

IL CONCETTO DI SPECIE

Questo documento è pubblicato sotto licenza Creative Commons

Attribuzione – Non commerciale – Condividi allo stesso modo

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.5/deed.it>



Genetica delle popolazioni
a.a. 11-12 prof. S. Presciuttini

Le specie secondo Darwin

- L'opera principale di Darwin è intitolata “L'origine della specie tramite la selezione naturale”, e tuttavia in nessun punto del libro si trova una definizione di specie. Conscio di questo paradosso, Darwin dichiara di non voler definire cosa intende per specie, perché nessuna definizione accontenterebbe tutti i naturalisti
- In realtà, la posizione di Darwin sullo stato ontologico della specie è piuttosto estrema:

From these remarks it will be seen that I look at the term species, as one arbitrarily given for the sake of convenience to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, and for mere convenience sake.

La gradualità dell'evoluzione

- La specie era dunque per Darwin una categoria di comodo, in quanto in natura esistono solo i singoli individui
- Suddividere il mondo dei viventi in specie discrete è una operazione arbitraria compiuta per ragione pratiche su una realtà che è invece rappresentata da un continuum
- Per Darwin l'evoluzione era un processo continuo e graduale:

Natural selection can act only by the preservation and accumulation of infinitesimally small inherited modifications, each profitable to the preserved being; and as modern geology has almost banished such views as the excavation of a great valley by a single diluvial wave, so will natural selection, if it be a true principle, banish the belief of the continued creation of new organic beings, or of any great and sudden modification in their structure.

“Banish the belief of the continued creation”

- La principale ragione dell'enfasi di Darwin sulla gradualità dell'evoluzione si trova esplicitata in modo inequivocabile nel passaggio appena riportato
 - la selezione naturale, se è intesa come accumulo graduale di modificazioni ereditarie infinitesimamente piccole non lascia spazio all'idea della creazione continua di nuovi esseri viventi
- Qualunque concessione teorica ad una eventuale discontinuità delle specie consente ai creazionisti di ogni tipo di implicare l'azione creatrice della volontà di un'entità metafisica (cose che accade ancora oggi).

L'archetipo di Richard Owen

- Un altro motivo che portò Darwin ad affermare con vigore la gradualità dell'evoluzione per effetto della selezione naturale si può trovare nella polemica che oppose Darwin stesso e i suoi seguaci ad un importante e influente personaggio loro contemporaneo: Richard Owen (1804- 1892)
 - Ad Owen si devono la prima formulazione precisa dei concetti di analogia ed omologia, e molti importanti contributi allo sviluppo dell'anatomia comparata
 - Ma la teoria che Owen stesso probabilmente considerava più importante era quella degli archetipi: secondo Owen tutti i vertebrati sono costruiti su un piano strutturale comune, composto di una serie di segmenti fundamentalmente identici che si sviluppano in forme diverse a partire dalla loro posizione e funzione; l'archetipo è “ciò che Platone avrebbe chiamato l'idea divina, sulla quale è stato costruito lo schema osseo di tutti i vertebrati”
- Owen non accettò l'idea della selezione naturale come meccanismo sufficiente a spiegare l'evoluzione, in quanto pensava a “cause superiori”, che però non fu mai in grado di esplicitare

Il pensiero tipologico

- Fu dunque chiaro per Darwin e i darwiniani, fin da subito, che difendere l'azione graduale della selezione, e la sua capacità di generare nel corso del tempo qualunque modificazione della forma degli esseri viventi, significava proteggere l'idea stessa dell'evoluzione dalla persistenza di idee non materialistiche
- Ernst Mayr ha proposto nel 1959 l'antitesi “pensiero popolazionistico” / “pensiero tipologico” come fondante per la moderna teoria dell'evoluzione
 - Secondo questa concezione le nozioni di essenzialismo, di archetipo e erano parte dell'idealismo platonico e appartenevano al **pensiero tipologico** non-evoluzionista pre-darwiniano, nozioni che furono tutte scardinate dall'irruzione del **pensiero popolazionistico** darwiniano.

La specie oggi

- La specie costituisce oggi l'unità fondamentale di riferimento praticamente di tutti i campi della biologia, dall'anatomia all'etologia, all'ecologia, alla paleontologia, alla fisiologia, alla biologia dello sviluppo
 - Esiste evidentemente una discontinuità nelle forme della vita tale da giustificare l'uso di un nome che accomuna un gruppo particolare di individui e li separa da tutti gli altri, e questa discontinuità viene percepita come idonea a definire l'unità fondamentale della classificazione degli organismi viventi (la specie, appunto)
- Tuttavia ciascuna disciplina tende a dare la propria definizione di specie, che può essere molto diversa da quella delle altre discipline

Definizioni di specie

- Esistono molte definizioni di specie, che sono tuttavia raggruppabili in tre filoni principali:
 - ◆ **Definizione biologica:** le specie sono gruppi di individui realmente o potenzialmente e illimitatamente fecondi, separati riproduttivamente da altri gruppi simili
 - ◆ **Definizione evuzionistica:** le specie sono singole linee di popolazioni ascendenti-discendenti separate da altre linee simili, con tendenze e storia evolutiva propria
 - ◆ **Definizione filogenetica:** le specie sono i più piccoli aggregati di popolazioni per i quali sia diagnosticabile una combinazione unica di stato di caratteri
- In effetti se si considera un ecosistema locale in un certo istante, le specie presenti sono in genere ben definite, ma se ci si muove nello spazio o nel tempo il raggruppamento delle varie popolazioni in specie distinte diventa spesso problematico.

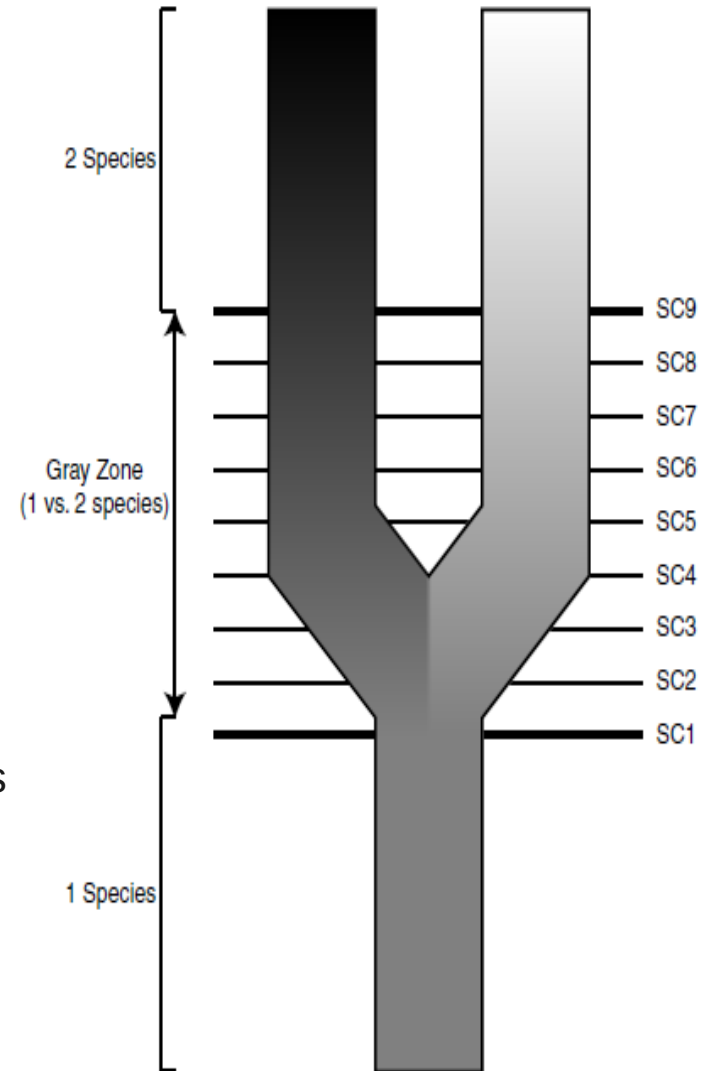
Il problema della specie

- La difficoltà di definire univocamente le specie nasce dal fatto che la vita si trova in uno stato dinamico e di progresso storico continuo.
 - ◆ A volte il raggruppamento di un certo numero di individui in specie distinte dipende da quello che si osserva nei loro discendenti, che per le specie attuali ovviamente non sono osservabili.
- Esiste dunque nella sistematica un “problema della specie”. La demarcazione attraverso il criterio della fertilità può sembrare solida; in pratica però esso è più ambiguo di quanto sembri.
- Spesso non è possibile decidere se due popolazioni che differiscono l’una dall’altra e sono separate geograficamente devono essere considerate parte della stessa specie (sottospecie) o specie separate: una situazione comune è quella di tre sottospecie A, B, e C in cui A e B ibridizzano regolarmente, così come B e C, ma A e C sono infertili.

Il problema della specie

Lineage separation and divergence (speciation) (De Queiroz: Syst. Biol. 56(6):879–886, 2007)

A diagram representing a single lineage (species) splitting to form two lineages (species). The gradations in shades of gray represent the daughter lineages diverging through time, and the horizontal lines labeled SC (species criterion) 1 to 9 represent the times at which they acquire different properties (i.e., when they become phenetically distinguishable, diagnosable, reciprocally monophyletic, reproductively incompatible, ecologically distinct, etc.). The entire set of properties forms a gray zone within which alternative species concepts come into conflict. On either side of the gray zone, there will be unanimous agreement about the number of species. Before the acquisition of the first property, everyone will agree that there is a single species, and after the acquisition of the last property, everyone will agree that there are two. In between, however, there will be disagreement. The reason is that different contemporary species concepts adopt different properties (represented by the horizontal lines) as their species criteria—that is, as their cutoffs for considering a separately evolving lineage to have become a species.



Il concetto biologico di specie

- Nonostante le difficoltà concettuali il concetto biologico di specie resta la definizione più autorevole e praticamente più utile nelle applicazioni pratiche della biologia delle popolazioni.
- Una specie è dunque un gruppo di individui realmente o potenzialmente interfecondi e riproduttivamente isolati da tutti gli altri gruppi.
- In termini genetici una specie è definita da un pool genico (l'insieme delle varianti genetiche esistenti in un insieme di popolazioni) che può assortirsi e ricombinare nel dare luogo alle generazioni successive.
 - ◆ Gli individui della stessa specie possono scambiarsi materiale genetico, mentre quelli appartenenti a specie diverse non possono farlo. Quindi gruppi di individui che esistono nello stesso areale fanno parte di specie diverse (**specie simpatriche**) se non scambiano materiale genetico (quandanche fossero morfologicamente indistinguibili – **specie gemelle**) mentre popolazioni più o meno diversificate di areali separati fra le quali esiste limitato flusso genico fanno parte della stessa specie (**specie politipiche**).

Il gradualismo filetico nella Sintesi Moderna

- Il gradualismo filetico di Darwin, che affondava le radici anche nella filosofia dominante della società vittoriana, derivava soprattutto dalla necessità concettuale di rigettare l'idea della discontinuità nei processi naturali in quanto veicolo di dottrine più o meno contaminate da principi metafisici
- Questo paradigma è stato ripreso e sviluppato dalla cosiddetta Sintesi Moderna, che ha reinterpretato la teoria dell'evoluzione per mezzo della selezione naturale integrando le osservazioni di campo dei naturalisti con gli avanzamenti teorici e sperimentali della genetica dei primi decenni del '1900
- L'enfasi sulla gradualità dell'evoluzione da parte degli autori della Sintesi Moderna fu certamente dettata in parte dalle stesse preoccupazioni che avevano motivato Darwin, ma ad essi si aggiungeva un nuovo elemento, determinato da una controversia puramente scientifica.



Il saltazionismo dei primi “mendeliani”

- I primi “mendeliani”, cioè i riscopritori delle leggi di Mendel e i primi studiosi entusiasti della genetica ritenevano che l'agente principale dell'evoluzione fosse la mutazione, che creava di colpo organismi diversi dai genitori, i quali trovavano per caso le condizioni favorevoli alla propria riproduzione e davano quindi origine ad un nuovo gruppo sistematico
- Questo avveniva in un quadro concettuale, la fine del 1800, che aveva visto una crisi della teoria darwiniana: si era diffusa l'idea che la selezione naturale, per quanto spinta, fosse senz'altro in grado di modificare profondamente il fenotipo degli organismi, ma non di spingerlo al di là dei confini della specie.

Micro e macroevoluzione

- Il saltazionismo fu da subito, e rimase costantemente, bersaglio polemico dei naturalisti, i quali non avevano mai smesso di essere convinti darwiniani perchè, operando sul campo, erano portati a confermare le osservazioni di Darwin sulla speciazione come processo dovuto alla selezione naturale operante su una variazione continua
- La posizione predominante nella Sintesi Moderna rispetto al problema della discontinuità fra micro- e macroevoluzione è riassunta dal seguente passaggio di Mayr (1942):

“In conclusion we may say that all the available evidence indicates that the origin of the higher categories is a process which is nothing but an extrapolation of speciation. All the processes and phenomena of macroevolution and of the origin of the higher categories can be traced back to intraspecific variation, even though the first steps of such processes are usually very minute.”

La specie come individuo biologico

- Da quanto detto può sembrare che il concetto di specie sia del tutto arbitrario, e che non esista in natura un livello di struttura che definisca le specie come individualità biologiche.
- In effetti non è così. Negli anni '70, soprattutto in seguito ai lavori dei paleontologi Eldredge e Gould, si è raggiunta la consapevolezza che le specie esibiscono nel corso della loro esistenza sul pianeta più il fenomeno della stasi evolutiva che quello della modificazione
- Le specie appaiono, sulla scala dei tempi geologici, come individui che nascono, rimangono più o meno invariati per il corso della loro esistenza e poi scompaiono.

Un articolo rivoluzionario (1)

- Nel 1972 Eldredge e Gould pubblicarono un articolo intitolato *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, che immediatamente sollevò un acceso dibattito sui fondamenti della teoria dell'evoluzione

In this paper we shall argue:

1) *The expectations of theory color perception to such a degree that new notions seldom arise from facts collected under the influence of old pictures of the world. New pictures must cast their influence before facts can be seen in different perspective*

2) *Paleontology's view of speciation has been dominated by the picture of “phyletic gradualism”. It holds that new species arise from the slow and steady transformation of entire populations. Under its influence, we seek unbroken fossil series linking two forms by insensible gradation as the only complete mirror of Darwinian processes; we ascribe all breaks to imperfections in the records.*



Un articolo rivoluzionario (2)

3) *The theory of allopatric (or geographic) speciation suggests a different interpretations of paleontological data. If new species arise very rapidly in small, peripherally isolated local populations, then the great expectation of insensibly graded fossil sequences is a chimera. A new species does not evolve in the area of its ancestors; it does not arise from the slow transformation of all its forbears. Many breaks in the fossil record are real.*

4) *The history of life is more adequately represented by a picture of “punctuated equilibria” than by the notion of phyletic gradualism. The history of evolution is not one of stately unfolding, but a story of homeostatic equilibria, disturbed only “rarely” (i.e. rather often in the fullness of time) by rapid and episodic events of speciation.”*



La mancanza delle forme intermedie

- Dunque la mancanza delle forme intermedie nei reperti fossili non è un artefatto determinato dall'episodicità della fossilizzazione nella storia della vita
- Le specie possono persistere nella stessa forma apparente per milioni di anni (5-10 milioni di anni per le specie marine, minore durata per le specie terrestri, i cui ambienti sono più volatili)
- Cioè le specie si originano attraverso processi di fissione che durano relativamente poco (grosso modo 5.000-50.000 anni) e rimangono poi sostanzialmente immutate fino al momento dell'estinzione.

Selezione a diversi livelli

- Una delle spiegazioni possibili per il fenomeno della stasi evolutiva “punteggiata” da fenomeni di speciazione rapida è che le specie rimangono stabili a causa della loro organizzazione strutturale
- Anche quando esista una certa differenziazione morfologica dovuta ad adattamenti a diversi ambienti locali è difficile immaginare che la selezione naturale possa “spingere” un’intera specie in un’unica direzione per un lungo periodo di tempo geologico
- E come esiste il fenomeno della selezione naturale darwiniana operante tramite la riproduzione e sopravvivenza differenziale di una moltitudine di individui, causando quindi i fenomeni di microevoluzione, così la nascita e l'estinzione differenziale di una moltitudine di specie causa il cambiamento evolutivo osservabile a livello della macroevoluzione