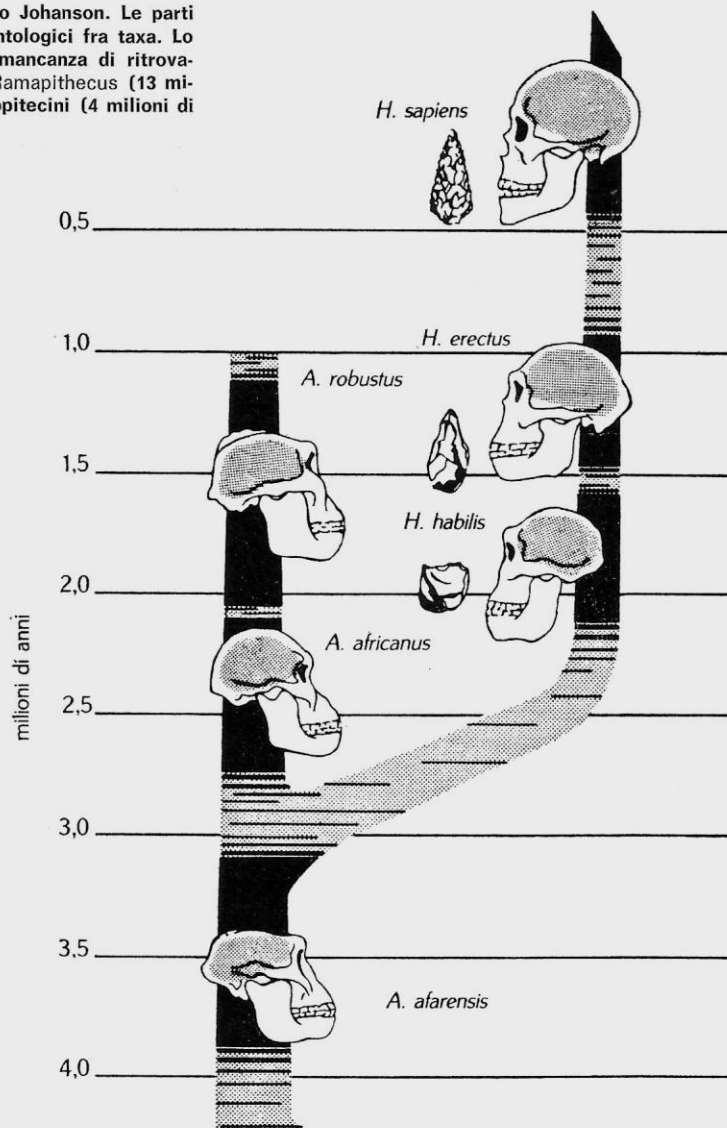
linea ominide, ipotizzando soluzioni alternative che ben meriterebbero di essere prese in considerazione da qualche editoriale di novelle di fantascienza o di cronache del mistero, per la maggior parte degli scienziati e studiosi del problema è oramai cosa certa, fatto incontestabile, la nostra derivazione da un ceppo ancestrale di primati antropomorfi che abbandonarono le abitudini arboricole per «scegliere» territori aperti quali quelli delle savane.

Con le recenti scoperte nel triangolo dell'Afar in Etiopia (*Australopithecus afarensis*) possediamo un quadro significativo della filogenesi umana (1).

Si può affermare con un buon margine di sicurezza, che la linea ominide si divide in due gruppi distinti anche se fileticamente con la medesima origine: gli australopitecini con il genere *Australopithecus* (estinti) e la linea che porta all'uomo moderno, costituita dal genere *Homo* (fig. 7). Alcuni paleontologi del passato e gli antievoluzionisti, affermano che *Australopithecus* non può essere considerato un ominide, per il fatto che presenta pure caratteri tipicamente scimmieschi. MAYR (1963) così si esprime in proposito: «Sarebbe come dire che l'*Archaeopteryx* non può essere un anello di congiunzione fra rettili e uccelli, perché, oltre alle penne, possiede anche molte caratteristiche dei rettili. L'evoluzione a mosaico è la forma evolutiva propria di tutti quei tipi che si spostano in una nuova zona adattativa. È necessario insistere sul fatto che l'uomo è diventato tale gradualmente, contro tutti i tentativi che si fanno, di continuo, per presentare l'origine dell'uomo come un fenomeno avvenuto d'un sol colpo». Mayr con il termine *gradualmente* intende un'evoluzione per tappe successive seppur con una diversa velocità di trasformazione dei vari caratteri. La stazione eretta e l'uso delle mani, svincolate dalla deambulazione quadrupede (o quadrumane, qual dir si voglia), furono la prima acquisizione dei protoominidi, mentre la ristrutturazione

(1) La posizione sistematica di *A. afarensis* e l'interpretazione evolutiva data dagli scopritori di questa specie sono a tutt'oggi al centro di polemiche e controversie. In attesa di ulteriori revisioni, mantengo questo taxon e le interpretazioni fatte a riguardo.

Fig. 7 - Filogenesi umana, secondo Johanson. Le parti in grigio rappresentano iati paleontologici fra taxa. Lo iato più vasto è costituito dalla mancanza di ritrovamenti di forme di transizione fra *Ramapithecus* (13 milioni di anni fa) ed i primi australopitecini (4 milioni di anni fa). (da Johanson & Edey).



razione pelvica e delle estremità si completò quando l'aumento del volume cerebrale ed il conseguente rimodellamento del cranio erano agli inizi.

Anche in questo caso è dimostrato come le forme di transizione non siano mai esattamente intermedie fra due differenti livelli, bensì un miscuglio di caratteri più e meno evoluti. LE GROS CLARK (1950) e recentemente JOHANSON (1981) hanno chiarito in modo soddisfacente i caratteri dicotomici fra scimmie antropomorfe e ominidi primitivi, proponendo (JOHANSON) una storia evolutiva su

basi scientifiche supportate da numerosi reperti paleontologici. Sintetizzando possiamo dire che da forme che già avevano acquisito alcuni caratteri della linea umana, come ad esempio *Ramapithecus*, si passa ad *Australopithecus afarensis*, ominide molto primitivo che aveva già acquisito la stazione eretta e che visse fra i 3 ed i 4 milioni di anni fa; questa specie originò con ogni probabilità due linee filetiche (fig. 7).

La linea degli australopitecini si estinse circa 1 milione di anni fa, forse per la forte competizione con ominidi (*Homo erectus*)

con capacità cerebrale molto maggiore e meno specializzati e quindi con maggiori possibilità adattative.

Come si potrà notare nella figura 7 vi sono vari iati conoscitivi fra le specie, imputabili esclusivamente alle difficoltà di reperire resti fossili; oltre alla scarsa probabilità che ha un organismo di lasciare resti fossili, si deve aggiungere l'azione dispersiva da parte dei predatori e dei divoratori di carogne e non per ultimo la grande dose di fortuna affinché i resti vengano reperti per essere poi interpretati.

Riguardo a questi iati, MAYR (1963) così si esprime: «Nella storia degli ominidi non vi è un solo «anello mancante», ma un'intera serie di «anelli mancanti». Alla luce di queste considerazioni, appare evidente l'assoluta futilità d'interpretare l'origine dell'uomo come il risultato di un salto». Naturalmente quanto detto da Mayr vuole essere ironico e provocatorio verso i fautori dell'evoluzione «per salti».

Conclusioni

Appare evidente che il problema delle forme di transizione è talmente vasto e composito che necessiterebbe di una trattazione tale da costituire un grosso volume. In questa nota ho semplicemente fatto il punto della situazione, sintetizzando all'impossibile i dati paleontologici, anatomici e le interpretazioni evolutive basate su queste testimonianze. Se quindi il lavoro sembrerà forzatamente alquanto sintetico per la parte esplicativa (per ovvie ragioni di spazio tipografico), d'altro canto spero di aver raggiunto lo scopo di fornire una visione basata sui criteri della moderna teoria dell'evoluzione circa la «duttilità evolutiva» negli organismi ed il modo d'interpretare le forme di transizione.

Propongo ora uno schema molto sintetico ed in parte riassuntivo su quanto discusso, focalizzando alcuni punti a mio giudizio particolarmente importanti per chi desiderasse approfondire l'argomento.

A - Difficoltà di rinvenire forme fossili di transizione

1) Dopo la morte un organismo ha scarissime probabilità di lasciare resti fossili

(in modo particolare per gli organismi terrestri), la fossilizzazione risulta essere un processo eccezionale; questo è altresì possibile quando si verificano contemporaneamente fenomeni di diversa natura (condizioni del substrato, seppellimento immediato, azione dei divoratori di carogne assente ecc.).

2) Fenomeni di diagenesi (variazioni chimiche causate soprattutto dalle sostanze disciolte nelle acque percolanti, che influenzano il sedimento ed i resti organici contenuti in esso) mediante i quali le parti dure dell'organismo subiscono il processo di fossilizzazione. Anche questo risulta per lo più poco probabile almeno per alcuni gruppi di organismi.

3) Fenomeni di metamorfismo (processo che causa profondi cambiamenti nelle rocce, a causa di agenti come la temperatura e la pressione) o di successiva erosione delle rocce sedimentarie fossilifere, con conseguente distruzione degli organismi inclusi.

4) Reperimento ed interpretazione dei resti fossili. Anche questo risulta molto poco probabile data la difficoltà immensa di individuare uno strato che contenga effettivamente le tracce di forme di transizione. Tutt'oggi vasti territori sono sconosciuti anche dal punto di vista neontologico altri sono stati studiati solo in minima parte; inoltre le forme di transizione si evolsero da popolazioni locali fortemente isolate ed appartenenti a gruppi in via di rapida evoluzione. La diversificazione fu possibile solo partendo da popolazioni con un numero limitato di individui. Essendo la possibilità di fossilizzazione legata alla durata in scala geologica di un gruppo ed alla dispersione dello stesso, risulta chiaro che la probabilità di lasciare resti fossili delle forme intermedie è infima (PETIT e PREVOST, 1967).

B - Gli anelli «mancanti». Definizioni e ipotesi

1) I cosiddetti anelli mancanti si possono definire come forme di transizione fra due gruppi oggi scomparsi, o viventi ma più o meno divergenti, o ancora fra un gruppo vivente ed uno estinto (es. uccelli - dinosauri).

2) Le forme di transizione possono così definirsi fra taxa di qualsiasi livello. Questo implica che i termini macroevoluzione e mi-

croevoluzione hanno un carattere puramente descrittivo e non reale.

3) A livello evolutivo si può intendere una forma di transizione come una o più specie, derivanti da un comune genotipo, che possiedono una tendenza evolutiva verso un nuovo livello di organizzazione e che appaiono come il risultato di una evoluzione a mosaico, che fonde in uno stesso fenotipo caratteri primitivi e caratteri evoluti.

4) I taxa superiori (ordini, classi, phyla) possono avere una origine monofiletica (es. uccelli) ovvero polifiletica (es. mammiferi) (fig. 8).

5) L'enorme diversità fra gli organismi viventi è caratterizzata dal fatto che tutte le forme intermedie si sono estinte.

6) Alcune importanti specie di transizione quali ad esempio *Ichtyostega*, *Seymouria*, *Archaeopteryx* ecc., probabilmente non hanno dato origine ad alcuna linea filetica importante perché già troppo specializzate. Rappresentano però una testimonianza ineccepibile di un esperimento evolutivo verso un nuovo livello di organizzazione, raggiunto con ogni probabilità da qualche altra specie affine, dotata di maggiori possibilità adattative. Ciò che noi dobbiamo sempre considerare è la tendenza evolutiva, la spinta verso nuovi livelli strutturali e verso nuove zone adattative; le testimonianze fossili sono solo alcuni momenti di questo processo e ci servono come prova di ciò. Il significato delle forme di transizione non deve essere concepito come la possibilità di poter identificare l'esatto momento di una svolta evolutiva, mediante l'analisi del suo «protagonista».

C - Meccanismi evolutivi

1) L'acquisizione di nuovi organi e strutture e di conseguenza di nuovi livelli di organizzazione, può spiegarsi quando una struttura esistente è esposta a nuove pressioni selettive.

2) Ogni categoria superiore ha probabilmente avuto origine da una popolazione locale di una determinata specie, mediante fenomeni di preadattamento.

3) Il preadattamento consente all'organi-

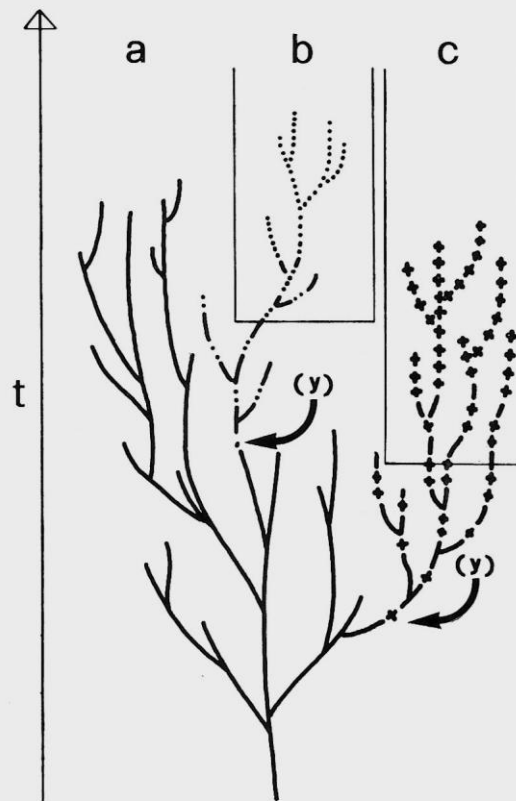


Fig. 8 - Cladogramma sull'origine di ipotetici nuovi livelli di organizzazione negli organismi. a, zona adattativa del livello strutturale (monofiletico) contrassegnato da linee continue; b, zona adattativa del livello strutturale (monofiletico) contrassegnato da una serie di punti; c, zona adattativa del livello strutturale (polifiletico) contrassegnato da piccole croci; t, tempo occorrente a migliaia di generazioni per divergere evolutivamente; (y), comparsa di strutture che risulteranno poi preadattate ad una nuova funzione. Si può notare nella figura che appena una linea filetica con strutture preadattate entra in una nuova zona adattativa, si trasforma sino a sostituire il suo primitivo livello di organizzazione con quello acquisito.

simo di occupare nuove zone adattative; si originano così mutamenti nelle funzioni e nel comportamento che, sotto una forte pressione selettiva, costituiscono la condizione necessaria per sviluppare nuove strutture che dapprima si erano evolute per soddisfare ad una ben precisa esigenza dell'organismo, e che solo in seguito risulteranno essenziali per una funzione del tutto diversa (fig. 8).

4) La specializzazione solitamente porta in un vicolo cieco; molte forme non specia-

lizzate, possedendo una notevole capacità di adattamento a situazioni ambientali mutevoli e quindi una discreta duttilità evolutiva, hanno spesso originato nuove forme più o meno specializzate. È altresì vero che alcuni tipi iperspecializzati hanno conquistato nuove importanti zone adattative che esigevano preadattamenti molto particolari.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BAKKER R. T., 1975: *La rivincita dei dinosauri*. Le Scienze, 84.
- DESMOND A. J., 1975: *The Hot-Blooded Dinosaurs*. A. J. Desmond. (*L'enigma dei dinosauri*. Newton Compton, 1979).
- GRASSÉ P. P., 1973: *L'évolution du vivant*. Albin Michel, Paris. (*L'evoluzione del vivente*. Adelphi, 1979).
- HALSTEAD L. B., 1969: *The Pattern of Vertebrata Evolution*. Oliver & Boyd, Edimburgo. (*Evoluzione dei Vertebrati*. Boringhieri, 1974).
- JOHANSON D. C., EDEY M. A., 1981: *Lucy the beginnings of humankind*. Johanson & Edey. (*Lucy, le origini dell'umanità*. Mondadori, 1981).
- LE GROS CLARK W. E., 1950: *Hominid characters of the australopithecine dentition*. J. Royal Anthropol. Inst. Gr. Brit. and Ireland, 80: 37-54.
- MAYR E., 1963: *Animal Species and Evolution*. The Belkn. Press Harvard Univ. Press, Cambridge. (*L'evoluzione delle specie animali*. Einaudi, 1970).
- MAYR E., 1981: *La biologie de l'évolution*. Hermann, Paris. (*Biologia ed Evoluzione*. Boringhieri, 1982).
- OSTROM J. H., 1974: *Archaeopteryx and the origin of flight*. Q. Rev. Biol. 49: 27-47.
- PADOA E., 1971: *Storia della vita sulla terra*. Feltrinelli.
- PETIT C., PRÉVOST G., 1967: *Génétique et évolution*. Hermann, Paris. (*Genetica e Evoluzione*. Mondadori, 1971).
- SERMONTI G., FONDI R., 1980: *Dopo Darwin*. Rusconi.

L'Autore:

Lorenzo Munari, c/o Museo Civico di Storia Naturale di Venezia, Fontego dei Turchi - 30125 Venezia.
