

Darwin, e *l'Origine delle specie*

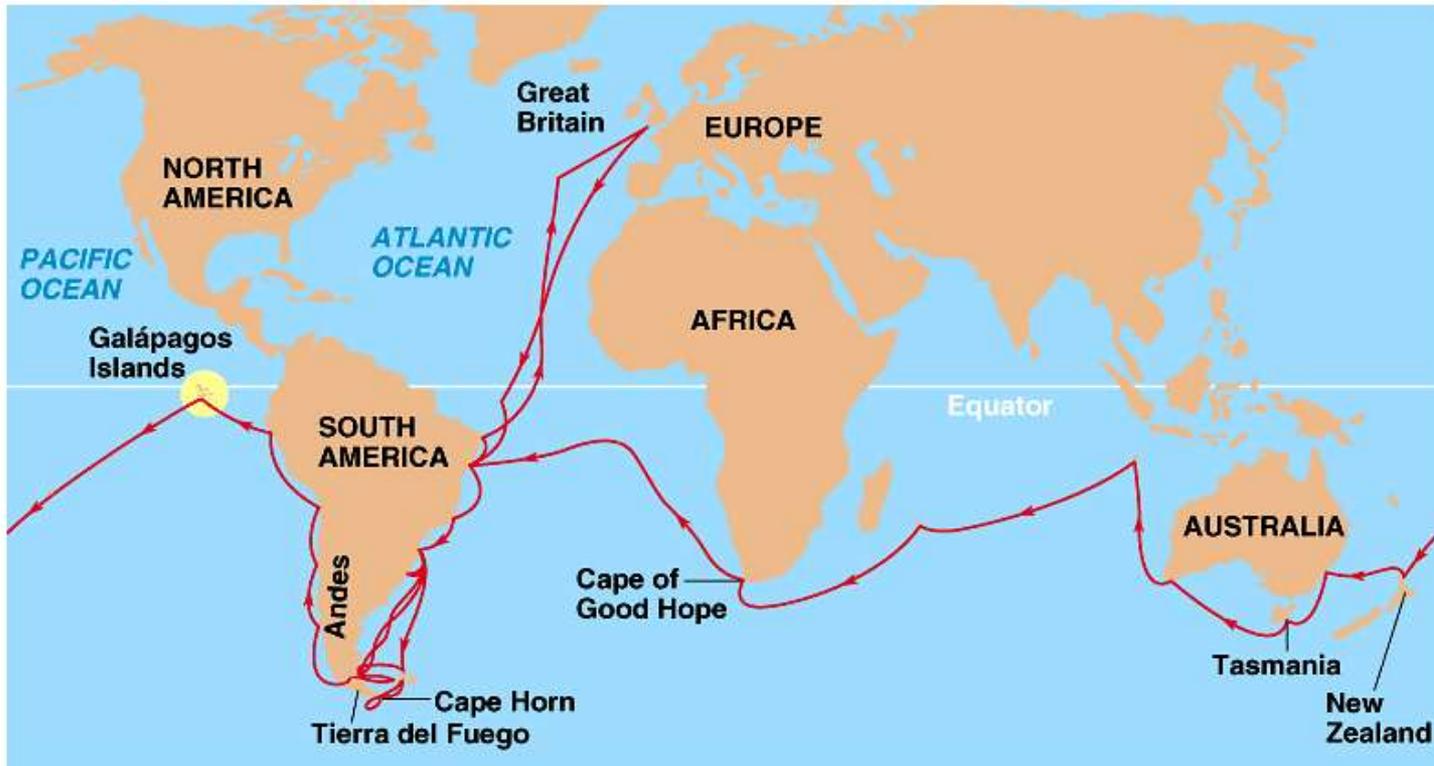
Insegnamento di Biologia Evoluzionistica
Corso di Laurea Magistrale in Ecologia ed Evoluzione
Università di Ferrara
AA 2011-2012
Docente: Giorgio Bertorelle

Charles Robert Darwin (1809 –1882)

- Dopo due anni alla scuola di medicina di Edimburgo, insoddisfatto e quasi disgustato, il padre lo avvia alla carriera di parroco di campagna...si iscrive all'Università di Cambridge. Studi classici, teologia, ma anche storia (teologia) naturale, botanica (influenza di Rev. John Henslow), ecc.
- Dopo la laurea, nel 1831 è raccomandato al capitano Robert Fitzroy che sta allestendo un viaggio di ricognizione intorno al mondo con il Beagle
- Prima del viaggio, Darwin non aveva in mente gran che...(a differenza di Wallace, i cui viaggi (1848-1859) avevano lo scopo di raccogliere dati “toward solving the problem of the origin of species”)



Il viaggio del HMS Beagle (1831-1836)



17 settembre 1835: sbarco alle isole Galapagos



Osservazioni e domande di Darwin

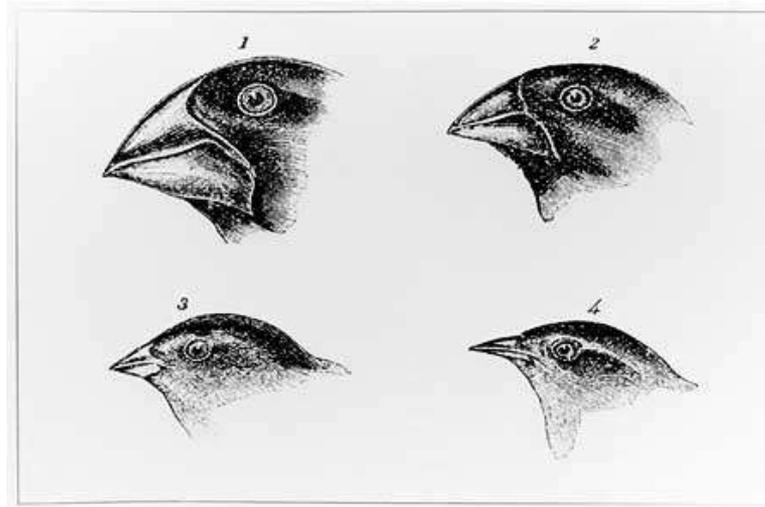
- Darwin visited Argentina and Australia which had similar grassland ecosystems.
 - those grasslands were inhabited by very different animals.
 - neither Argentina nor Australia was home to the sorts of animals that lived in European grasslands
- Darwin posed challenging questions.
 - Why were there no rabbits in Australia, despite the presence of habitats that seemed perfect for them?

Osservazioni e domande di Darwin

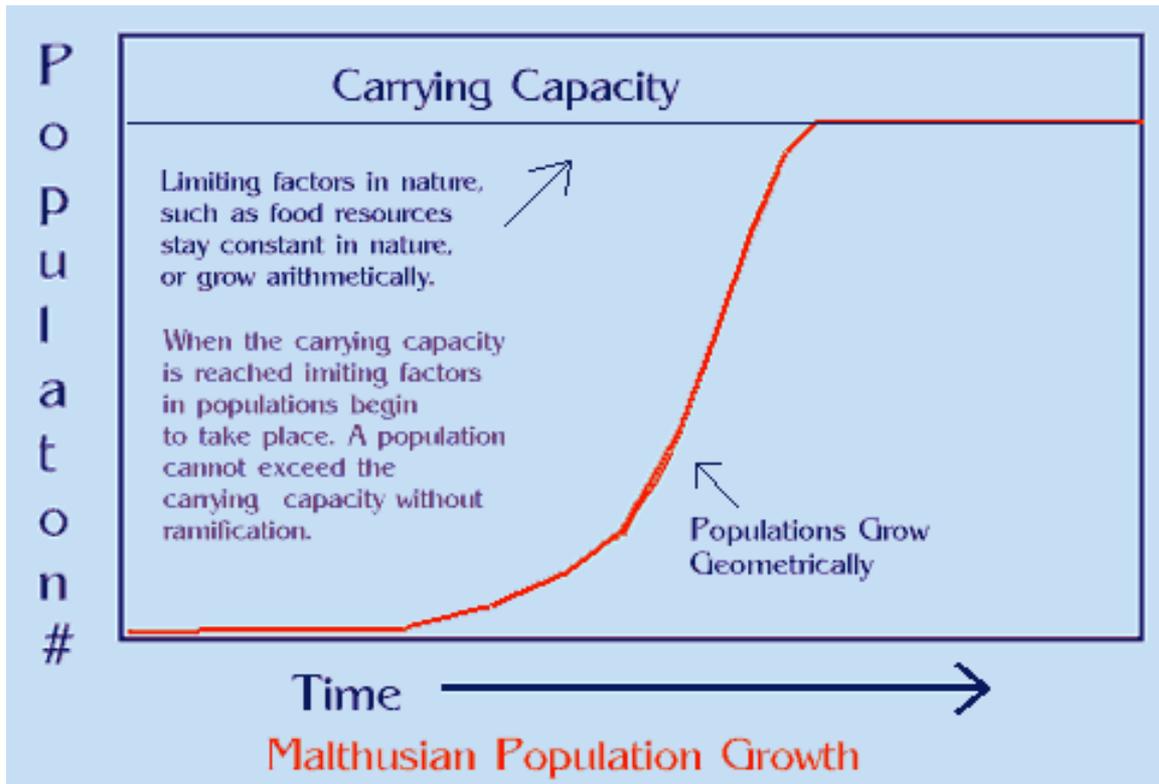
- Darwin collected the preserved remains of ancient organisms
- Some of those fossils resembled organisms that were still alive today
- Others looked completely unlike any creature he had ever seen.
- As Darwin studied fossils, new questions arose
 - Why had so many of these species disappeared?
 - How were they related to living species?

Osservazioni e domande di Darwin

- I fringuelli delle Galapagos (forse meno importanti per Darwin di quanto si pensava):
 - Assomigliano a quelli del Cile, ma sono anche diversi e diversi tra loro, e “in each island each kind is exclusively found”
 - I becchi sono diversi, e anche probabilmente le diete
 - Come si erano formati?



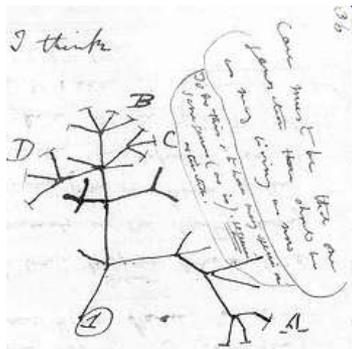
L'influenza di Malthus



“Leggendo per divertimento Malthus sulle *Popolazioni*, ed essendo ben preparato ad accettare il concetto di lotta per l'esistenza che si nota ovunque osservando animali e piante, mi resi conto d'un tratto che in queste circostanze variazioni favorevoli tenderebbero ad essere preservate, mentre le sfavorevoli ad essere distrutte” (Autobiografia)

Come nasce la teoria dell'evoluzione

- Negli anni successivi Darwin studia e colleziona dati che siano evidenze di evoluzione
- Nel 1844 scrive, ma non pubblica un saggio sulla selezione naturale (molto simile all'*Origine delle Specie*)
- Il saggio non viene terminato, e nel 1858 egli riceve un manoscritto da Wallace intitolato "On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type"



1837

III. *On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type.* By ALFRED RUSSEL WALLACE.

1858

Alfred Russell Wallace (1823-1913)

- Naturalista: viaggia in Sud America e Malesia raccogliendo campioni
- Nel 1858 formula indipendentemente da Darwin una teoria sulla selezione naturale



Alfred R. Wallace



La linea di Wallace: cos'è?

Darwin, Wallace e il *joint paper*

- Spinto da Lyell ed Hooker, Darwin scrive un estratto dal suo libro del 1844 e lo presenta in contemporanea con Wallace alla Linnaean Society di Londra il 1 luglio 1858



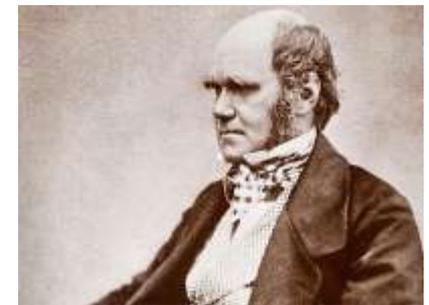
Alfred Russel Wallace

On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. By CHARLES DARWIN, Esq., F.R.S., F.L.S., & F.G.S., and ALFRED WALLACE, Esq. Communicated by Sir CHARLES LYELL, F.R.S., F.L.S., and J. D. HOOKER, Esq., M.D., V.P.R.S., F.L.S., &c.

[Read July 1st, 1858.]

London, June 30th, 1858.

MY DEAR SIR,—The accompanying papers, which we have the honour of communicating to the Linnean Society, and which all relate to the same subject, viz. the Laws which affect the Production of Varieties, Races, and Species, contain the results of the investigations of two indefatigable naturalists, Mr. Charles Darwin and Mr. Alfred Wallace.



Cosa deve avere una teoria per spiegare l'origine delle specie?

Sono necessarie tre parti

1. Cosa è successo? (Ricostruire i fatti)
2. Come è successo? (Ricostruire i pattern, gli schemi con cui i fatti sono avvenuti)
3. Perché è successo ? (Ricostruire i meccanismi che hanno reso possibili i fatti)

Darwin nell' *Origine delle Specie* presenta una completa teoria dell'evoluzione, discussa con molti esempi, molti ragionamenti. Discute anche tutti i potenziali problemi, tutto quello che spiega la sua teoria, e che non spiega la teoria della creazione delle specie

L'importanza dell'uniformitarismo

Darwin utilizza l'assunzione dell'uniformitarismo utilizzata dal geologo Charles Lyell: le regole che governano i cambiamenti adesso sono le stesse che agivano nel passato

- L'uniformitarismo non è sinonimo di cambiamenti gradualisti, né prevedibili
- Implica che possiamo studiare il passato guardando il presente
- Riduce molto l'impatto delle critiche all'evoluzione (p.e., se oggi non osservo miracoli, perché dovrebbero essere avvenuti nel passato?)

Il primo capitolo dell'*Origine delle specie*

1. *La variazione allo stato domestico*

- Evidenze che esiste grande variabilità nelle specie domestiche
- Comunemente, i caratteri che distinguono gli individui vengono ereditati (*like produces like is the fundamental belief of the breeder*)
- La selezione operata dall'uomo (l'agente selettivo) scegliendo genitori con specifiche caratteristiche (i target della selezione), modifica razze/varietà e può anche creare nuove razze/varietà
- Con moltissimi esempi, suggerisce che non ci sia quasi limite alla forza della selezione artificiale
- Nulla di quanto dice era sconosciuto

Varietà di cavolo (*Brassica oleracea*)



Wild cabbage



Cabbage



Kohlrabi



Broccoli



Brussels sprouts



Cauliflower

- 414 individui di 85 razze
- 96 locimicrosatellite
- 27% della variabilità genetica è tra razze (5–10% tra popolazioni umane)
- Assegnazione genetica errata solo in 4 casi
- Possibile identificare gruppi di razze simili (somiglianze genetiche correlate con somiglianze morfologiche e origine geografica condivisa)

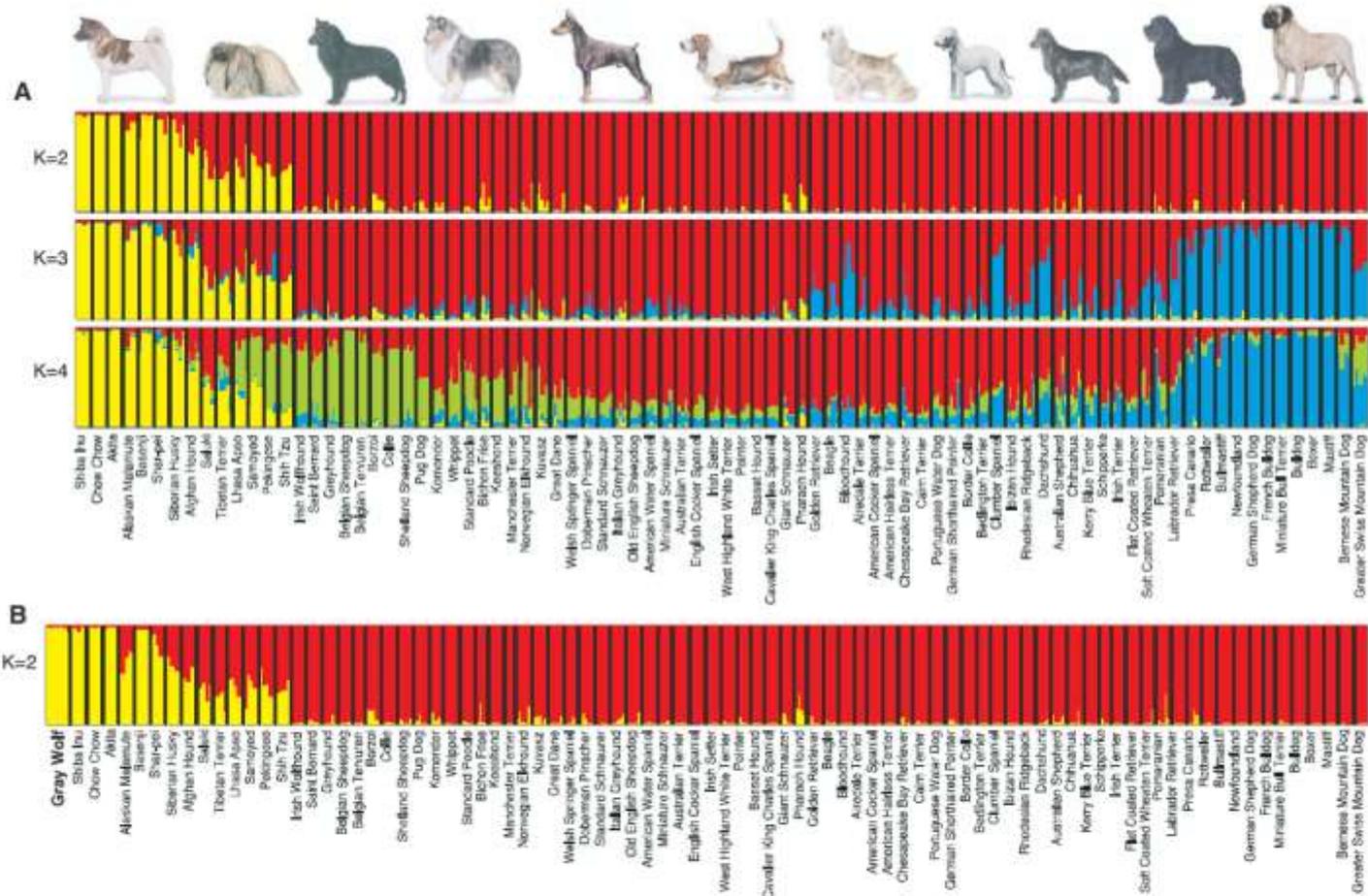


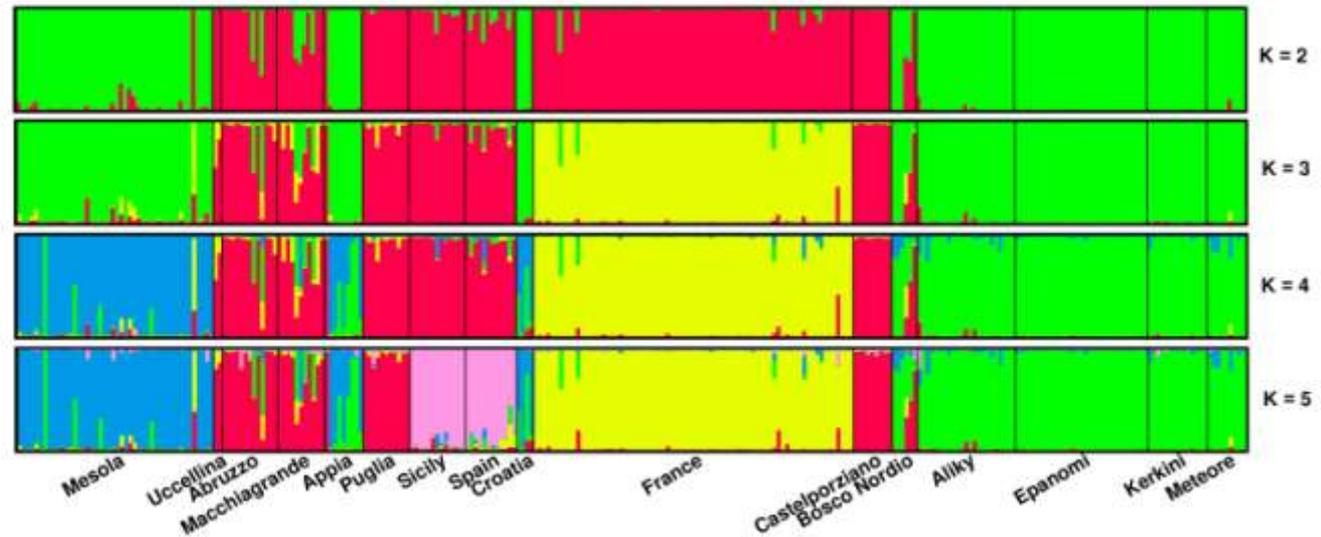
Fig. 3. (A) Population structure of 85 domestic dog breeds. Each individual dog is represented by a single vertical line divided into K colors, where K is the number of clusters assumed. Each color represents one cluster, and the length of the colored segment shows the individual's estimated proportion of membership in that cluster. Black lines separate the breeds that are labeled below the figure. Representative breeds pictured above

the graph from left to right: Akita, Pekingese, Belgian Sheepdog, Collie, Doberman Pinscher, Basset Hound, American Cocker Spaniel, Bedlington Terrier, Flatcoated Retriever, Newfoundland, and Mastiff. Results shown are averages over 15 *structure* runs at each value of K . **(B)** Population structure, as in (A), but with gray wolves included. Graph shown is averaged over five *structure* runs at $K = 2$.

Il secondo capitolo dell'*Origine delle specie*

2. *La variazione allo stato di natura*

- La variabilità esiste anche in natura, con modi e intensità non tanto diverse da quanto visto per le razze/varietà domestiche
- Nulla di qua



Il capitolo 3 dell'*Origine delle specie*

3. *La lotta per l'esistenza*

- Le specie sono costantemente in competizione per lo spazio, il cibo, l'acqua, e in generale le risorse.
- Ogni specie produce più discendenza di quella che potrà sopravvivere, rendendo la lotta per l'esistenza inevitabile
- La natura non è affatto un sistema in cui le specie convivono in armonia

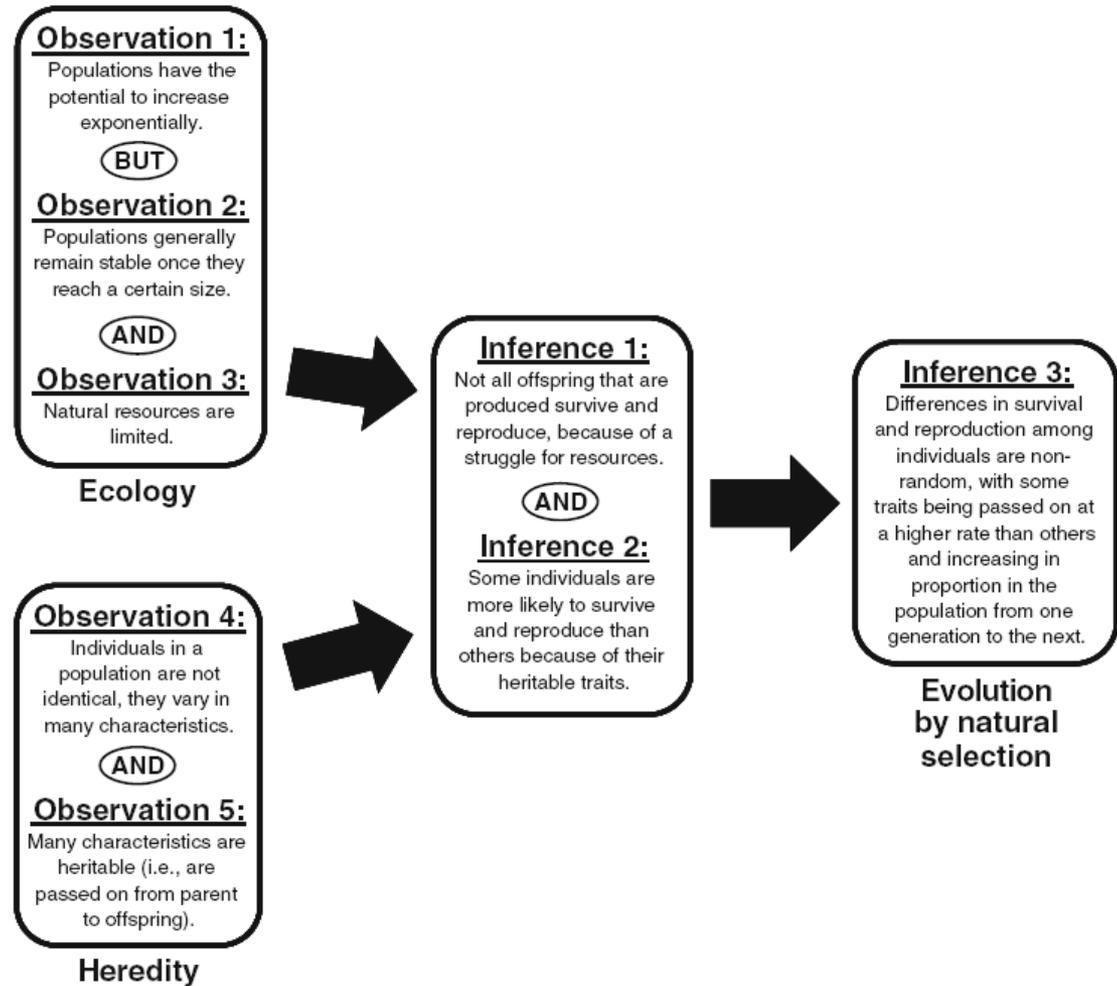
Il capitolo 4 dell' *Origine delle specie*

4. **Selezione naturale o sopravvivenza del più adatto; dalle varietà alle specie**

- Darwin introduce il meccanismo che ritiene sia la causa principale dell'evoluzione: la selezione naturale.
- E' una semplice conseguenza di quanto presentato nei capitoli 2 e 3.
- Esistono differenze ereditarie nei caratteri che influenzano l'abilità di sopravvivere (e di riprodursi). Gli individui di successo avranno più discendenza. Questi caratteri aumenteranno di frequenza la generazione successiva
- Nessun carattere evolve a beneficio (solo) di un'altra specie
- La composizione di una specie cambia lievemente da una generazione a quella successive: nuove specie si possono formare, e altre possono soccombere perché non si modificano in maniera sufficientemente veloce (estinzione per selezione naturale)
- La selezione naturale non include necessariamente uno sviluppo progressivo verso una maggiore complessità (verso la *perfezione*). Tutto è relativo e dipende dal contesto ambientale e dal progresso storico. Le imperfezioni si spiegano meglio con la teoria darwiniana che non con la creazione!
- Divergenza in seguito ad occupazione di nicchie differenti (favorita dalla selezione naturale)
- Accumulo delle divergenze: da varietà a specie

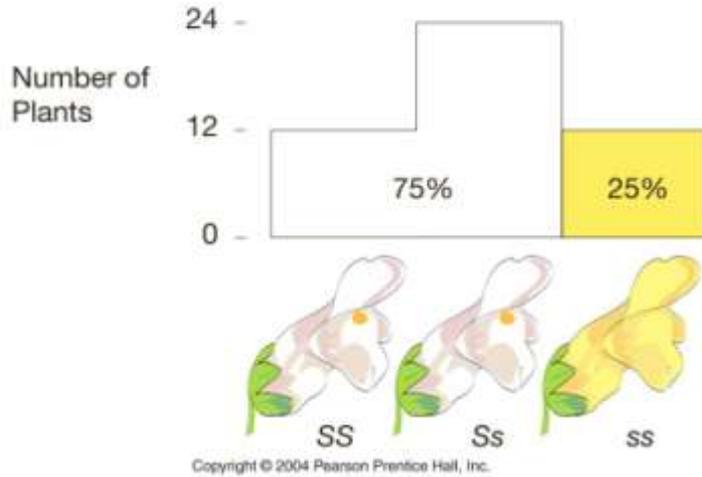
La struttura della teoria della selezione naturale (parte della teoria darwiniana)

Fig. 1 The basis of natural selection as presented by Darwin (1859), based on the summary by Mayr (1982)

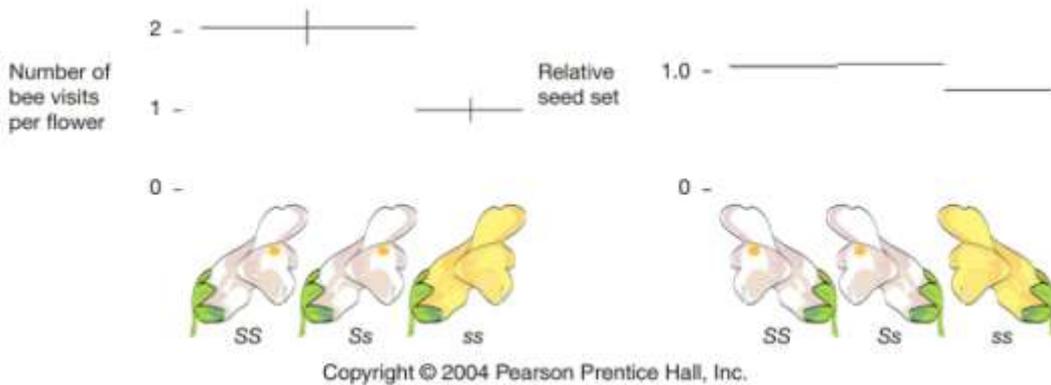


Un esempio semplice (Jones and Reitel, Am. J. Botany, 2001)

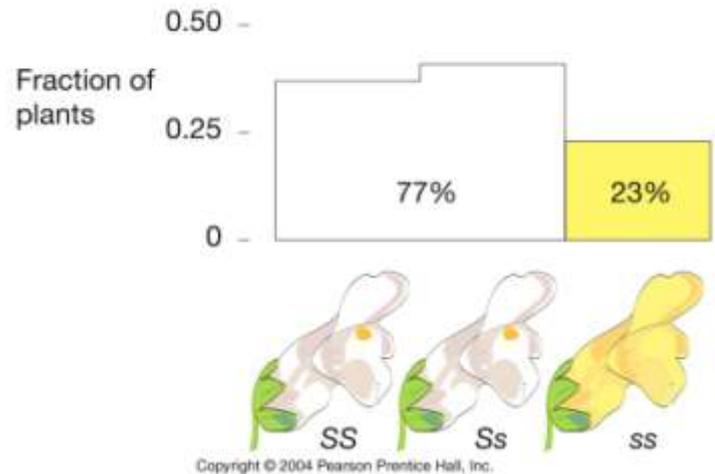
(a) Composition of parental population



(b) Differences in reproductive success through male function (left) and female function (right)



(c) Composition of offspring population



L'Origine delle Specie, punti principali (1859)

1. Tutti gli organismi si sono originati da un comune antenato in seguito a modificazioni. Esiste un numero decrescente di antenati comuni nel passato. **Origine comune**
2. Il pattern è stato relativamente lento, graduale e continuo
3. Il principale agente modificatore è l'azione della selezione naturale sulla variazione tra individui (non sull'individuo)
4. Un fenotipo che aumenta la probabilità di un individuo di sopravvivere e riprodursi, tende a diffondersi, quando è almeno in parte controllato geneticamente (ereditabile). Porta sempre all'adattamento? La specie risulta sempre più adatta all'ambiente dopo selezione? La selezione porta sempre ad evoluzione?

Alcuni chiarimenti (da approfondire)

Evoluzione: cambiamento (senza riferimenti alla causa, alla direzione, e alle conseguenze)

Selezione (naturale/sex): esiste successo riproduttivo differenziale (differenze in fitness) tra classi di entità biologiche

- Le entità biologiche possono essere individui, ma anche geni o popolazioni
- In genere si parla di selezione quando le differenze sono ereditabili almeno in parte (ma c'è chi invece una definizione puramente fenotipica)

Adattamento: uno stato di carattere (variante fenotipica) che aumenta la fitness di un individuo (almeno rispetto agli stati alternativi)

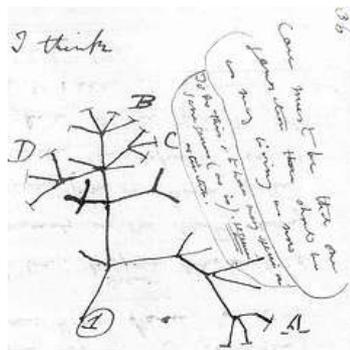
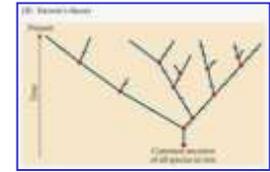
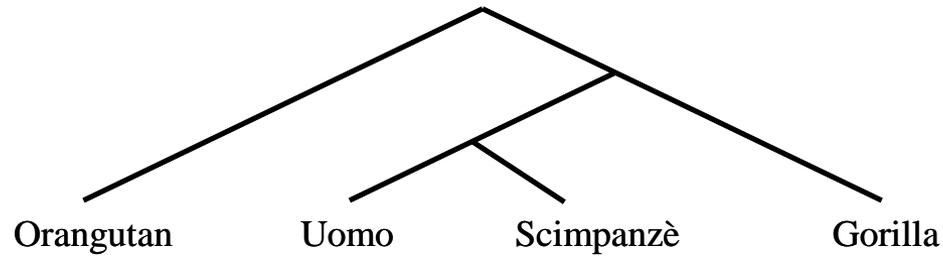
- Alcuni autori utilizzano questo termine solo quando il carattere si è evoluto proprio per fare quello che fa, ovvero in risposta ad uno specifico agente selettivo. Un tratto evoluto come conseguenza della selezione su un tratto correlato (es. pleiotropia), o evoluto per altri scopi (*exaptation*: es: becco pappagalli e pecore in Nuova Zelanda)

Box 2. Alternatives to adaptationism

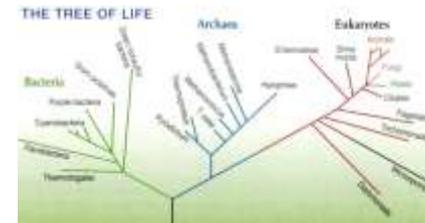
Gould and Lewontin¹ suggested that at least the following alternative hypotheses be considered in attempts to understand the etiology of particular traits:

- No adaptation and no selection: the trait in question might be the result of genetic drift.
- Indirect selection: the trait in question is not the subject of selection – its features are the result of its association with another trait (which might or might not have been the subject of natural selection).
- Selection without adaptation: a trait might increase in frequency owing to natural selection but might not be ‘adaptive’ as generally understood (Lewontin’s example involves a resource-limited species and a genetic mutation that doubles fecundity: this does not increase the population’s mean fitness, it only alters the population dynamics).
- Adaptation without selection: the trait itself might be adaptive but not explicitly the product of selection for that particular form of the trait. Some types of phenotypic plasticity might be a special case of this, as is behavioral flexibility. Although these abilities might be selected for, the traits themselves (which are the result of the plasticity/flexibility) were not necessarily the result of selection for that form of the trait.
- Adaptation and selection, but no basis for distinguishing between adaptations: although the trait might be adaptive and have been selected for, there might be no way of distinguishing between different forms of a trait on the basis of their adaptive significance (the problem of multiple adaptive peaks).
- Adaptation and selection, but the particular adaptation represents a ‘secondary’ use of a trait already present for other (generally historical) reasons. This is the case to which Gould and Vrba⁴³ later referred to as ‘exaptation’.

La discendenza comune

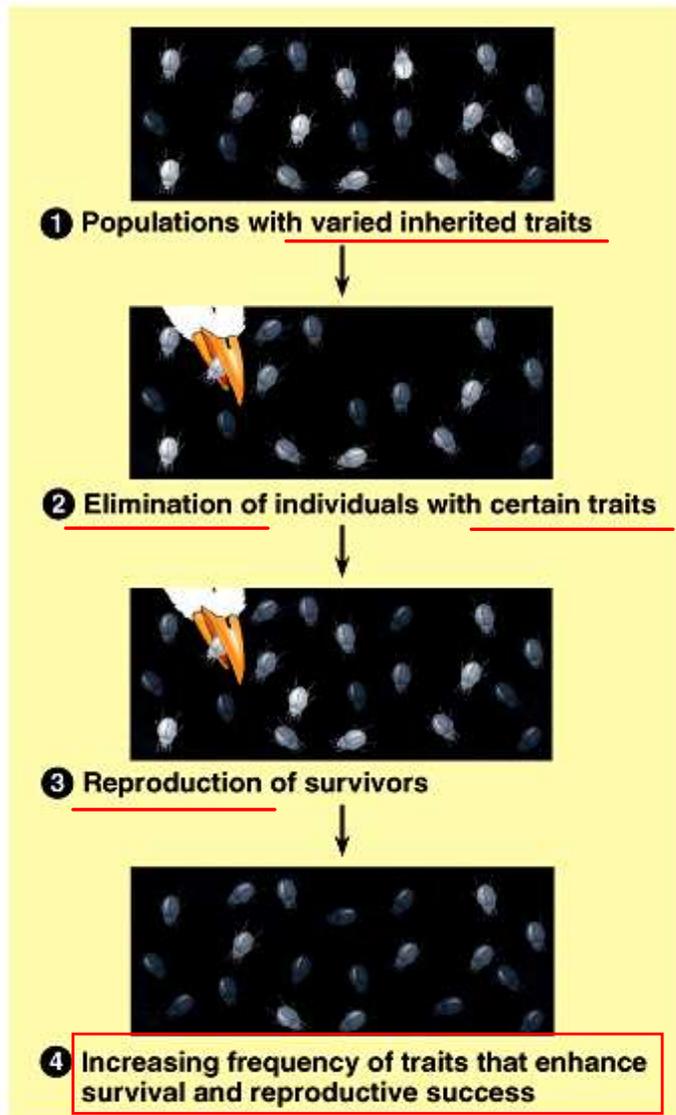


1837



2009

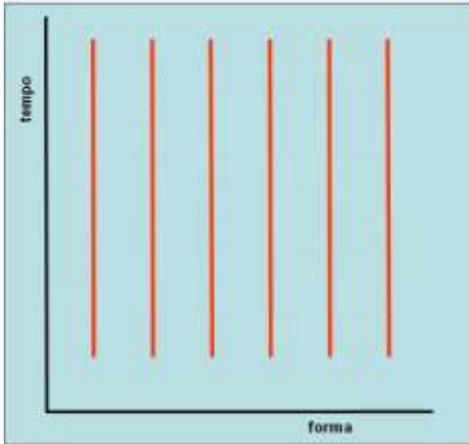
Le modificazioni



*Ho chiamato questo principio,
secondo il quale ogni piccola
variazione, se utile, viene preservata,
selezione naturale*

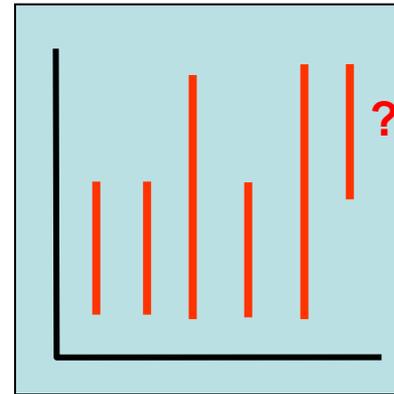
The Origin of Species

Dal fissismo alle teorie per spiegare la storia della vita sulla terra

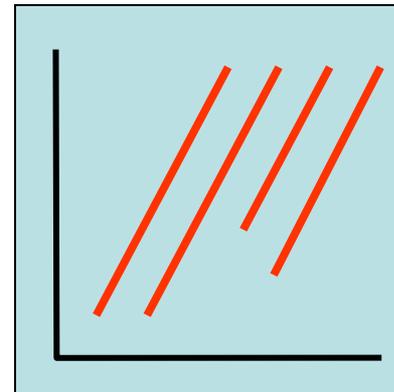


Fissismo

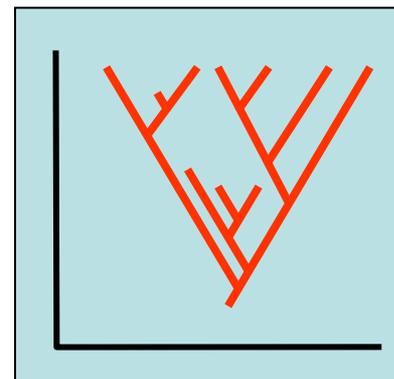
A seguito di una prima origine non ve ne sono state altre e nessuna creatura si è estinta



Teoria delle catastrofi
(Cuvier)

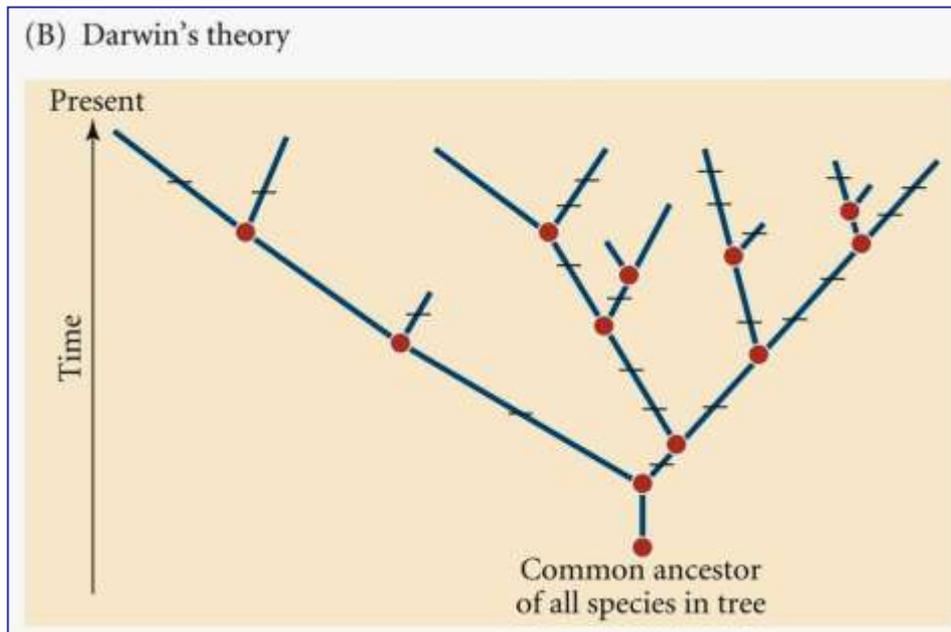
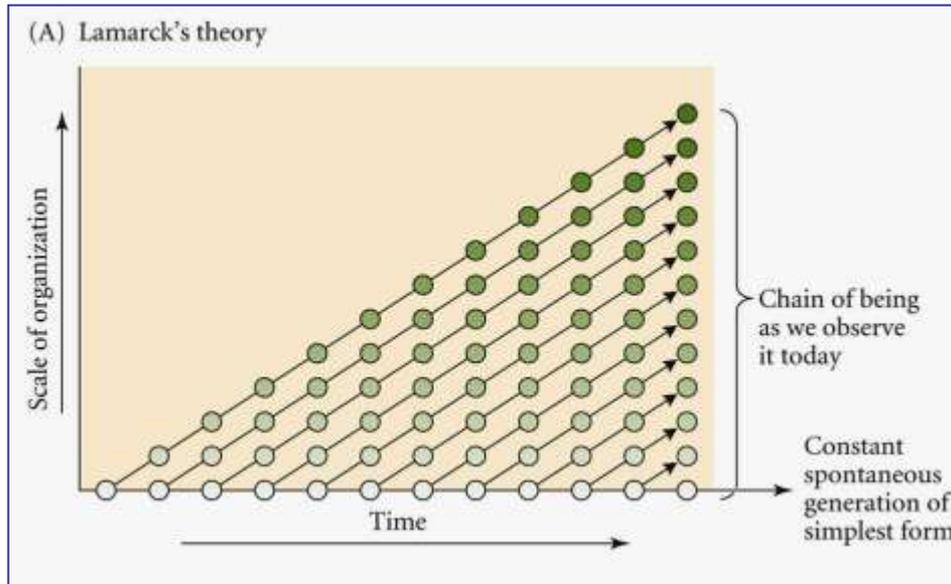


Teoria trasformazionale
(Lamarck)

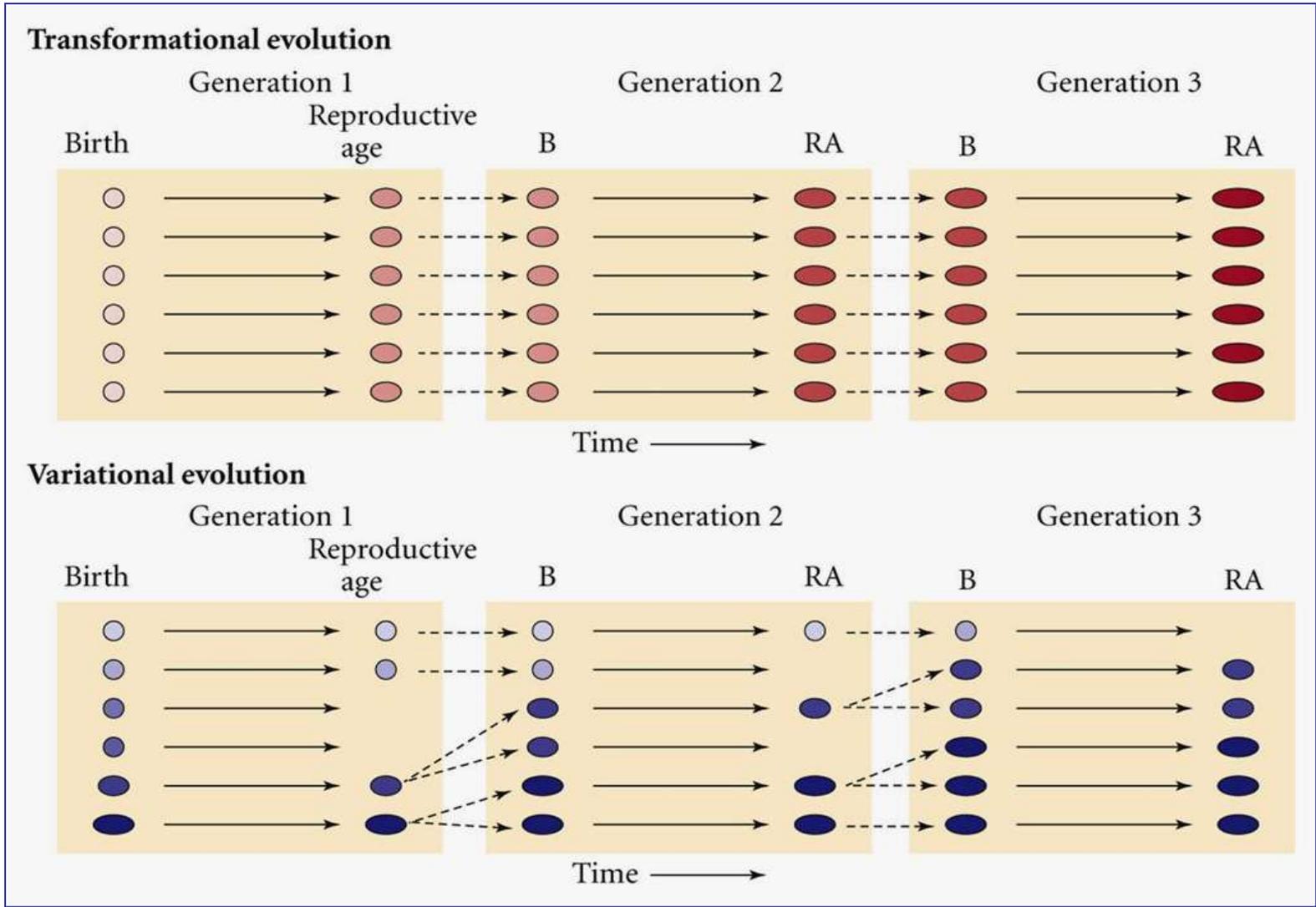


Teoria variazionale
(Darwin)

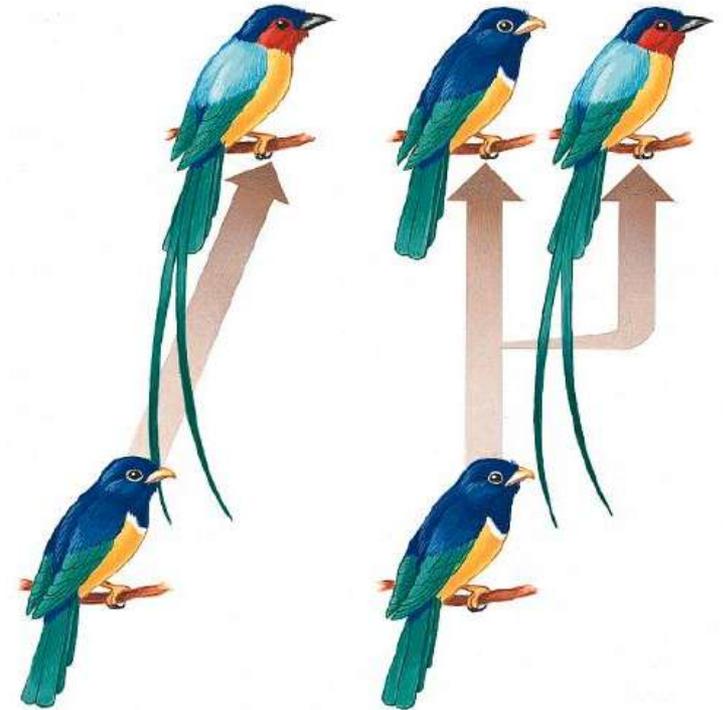
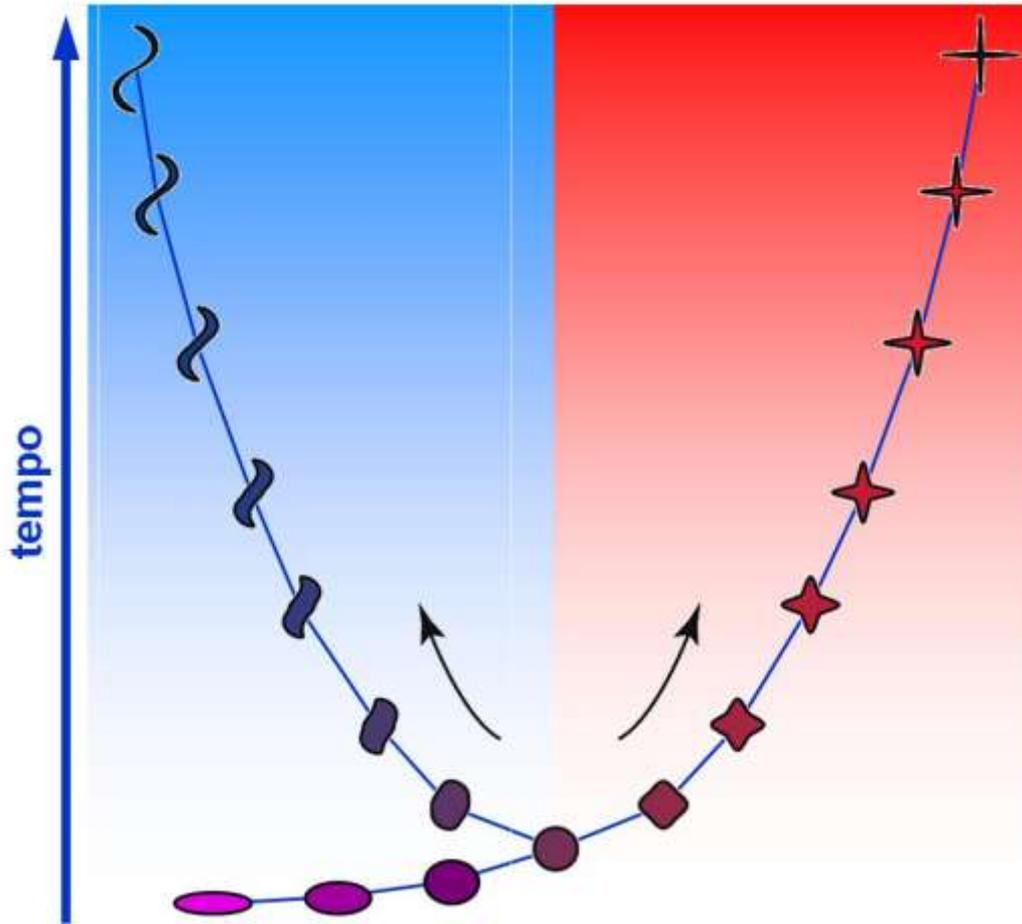
Lamarck e Darwin, schematicamente



Evoluzione trasformazionale (Lamarck) e evoluzione variazionale (Darwin)



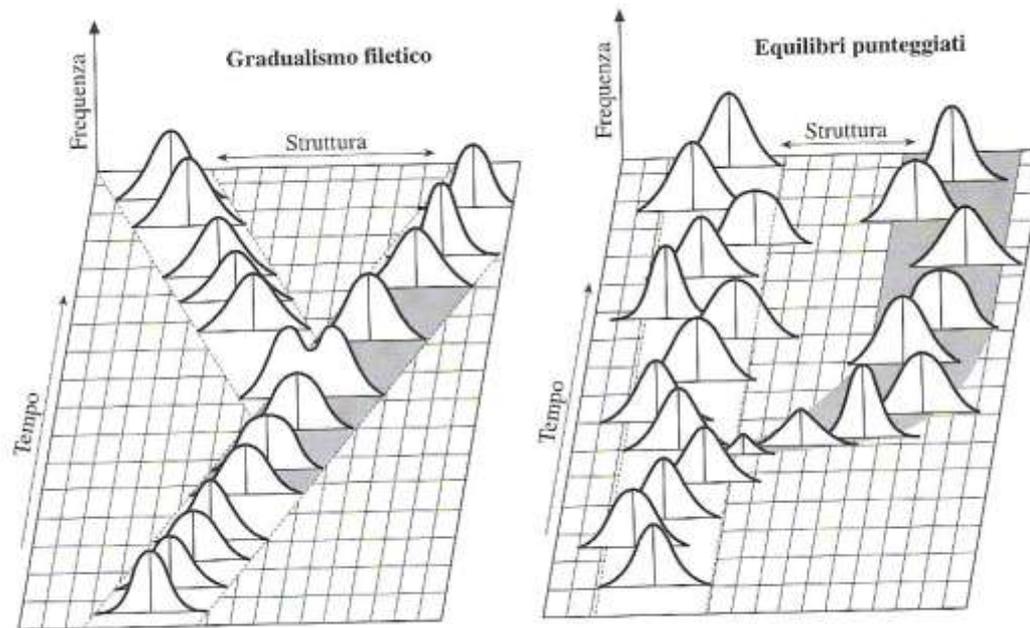
Discendenza comune e modificazioni: le dimensioni del cambiamento secondo Darwin



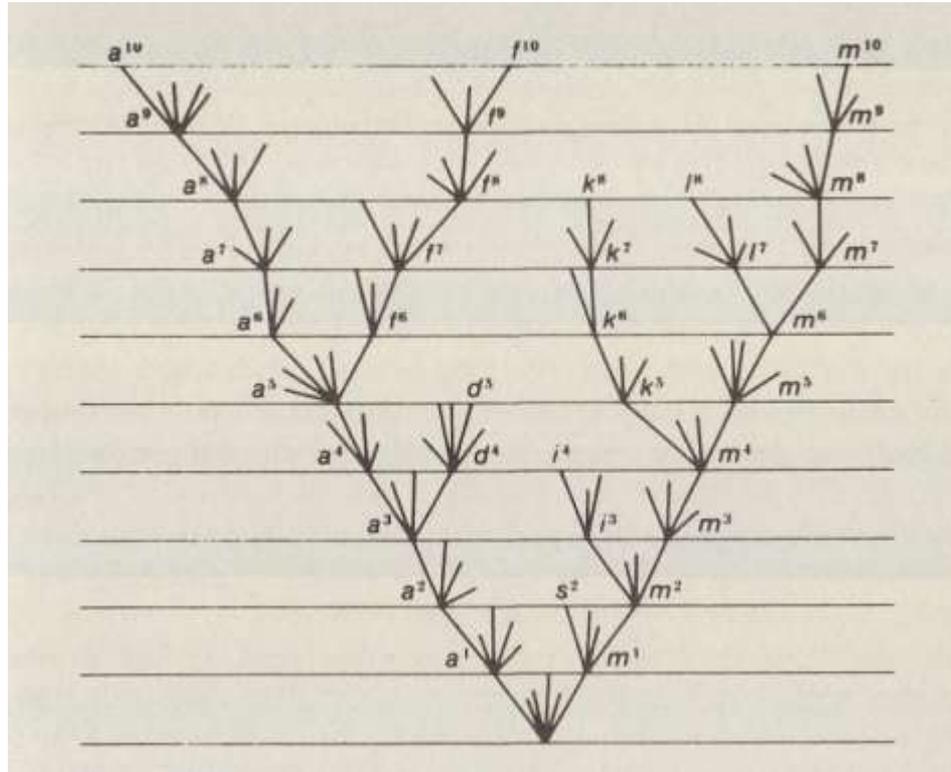
(a) Anagenesis

(b) Cladogenesis

Gradualimo ed equilibri punteggiati: un dibattito aperto?



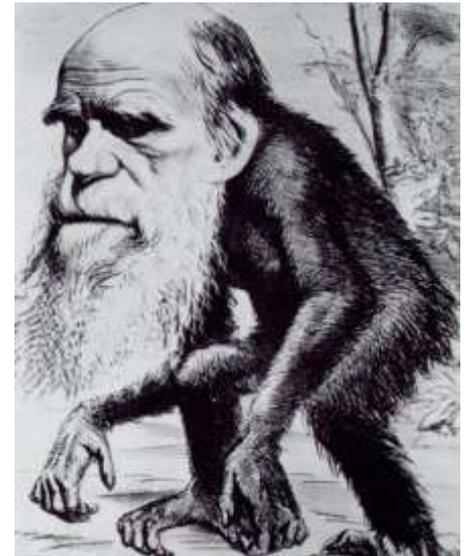
Darwin non era poi così gradualista....



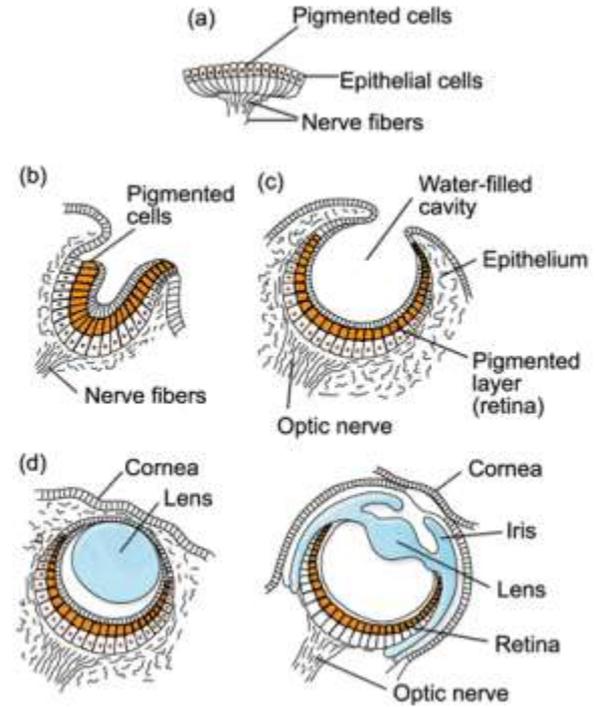
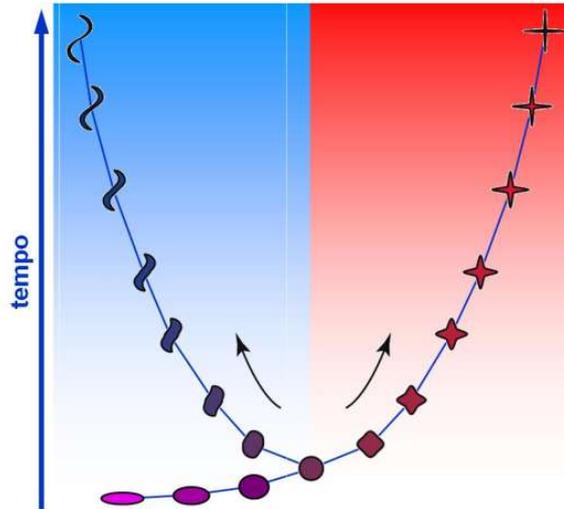
“Ma debbo qui rilevare che non credo che il processo si svolga sempre così regolarmente come è rappresentato nel diagramma, sebbene in questo sia già alquanto irregolare, né che proceda continuamente; è molto più probabile che ciascuna forma rimanga inalterata per lunghi periodi e che poi nuovamente si modifichi” (The Origin of Species)

Il periodo delle critiche (1880-1920) [affrontate per altro già nell'Origine]

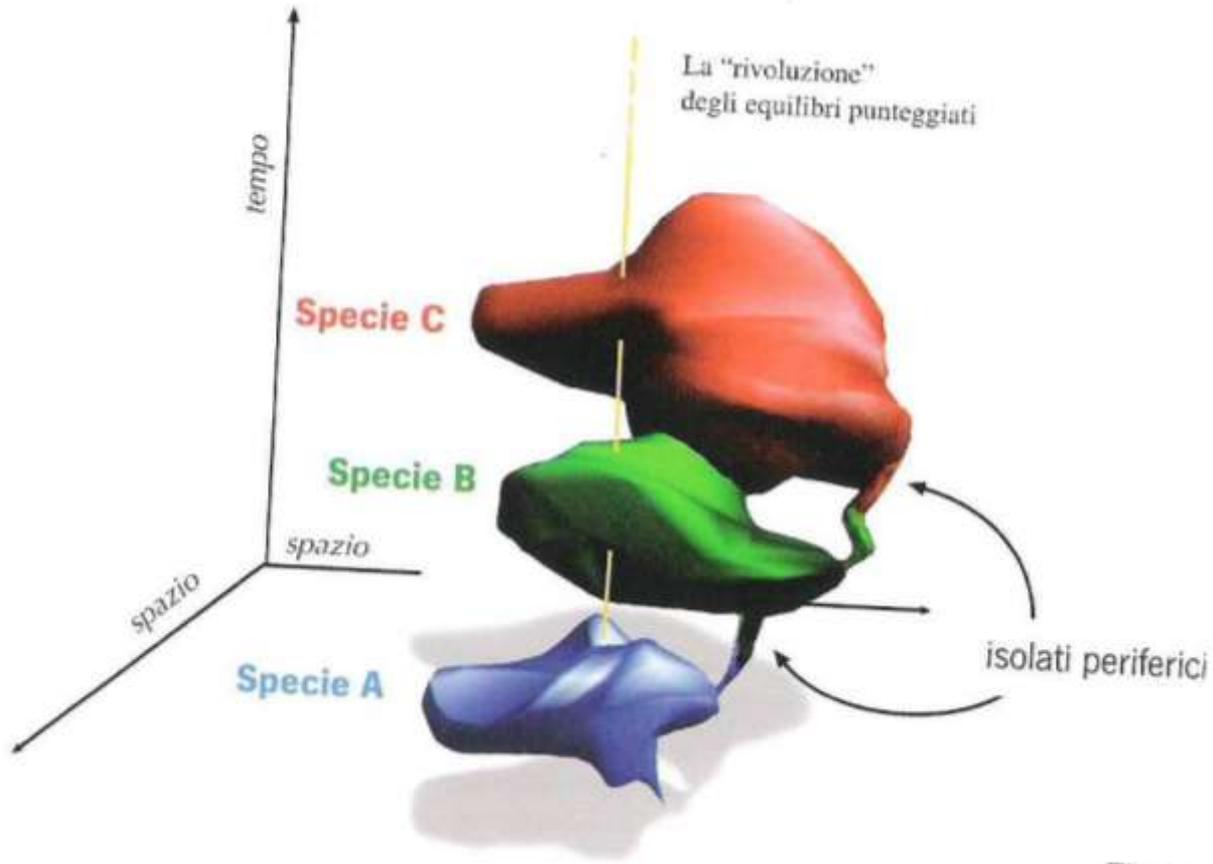
- **Evoluzione in sé:** la complessità è irriducibile, piccoli cambiamenti non servono (p.e., ala) → deve esserci una finalità intrinseca
- **Origine comune:** problema Uomo!!
- **Gradualismo:** richiede tempi lunghissimi e la Terra veniva creduta troppo giovane. Inoltre i fossili non presentano tipi intermedi
- **Ereditarietà:** mancava una teoria adeguata sulla trasmissione dei caratteri
- **Mancano le forme intermedie**
- **Selezione naturale**
Processo meccanicistico difficile da accettare (scompare la volontà del “creatore”)



Ci aspettiamo forme intermedie negli organismi moderni?



E ci aspettiamo sempre di trovare fossili con forme intermedie ?



Darwin e *The Origin of Species*

Montgomery Slatkin (University of California at Berkeley) introduce la teoria darwiniana e il libro *L'origine delle specie*: DarwinandTheOrigin.ivr (scaricare il file video dal sito docente)