

EVOLUZIONISMO

Indice

[Da Lamarck a Darwin \(2003\)](#)

[La teoria dell'evoluzione di Darwin \(2003\)](#)

[Evoluzione \(1977\)](#)

[Evoluzione \(1989\)](#)

[Evoluzione \(1999\)](#)

[Evoluzione \(2007\)](#)

[Selezione \(1982\)](#)

[Uomo: origine ed evoluzione \(1984\)](#)

[Uomo: origine ed evoluzione \(2004\)](#)

[L'Ominazione \(2002\)](#)

[Evoluzione del genere Homo \(1998\)](#)

[Le origini dell'uomo e l'evoluzione dei primi ominidi \(1998\)](#)

[La biologia evoluzionistica e la genetica \(2004\)](#)

[Evoluzione genetica dell'uomo \(2007\)](#)

[La biologia evoluzionistica e la genetica \(2004\)](#)

[Evoluzione Genetica e Culturale \(2010\)](#)

[La paleontologia \(2003\)](#)

[L'evoluzionismo darwiniano: successi e controversie \(2003\)](#)

[Darwinismo o Disegno Intelligente? \(2010\)](#)

[Etologia \(1977\)](#)

[Etologia \(1998\)](#)

[Etologia \(1993\)](#)

[Etologia, psicologia e scienze sociali \(2003\)](#)

[Etologia umana \(2007\)](#)

L'Ottocento: biologia. Da Lamarck a Darwin

Storia della Scienza (2003)

di **Antonello La Vergata**

Da Lamarck a Darwin

Sommario: 1. Jean-Baptiste Lamarck. 2. Paleontologia e catastrofismo. 3. Il progressionismo. 4. L'uniformismo di Charles Lyell. 5. Dalla 'guerra della Natura' alla 'lotta per l'esistenza'. 6. Evoluzionismo e Naturphilosophie. 7. Teologia naturale ed evoluzionismo in Inghilterra. □ Bibliografia.

1. Jean-Baptiste Lamarck

La prima teoria compiuta dell'evoluzione fu formulata da Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829). Membro di una piccola famiglia della nobiltà piccarda, dopo una breve carriera militare interrotta per motivi di salute e studi di medicina non portati a termine, si dedicò alla storia naturale, in particolare alla botanica. La sua prima opera, la *Flore française*, fu pubblicata in tre volumi nel 1778, per intervento di Georges-Louis Leclerc de Buffon. Nel *Discours préliminaire* Lamarck attaccava il sistema linneano e i metodi artificiali di classificazione e affermava la necessità di comprendere il procedimento effettivo (marche) seguito dalla Natura, anziché imporle un ordine arbitrario. Classi e generi sono invenzioni umane: la Natura, infatti, conosce soltanto le specie, che sono immutabili e vengono stabilite in base al criterio riproduttivo; le varietà sono il risultato delle influenze ambientali ma non vanno confuse con le specie. L'ordine naturale è una gradazione decrescente, che procede dalla pianta più complessa a quella più semplice.

In altri scritti dello stesso periodo, in particolare nelle voci per la parte botanica dell'*Encyclopédie méthodique* dell'editore Panckoucke, da lui curata fra il 1783 e il 1789, Lamarck attenua la polemica verso i sistemi artificiali, si serve dei generi, delle famiglie e delle classi per tracciare un abbozzo del sistema naturale e adduce l'incompletezza delle conoscenze a giustificazione dell'impossibilità di costruire una gradazione regolare e naturale delle forme vegetali. In questo periodo è un convinto sostenitore del fissismo, tanto che, se da una parte riafferma la tesi buffoniana secondo la quale in Natura vi sono soltanto individui raggruppabili in specie mediante il criterio riproduttivo, dall'altra non mostra simpatia per l'idea (anch'essa buffoniana) della degenerazione delle specie da forme prototipiche. Netto è il suo rifiuto della generazione spontanea: fino al 1800 crederà che una distanza infinita separi gli esseri viventi dagli esseri inorganici.

Fino al 1794 Lamarck scrive soltanto di botanica e come botanico viene ammesso all'*Académie Royale des Sciences* di Parigi (membro aggiunto nel 1779, membro effettivo nel 1790). Tuttavia coltiva

numerosi interessi: dalla chimica alla meteorologia, dalla fisica alla geologia e si dedica anche alla classificazione delle conchiglie, di cui raccoglie una collezione ragguardevole. Questi interessi convergono nelle *Recherches sur les causes des principaux faits physiques* (1794), un'opera ambiziosa che vuole offrire una visione unitaria dei fenomeni naturali e nella quale si esprime la forte avversione dell'autore per la specializzazione e la separazione tra le discipline. L'anno precedente era stato nominato dalle autorità rivoluzionarie professore di 'zoologia degl'insetti, dei vermi e degli animali microscopici' al Muséum d'Histoire Naturelle di Parigi, l'istituzione che aveva preso il posto del Jardin des Plantes.

Nelle *Recherches* Lamarck espone una concezione della materia e della vita che per molti aspetti costituirà la base del suo pensiero successivo e che si fonda su una dottrina chimica in netto contrasto con le teorie di Antoine-Laurent Lavoisier. Si tratta di una rielaborazione della vecchia chimica dei quattro elementi (terra, acqua, aria e fuoco), tra i quali il fuoco ha un'importanza centrale. È assurdo, sostiene Lamarck, affermare che vi sia un numero limitato e fisso di elementi e di composti: i componenti di ogni composto sono invece indefinitamente variabili e combinabili. Come farà anche in tutti gli scritti in cui toccherà problemi di chimica, Lamarck lancia un attacco violento a coloro che riducono la chimica al vano tentativo di dare un nome a tutte le forme minerali e a tutte le combinazioni chimiche, considerando come sostanze effettive quelle che sono soltanto condizioni transitorie e accidentali. I composti chimici e i minerali non possono formarsi spontaneamente per legami di affinità o per cristallizzazione: al contrario, poiché i quattro elementi tendono naturalmente a raggiungere lo stato puro, tutti i composti tendono alla disgregazione. La loro formazione non può dunque essere dovuta a cause puramente materiali.

Contro la tendenza alla disgregazione che domina la natura inorganica agiscono gli esseri viventi. Animati da una forza ordinatrice e costruttiva che Lamarck non esita a definire "principio vitale", assimilano la materia inorganica e la organizzano fino al momento della morte, quando i prodotti della loro sintesi cedono definitivamente alle forze disgregatrici. Tutti i composti che esistono sulla Terra sono il prodotto dell'attività degli esseri viventi o il residuo di processi vitali. Fra la materia inorganica e gli esseri viventi vi è "una distanza infinita", un abisso incolmabile: è come se gli esseri viventi non facessero affatto parte della Natura, poiché "tutto ciò che si può indicare con il termine 'natura' è incapace di dare la vita" (Lamarck 1794, II, p. 214). Sulle origini della vita Lamarck rifiuta di pronunciarsi, e così pure sulla natura del principio vitale, destinato a rimanere per sempre al di là della portata dell'uomo. Alla condanna della nuova chimica egli unisce quella delle speculazioni sull'origine della Terra e sui rapporti fra la storia della Terra e la storia della vita.

Le teorie chimiche di Lamarck furono accolte con freddezza negli ambienti scientifici. Anziché desistere o rivederle, egli s'intestardì, convinto che l'indifferenza dei colleghi fosse una prova della verità e dell'originalità delle sue idee, che furono quindi ribadite nella *Réfutation de la théorie pneumatique, ou de la nouvelle doctrine des chimistes modernes* (1796) e nei *Mémoires de physique et d'histoire naturelle* (1797). Analoga fu la sorte delle dottrine meteorologiche che sviluppò dal 1798, nel tentativo di fondare su una teoria dell'influenza della Luna sull'atmosfera terrestre una scienza meteorologica capace di fornire previsioni anche per un anno intero. Nel 1799 pubblicò il primo di una serie di *Annales météorologiques* (conclusasi nel 1810), che ebbero un discreto successo commerciale. Giunse perfino ad assicurarsi l'appoggio del ministro degli Interni Jean-Antoine-Claude Chaptal per l'istituzione di una rete nazionale di rilevazioni climatiche, ma l'iniziativa fallì per la scarsa adesione degli scienziati. Un suo saggio, *Sur les variations de l'état du ciel*, letto nel 1802 e pubblicato nel 1803, suscitò commenti ironici da parte di Pierre-Simon de Laplace.

Il discredito avrebbe accompagnato a lungo l'immagine pubblica di Lamarck: nel 1809 Napoleone rifiutò il dono di una copia della *Philosophie zoologique*, appena pubblicata, credendo che si trattasse dell'ennesimo almanacco meteorologico. Questo ulteriore insuccesso, tuttavia, rafforzò Lamarck nella convinzione di essere un antesignano del progresso scientifico e accrebbe il suo isolamento. Il

carattere orgoglioso e la tendenza a non riconoscere sempre i meriti altrui gli alienarono anche le simpatie di quei naturalisti che, o perché relegati ai margini dell'accademia dalle nuove élites scientifiche, vuoi perché più affini allo spirito della filosofia naturale lamarckiana, sarebbero stati più aperti a collaborare e a discutere le sue teorie, come il geologo e naturalista Jean-Claude de La Métherie (1743-1817), direttore del "Journal de physique". I geologi, anche quelli che attribuivano la formazione del calcare all'azione degli organismi, non erano disposti ad accettare l'idea che tutti i minerali fossero di origine organica.

Accoglienza molto diversa ebbero i lavori che Lamarck, anche in ossequio ai suoi compiti istituzionali di professore del Muséum e di responsabile delle collezioni, dedicò in misura sempre crescente agli invertebrati (la distinzione fra vertebrati e invertebrati fu introdotta proprio da lui nel settimo dei Mémoires pubblicati nel 1797) e soprattutto alle conchiglie. Fra il 1802 e il 1806 egli pubblicò una lunga serie di Mémoires sur les fossiles des environs de Paris. Se in scritti precedenti aveva basato la classificazione delle conchiglie sull'esame del solo guscio esterno, ora rivolgeva l'attenzione ai molluschi e attingeva ai lavori che il giovane Georges Cuvier (1769-1832) aveva prodotto a partire dai primi anni Novanta. I rapporti fra i due erano destinati a deteriorarsi, ma in questi anni essi collaboravano; in particolare, concordavano sull'assumere come chiave della classificazione naturale il criterio della complessità dell'organizzazione (un'idea che Cuvier avrebbe abbandonato per sostituire alla serie unica quattro embranchements o piani di organizzazione assolutamente separati). Agli occhi di Lamarck il regno animale si presenta come una serie di forme disposte secondo una graduale semplificazione degli organi, dalle facoltà dell'uomo all'"ultimo rudimento dell'animalità", individuato ora nei "polipi", ora nelle "molecole animate", organismi microscopici che vivono nell'acqua. Negli scritti lamarckiani di questo periodo non si trova il minimo spunto evoluzionistico; eppure i suoi lavori sulle conchiglie fossili contribuivano a un dibattito molto vivo nella comunità scientifica del tempo: quello sulla relazione tra i fossili e i loro analoghi viventi. Nel 1796 Cuvier aveva negato che vi fosse affinità fra gli organismi del passato e quelli viventi: la discontinuità tra le forme fossili e quelle attuali era dovuta alle catastrofi che periodicamente avevano interrotto la continuità della vita in ampie regioni. Altri, però, pur ammettendo la frequenza delle estinzioni, tendevano a ridimensionare il ruolo degli eventi geologici eccezionali; sostenevano inoltre che le somiglianze tra le forme fossili e le forme attuali erano analoghe a quelle tra le varietà di una stessa specie e spiegabili con i cambiamenti subiti per effetto delle modificazioni della crosta terrestre (per es., in seguito a mutamenti climatici o al ritiro delle acque che un tempo coprivano vaste zone montuose).

Alcuni si erano spinti fino a ipotizzare che la vita avesse avuto origine da diverse forme elementari sorte per generazione spontanea nel mare che un tempo ricopriva vaste regioni della Terra, se non tutto il pianeta; da queste erano poi derivate, attraverso la catena della generazione e sotto l'influenza dei fattori ambientali, tutte le altre forme, fino a quelle attuali. Idee del genere furono espresse da de La Métherie, da Eugène-Louis-Melchior Patrin (1742-1815) e Philippe Bertrand (1730-1811) e subito condannate da Cuvier. Nel discorso Sur la durée des espèces, premesso all'Histoire naturelle des poissons (1800), un'opera intesa a completare l'Histoire naturelle, générale et particulière (1749-1767) di Buffon, anche un naturalista rispettato come Bernard-Germain-Étienne de la Ville conte di Lacépède (1756-1825) affermava che le specie potevano estinguersi "quando giunge l'ora" o trasformarsi (se métamorphoser) in altre. Attraverso una sorta di processo degenerativo, passando "di degradazione in degradazione", una specie "scompare per una serie di sfumature insensibili e di alterazioni successive". Queste possono dare inizio all'estinzione (perché gli organi perdono "forma, volume, flessibilità, elasticità, irritabilità", oppure perché la loro attività è tanto sollecitata che le energie "si scombinano, si deformano e si spezzano") o alla trasformazione in un'altra specie, se determinate influenze ambientali agiscono per lunghi periodi di tempo (Lacépède 1800 [1979, p. 130]).

Le ipotesi della trasformazione delle specie, dell'estinzione e della generazione spontanea furono

ammesse dal medico e filosofo Pierre-Jean-Georges Cabanis (1757-1808) in alcune pagine dei suoi *Rapports du physique et du moral de l'homme* (1802). Se Cabanis e Lacépède erano scienziati autorevoli, gli altri erano perlopiù persone che, per la loro attività professionale, per vicende personali o per il tipo di storia naturale che coltivavano si muovevano ai margini dell'accademia, erano più inclini degli scienziati di professione a concepire grandi visioni unitarie della Natura e della storia della Terra e si rivolgevano a un pubblico di dilettanti colti che accoglieva con favore grandi vedute d'insieme nello stile di Buffon.

Fino al 1800, dunque, Lamarck crede nella fissità delle specie e rifugge dallo speculare sulla storia della vita sulla Terra, nonostante le sue ricerche sulle conchiglie fossili gli imponessero di porsi il problema e benché il tema della trasformazione degli organismi sia oggetto di discussioni nell'ambiente scientifico. Il suo primo pronunciamento evoluzionistico si trova nel *Discours d'ouverture* del corso di zoologia tenuto al Muséum, letto il 28 fiorile dell'anno VIII della Repubblica (18 maggio 1800) e poi premesso al *Système des animaux sans vertèbres* (1801). Vi si legge che la classificazione dal semplice al complesso può essere applicata solamente alle "grandi masse" dell'organizzazione (per es., alle "grandi famiglie"), poiché fra i generi e le specie non è possibile stabilire alcuna serie lineare e regolare. L'ordine dal semplice al complesso, tuttavia, è quello seguito dalla Natura stessa nel produrre gli esseri viventi. Il testo contiene anche una vaga allusione alla generazione spontanea delle forme più elementari dell'"animalizzazione", cioè degli esseri più semplici, "quelli con cui forse la natura ha iniziato, quando, con l'aiuto di molto tempo e di circostanze favorevoli, ha prodotto tutti gli altri" (Lamarck 1801a, p. 12).

In queste pagine Lamarck introduce il concetto, destinato a diventare il cardine del suo meccanismo evolutivo, che il movimento dei fluidi all'interno dei "corpi organici" ne alteri le strutture. Vi si trova anche l'idea che i bisogni e le abitudini, attraverso l'uso e il disuso degli organi, modifichino gli organismi consentendo loro di adattarsi all'ambiente. È il principio secondo il quale non è l'organo a determinare la funzione bensì l'inverso: "Non è la forma del corpo o delle sue parti che dà luogo alle abitudini, al modo di vivere degli animali ma, al contrario, sono le abitudini, il modo di vivere e tutte le circostanze influenti che, con il tempo, hanno prodotto la forma del corpo e delle parti degli animali. Con nuove forme, sono state acquisite nuove facoltà, e a poco a poco la Natura ha raggiunto la condizione in cui la troviamo adesso" (ibidem, p. 15). Questa concezione è spiegata con esempi che saranno ripresi nelle opere successive e contribuiranno, con la loro infelice formulazione, a diffondere un'immagine caricaturale del meccanismo evolutivo lamarckiano e a fornire alimento all'ironia degli avversari.

L'uccello che va sull'acqua spinto dal bisogno di trovare la preda da cui dipende il suo sostentamento allarga le dita dei piedi quando vuole battere l'acqua e muoversi alla sua superficie. La pelle che unisce queste dita alla base acquisisce così l'abitudine di distendersi. Così, col tempo, si sono formate le ampie membrane che oggi vediamo unire le dita delle oche, delle anatre, ecc.

Ma l'uccello che il modo di vita abitua a stare appollaiato sugli alberi finisce necessariamente coll'aver dita dei piedi più lunghe e di forma diversa. Le unghie si allungano, si affilano e s'incurvano a uncino, in modo da afferrare i rami su cui tanto spesso si posa.

E così pure si capisce come l'uccello che vive sulle spiagge, a cui non piace nuotare ma che deve avvicinarsi all'acqua per trovarvi la preda, sia costantemente esposto a sprofondare nel fango. Ora, volendo far sì che il corpo non affondi nel liquido, farà contrarre ai piedi l'abitudine di allargarsi e distendersi. Per effetto del succedersi di generazioni e generazioni di uccelli simili che continuano a vivere in questo modo, gl'individui si ritroveranno sollevati su lunghe gambe nude, come su trampoli, cioè su gambe prive di penne fino alle cosce e oltre. (ibidem, p. 14)

La concezione evoluzionistica di Lamarck si precisa nella lezione inaugurale dell'anno successivo, che

viene ripetuta nel 1802 e inclusa come capitolo introduttivo nelle *Recherches sur l'organisation des corps vivans*, pubblicate nello stesso anno. Questa prima sintesi del pensiero lamarckiano contiene tutti gli elementi che si ritrovano nella più famosa *Philosophie zoologique* e nell'introduzione alla monumentale *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (1815-1822). Nelle *Recherches* Lamarck si pronuncia esplicitamente a favore della generazione spontanea delle forme più elementari di vita e sostiene che si tratta di un fenomeno non limitato alle origini della vita, ma ricorrente in Natura, ogni volta che vi siano circostanze favorevoli. Ripropone gli esempi ornitologici del 1800 e ne aggiunge altri, come quello delle unghie retrattili dei felini e, in extremis (a integrazione della *Table des matières!*), quello, ripetuto in seguito e destinato a diventare famoso, della giraffa "che, vivendo in luoghi in cui la terra è arida e senza erba, è costretta a brucare le foglie degli alberi e a sforzarsi continuamente per raggiungerle" (Lamarck 1802, p. 208).

Le *Recherches* dovevano essere, nelle intenzioni di Lamarck, l'anticipazione di una "biologia" (egli usa tra i primi questo termine per indicare lo studio dell'"origine, dell'organizzazione e degli sviluppi dei corpi viventi") che avrebbe completato un'ambiziosa "fisica terrestre" prevista in tre parti, di cui le prime due dovevano essere una "meteorologia" ("teoria dell'atmosfera") e una "idrogeologia" ("teoria della crosta del globo"). Di queste vide la luce soltanto l'*Hydrogéologie* (1801), pochi mesi prima delle *Recherches*. Essa contiene una teoria secondo la quale è il movimento delle acque che ha sagomato e sagoma la superficie terrestre, determinando un equilibrio instabile fra continenti e bacini marini. Vi si ritrovano anche gli attacchi alla chimica moderna e a coloro che ricorrono a catastrofi per spiegare i fenomeni geologici, indulgono in illecite speculazioni sull'origine e le condizioni primordiali della Terra e pretendono di ricostruirne la storia.

Il sistema terrestre descritto da Lamarck non ha un inizio, una storia o una direzione; è solamente un susseguirsi ciclico di operazioni uniformi per intensità e continuità. Lamarck fa soltanto qualche accenno fugace alle trasformazioni subite dagli organismi nel tempo, ma non dice nulla né dell'origine della vita né della generazione spontanea. Del resto, secondo le sue teorie chimiche, gli organismi sono necessari per produrre i minerali e dunque sono presupposti dal sistema delle cause geologiche che qui viene descritto; in altri termini, devono essere stati presenti fin dall'inizio.

Lamarck non rispose mai chiaramente alla domanda: se tutti i composti inorganici presuppongono l'azione degli organismi, come sorsero le prime forme di vita? Così come nelle sue opere non si trova mai una chiara esposizione della successione delle forme nel tempo geologico. Inoltre, i fossili hanno un peso molto scarso tra gli argomenti addotti a sostegno della sua teoria dei meccanismi evolutivi. Non è chiaro che cosa abbia orientato Lamarck verso l'evoluzionismo. Un fattore importante può essere stato il rifiuto di ammettere l'estinzione. Convinto, infatti, che in Natura non ci fossero fenomeni straordinari, Lamarck non poteva accettare che le catastrofi avessero aperto d'un colpo vuoti incolmabili nell'economia della Natura. Egli credeva che le cosiddette "specie perdute" non fossero veramente scomparse per sempre: si erano, invece, trasformate nelle specie attuali oppure si erano conservate in acque o terre ancora inesplorate e, prima o poi, sarebbero state ritrovate. L'aumento delle conoscenze e l'ampliamento delle collezioni avrebbero colmato le lacune delle classificazioni, mostrando in modo inconfutabile che la Natura procede sempre per gradi. Forse si erano estinte veramente soltanto alcune specie di grandi mammiferi, ma per colpa dell'uomo, non dei processi naturali.

Un altro fattore importante dovette essere la revisione del concetto di vita e la scoperta delle capacità dei fluidi di modificare la struttura degli organismi. La definizione lamarckiana di vita era divenuta più materialistica: già nei *Mémoires* non si parla più di principio vitale e la vita viene definita come "un movimento che risulta dallo svolgimento delle funzioni essenziali". Tuttavia, l'ammissione chiara della generazione spontanea avviene solamente dopo che sono emersi tutti gli altri elementi della teoria. I fluidi, del resto, hanno un ruolo centrale non soltanto nella chimica e nella fisiologia di Lamarck ma anche nella sua classificazione degli animali: egli adotta il sistema nervoso come criterio

principale, seguendo del resto l'esempio di altri, in primo luogo di Cuvier. Nell'introduzione all'*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* divide gli animali in "apatici" (cioè insensibili), sensibili e intelligenti, secondo che siano sprovvisti di sistema nervoso, ne abbiano uno poco sviluppato o uno molto sviluppato. Nei nervi circola il "fluido nervoso", una delle tante modificazioni del fuoco, che è il principio dinamico fondamentale, la vera base fisica della vita e di ogni attività chimica. La sostanza ignea, che nella forma pura è detta "fuoco etereo", assume diversi stati: fluido elettrico, fluido magnetico, calorico, fuoco fisso, fluido nervoso, sangue, linfa, fluidi elastici nelle piante. Il fuoco etereo, tenuissimo, è in grado di penetrare tutti i corpi e di trasformarli. È questa capacità che fa di ogni organismo qualcosa di straordinariamente plastico. La vita è "un fenomeno affatto naturale, un fatto fisico, ancorché complesso nei suoi principî [...], un ordine e uno stato di cose nelle parti di ogni corpo che la possiede, i quali consentono o rendono possibile lo svolgimento del movimento organico e, fin tanto che persiste, contrasta con successo la morte" (Lamarck 1802, pp. 70-71).

Stabilendo un'ardita analogia fra la generazione spontanea e la fecondazione sessuale, Lamarck sostiene che in entrambe il processo è messo in moto da un fluido o vapore che penetra nella materia e dà inizio al movimento. I fluidi pervadono la Natura e la loro azione, puramente meccanica (descritta da Lamarck talora in termini chimici, talora in termini idraulici), tende di per sé a complicare la struttura e l'organizzazione dei corpi organici e a indirizzarne lo sviluppo nel senso, si direbbe oggi, della specializzazione.

Il movimento organico non ha solo la proprietà di sviluppare l'organizzazione dei viventi, ma anche quella di moltiplicare gli organi e le funzioni da compiere [...]. Esso tende a ridurre a funzioni specifiche di certe parti le funzioni che prima erano generali, cioè comuni a tutte le parti del corpo [...]. Il compito del movimento dei fluidi nelle parti molli dei corpi viventi che li contengono è di aprirvisi vie, depositi e uscite; di crearvi canali e, di conseguenza, vari organi; di differenziare questi canali e organi secondo la diversità dei movimenti o della natura dei fluidi che li producono; infine, di ingrandire, allungare, dividere e consolidare gradualmente questi canali e organi con il materiale che è costantemente prodotto e ceduto dai fluidi in movimento. (ibidem, pp. 7-9)

Queste modificazioni si producono tanto più facilmente negli embrioni e negli organismi giovani, le cui parti sono ancora malleabili. Proprio lo sviluppo dell'embrione dimostra che il movimento organico tende a produrre strutture più complicate. L'altra prova, come è noto, è fornita dal sistema tassonomico, poiché tutte le "grandi masse dell'organizzazione" possono essere disposte secondo una serie crescente di complessità. Il "potere della vita" è anche il "piano della Natura", cioè il cammino da questa seguito (la marche de la Nature) nel produrre tutte le forme attualmente esistenti, cominciando con gli organismi più "imperfetti", ossia più semplici, per concludere con i più "perfetti", cioè più complessi e specializzati. Nonostante la terminologia, non vi è nulla di vitalistico o di finalistico in questa concezione, poiché la tendenza alla complicazione non può affatto essere considerata prescindendo dalla sua base nella meccanica dei fluidi. In Natura non c'è alcun progetto o fine: tutto avviene per una concatenazione necessaria di cause ed effetti.

Dopo il 1802, tuttavia, lo stesso Lamarck tende a formulare la legge della complessità crescente in termini soprattutto zoologici, come se si trattasse soltanto di un dato di fatto tassonomico, mettendo in secondo piano le sue origini nella chimica stessa della vita. Ciò, unitamente a un'espressione faticosa e contorta, favorirà letture affrettate e parziali, quando non superficiali, e molti intenderanno la tendenza alla complicazione come una sorta di predisposizione intrinseca della Natura al perfezionamento. Una parte del neolamarckismo di fine Ottocento riprese proprio questo (preteso) aspetto della teoria lamarckiana per contrapporlo alla casualità del processo evolutivo darwiniano. Comunque sia, Lamarck enuncia così, nell'introduzione all'*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, le "leggi generali della vita":

Prima legge: La vita, per le sue forze intrinseche (propres), tende continuamente ad aumentare il

volume di ogni essere che la possiede e ad accrescere le dimensioni delle parti di questo fino a un limite che essa stessa predetermina.

Seconda legge: La produzione di un nuovo organo in un corpo animale deriva dal presentarsi di un nuovo bisogno che si fa sentire costantemente e parimenti da un nuovo movimento organico che questo bisogno fa nascere e alimenta.

Terza legge: Lo sviluppo e l'efficienza (force d'action) degli organi sono costantemente proporzionali all'uso degli organi stessi.

Quarta legge: Tutto quello che è stato acquisito, delineato o modificato nell'organizzazione degli individui durante la loro vita viene conservato attraverso la riproduzione e trasmesso ai nuovi individui nati da quelli che hanno subito i cambiamenti. (Lamarck 1815-22, I, pp. 181-182)

Secondo Lamarck, dunque, la gradazione è visibile solamente nelle "grandi masse" dell'organizzazione, cioè tra le classi, e non fra i generi e le specie. Infatti, l'influenza delle circostanze ambientali "fa insorgere, nella forma e nei caratteri esterni, delle anomalie, delle specie di scarti, che la sola complicazione crescente non avrebbe potuto causare" (Lamarck 1809, I, p. 107). Tuttavia, benché egli li presenti talvolta come due processi nettamente distinti, il "piano della Natura" e il "potere delle circostanze" sono solo due aspetti di un unico processo, che ha la sua base fisica nell'azione dei fluidi. È, infatti, attraverso i fluidi che le circostanze esercitano la loro influenza. Esse determinano "bisogni" (besoins) per soddisfare i quali i fluidi si dirigono verso il punto del corpo dove possono esplicare l'azione adatta a soddisfare quel bisogno. Con l'"abitudine" (habitude), cioè con la ripetizione meccanica degli stessi atti per un lungo periodo di tempo – e dunque se le circostanze ambientali rimangono le stesse – vengono sviluppati organi già esistenti o ne sono creati di nuovi; viceversa, il disuso atrofizza gli organi, causandone la riduzione e perfino la scomparsa. Gli effetti di questi processi vengono trasmessi alla discendenza (non bisogna dimenticare che la credenza nell'ereditarietà dei caratteri acquisiti è un luogo comune in questo periodo, e tale rimase fino ai primi del Novecento).

Tutto questo avviene in modo assolutamente meccanico, solo che negli organismi inferiori (piante e animali "apatici", cioè privi di sistema nervoso e quindi di sensibilità) l'ambiente esercita direttamente la sua influenza, mentre negli animali superiori interviene un "sentimento interno" (sentiment intérieur) che funge da mediatore fra l'ambiente esterno e l'"ambiente interno" (milieu intérieur) dell'organismo, vale a dire tra i fluidi esterni e quelli interni, e in qualche modo orienta e dirige il movimento di questi ultimi verso le parti interessate, stimolandone la risposta alle esigenze poste dall'ambiente. "Oscuro, ma molto potente" (ibidem, II, p. 279), esso è la fonte dei movimenti e delle azioni degli esseri che ne sono dotati e deriva probabilmente dalle attività di un insieme di parti del sistema nervoso, cioè dalle emozioni che si possono produrre in questo insieme. È un "sentimento fisico", precisa Lamarck, ma anche questa idea fu fraintesa sia dagli avversari, che vedevano in essa un'antropomorfa attribuzione agli animali di una sorta di volontà, sia dai sostenitori, che vi notarono un meccanismo capace di spiegare il fatto che il vivente non reagisce in modo meramente passivo agli stimoli ambientali ma è capace di iniziativa e di adattamento attivo, ancorché inconscio. Quest'ultima interpretazione ebbe una certa fortuna alla fine dell'Ottocento, quando il cosiddetto 'psicolamarckismo' rappresentò una delle tante alternative cercate al darwinismo.

Del resto, Lamarck sostiene la continuità fra i comportamenti degli organismi inferiori e le facoltà mentali degli animali superiori. Nella seconda parte della Philosophie zoologique svolge questa indagine considerando lo sviluppo dello psichismo in tutto il regno animale, in una trattazione affatto materialistica della trasformazione graduale delle facoltà animali nei superiori poteri dell'uomo. Già in alcune brevi pagine delle Recherches del 1802, ma poi soprattutto alla fine della prima parte della Philosophie zoologique, egli afferma l'origine dell'uomo da una razza di quadrumani ("o meglio ancora la più perfezionata") che, "necessitata dalle circostanze o da altre cause", aveva perso l'abitudine di arrampicarsi sugli alberi e di afferrare i rami con i piedi e i cui individui erano stati

costretti, per parecchie generazioni, a usare i piedi solo per camminare; "mossi dal bisogno di dominare e di riuscire a veder più lontano", essi si erano sforzati di tenersi dritti e, "costantemente, di generazione in generazione", ne avevano acquisita l'abitudine; divenuti bimani, avevano conseguito una superiorità sulle altre specie affini, si erano diffusi su tutto il pianeta, avevano formato società sempre più complesse, "moltiplicato le loro idee" e, sotto la pressione di bisogni sempre nuovi – e soprattutto del bisogno di comunicare – avevano sviluppato suoni articolati e infine il linguaggio (ibidem, I, pp. 350-351, 355). Naturalmente, questo aspetto delle concezioni di Lamarck contribuì a ostacolarne ancora di più la diffusione negli ambienti accademici.

Dopo le *Recherches* del 1802 Lamarck lasciò in secondo piano, nelle esposizioni della teoria, le sue idee chimiche, fisiche, geologiche e meteorologiche; ma non per questo essa incontrò migliore accoglienza. Le discussioni pubbliche, infatti, furono pochissime. Il principale oppositore, Cuvier, aveva già esposto i suoi argomenti contro l'evoluzione in una memoria del 1799 sui rapporti fra gli elefanti fossili e quelli attuali e nel primo volume delle *Leçons d'anatomie comparée* (1800-1805). Egli non reagì pubblicamente né alle *Recherches* né alle opere successive di Lamarck; quando si pronunciò, negli scritti e soprattutto nelle lezioni, lo fece con pesante ironia, alludendo all'avversario senza nominarlo. Nelle teorie di Lamarck vedeva soltanto una riedizione di vecchi errori contro cui si era già pronunciato: la generazione spontanea, un sistema geologico puramente speculativo, la credenza nella plasticità infinita degli organismi (una violazione del principio delle "condizioni di esistenza" che Cuvier aveva posto alla base dell'anatomia comparata), la negazione dell'estinzione, delle catastrofi e del carattere recente dell'attuale configurazione del globo, l'assurdo voler risolvere ogni difficoltà invocando il tempo infinito a disposizione della Natura. A queste critiche, mosse sia in privato sia durante le lezioni, Cuvier aggiunse anche l'accusa di materialismo.

L'insegnamento di Lamarck, tuttavia, non cadde nel vuoto. Alcuni naturalisti fecero circolare le sue idee, spesso modificandole e contaminandole con altre teorie, come quella della ricapitolazione embriologica, e con i risultati di indagini recenti in campi non esplorati da Lamarck. Il più impegnato in quest'opera fu Jean-Baptiste Bory de Saint-Vincent (1778-1846), direttore del *Dictionnaire classique d'histoire naturelle* (1822-1831) in diciassette volumi che ebbe notevole diffusione in tutta Europa (Darwin ne aveva una copia a bordo del *Beagle*).

Gli sviluppi più originali, tuttavia, furono proposti dallo studioso di anatomia comparata Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844). Questi, che già nel 1796 aveva ipotizzato l'idea di un piano unico di composizione dei vertebrati e aveva speculato sull'evoluzione, negli anni Venti ripropose in veste evoluzionistica i risultati delle sue ricerche anatomiche e morfologiche. In una memoria del 1825 sui gaviali e sui rapporti fra i coccodrilli fossili e quelli attuali, avanzò un'interpretazione embriologica dei due fattori evolutivi di Lamarck: la tendenza alla complessità crescente dell'organizzazione diventava la tendenza dello sviluppo embrionale a produrre un individuo differenziato da un abbozzo indifferenziato; il potere delle circostanze diventava l'influenza dell'ambiente sullo sviluppo embrionale. In due memorie presentate nel 1828 all'*Académie des Sciences*, Geoffroy Saint-Hilaire addusse poi come prove della plasticità delle forme organiche le modificazioni delle specie domestiche, le varietà geografiche della stessa specie e la successione di specie distinte ma simili negli strati geologici. Era possibile, affermava, stabilire relazioni di affinità e di parentela fra le specie attuali e "le specie antediluviane e perdute". Il mutamento era dovuto agli effetti dei cambiamenti geologici, ambientali e climatici. Tali fattori, la cui azione era stata molto più potente in passato, potevano alterare lo sviluppo dell'embrione, come dimostravano gli esperimenti con cui lo stesso Geoffroy Saint-Hilaire, uno dei fondatori della teratologia moderna, aveva prodotto mostruosità artificiali modificando le condizioni di incubazione di uova di gallina: i mostri prodotti in questo modo dall'uomo hanno vita breve, ma la Natura, che ha tempo infinito a disposizione ed è immensamente più potente, può raggiungere risultati impensabili per lo sperimentatore più abile. Geoffroy Saint-Hilaire riproponeva in forma evoluzionistica la sua vecchia teoria dell'unità del piano

di composizione di tutti i vertebrati. Paleontologia, embriologia, anatomia comparata e teratologia contribuivano a una grande sintesi: una nuova filosofia zoologica che si richiamava direttamente a Lamarck ne aggiornava alcuni aspetti e sfidava apertamente quella di Cuvier. Questi veniva accusato di distorcere a fini polemici le idee di chi non la pensava come lui e di mascherare con l'arroganza la propria arretratezza scientifica: aveva smesso di fare ricerca, chiudendosi ai nuovi sviluppi delle varie discipline, per limitarsi a gestire il suo enorme potere accademico e politico.

Cuvier rispose con commenti sarcastici, ridicolizzando le tesi dell'avversario e ribadendo il disprezzo per quelli che considerava voli dell'immaginazione. Un suo eloquente pronunciamento antievoluzionistico si trova nelle considerazioni con cui si chiude il primo volume dell'*Histoire naturelle des poissons* (1828-1849). Lo scontro si aggravò quando alcuni cercarono di estendere agli invertebrati l'idea dell'unità del piano di composizione, in un'audace attuazione dei tentativi abbozzati dallo stesso Geoffroy Saint-Hilaire in alcune memorie pubblicate nel 1820 ma in seguito accantonati.

Nel 1829 due naturalisti, Launcker e Meyranx, presentarono all'Académie una memoria in cui sostenevano la tesi dell'affinità strutturale fra i vertebrati e i cefalopodi. Nel 1830, forzando questa tesi, Geoffroy Saint-Hilaire affermò che era legittimo estendere all'intero regno animale l'idea del piano unico di composizione. Era un attacco alle fondamenta stesse dell'edificio costruito da Cuvier, che aveva diviso il regno animale in quattro embranchements assolutamente separati. Cuvier reagì rovesciando su Geoffroy Saint-Hilaire tutto il peso delle proprie competenze sugli invertebrati, che erano molto superiori a quelle dell'avversario. La polemica che seguì, e che sembrò al vecchio Johann Wolfgang von Goethe (simpatizzante di Geoffroy Saint-Hilaire) più importante della rivoluzione di luglio a Parigi, uscì dalle mura dell'Académie: l'opinione scientifica si schierò con Cuvier, il grande pubblico con Geoffroy Saint-Hilaire. Negli anni successivi questi si concentrò sulle prove paleontologiche dell'evoluzione ma, nello stesso tempo, sviluppò una filosofia biologica dai toni spesso misticheggianti, che trovò consenso all'esterno della comunità scientifica ma gli alienò in modo definitivo il favore della maggior parte dei colleghi. Cuvier morì senza poter scrivere la desiderata replica definitiva.

Dopo lo scontro fra Geoffroy Saint-Hilaire e Cuvier, il dibattito in Francia entrò in una fase di latenza. La questione dell'evoluzione sembrò perdere interesse. Presero il sopravvento studi più specializzati, settoriali, circoscritti, meno speculativi, anche per l'affermarsi di nuovi programmi di ricerca in campo medico-biologico e per gli sviluppi notevoli di discipline come l'embriologia e la zoologia degli invertebrati. Il clima filosofico generale non era favorevole all'evoluzionismo. Auguste Comte (1798-1857) dedicò pagine importanti alla "biologia" (termine alla cui affermazione contribuì in modo decisivo) e manifestò ammirazione per Lamarck, del quale discusse approfonditamente le idee, ma rifiutò l'evoluzionismo; antievoluzionista fu la maggior parte dei suoi seguaci. Una situazione per molti aspetti simile si creò in Germania; in Gran Bretagna, invece, il dibattito fu più vivace e complesso: le idee di Lamarck e di Geoffroy Saint-Hilaire si affermarono prevalentemente nell'ambiente medico, poiché molti medici solevano passare un periodo di formazione a Parigi. Veicolo di idee evoluzionistiche fu anche l'"anatomia trascendente", ovvero la morfologia idealistica proveniente dalla Germania e dalla Francia, che ebbe uno dei suoi centri di propagazione a Edimburgo. Una versione idealistica dell'evoluzionismo – unita però al rifiuto della trasformazione materiale di una specie in un'altra – fu sostenuta da Robert Knox (1793-1862), professore di anatomia in quella università. Naturalmente le idee di Lamarck si diffusero soprattutto attraverso le sue opere sugli invertebrati. Uno studioso degli invertebrati marini, il medico e zoologo Robert E. Grant (1793-1874), abbracciò la dottrina lamarckiana e ne parlò con entusiasmo al giovane Darwin, con il quale strinse rapporti di amicizia e di collaborazione scientifica durante il soggiorno universitario di quest'ultimo a Edimburgo.

In Inghilterra le implicazioni filosofiche della teoria lamarckiana vennero discusse forse più che

altrove e le idee evoluzionistiche furono coinvolte in un dibattito che non era soltanto scientifico ma anche politico e religioso. L'evoluzionismo e le nuove filosofie biologiche di importazione continentale dovettero confrontarsi con la tradizione consolidata della teologia naturale. Negli anni turbolenti fra le guerre napoleoniche e le riforme elettorali molti teologi, ma anche numerosi scienziati, temevano infatti la diffusione di dottrine naturalistiche o, peggio, panteistiche e materialistiche. In un'epoca di agitazioni sociali l'evoluzione veniva associata al libero pensiero, al materialismo, al radicalismo sociale e all'ateismo e vista come una minaccia all'establishment; di conseguenza, le idee di Lamarck furono oggetto di letture parziali e di un uso interessato da parte sia dei sostenitori sia degli avversari. Del resto, il silenzio di Lamarck su problemi e campi di ricerca che erano nel frattempo saliti in primo piano, come l'embriologia, la paleontologia e l'anatomia comparata, rendeva inevitabile che le sue teorie fossero rivedute e aggiornate, spesso estrapolate dal contesto in cui si erano formate e mescolate con idee di provenienza estranea. Nella comunità scientifica europea della prima metà dell'Ottocento, le prese di posizione esplicite in favore dell'evoluzione furono poco frequenti ed ebbero il carattere di dichiarazioni caute e generiche sull'ammissibilità del fatto, mai di indagini approfondite sui possibili meccanismi del cambiamento.

2. Paleontologia e catastrofismo

La paleontologia stratigrafica, intanto, conosceva uno sviluppo che avrebbe assunto ritmi vertiginosi negli anni 1830-1840. Tra il 1796 e il 1808 Cuvier organizzò con Alexandre Brongniart (1770-1847) numerose spedizioni nelle cave di gesso di Montmartre, nel bacino di Parigi, nella regione di Stoccarda, nelle cave di Maastricht, nell'Italia settentrionale e nelle grandi aree alluvionali della Germania e dell'Olanda. I risultati furono esposti nelle *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites* (1812).

Il *Discours préliminaire* di quest'opera, basato sul materiale raccolto per un famoso corso di geologia tenuto al Collège de France, fu ampliato e pubblicato separatamente con il titolo *Discours sur les révolutions de la surface du globe* (1825) e dimostrava a quali straordinari risultati potesse condurre la collaborazione fra l'anatomia comparata e la geologia. Secondo Cuvier lo studio dei fossili doveva integrare, e in molti casi sostituire, quello dei minerali come chiave per la classificazione degli strati. Compito del geologo (ovvero del paleontologo) è stabilire: se i resti in cui s'imbatte appartengano a organismi estinti o ancora esistenti; se vi siano organismi peculiari di determinati strati e assenti in altri; se gli organismi estinti vivessero dove ora si trovano i loro resti o se questi vi siano stati trasportati da agenti geologici; quali specie compaiano prima, quali dopo, quali contemporaneamente; se vi sia una relazione fra la maggiore o minore antichità degli strati e la maggiore o minore somiglianza tra i fossili e i loro analoghi viventi; se le specie fossili vivessero in condizioni climatiche simili a quelle in cui vivono i loro analoghi viventi.

Secondo Cuvier, ogni tipo di formazione geologica, anzi, ogni strato all'interno di una formazione geologica è caratterizzato da determinati tipi di fossili: a grandi fasi geologiche corrispondono grandi fasi della vita sulla Terra. In generale, i quadrupedi ovipari precedono i vivipari; i sauri estinti, i primi coccodrilli e le prime tartarughe si trovano sotto gli strati calcarei che si formarono quando il mare copriva interi continenti; i mammiferi si rinvennero negli strati superiori. Fra i mammiferi, compaiono prima i mastodonti che lo stesso Cuvier ricostruì, denominò e classificò in numerose memorie fra il 1796 e il 1806 (il *Megatherium*, il *Mastodon*, il *Palaeotherium*, l'*Anoplotherium*, ecc.), poi il mammut e gli animali simili al rinoceronte e all'ippopotamo, che si rintracciano in strati non consolidati di materiale trasportato. A mano a mano che si risale verso gli strati più recenti, i fossili sono più simili agli organismi viventi. Non si reperiscono fossili di quadrupedi o di uomini: l'uomo è una creatura recente.

La superficie terrestre ha subito alterazioni frequenti e intense. Nell'Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris (1808; l'edizione ampliata è del 1811), Cuvier e Brongniart dimostrano che la regione parigina ha conosciuto lunghi periodi di quiete, durante i quali deposizione e fossilizzazione hanno prodotto strati regolari, e periodi di bruschi mutamenti geologici e paleontologici. Alcuni spessi strati di calcare, almeno due, attestano una prolungata permanenza del mare sopra le terre. Tuttavia, i sette strati terziari accertati (che Brongniart nel 1822 estenderà a tutta l'Europa occidentale) presentano un alternarsi di molluschi marini e di acqua dolce: dunque l'area non è emersa da un mare in graduale ritiro, ma le acque si sono ora abbassate ora sollevate. Improvvise inondazioni (non diluvi universali, ma catastrofi di dimensioni tutt'al più continentali) hanno causato l'estinzione della flora e della fauna in tutta la regione. Un cataclisma di questo tipo è all'origine della formazione del calcare europeo e della scomparsa dei grandi rettili; poi, il ritiro delle acque ha causato la morte di pesci e molluschi. Un'altra "rivoluzione", in corrispondenza dei grandi depositi alluvionali di superficie, ha segnato la fine dei mastodonti e dei mammut. Dopo ogni catastrofe, l'area è stata ripopolata dai pochi organismi superstiti o, più probabilmente, da specie migrate dalle zone vicine: si spiegano così le discontinuità verticali, cioè temporali, nella stratigrafia della stessa area.

Cuvier rifiuta l'idea che gli agenti attualmente operanti siano stati anche in passato gli unici responsabili delle trasformazioni della crosta terrestre. Pioggia, neve, ghiaccio, vento possono erodere montagne già esistenti, non formarne di nuove; la sedimentazione non può alterare sostanzialmente il livello del mare e l'attività dei vulcani può modificare solo le zone circostanti. Nessuno di questi fattori agisce in maniera uniforme per un tempo illimitato: "Il filo delle operazioni si è spezzato; il corso della natura è mutato e nessuno degli agenti di cui la natura si serve oggi sarebbe bastato alla produzione delle sue opere di un tempo [...]. Invano si cercherebbero tra le forze attualmente in azione sulla superficie della terra cause sufficienti a produrre le rivoluzioni e le catastrofi di cui la superficie terrestre rivela le tracce" (Cuvier 1825, pp. 27-28, 41).

L'estinzione è parte del corso normale della Natura: sono noti casi di animali estinti in tempi recenti, come il Bos urus menzionato da Giulio Cesare e il dodo o dronte (*Didus ineptus*), l'uccello delle Mascarene segnalato ancora nel 1690. Né si può pensare che le specie scomparse siano migrate in zone inaccessibili all'uomo: il mammut, per esempio, con la sua pelliccia, non poteva vivere in un clima diverso da quello siberiano; dunque doveva essere morto dove era vissuto. Bisogna quindi supporre cause violente di trasformazione dell'ambiente, come, per esempio, un'improvvisa, prolungata inondazione o un crollo della temperatura. Del resto, soltanto una "rivoluzione" poteva sterminare e conservare intatti nel ghiaccio i pachidermi siberiani. La paleontologia non offre alcuna prova a favore della pretesa trasformazione graduale delle specie: non è stata rinvenuta nessuna forma di transizione fra gli organismi di un tempo e quelli attuali. In ogni nuova formazione geologica, nuove specie emergono senza legame con quelle che le hanno precedute. Le mummie egiziane, umane e animali, che hanno "non meno di tremila anni" dimostrano che gli uomini e gli altri animali non sono mutati per nulla. Per Cuvier, tutto prova il carattere recente del mondo nella sua configurazione attuale (nemmeno diecimila anni). Soltanto quattromila anni fa il genere umano era ancora immerso nella barbarie e nelle tradizioni di tutti i popoli si conserva il ricordo di grandi cataclismi e diluvi.

Sulle cause di queste rivoluzioni, l'ultima delle quali sarebbe avvenuta 5 o 6 mila anni fa, e della comparsa di nuove flore e faune Cuvier, sempre ostile a tutto ciò che gli sembrava speculazione, non si pronunciava. Egli negava esplicitamente che dopo ogni catastrofe fosse avvenuta una nuova creazione di specie e si limitava a parlare di migrazioni. Benché credente, era favorevole a una rigorosa separazione tra scienza e religione. Altri, però, specialmente in Inghilterra, non si fecero scrupolo di parlare di "creazioni successive", verificatesi in un numero che varia da autore ad autore. Nel 1819 il reverendo William Buckland (1784-1856), primo reader di geologia all'Università di

Oxford, tenne una lezione inaugurale dal titolo *Vindiciae geologicae; or, the connection of geology with religion*, in cui sostenne che Dio interveniva periodicamente nella Creazione, modificando per mezzo di cataclismi la superficie terrestre e ripopolando le zone interessate con specie create ex novo. L'ultima di queste catastrofi era il Diluvio biblico. Non si potevano spiegare ricorrendo a ipotesi diverse i depositi alluvionali di ghiaia e argilla (che Buckland chiamava appunto "detriti diluviali") o il trasporto di grandi massi per lunghe distanze; e solamente un'ondata gigantesca poteva avere scavato le grandi vallate. Nelle *Reliquiae diluvianae; or, observations on the organic remains contained in caves, fissures, and diluvial gravel, and on other geological phenomena, attesting the action of an universal deluge* (1823) Buckland affermò, diversamente da Cuvier, che il Diluvio era stato universale e rapido, non locale e prolungato: si era trattato di un'unica, gigantesca ondata. Come Cuvier, però, egli riteneva che fosse stato accompagnato da un consistente abbassamento della temperatura: in regioni artiche erano stati trovati, infatti, resti di rinoceronti, elefanti e altri mammiferi.

Buckland e i 'diluvialisti' (come furono chiamati) subirono gli attacchi sia dei sostenitori della 'geologia mosaica', cioè di chi difendeva la concordanza stretta fra la geologia e la lettera del racconto mosaico, sia di coloro che, come Charles Lyell, rifiutavano il ricorso alle catastrofi e preferivano invocare l'azione ripetuta di agenti meno eccezionali. Con il passare del tempo, di fronte alle crescenti difficoltà della sua teoria Buckland finì con l'abbandonare, se non la credenza nelle catastrofi, la convinzione che il Diluvio biblico fosse l'ultima di queste e nel 1836 l'attribuì a un periodo di molto precedente la creazione dell'uomo. Al posto delle catastrofi, egli diede un'importanza sempre maggiore all'azione dei ghiacciai, aderendo così tra i primi alla teoria glaciale proposta nel 1836 dallo svizzero Jean-Louis-Rodolphe Agassiz (1807-1873) ed esposta nelle *Études sur les glaciers* (1840) e nel *Système glaciaire* (1847).

Proseguendo gli studi compiuti dai connazionali Jean de Charpentier (1786-1855) e Ignatz Venetz (1788-1859), Agassiz sosteneva che nel Pleistocene vi era stata un'"era glaciale", durante la quale i ghiacciai avevano coperto gran parte dell'emisfero settentrionale, dal Polo alle rive del Mediterraneo, per poi ritirarsi. Dalle convulsioni avvenute sotto la crosta terrestre compressa dal peso del ghiaccio era risultato il sollevamento di catene montuose come le Alpi, con il conseguente rotolamento di enormi massi per grandi distanze, fino a regioni con la cui geologia e litologia essi non avevano alcuna apparente relazione. Diversi studiosi, per esempio, avevano sostenuto che i massi che si trovavano nelle pianure tedesche fossero stati trasportati da un'inondazione gigantesca dalla Scandinavia attraverso il Baltico. A questa spiegazione, avanzata da Horace-Bénédict de Saussure (1740-1799) e da Leopold von Buch (1774-1853), altri, fra cui Lyell e Darwin, opponevano la teoria del trasporto a opera di iceberg nel mare che un tempo ricopriva quelle terre. Buckland attribuì allo sciogliersi dei ghiacciai l'inondazione che aveva causato il Diluvio biblico.

3. Il progressionismo

Fra gli anni 1820 e 1840 i progressi della paleontologia stratigrafica consentirono di individuare, attraverso la varietà delle formazioni locali, alcuni 'sistemi' generali caratterizzati da faune fossili peculiari. Risale a questo periodo l'istituzione della maggior parte dei nomi tuttora in uso per denotare i periodi (Carbonifero, Cretacico, Giurassico, Siluriano, Permiano, Triassico, Eocene, Miocene, Pliocene, Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico, ecc.). Alla metà dell'Ottocento erano già note le grandi linee della storia della vita: la paleontologia evolucionistica della seconda metà del secolo non vi avrebbe apportato modifiche rivoluzionarie, anzi spesso non avrebbe fatto altro che trascrivere in linguaggio evolucionistico risultati conseguiti da paleontologi fissisti.

Nel *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles* (1828) Adolphe-Théodore Brongniart (1801-1876), figlio del collaboratore di Cuvier, si servì della morfologia comparata per ricostruire la storia della vegetazione. Questa risultò scandita in quattro grandi periodi: il primo terminava alla fine del

Carbonifero ed era caratterizzato dalle crittogame vascolari; nei due successivi diminuivano le crittogame mentre comparivano e si diffondevano le gimnosperme; nel quarto periodo predominavano le dicotiledoni superiori (angiosperme). "Gli esseri più semplici – scriveva – hanno preceduto i più complessi, e la natura ha creato in successione esseri via via più perfetti" (Brongniart 1828, p. 221). La flora del Carbonifero era simile all'attuale flora tropicale, dunque nelle zone ora temperate o fredde la temperatura un tempo doveva essere di molto superiore. La grande emanazione di calore dal centro della Terra rendeva insignificanti le differenze tra le varie zone dovute all'irraggiamento solare. Per primi erano comparsi gli organismi più semplici, capaci di vivere in un ambiente molto caldo, e in seguito, con il raffreddamento progressivo, con la stabilizzazione del clima e la differenziazione degli ambienti e degli habitat, erano comparsi esseri più complessi e differenziati o, come molti non esitavano a dire, 'superiori' o 'più perfetti'. Per esempio, ipotizzava Brongniart, la flora del Carbonifero, producendo un'alta concentrazione di anidride carbonica nell'atmosfera, non consentiva la comparsa di animali bisognosi di ossigeno; tuttavia, a mano a mano che la percentuale di ossigeno aumentò, comparvero dapprima i rettili che, in quanto animali a sangue freddo, potevano vivere nel caldo del Secondario, e poi i mammiferi, che dovettero attendere un clima più mite. Sulla base di considerazioni analoghe sulla correlazione fra l'apparato respiratorio dei rettili e un'atmosfera più ricca di anidride carbonica rispetto all'attuale, l'anatomista inglese Richard Owen (1804-1892) concludeva: "Il generale, progressivo avvicinarsi del regno animale alla sua condizione attuale è stato senza dubbio accompagnato da un processo corrispondente nel mondo inorganico" (Owen 1841, p. 202); l'"ordinato divenire degli esseri viventi" era regolato da leggi e faceva parte di un disegno divino.

I rettili furono i grandi protagonisti della paleontologia del tempo, soprattutto in Gran Bretagna (il termine 'dinosaurs', per es., fu coniato da Owen nel 1841), tanto che già nel 1831 il geologo inglese Gideon A. Mantell aveva usato l'espressione "era dei rettili". Nelle *Recherches sur les poissons fossiles* (1833-1843) Agassiz individuava un'era dei pesci precedente quella dei rettili e affermava che anche la distribuzione geologica degli ordini all'interno della classe era progressiva: così, per esempio, i ganoidi e i placoidi comparivano nelle rocce di transizione, mentre i 'superiori' cicloidi e gli ctenoidi solamente nel Cretacico.

Questa concezione della successione delle forme di vita sulla Terra, che si suole indicare con il termine "progressionismo" e che fu largamente condivisa nella prima metà dell'Ottocento, non implicava affatto un'adesione a una qualche teoria evuzionistica. Vi era una progressione manifesta nella successione delle forme animali nel tempo, affermava Agassiz dando voce a un'opinione diffusa, ma nessuna prova di una discendenza diretta. La maggior parte dei paleontologi si limitava ad accertare quelle che venivano chiamate le 'leggi' della successione dei fossili, senza prendere in considerazione – oppure escludendola come mera speculazione – l'idea di un legame genealogico. Per spiegare le discontinuità si ricorreva all'estinzione (causata o no da cataclismi); l'introduzione di forme nuove era semplicemente registrata, senza interrogarsi sulle cause che, in quanto non osservabili, erano fuori dei limiti della ragione scientifica. Per indicare la comparsa di specie nuove venivano usate espressioni generiche come 'comparsa', 'apparizione', 'introduzione' oppure, per una sorta di inerzia linguistica, il termine 'creazione', che quindi, in molti casi, non implicava affatto l'adesione a un'esplicita teoria delle creazioni successive ma solo una convenzionale cautela di fronte a un problema delicato, non soltanto dal punto di vista scientifico.

Sicuramente meno numerosi furono i geologi che in questo periodo si dichiararono apertamente a favore di una qualche forma di evoluzione: fra questi il belga Jean-Baptiste d'Omalius d'Halloy (1783-1875), il quale indicò nell'influsso del clima il meccanismo modificante, e il tedesco Buch che in uno studio del 1825 sulle Canarie ipotizzò che specie nuove si formassero da varietà isolate geograficamente. Altri immaginarono che ciascuna specie avesse una durata prestabilita, trascorsa la quale si estingueva per cause esclusivamente interne, dopo un periodo di invecchiamento progressivo

caratterizzato da riduzione graduale delle dimensioni e perdita graduale della "virtù prolificata". Il geologo Giovanni Battista Brocchi (1772-1826), che rifiutava sia l'evoluzionismo di Lamarck sia il catastrofismo di Cuvier, invocava in proposito l'analogia fra la vita dell'individuo e quella delle specie, un principio che avrebbe esercitato una notevole influenza sull'evoluzionismo successivo. L'idea di una durata prestabilita delle specie non ebbe grande diffusione ma, attraverso Lyell, giunse a Darwin, che la prese in considerazione per breve tempo durante le sue riflessioni sulla questione delle specie. Essa, tuttavia, non fu mai completamente abbandonata; istanze simili vennero fatte valere, alla fine dell'Ottocento e agli inizi del Novecento, da non pochi sostenitori dell'evoluzione per cause interne, fra i quali l'italiano Daniele Rosa (1857-1944).

La progressione delle forme certo presentava spesso irregolarità: la produzione di strutture sempre più complesse era accompagnata da una sorta di tendenza delle forme fondamentali dei grandi gruppi a divergere dal tipo principale e a diventare non soltanto più complesse ma anche più specializzate, come per adattarsi a una grande varietà di ambienti. Per rappresentare la divergenza crescente nella successione delle forme il paleontologo tedesco Heinrich Georg Bronn (1800-1862) si servì di un modello arboreo, ma senza alcuna implicazione evoluzionistica: era prematuro ipotizzare cosa materialmente connettesse le specie sui rami alle specie sul tronco, essendo antiscientifico speculare senza dati accertabili. Con l'arricchirsi della documentazione fossile, la divergenza e la specializzazione indussero alcuni, fra i quali lo stesso Owen, a rivedere la loro concezione della progressione. Non mancò chi, come il naturalista e fisiologo William B. Carpenter (1813-1885), vide in questi dati paleontologici un'analogia con lo sviluppo embrionale come veniva descritto da Karl Ernst von Baer (1792-1876): una legge unica sembrava sottostare alle regolarità riscontrabili nello sviluppo dell'individuo e in quello della vita sulla Terra.

4. L'uniformismo di Charles Lyell

Darwin scrisse che i suoi libri "erano usciti per metà dal cervello di Lyell": la sua opera "aveva mutato il tono della nostra mente, tanto che, anche quando si vedeva una cosa non vista da lui, era un po' come vederla attraverso i suoi occhi" (Darwin 1903, II, p. 117). Effettivamente, l'intento dei tre volumi dei *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface by reference to causes now in operation* (1830-1833) era quello di stabilire "il principio stesso del ragionamento in geologia", ossia il principio secondo il quale "dai tempi più remoti a cui può spingersi il nostro sguardo fino al presente hanno agito solo, e senza eccezione, le cause tuttora operanti, e mai con gradi di energia diversi da quelli attuali" (Lyell 1881, I, p. 234).

Lyell fa sfumare l'uno nell'altro due principî distinti: l'"attualismo", secondo cui il tipo di cause è stato sempre lo stesso e non hanno mai operato agenti che non possano agire tuttora, e l'"uniformismo" (termine coniato dal filosofo e scienziato William Whewell nel 1832 proprio in riferimento alle teorie di Lyell), secondo il quale l'intensità delle cause è sempre stata la stessa. Uniformità geologica non vuol dire ripetizione monotona di fenomeni di intensità costante e con effetti sempre uguali, bensì accumulazione lenta di cambiamenti dapprima perlopiù insensibili, il cui effetto diviene tutt'altro che impercettibile oltre un certo punto critico. Se si paragonano fra loro grandi estensioni di tempo, si trova che il ritmo di cambiamento, sia nell'ambiente organico sia in quello inorganico, è più o meno uniforme. Se si considerano invece separatamente l'uno dall'altro i vari fattori del cambiamento, si vede che "le cause più efficaci nel rimodellare lo stato della superficie terrestre agiscono per migliaia di anni senza produrre grandi alterazioni della superficie abitabile e poi, in un tempo brevissimo, fanno nascere importanti rivoluzioni" (Lyell 1830-33, II, p. 167). Ne consegue che l'azione, pur uniforme, delle cause inorganiche influisce in modo molto irregolare sulla condizione degli organismi, cosicché gli ambienti inorganici di zone diverse cambiano in modo disuguale in tempi uguali.

Lyell critica duramente tutti quelli che ricorrono a eventi straordinari per spiegare i fenomeni del passato, si tratti di coloro che ritengono necessario formulare ipotesi sull'origine della Terra, dei sostenitori della 'geologia mosaica' che mescolano scienza e religione, dei diluvialisti che invocano inondazioni sul modello del Diluvio biblico, dei geologi che spiegano la formazione delle catene montuose con sollevamenti improvvisi. Alla teoria del graduale raffreddamento del globo, che serve di base al progressionismo paleontologico, Lyell contrappone la propria teoria del clima secondo la quale, dal momento che il clima di ogni zona è determinato, oltre che dalla latitudine, da molti fattori che mutano continuamente quali la distribuzione della terra e del mare, i venti, le correnti, ecc., la temperatura media di ogni regione è in perenne oscillazione.

Va respinto anche il preteso avanzamento delle forme di vita verso tipi sempre superiori. È una dottrina che non ha fondamento geologico. Innanzi tutto, infatti, non esistono rocce peculiari di determinati strati o di un'epoca precisa, ma tutti i tipi di rocce possono formarsi in qualunque periodo: per esempio il granito non è la roccia più antica ma si è formato più volte. Né vi sono fossili tipici di singoli strati: in depositi lontani l'uno dall'altro, ma dello stesso periodo, si possono trovare fossili completamente diversi. Costante in tutti gli strati dello stesso periodo è invece la quantità delle specie. Reinterpretando la documentazione paleontologica con grande abilità dialettica – e con inevitabili forzature – Lyell sostiene che la successione progressiva delle forme organiche è soltanto apparente, poiché in realtà fa parte di un ciclo continuo, una sorta di grande anno geologico che si ripete periodicamente. Un giorno la Terra assumerà l'aspetto che aveva nelle diverse epoche passate e ospiterà di nuovo tutte le creature che si sono succedute e poi estinte. Ci sarà, per esempio, una nuova era dei rettili.

Infine, allo stato attuale delle conoscenze, i reperti fossili sono così incompleti da non consentire alcuna conclusione: un argomento che sarà usato da Darwin per rispondere all'obiezione della mancanza di tutti gli anelli di congiunzione richiesti dalla sua teoria. Le possibilità di fossilizzazione, poi, sono aleatorie e diverse da organismo a organismo; non si trovano pertanto mammiferi negli strati più antichi, non perché essi siano comparsi per ultimi ma perché, essendo quasi esclusivamente terrestri, non potevano lasciare tracce in strati di formazione marina. Parimenti, le pretese rocce primarie sono prive di fossili non perché siano anteriori all'origine della vita, bensì perché processi metamorfici le hanno alterate tanto da distruggere ogni resto organico. Se dunque la storia della vita sulla Terra sembra presentare bruschi mutamenti è perché, per la loro stessa natura, i processi geologici cancellano parte di sé. Per colmare le lacune della nostra inevitabile ignoranza non occorre immaginare cause sconosciute. Anche quelle note, infatti, sono capaci di produrre effetti di vastità insospettata: se non fosse pervenuta alcuna descrizione delle eruzioni del Vesuvio e dell'Etna, per esempio, si sarebbe tentati di attribuire la loro attuale configurazione a un unico evento catastrofico. Secondo Lyell, lo studio dei "graduali mutamenti tuttora in corso" è l'"alfabeto e la grammatica della geologia" (ibidem, III, pp. 3, 7).

Il secondo volume dei *Principles of geology* (1832) contiene una serrata e particolareggiata critica (ben undici capitoli) della teoria esposta da Lamarck nella *Philosophie zoologique*, la più ampia discussione a cui essa sia stata sottoposta nella prima metà dell'Ottocento. In queste pagine Lyell usa tra i primi il termine 'evoluzione' nel senso, poi divulgato dal filosofo Herbert Spencer (1820-1903) e divenuto corrente, di "discendenza delle forme organiche le une dalle altre". Gli argomenti sono sostanzialmente quelli usati da Cuvier, ma integrati da considerazioni ecologiche e biogeografiche molto acute. Fra l'ambiente fisico e quello biologico di una specie vi è una relazione strettissima: alle modificazioni dell'uno corrispondono mutamenti dell'altro.

Un'intera sezione è dedicata ai "modi in cui si conserva l'equilibrio fra le specie". La prosperità e la diffusione di una specie non dipendono solamente dalle sue caratteristiche e dalla sua adattabilità, ma da "una grande complicazione di circostanze, da un'immensa varietà di relazioni nella condizione del mondo organico e del mondo inorganico" (ibidem, II, p. 147). Come hanno mostrato Linneo (Carl

von Linné) e il naturalista ginevrino Augustin-Pyramus de Candolle (1778-1841), tutti gli esseri viventi sono impegnati in una guerra continua. Questa "lotta perpetua", secondo Candolle, è uno dei fattori principali che spiegano la distribuzione geografica degli organismi. Lyell attinge da questi autori esempi per sostenere che "la natura ha disposto un sistema di freni e controfreni per preservare l'equilibrio dei poteri fra le specie" (ibidem, p. 138). Tale mirabile sistema si altera ogni volta che viene introdotto un elemento nuovo. Il principale fattore di disturbo è l'arrivo di una nuova specie: inizia allora un complicato intreccio di reazioni a catena (poiché le vicissitudini di una forma di vita possono ripercuotersi su molte altre), che però si conclude con il ristabilimento dell'equilibrio. Anche l'estinzione delle specie fa parte di questo sistema in equilibrio dinamico.

Secondo Lyell, le specie "fanno la loro comparsa" (come into being; egli dice anche "vengono create") ognuna in un punto preciso dello spazio e del tempo, già adatte all'ambiente in cui devono vivere. Non ci sono periodi o "centri o foci" in cui il potere creativo si sia esercitato più intensamente che altrove: i punti di origine delle diverse specie sono distribuiti uniformemente nello spazio e nel tempo. Da questi le specie si diffondono fin tanto che trovano condizioni adatte. Spesso sono costrette a farlo, perché l'ambiente in cui si trovano è modificato da mutamenti geologici e climatici o dall'arrivo di organismi invasori. In questi casi si pone l'alternativa drammatica "migrare o scomparire". L'estinzione è "parte del corso costante e regolare della natura": "fra le tante vicissitudini della superficie terrestre, le specie non possono essere immortali ma devono perire una dopo l'altra, come gli individui che le compongono" (ibidem, p. 169). L'equilibrio della Natura si conserva a prezzo di emigrazioni, lotte, estinzioni, nuovi arrivi.

Le specie sono dunque soggette a "vicissitudini incessanti". Queste però non comprendono i mutamenti che ha in mente Lamarck ma soltanto le alterazioni della distribuzione locale dei vari gruppi, l'incremento di alcuni, l'estinzione di altri. Lyell riconosce che ogni specie è dotata di una certa variabilità nei suoi caratteri ma questa, per quanto ampia possa essere in alcuni organismi, è limitata, non supera mai la barriera specifica, cioè non è mai tale da trasformare la specie in una forma nuova. E, cosa ancora più importante, tutto il cambiamento di cui una specie è capace avviene, quando le condizioni lo rendono necessario, in breve tempo:

L'intera variazione dal tipo originario che una qualunque sorta di cambiamento possa produrre può di solito aver luogo in un breve periodo di tempo, trascorso il quale, permanendo il cambiamento delle circostanze, nessuna ulteriore deviazione, per quanto graduale, può essere ottenuta; in tal modo, sarebbe impedita una divergenza indefinita sia nella direzione del miglioramento sia in quella del deterioramento e la minima trasgressione possibile di questi limiti sarebbe fatale all'esistenza dell'individuo. (ibidem, p. 67)

Perché "fatale"? Non soltanto perché vi sono limiti alla plasticità degli organismi, ma anche perché la concorrenza spietata di altri organismi non ne lascerebbe il tempo. Se infatti le specie prosperano solamente in determinate condizioni ambientali, se sono cioè 'locali', quando le condizioni mutano tanto che una specie non può adattarvisi, essa è posta di fronte all'alternativa "emigrare o estinguersi". Quando si produce un mutamento ambientale, specie confinanti già adatte alle nuove condizioni possono invadere l'area interessata e soppiantare le aborigene, che quindi non hanno nemmeno il tempo di trasformarsi.

Supponiamo, scrive Lyell, che il clima della parte più elevata della zona boschiva dell'Etna sia trasferito nella spiaggia marina ai piedi della montagna: nessuno penserebbe che l'ulivo, il limone e il fico d'India siano in grado di competere con la quercia o il castagno, che subito comincerebbero a discendere a valle, o che questi ultimi siano in grado a loro volta di resistere al pino, che nel giro di pochi anni comincerebbe anch'esso a occupare una zona più bassa. Queste migrazioni, per quanto lente, durerebbero pur sempre un tempo troppo breve perché le specie minacciate possano

trasformarsi in altre capaci di vivere nel nuovo ambiente. "È ozioso disputare sull'astratta possibilità della conversione di una specie in un'altra quando si sa che ci sono cause, tanto più attive nella loro natura, che inevitabilmente intervengono a impedire che tali conversioni di fatto si compiano" (ibidem, pp. 180-181). Per compensare le estinzioni, nuove specie vengono 'create' con lo stesso ritmo. Lyell non spiega come questo avvenga: la comparsa di nuove specie è un fatto normale, attestato dall'osservazione biogeografica e dalla paleontologia. Su come ciò avvenga non è possibile pronunciarsi. Eppure, scrisse l'astronomo John Herschel (1792-1871) in una lettera a Lyell del 1836, proprio l'opera del geologo scozzese lasciava intravedere la possibilità che un giorno si arrivasse a spiegare quel "mistero dei misteri" che è l'introduzione di specie nuove senza scomodare il Creatore (ma certo senza negare il suo ruolo di Creatore sovrano): "l'origine di nuove specie [...] può avvenire mediante l'intervento di cause intermedie" (Lyell 1881, I, p. 467).

Lyell non intendeva tanto speculare sulla questione delle specie, quanto dare un'ulteriore dimostrazione del fatto che sia il mondo organico sia l'inorganico fanno parte di un unico sistema stabile, ancorché dinamico, che non conosce mutamenti direzionali. Ogni cambiamento, geologico o biologico, è uniforme e consiste in "un'ininterrotta successione di eventi fisici" simile all'orbitare dei pianeti. Gli eventi fluttuano senza fine intorno a valori medi stabili. La Terra è un sistema in equilibrio dinamico, nel quale le forze distruttive sono compensate in ogni momento da quelle costruttive: l'erosione dalla deposizione e dalle eruzioni laviche, l'abbassamento dal sollevamento, le migrazioni dalle invasioni, le estinzioni dalle 'creazioni'. Nell'Universo di Lyell non ci sono né rotture né novità. L'accumulazione di fenomeni impercettibili per un tempo infinito dà luogo a trasformazioni anche gigantesche ma non a vere novità; la storia geologica è dunque continua ripetizione. La visione di Lyell ricorda per molti aspetti decisivi quella di James Hutton (1726-1797). I *Principles of geology* ebbero un grande successo di pubblico ma suscitarono più interesse e ammirazione per le indubbie capacità dell'autore che adesioni effettive. L'immagine che Lyell aveva dato del catastrofismo era semplificata, se non caricaturale. Ad alcuni sembrò dogmatica e antiscientifica proprio l'esclusione a priori di ogni evento non eccezionale: visto che il passato non era direttamente osservabile, l'uniformismo non era più provato del catastrofismo. Se era sbagliato, osservava Whewell, "essere parsimoniosi di tempo e prodighi di violenza", altrettanto sbagliato era il contrario: la Natura disponeva di forza e di tempo in ugual misura. Secondo il geologo Adam Sedgwick (1785-1873), professore a Cambridge (Darwin fu suo studente), Lyell confondeva le leggi, che sono costanti, con i risultati della loro interazione, che sono mutevoli; la costanza delle cause era cosa diversa dalla loro intensità. Lyell, tuttavia, per motivi polemici, mischiava l'una con l'altra e presentava i suoi avversari "come se speculassero su cause di ordine diverso da quelle a noi familiari e quasi fondassero i loro ragionamenti sulla supposizione di leggi di natura diverse" (Lyell 1830-33, I, p. 360). Egli riteneva che nuove specie fossero introdotte da Dio in coppie, con ritmo altrettanto regolare dell'estinzione; ma si chiedeva come. Se Dio interveniva per riparare le perdite, non c'era motivo di vietargli a priori, in nome dell'uniformismo, altri e più massicci interventi sulla crosta terrestre. Insomma, se si dovevano ammettere atti ripetuti di Creazione, l'uniformismo crollava. E se non si spiegava con cause naturali l'introduzione regolare di specie nuove, perdeva forza l'idea complementare della regolarità delle estinzioni, su cui Lyell aveva basato la sua critica a Lamarck. Dunque, osservava Whewell, bisognava ammettere o la tanto temuta transmutation o "molti atti successivi di creazione e di estinzione di specie, atti che, quindi, possiamo a rigore dire miracolosi" (Whewell 1837, III, p. 625).

Nonostante gli sforzi di Lyell, l'idea che la storia geologica e paleontologica avesse una direzione rimase ben salda. Sul Continente, però, la sua influenza fu scarsa: qui gli studi sull'orogenesi, sui ghiacciai e sulla tettonica presero una direzione nettamente non uniformista. Per fare soltanto due esempi: Élie de Beaumont (1798-1874) che sostenne con successo la teoria dell'origine improvvisa di interi sistemi montuosi; e la teoria glaciale di Agassiz che incontrò grande favore. Gli studi sul

raffreddamento del globo e sul gradiente geotermico sembravano provare oltre ogni dubbio che le forze geologiche erano state più attive nelle epoche più antiche. Nel frattempo, i progressi della paleontologia erano tali che alla metà dell'Ottocento erano già note le grandi linee della storia della vita.

Darwin sarebbe riuscito a conquistare il sostegno di Lyell alla teoria dell'evoluzione. Si sarebbe trattato, però, di un'adesione incerta e con una riserva decisiva: il geologo che dichiarava di voler "liberare la scienza da Mosè" e "sommersere tutti i diluvialisti e i sofisti teologici" (Lyell 1881, I, p. 268) non accettò mai l'origine animale dell'uomo. Era stato questo, ebbe a confessare, il fattore decisivo del suo rifiuto delle teorie di Lamarck. Nei *Principles of geology*, per sostenere l'origine recente della creatura privilegiata, aveva derogato dai principî metodologici così abilmente difesi in tutta l'opera: dando valore a una testimonianza negativa come la mancanza di resti fossili umani, dimenticava di aver insistito sulla frammentarietà della documentazione paleontologica quando questa sembrava parlare a favore dei suoi avversari. Nel 1863 Lyell pubblicò *Geological evidences of the antiquity of man*, in cui ammetteva che l'uomo fosse più antico di quanto egli stesso avesse creduto, ma dedicava tutta la sua abilità dialettica a difendere l'idea generale di evoluzione proposta dal suo amico Darwin senza ammettere esplicitamente che l'uomo fosse derivato per selezione naturale da forme inferiori.

5. Dalla 'guerra della Natura' alla 'lotta per l'esistenza'

Nell'opera di Lamarck si trovano soltanto pochi accenni a un tema al quale altri naturalisti avevano dato molta importanza e che sarebbe risultato decisivo per la genesi della teoria darwiniana: la 'guerra' fra gli esseri viventi. L'argomento era stato trattato ampiamente già da Linneo e in tutta una serie di scritti intesi a dimostrare come l'ordine della Natura voluto dal Creatore si conservasse grazie alla reciproca distruzione. Si tratta di opere ispirate a una concezione provvidenzialistica secondo la quale il male o non esiste oppure è funzionale a un bene superiore, come la conservazione dell'ordine e della varietà della Natura. Questa letteratura minore rivela spesso una viva sensibilità per i rapporti ecologici. Lamarck non scrive certo con questo intento ma anche lui, quando accenna alle distruzioni e alla guerra tra gli esseri viventi, lo fa per mettere in risalto l'armonia e l'ordine della Natura di cui esse sono strumento. Contro la minaccia all'"ordine generale" rappresentata dalla moltiplicazione eccessiva degli individui di una specie, la Natura ha "preso precauzioni", restringendo la moltiplicazione entro "limiti invalicabili" e mantenendo la quantità degli individui di una data specie entro "giuste proporzioni", così che nessuna "diventi dominante e renda il globo inabitabile alle altre" (Lamarck 1809, I, p. 99). Gli animali si limitano a vicenda e l'uomo li limita tutti.

Probabilmente questa credenza nell'equilibrio e nella conservazione del sistema e dei suoi elementi ebbe un peso notevole nel determinare il rifiuto lamarckiano dell'estinzione. Non è credibile che nell'ordine della Natura si aprano falle: si può forse credere che "i mezzi di cui la natura dispone per assicurare la conservazione delle specie o delle razze possano essere stati tanto insufficienti da aver permesso che razze intere siano scomparse?" (ibidem, p. 75). Tutt'al più possono essere scomparsi alcuni grandi animali terrestri, ma soltanto a opera dell'uomo, che può aver distrutto tutti gli individui di quelle specie che non ha voluto conservare o addomesticare; ma è tutto da dimostrare, anche se l'uomo, unico fra gli esseri viventi, può in effetti alterare l'ordine della Natura e provocare vere e proprie catastrofi (e Lamarck mette più volte in guardia contro quella che noi chiameremmo la distruzione dell'ambiente). Si tratta, tuttavia, di eventi eccezionali. Se si prescinde dall'uomo, le forze conservatrici della Natura sono invincibili: la vita non distrugge sé stessa. Le spoglie fossili che si rinvencono non appartengono a "specie perdute", che furono annientate perché la Natura cessò di prendersene cura, ma a specie che si sono ritirate in acque o terre inesplorate o si sono gradualmente trasformate in quelle attuali. L'evoluzione è il processo uniforme grazie al quale la vita si conserva

nell'ambiente che muta.

Per una schiera di naturalisti, invece – e si è visto l'esempio di Lyell – la conservazione dell'equilibrio naturale comporta l'estinzione delle specie ma non la loro trasformazione. Ognuna di esse, come scrive il naturalista inglese Edward Blyth (1810-1873) in alcune memorie pubblicate nel "Magazine of natural history", è stata creata già mirabilmente adattata all'ambiente in cui doveva vivere e "alla funzione che le fu ordinato di svolgere nel sistema universale di adattamento" (Blyth 1836b [1959, p. 135]). Tutte le specie sono "specie locali la cui attività tende a perpetuare il sistema ambientale di cui fanno parte" (Blyth 1837 [1959, p. 143]). Quando i cambiamenti ambientali sono troppo grandi, esse inevitabilmente "periscono con la loro località" (ibidem), salvo che non siano distribuite su un'area più ampia di quella interessata dal cambiamento. E proprio questa mirabile capacità ne impedisce la sopravvivenza altrove: "i loro adattamenti le rendono inadatte a contendere l'esistenza agli abitanti legittimi di località diverse" (ibidem). Più in generale, se ogni specie è perfettamente adattata alle particolari condizioni ambientali a cui è stata assegnata, ogni variazione che comporti una deviazione da una certa norma è dannosa. In Natura non c'è posto per le varietà che esorbitino dai limiti previsti originariamente dal Creatore. Le differenze individuali di dimensioni o colore e quelle dovute a cambiamenti alimentari o all'influsso del clima vengono cancellate attraverso l'incrocio con individui normali nel giro di poche generazioni. La "lotta per l'esistenza" (Blyth usa proprio l'espressione *struggle for existence*) è un meccanismo provvidenziale che preserva le "qualità tipiche" della specie, un meccanismo che può essere paragonato all'azione dell'uomo quando cerca di produrre varietà artificiali di piante e animali eliminando le forme sgradite. In Natura i predatori rendono un duplice servizio alla specie predata: non soltanto ne frenano l'aumento eccessivo ma ne preservano anche il "carattere tipico", "eliminando tutti gli individui che deviano dalla condizione normale e sana o che si trovano lontano dalle località a loro adatte e peculiari, a vantaggio di quelli impegnati a svolgere la funzione a cui la Provvidenza li ha destinati" (ibidem, p. 142).

Questa tendenza a privilegiare l'aspetto conservatore della lotta per l'esistenza era legata a una concezione tipologica della specie: le varietà sono inferiori alla forma tipica, sono copie più o meno riuscite del modello e dunque hanno minori possibilità di sopravvivere nell'ambiente al quale il tipo specifico, ovvero la forma normale, è destinato. È questa una concezione opposta a quella che sarà sviluppata da Darwin. "Senza dubbio – scriverà ancora Owen – la forma tipica di ogni specie è quella meglio adattata alle condizioni in cui una data specie in un dato momento esiste e, fin tanto che queste condizioni rimangono immutate, il tipo resta quello e tutte le varietà che se ne allontanano sono proporzionalmente meno adatte alle condizioni ambientali d'esistenza" (Owen 1860, p. 405). L'immagine della guerra della Natura descritta dai naturalisti predarwiniani non è un'anticipazione del concetto di lotta per l'esistenza che avrà un ruolo centrale nella teoria di Darwin. Linneo, Candolle, Blyth e tutti gli altri descrivono una concorrenza interspecifica grazie alla quale si conserva l'equilibrio ecologico. Essi non toccano, se non marginalmente, la concorrenza intraspecifica che Darwin indicherà come il terreno della selezione naturale e della formazione di specie nuove a partire dalle varietà vittoriose nella lotta. È noto che Darwin formulò le linee essenziali della sua teoria non sotto lo stimolo degli scritti di Linneo o di Candolle, che pure ben conosceva, ma in seguito alla lettura, nell'ottobre del 1838, della sesta edizione (1826) dell'*Essay on the principle of population* (1798) scritto dall'economista Thomas R. Malthus (1766-1834). Le terribili conseguenze della sproporzione inevitabile stabilita da Malthus fra la crescita geometrica della popolazione e la crescita aritmetica delle risorse alimentari offrirono a Darwin una rappresentazione vivida di quella competizione fra individui della stessa specie in cui solamente pochi riescono a sopravvivere, a riprodursi e a trasmettere le loro caratteristiche alla generazione successiva. Un'opera sulle popolazioni umane forniva dunque un modello secondo il quale interpretare le vicissitudini delle popolazioni animali e vegetali.

Il principio malthusiano fu decisivo anche per un altro protagonista della biologia evuzionistica. Nel

1855 un naturalista inglese autodidatta, Alfred R. Wallace (1823-1913), pubblicò un breve saggio intitolato *On the law which has regulated the introduction of new species*. Vi è una stretta corrispondenza, sosteneva, fra la distribuzione geografica delle specie e la loro successione geologica: quelle che i classificatori considerano strettamente affini fra loro si trovano negli stessi strati e la sostituzione di una specie con un'altra sembra essere stata graduale nel tempo come nello spazio. Si poteva enunciare la seguente legge: "Ogni specie è comparsa in coincidenza sia spaziale sia temporale con una specie preesistente strettamente affine" (Wallace 1855, p. 185). Wallace non avanzava alcuna ipotesi sul modo in cui avvenisse questa sostituzione. Lo fece in un altro saggio, *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type* (1858), che ha una storia particolare. Una sera di febbraio del 1856, mentre si trovava in un'isola dell'arcipelago malese – vittima di un attacco di febbre intermittente, che gli impediva di lavorare ma non di riflettere sul problema dell'origine delle specie – qualcosa gli ricordò l'argomento del testo di Malthus sul principio della popolazione. Allora gli balenò alla mente che gli "ostacoli repressivi" (malattie, carestie, guerre, disastri, siccità), che secondo Malthus frenano l'aumento delle popolazioni umane, dovevano agire con forza ancora maggiore sugli animali selvatici, che si moltiplicano molto più velocemente dell'uomo, ma le cui popolazioni rimangono in media costanti; ne derivava una distruzione enorme e continua. Alcuni individui sopravvivevano quando tutti gli altri morivano perché, grazie a qualche caratteristica, erano in grado di sottrarsi alle tante forme di morte da cui erano minacciati: alle malattie, infatti, scampavano i più sani, ai predatori i più forti, veloci o astuti, alle carestie i migliori nella caccia o quelli con la digestione più efficiente. Questo processo, grazie al mutamento ambientale e alla variabilità individuale sempre presente in Natura, tendeva lentamente a "migliorare" la specie attraverso la conservazione degli individui 'superiori' e l'eliminazione di quelli 'inferiori'. Poiché i grandi mutamenti ambientali sono sempre lenti, ci sarebbe tutto il tempo perché "ogni parte dell'organizzazione animale" sia modificata secondo le esigenze. L'eliminazione dei meno adatti spiegherebbe la progressiva definizione dei caratteri specifici e il netto isolamento di ogni nuova specie. Ecco "la tanto cercata legge di Natura" che risolveva il problema dell'origine delle specie. Nelle ore successive all'attacco febbrile, Wallace fissò i punti essenziali della teoria. Il risultato fu il breve saggio *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type*, che egli mandò a Darwin e che fu presentato il 1° luglio 1858 alla Linnean Society di Londra in una comunicazione congiunta. La teoria della formazione di specie nuove per selezione naturale delle variazioni vantaggiose nella lotta per l'esistenza sarebbe divenuta nota anche come 'darwinismo', e alla diffusione di questo termine avrebbe dato un contributo decisivo proprio Wallace, pubblicando nel 1871 un volume dal titolo *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection, with some of its applications*. Con il tempo, tuttavia, fra i due sarebbero emersi dissensi, soprattutto in relazione alla selezione sessuale e all'evoluzione dell'uomo. Wallace finì con l'assumere posizioni nettamente spiritualistiche, sostenendo che le facoltà intellettuali e morali dell'uomo eccedevano di molto i bisogni dell'adattamento e della sopravvivenza; di conseguenza l'evoluzione umana era guidata da un'intelligenza superiore secondo fini trascendenti.

6. Evoluzionismo e 'Naturphilosophie'

Una considerazione a sé meritano alcuni aspetti della biologia tedesca tra la fine del Settecento e i primi decenni dell'Ottocento. L'aspirazione romantica a una concezione unitaria della Natura fondata su principi semplici e universali trova espressione nella visione della Natura come un tutto vivente: si è giustamente parlato di 'biocentrismo' della scienza romantica. In questo clima, infatti, riprende vigore l'antico tema di un'"anima del mondo" ma prende anche forma il progetto di una teoria generale della vita, perseguito da Gottfried Reinhold Treviranus (1776-1837), non a caso uno dei primi a usare il termine "biologia". L'interesse preminente per lo sviluppo delle "forme", vale a dire

delle strutture animali e vegetali, dà un impulso notevole all'anatomia comparata, mediante la quale esse possono essere ricondotte a un "tipo" generale, una sorta di piano originario che si realizza progressivamente nel tempo secondo modalità non spiegabili con le leggi causali meccaniche. Al fine di comprendere le "metamorfosi" del tipo bisogna ricorrere al metodo storico-genetico dell'analogia tra le forme: è quella che in Francia e in Gran Bretagna diverrà in seguito nota come "anatomia trascendentale".

Il motivo della metamorfosi si riallaccia a un'altra vecchia idea che conosce rinnovata fortuna in questo periodo: quella dell'uomo come microcosmo nel quale si riflette l'ordine del macrocosmo. Secondo Karl Friedrich von Kiemeyer (1765-1844), con il quale studiò per qualche tempo Cuvier, ogni essere vivente, nel corso dello sviluppo dalla condizione embrionale alla maturità, ripercorre le fasi di quelli a esso inferiori nella scala degli esseri viventi. Questa concezione fu ripresa da Johann Friedrich Meckel (1781-1833), il quale formulò la legge che divenne nota come 'legge del parallelismo' della filogenesi e dell'ontogenesi. Essa era destinata a grande fortuna nella versione evolutivista divulgata da Ernst Heinrich Haeckel (1834-1919).

Il rapporto fra microcosmo e macrocosmo è al centro della filosofia biologica di Lorenz Oken (od Okenfuss, 1779-1851), professore a Jena, Monaco e Zurigo. In collaborazione con Dietrich Georg Kieser (1779-1862) egli compì ricerche di embriologia comparata che stabilivano la coincidenza fra la membrana vitellina dell'uovo degli uccelli e la vescicola ombelicale dell'embrione dei mammiferi. Nei suoi studi del 1807 sulla formazione delle ossa del cranio sostenne una tesi di fondamentale importanza e sulla cui priorità nella formulazione condusse una polemica con Goethe: la scatola cranica è il risultato della trasformazione delle vertebre. In *Die Zeugung* (La riproduzione, 1805) Oken delineò una teoria generale del vivente e tentò di stabilire i rapporti di proporzionalità che legano fra loro tutti gli esseri, viventi e no. Nel *Lehrbuch der Naturphilosophie* (Trattato di filosofia della Natura, 1809-1811) asserì l'esistenza di "animali originari" o "infusori", cioè di forme elementari di vita che erano il materiale costitutivo di ogni essere organizzato: si tratta di vescicole primitive, sorte per generazione spontanea da una "mucillagine originaria" (Urschleim), che si uniscono in masse organiche da cui si formano le piante e gli animali. Negli organismi via via superiori che costituiscono, gli infusori perdono la loro individualità. Qualcuno ha visto in questa dottrina un'anticipazione della teoria cellulare che Matthias Jacob Schleiden (1804-1881) e Theodor Schwann (1810-1882) avrebbero sviluppato circa trent'anni dopo e nell'Urschleim un'anticipazione del concetto di protoplasma.

Ogni processo naturale è, secondo Oken, un processo di sviluppo. Nelle trasformazioni del Cosmo non ci sono soluzioni di continuità: il divenire è eterno e ciclico, causato dalle tensioni polari che percorrono la materia originaria, l'etere. Così come fra i processi, vi è continuità non soltanto tra vegetali e animali ma anche fra organico e inorganico. Vi è una fondamentale analogia fra la struttura cristallina dei minerali e le forme regolari che s'incontrano nel regno vegetale. L'intero Cosmo è un grande organismo.

Oken applica la teoria della ricapitolazione alla classificazione del regno animale. In questo distingue quattro "circoli", ognuno dominato da uno dei quattro elementi (terra, acqua, aria, fuoco) e corrispondente a uno dei quattro complessi fondamentali di organi (i sistemi digerente, circolatorio, respiratorio, nervoso). I primi tre circoli costituiscono la "provincia" degli invertebrati, il quarto quella dei vertebrati.

Il regno animale non è altro che "l'uomo anatomizzato, il macrozoon del microzoon" (in Poggi 2000, p. 457). Per converso, l'organismo dell'uomo è una sorta di ritratto vivente del pianeta. Infatti è l'essere che presenta la maggiore varietà di organi. Poiché ogni organo è a fondamento della vita di una determinata classe animale, l'uomo è "l'unione di tutti i caratteri propri dell'animale, e gli animali sono perciò solo singoli sviluppi di alcuni di questi singoli caratteri [...], i modi in cui i singoli, specifici organi dell'uomo si vengono di volta in volta a presentare nella loro totalità" (Oken 1806

[1996, III, 2, p. 281]). Le differenze tra gli animali sono puramente quantitative, poiché consistono nello sviluppo sproporzionato degli organi. In ogni classe animale solo un tipo di organo giunge a perfezione; quell'organo si sviluppa a svantaggio di altri (sottraendo loro il nutrimento), cosa che invece non avviene nell'uomo, frutto di un equilibrio unico. Ogni classe animale è fondata sullo sviluppo preponderante di un determinato organo: vi sono "tante classi quanti sono gli organi animali". Considerato nella sua totalità, "il regno animale è solo l'animale individuale sezionato" (ibidem, p. 284). Gli animali "sono in realtà solo parti di quel grande animale che è il regno animale [...]. Il regno animale è solo l'animale più elevato – l'uomo – fatto a pezzi" (Oken 1809-11 [1996, III, 2, p. 292]).

Oken condivide la teoria meckeliana del parallelismo tra lo sviluppo embrionale e lo stato permanente degli animali superiori, ovvero del successivo, graduale presentarsi, nel corso dello sviluppo embrionale, delle forme di organizzazione inferiori a quella che assumerà l'individuo maturo. "L'animale – scrive – attraversa, nel corso del suo sviluppo, tutti i gradi del regno animale. Nell'embrione, tutte le classi animali vengono a presentarsi distribuite nel tempo". In altri termini, "gli animali sono solo fasi della vita fetale dell'uomo" (ibidem, pp. 291-292).

Rimane tuttavia il dubbio se di vero e proprio evoluzionismo si possa parlare a proposito di Oken e della Naturphilosophie in generale. Certo, ampi settori della biologia e della filosofia romantiche sono permeati dall'idea che poche forze immanenti producano i fenomeni dei diversi ordini di realtà attraverso una tensione di forze polari – come attrazione e repulsione, espansione e contrazione – in una dialettica di costanza e diversità, permanenza e successione, unità e molteplicità. Molti zoologi e botanici escogitano sistemi di classificazione in cui cercano di dare espressione visiva all'intuizione fondamentale secondo cui tutte le forme di vita sono legate da una fitta rete di corrispondenze e simmetrie; quindi le classificazioni, se vogliono riprodurre l'ordine della Natura, devono assumere una forma geometrica. Soprattutto si impone l'idea che l'essere sia processo e si realizzi nel tempo e che la Natura crei forme sempre superiori. Il fattore temporale entra dunque definitivamente nello studio del vivente. Eppure il tempo nel quale avvengono le metamorfosi di cui parlano i romantici non è tanto quello geologico quanto piuttosto un tempo ideale-mitico in cui avvengono processi ideali. Allo stesso modo la "pianta originaria" e l'"animale originario" dei quali parla Goethe nei suoi scritti morfologici non sono entità storiche ma forme ideali o archetipi a cui ricondurre il molteplice fenomenico per dargli unità. Non si trovano affermazioni chiare sull'effettiva discendenza delle specie le une dalle altre. L'anatomia trascendentale, che in Geoffroy Saint-Hilaire aveva condotto alla teoria dell'unità del piano di composizione e quindi all'evoluzionismo, finì anzi con il costituire un repertorio di argomenti antievoluzionistici: la variazione, si disse, non può uscire dai limiti del tipo morfologico. La grande tradizione della morfologia tedesca, che si forma proprio nei primi decenni dell'Ottocento, alimentò fino alla metà del Novecento una resistenza all'empirismo darwiniano in nome delle leggi della forma. In una concezione tipologica delle forme viventi non è accettabile l'idea di una trasformazione graduale delle stesse: se vi è evoluzione, essa deve avvenire per 'salti', per passaggi improvvisi da un piano di organizzazione all'altro.

L'evoluzionismo, nel senso che si dà oggi a questa parola, non attecchisce tra i filosofi tedeschi. In Friedrich Wilhelm Joseph Schelling (1775-1854) il perpetuo divenire della Natura è apparente: tutti gli esseri viventi hanno origine dalla forza formativa che agisce in essa, ma anche qui si tratta di un'origine ideale, poiché la Natura è un'emanazione dell'assoluto, non una sua produzione nel senso materiale: ha una storia, ma soltanto nel senso che si avvicina indefinitamente all'ideale attraverso l'infinita molteplicità delle sue manifestazioni. Georg Wilhelm Friedrich Hegel (1770-1831), che conosce bene la letteratura scientifica del suo tempo (comprese le opere di Lamarck), è nettamente antievoluzionista: si può parlare di storia e sviluppo soltanto per lo spirito, non per la Natura. Per contro, il suo fiero avversario Arthur Schopenhauer (1788-1860), influenzato dalla lettura dell'opera di Robert Chambers, ingloba una concezione evoluzionistica nella propria filosofia vitalistica della

Natura: la "volontà", la forza oscura e cieca che produce la realtà, si manifesta anche nella irrefrenabile pulsione generativa della Natura che produce l'infinita diversificazione ed espansione delle forme di vita. Sono motivi per molti versi affini a quelli che si ritrovano in seguito in certi evoluzionismi vitalistici antidarwiniani di fine Ottocento e in Henri-Louis Bergson (1859-1941): a ragione lo storico delle idee Arthur O. Lovejoy (1873-1962) ha coniato la definizione di "evoluzionismo romantico".

La Naturphilosophie esercitò un'influenza duratura, ancorché sotterranea, sulla scienza tedesca, ma la reazione ai suoi eccessi speculativi comportò negli anni 1840-1850 un diffuso atteggiamento di cautela empirica e di limitazione al direttamente osservabile, almeno nelle dichiarazioni programmatiche e metodologiche. Non poche delle pagine in cui si accenna al problema dell'evoluzione in questo periodo hanno un carattere vago e ambiguo, anche perché i loro autori associavano la riflessione sulla trasformazione delle specie a quelle che ormai era consuetudine bollare come le fantasie dei Naturphilosophen. Sul concetto di 'forza vitale' si aprì tuttavia una discussione molto vivace, che raggiunse il culmine nel dibattito sul materialismo, il Materialismusstreit, degli anni Cinquanta. È importante precisare che contro la forza vitale e a favore di un'impostazione meccanicistica nello studio dei fenomeni biologici si schierarono anche autori per nulla disposti ad accettare un materialismo filosofico radicale del tipo di quello esposto nelle fortunate opere divulgative di figure come il medico e filosofo Ludwig Büchner (1824-1899), il fisiologo olandese Jacob Moleschott (1822-1893) e il medico, antropologo e politico Carl Vogt (1817-1895). Viceversa, essere materialisti non voleva dire di per sé essere evoluzionisti. Infatti, se tutti e tre gli autori appena citati abbracciarono con entusiasmo il darwinismo (Vogt addirittura lo applicò all'uomo prima che lo facesse Darwin, nelle Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde, Lezioni sull'uomo, la sua posizione nella Creazione e nella storia della Terra, 1863), in cui videro il compimento del loro materialismo monistico, soltanto Büchner sembra essere stato nettamente evoluzionista prima della pubblicazione di *On the origin of species* (1859).

Fra i pronunciamenti chiaramente evoluzionistici bisogna ricordare quello di Karl Heinrich Baumgärtner (1798-1886), professore di clinica medica a Friburgo, il quale affermò che la vita ebbe origine da cellule sorte per generazione spontanea, dalle quali si svilupparono forme più complesse, destinate però a essere sterminate dalle grandi catastrofi che periodicamente avevano devastato la superficie del pianeta. Dopo ogni catastrofe, una nuova generazione spontanea di cellule aveva dato inizio a un nuovo ciclo e le mutate condizioni ambientali avevano modificato gli organismi derivati dalle poche uova sopravvissute alla catastrofe. Anche lo svizzero Karl Wilhelm von Nägeli (1817-1891), in un saggio del 1856, sostenne la generazione spontanea delle prime sostanze organiche e quindi lo sviluppo di forme via via superiori a partire da queste. Nägeli, che sarebbe diventato uno dei maggiori sostenitori dell'evoluzione per cause interne, riteneva possibile anche nelle condizioni attuali la generazione spontanea degli organismi più elementari. Un attacco alla costanza delle specie fu lanciato da Hermann Schaaffhausen (1816-1893) in un saggio (*über Beständigkeit und Umwandlung der Arten*, Sulla stabilità e la modificazione delle specie, 1853) che Darwin avrebbe menzionato nella rassegna storica premissa alla terza edizione di *On the origin of species*. Schaaffhausen ammise anche l'unità del genere umano e la sua origine per trasformazione graduale da forme inferiori.

Una riflessione evoluzionistica sull'origine e la storia della vita si trova in *Die Pflanze und ihr Leben* (La pianta e la sua vita, 1848), una serie di conferenze divulgative tenute da Schleiden, con Schwann padre della teoria cellulare. Devoto cristiano, Schleiden rifiuta sia il materialismo sia la forza vitale. Il mondo è creato da Dio, ma la Creazione è compatibile con l'origine graduale dell'intero mondo vegetale da una singola cellula e dai suoi discendenti. I primi germi degli esseri viventi si formarono negli oceani, a opera di forze che forse agiscono tuttora, ma in combinazioni e condizioni che non

sembrano più essere possibili. In periodi successivi forme elementari di vita sorsero forse anche sulla Terra. Schleiden però ritiene superflua la supposizione di ripetute generazioni spontanee. Dall'unica cellula originaria (o dalle poche cellule originarie) si sono sviluppate per influsso dell'ambiente, attraverso lente e graduali trasformazioni avvenute in tempi lunghissimi, forme via via più complesse e tutta la straordinaria ricchezza del mondo vegetale. I fattori della modificazione sono il clima, il suolo e il nutrimento, che inducono variazioni nei processi chimici della pianta e quindi maggiori o minori deviazioni dalla forma originaria. Se rimangono per lunghi periodi esposte alle stesse influenze, le varietà si stabilizzano in sottospecie e poi in specie. Questa è soltanto un'ipotesi, scrive Schleiden, ma "è come minimo altrettanto possibile di qualunque altra opinione, e forse più verosimile e in accordo coi fatti di qualunque altra, poiché riconduce l'assolutamente inspiegabile, cioè la generazione originaria di un essere organico, entro i limiti più stretti che si possano immaginare" (Schleiden 1848, p. 271).

7. Teologia naturale ed evoluzionismo in Inghilterra

Come si è accennato, in Inghilterra le idee evoluzionistiche furono associate, forse più che altrove, con il libero pensiero, il materialismo, il radicalismo sociale e politico, l'ateismo e si scontrarono con una forte tradizione di teologia naturale. Gli ultimi fasti di questo genere letterario apologetico, che sul continente era ormai stato abbandonato da tempo, furono celebrati con la pubblicazione, fra il 1833 e il 1836, dei *Bridgewater treatises on the power, wisdom and goodness of God as manifested in the works of Creation*, otto trattati finanziati dal lascito testamentario del conte di Bridgewater (dove il titolo generale), scritti da personalità di spicco della scienza britannica e dedicati ciascuno a un diverso ambito scientifico: dall'astronomia alla geologia, dalla chimica alla fisiologia, dall'economia politica alla storia naturale. Tuttavia, proprio questa serie di volumi mostra che, sotto l'apparente unità, la teologia naturale non era più un corpo uniforme di dottrine ma ospitava ormai una pluralità di voci e di modi di intendere il rapporto fra la Creazione divina e le leggi e i processi secondo i quali si attuava. L'intero dibattito britannico sui rapporti fra scienza e religione rivela continui, anche se spesso impercettibili, mutamenti nelle strategie apologetiche e aggiustamenti per aggiornare gli argomenti tradizionali alla luce degli sviluppi delle diverse discipline. Tutti i partecipanti al dibattito concordavano nel respingere ogni forma di materialismo, ma, mentre alcuni ribadivano la convinzione che le cause naturali (o 'cause seconde') non erano sufficienti a spiegare integralmente i fenomeni, e quindi bisognava invocare un disegno divino e la presenza di fini nella Natura, altri erano disposti a lasciare un più ampio margine di autonomia alle cause seconde. In generale si delineavano due tendenze. La prima, secondo cui l'ordine della Natura non è spiegabile senza ammettere qualche forma di interferenza divina più o meno frequente. La seconda, che proprio nella regolarità dei fenomeni naturali e nella loro conformità a leggi generali e stabili, agenti mediante cause seconde costanti e affatto naturali rinviene la migliore prova del disegno divino. A una teologia naturale degli adattamenti al minuto si contrapponeva dunque una teologia naturale delle leggi generali. Dio non interviene a capriccio, sostengono gli esponenti di questa seconda interpretazione, per esempio creando questa o quella specie, oppure modificando una sfumatura di colore su una conchiglia, ma secondo un piano preordinato, fissato inizialmente una volta per tutte, la cui attuazione è demandata integralmente a cause naturali. Naturalmente, sia il progressionismo paleontologico sia, a maggior ragione, la questione delle specie erano il terreno principale di conflitto fra queste due correnti. Nel suo trattato *Geology and mineralogy considered with reference to natural theology* del 1836 (il sesto dei *Bridgewater treatises*), Buckland afferma che la regolare progressione degli organismi documentata dalla paleontologia è perfettamente compatibile con l'idea del piano divino: la Creazione ha seguito un ordine, uno schema progressivo. Anche se pochi parlano chiaramente di derivazione o di filogenesi delle specie, si fa lentamente strada l'idea che l'introduzione di specie nuove non sia un

evento miracoloso ma avvenga secondo leggi ancora ignote: le cosiddette 'creazioni speciali' sarebbero violazioni della regolarità della Natura indegne del Creatore. Il trasformismo lamarckiano è unanimemente dichiarato inaccettabile ma, mentre il medico e fisiologo Charles Bell (1774-1842) rifiuta nel suo trattato *The hand. Its mechanism and vital endowments as evincing design* del 1833 (il quarto dei *Bridgewater treatises*) anche l'idea che l'uomo possa essere rappresentato come il culmine della scala zoologica, essendo Dio il diretto responsabile del salto compiuto con la creazione dell'uomo, il fisiologo Peter M. Roget (1779-1869) sottoscrive la teoria dell'unità del piano sostenuta da Geoffroy Saint-Hilaire, la teoria della ricapitolazione e l'idea che la superiorità dell'uomo sia dovuta alla superiorità delle sue facoltà.

La tesi che il progresso delle scienze avrebbe condotto a una grande sintesi e alla scoperta di cause naturali che, sostituendo completamente gli interventi miracolosi del Creatore, avrebbe reso possibile una concezione più nobile della mente divina fu sostenuta dall'autorevole reverendo Baden Powell (1796-1860), professore di geometria all'Università di Oxford. Egli difese l'uniformismo lyelliano dagli attacchi di Whewell, il quale vedeva nella sostituzione della flora e della fauna di un'epoca geologica con "forme organiche completamente nuove" nella successiva "la manifestazione chiara di un potere creativo che trascende l'azione delle leggi di natura note" (Whewell 1831, p. 194). Non c'è motivo di credere, replicava Powell, che i mutamenti della natura organica non siano dovuti esclusivamente a leggi naturali. Non è degno di Dio scomodarsi per creare ex novo un intero sistema di vita o per modificare direttamente, violando le leggi da lui stesso stabilite, un minuto particolare di questo o quell'organismo: Dio è un architetto, non un artigiano. È conforme ai principî della ragione e della teologia e allo spirito della scienza induttiva immaginare che nuove specie siano introdotte mediante cause seconde. La trasformazione delle specie è la conclusione più lecita dal punto di vista filosofico, teologico ed epistemologico. La teoria di Lamarck è pertanto erronea e va respinta, perché il meccanismo proposto non è convincente; tuttavia, non c'è motivo di escludere che un giorno si possa proporre una spiegazione accettabile della successione delle specie. Quando uscì *On the origin of species*, Powell salutò il "volume magistrale" che stabiliva "l'origine di specie nuove mediante cause naturali".

Attraverso questi dibattiti interni, la cultura teologico-scientifica britannica si avviava verso un faticoso e delicato compromesso, le cui basi erano la condanna dell'ateismo e del materialismo, l'adesione a un empirismo più dichiarato che praticato, l'esclusione delle indagini sulle cause prime e le origini dei fenomeni naturali (in ossequio al monito newtoniano secondo il quale la scienza induttiva non deve trattare di questi argomenti, che sono di pertinenza della teologia) e l'accettazione del progressionismo geologico come manifestazione del piano divino della Creazione. La difesa del carattere induttivo della scienza andava di pari passo con quella dei valori morali cristiani.

Tale equilibrio fu sconvolto dalla pubblicazione, nel 1844, dell'opera che impose il tema dell'evoluzione all'attenzione del grande pubblico, le anonime *Vestiges of the natural history of Creation*. L'autore, mai rivelatosi in vita e dichiarato soltanto dopo la morte da un amico che scrisse la prefazione alla dodicesima edizione del 1884, era l'editore e poligrafo scozzese Robert Chambers (1802-1871). Il volume ebbe un successo enorme: quattro edizioni in sette mesi, più di 23 mila copie vendute al 1860 e un seguito anch'esso anonimo (*Explanations: a sequel to 'Vestiges of the natural history of Creation'*, 1845). Subito cominciò una caccia all'autore che non risparmiò nemmeno la corte: fu sospettato anche il principe Alberto, di cui si disse che leggeva il libro ad alta voce alla regina Vittoria, e lo stesso Darwin temette per qualche tempo di essere identificato come l'autore di un'opera che, per così dire, rovinava la piazza ad altre, ben più solide, teorie.

Le *Vestiges* si presentavano come "il primo tentativo di unificare le scienze naturali in una storia della Creazione" (Chambers 1844, p. 388). La chiave di volta di questa sintesi grandiosa, che abbracciava la formazione dell'Universo, la storia della vita sulla Terra, l'origine e il destino dell'uomo, era l'idea che vi fosse un ordine progressivo nella Creazione e che ogni aspetto della Natura rivelasse una tendenza

allo sviluppo di forme sempre superiori. Chambers non scriveva per risolvere la questione delle specie. Il problema dell'evoluzione biologica (naturalmente egli non usava questo termine) era un aspetto secondario di un progetto molto più vasto: delineare la storia naturale della Creazione e aggiornare in senso dinamico la concezione dell'Universo, mostrandone la compatibilità sia con la credenza nella Creazione e nel disegno divini sia con la fiducia nel sistema di leggi universali costruito dalla scienza moderna. Tutto, nell'Universo, si sviluppa dal semplice al complesso: la formazione delle galassie dalla nebulosa originaria; la successione delle forme di vita; la comparsa delle razze umane (per ultima, ovviamente, la caucasica); lo sviluppo del bambino. In geologia e paleontologia Chambers era gradualista e progressionista: le classi più complesse erano comparse dopo le più semplici, e anche al loro interno erano apparse prima le forme più semplici; per esempio, i mammiferi avevano esordito con i marsupiali e concluso con l'uomo. Per una curiosa combinazione della teoria della ricapitolazione con la teoria di Baer (giunta in Inghilterra attraverso Carpenter) secondo la quale lo sviluppo embrionale consiste in una progressiva differenziazione, l'intera storia della vita era un processo analogo allo sviluppo dell'embrione. Il meccanismo evolutivo di Chambers era infatti basato sul modello embriologico: un prolungamento (dovuto a che cosa, non veniva detto) del tempo di gestazione peculiare a ogni specie fa sì che l'embrione si sviluppi più del normale; in questo modo, una forma inferiore può talora, anziché riprodurre sé stessa, dare origine a una forma superiore, la quale rappresenta l'inizio di un nuovo tipo animale. La storia della vita è una successione di prolungamenti simili, di scatti in avanti lungo una direzione lineare. Questo meccanismo, che sembra miracoloso all'occhio umano, può essere stato progettato da Dio ed essere il risultato affatto regolare di un sistema di leggi più alto e comprensivo di quelle conosciute. Per addurre una prova della possibilità logica di un processo simile, Chambers ricorreva a un'analogia usata nel 1837 dal matematico Charles Babbage (1792-1871): si supponga che una macchina calcolatrice sia stata programmata in modo da cambiare le sue operazioni periodicamente, secondo uno schema prestabilito; di conseguenza, quelle che a un osservatore ignaro potrebbero sembrare irregolarità di funzionamento si spiegherebbero, invece, con una legge di ordine superiore, che comprende e determina le apparenti disfunzioni. Allo stesso modo, Dio poteva aver predisposto modificazioni periodiche delle leggi della Natura, che avevano tutta l'apparenza del miracolo senza esserlo (non a caso, l'opera in cui Babbage aveva svolto questa analogia s'intitolava *The ninth Bridgewater treatise*). L'origine di nuove forme organiche era perfettamente compatibile con il disegno divino. Anche l'uomo aveva avuto origine da forme inferiori; la sua intelligenza, del resto, era una conseguenza del suo particolare sviluppo cerebrale.

Chambers sosteneva anche un'altra ipotesi pericolosa: forme elementari di vita potevano sorgere per generazione spontanea dalla materia inorganica. Egli citava gli esperimenti in cui un dilettante, Arthur Crosse, aveva creduto di produrre acari mediante l'applicazione di corrente galvanica. Comunicati nel 1837 alla British Association for the Advancement of Science, tali esperimenti avevano suscitato scandalo, ma anche l'interesse di un biologo autorevole come Carpenter, il quale riteneva possibile la generazione spontanea dei parassiti intestinali dell'uomo. Carpenter scrisse una recensione positiva delle *Vestiges* nella prestigiosa "British and foreign medical review" e si spinse fino ad affermare che forse anche l'origine dell'uomo si sarebbe un giorno potuta spiegare in qualche modo simile: "Dobbiamo confessare la nostra preferenza per l'idea che in un periodo, per quanto lontanissimo, il Creatore abbia dotato [...] certe forme di materia inorganica delle proprietà richieste per essere in grado di combinarsi [...] in organismi umani, rispetto a quella che ci porta a considerare il bisnonno del nostro comune genitore come uno scimpanzé o un orango" (Carpenter 1845, pp. 170-172).

Come si è detto, le *Vestiges* ebbero un grande successo di pubblico ma provocarono anche reazioni violente. Sedgwick ne scrisse molto negativamente e Thomas H. Huxley (1825-1895), il futuro difensore di Darwin, ne mostrò tutti gli errori in una recensione della quale in seguito riconobbe

l'eccessiva "ferocia". Benché Chambers (tutt'altro che clericale) avesse avvolto la trattazione in una celebrazione dell'ordine provvidenziale e dell'armonia della Creazione, si levò l'accusa di materialismo. In una recensione, l'astronomo David Brewster (1781-1868) accusò l'anonimo autore di avere rotto la "santa alleanza" fra scienza e religione. Il compromesso fra religione e scienza sembrava sfuggire al controllo degli scienziati devoti che lo avevano faticosamente costruito. Insistendo nell'ammettere le cause naturali, avevano scatenato il materialismo di chi non era avvezzo alla cautela necessaria nell'accademia. Nell'allocuzione presidenziale alla riunione del 1845 della British Association, Herschel si sentì in dovere di precisare che le sue affermazioni nella lettera a Lyell del 1836 sulla possibilità di spiegare la successione delle specie con cause seconde erano state fraintese; infatti, non aveva voluto dichiararsi a favore di una spiegazione naturalistica della vita e ancora meno confinare il Creatore nell'inattività: Dio interveniva secondo leggi, sì, ma introducendo direttamente nuove specie ogni volta che fosse necessario per conservare l'equilibrio della Natura; e nessuna "legge speculativa" poteva dare una spiegazione sufficiente del mistero delle specie.

Prima di Darwin, dunque, al centro del dibattito britannico non stava il meccanismo, ma la teoria dell'evoluzione. Non mancarono i tentativi di conciliare il deismo cosmologico con l'idea di evoluzione e coloro che ne erano gli autori insistevano sul valore apologetico dell'ipotesi dello sviluppo mediante cause seconde. Nel frattempo, però, altri tentavano un'operazione diversa: l'evoluzionismo non soltanto era una dottrina scientifica lecita ma era l'unica ammissibile se non si voleva credere nei miracoli. Inoltre, proprio nell'evoluzione si trovava la sanzione dei valori etici, sociali e politici della società moderna. Già all'inizio del 1850 Spencer, che sarebbe divenuto il più influente filosofo evoluzionista della seconda metà del secolo, esponeva una concezione generale dell'evoluzione biologica e su questa edificava la propria dottrina sociale e politica. Nelle piante e negli animali, l'interazione continua fra organismo e ambiente e la tendenza essenziale di ogni forma vivente ad adattarsi alle circostanze sempre mutevoli producono continui aggiustamenti; nell'uomo determinano un progressivo adattamento alle esigenze della vita in società. In Spencer l'evoluzionismo biologico fa tutt'uno con la credenza nella perfettibilità dell'uomo e nel progresso: "la legge del progresso organico è la legge di ogni progresso" (Spencer 1857 [1858, p. 3]). In ogni ordine della realtà il progresso consiste nel passaggio dal semplice al complesso, dall'omogeneo all'eterogeneo, dall'indifferenziato al differenziato. "Non vi sono – ribadirà più volte in seguito – molte specie di evoluzione aventi certi caratteri comuni, ma una sola evoluzione che in tutte procede nello stesso modo" (Spencer 1862, par. 188). Spencer articolerà poi l'"evoluzione cosmica" in inorganica, organica e "superorganica" (cioè sociale). La convinzione, caratteristica della "filosofia sintetica" di Spencer, secondo la quale è possibile ricondurre a una legge unica i fenomeni di ogni livello della realtà sarà il fattore più importante dello straordinario successo che essa avrà presso gli scienziati, i filosofi e il grande pubblico.

L'Ottocento: biologia. La teoria dell'evoluzione di Darwin

Storia della Scienza (2003)

di **Janet Browne**

La teoria dell'evoluzione di Darwin

Sommario: 1. Il contesto intellettuale e sociale. 2. Il viaggio sul Beagle. 3. La teoria della selezione naturale. 4. *On the origin of species*. 5. Le opere successive. □ Bibliografia.

Il contenuto della teoria dell'evoluzione mediante la selezione naturale è considerevolmente mutato da quando essa fu presentata per la prima volta al pubblico nel 1858 da Charles Darwin e Alfred R. Wallace e successivamente ampliata da Darwin in *On the origin of species*. Soltanto i concetti di cambiamento, competizione e selezione, che del resto non erano appannaggio esclusivo dell'autore, sono rimasti relativamente intatti. È importante quindi valutare nella loro giusta portata gli obiettivi e le intenzioni originali di Darwin. La sua opera più conosciuta, *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, pubblicata da John Murray a Londra nel 1859, presentava al pubblico il tema dell'evoluzione degli organismi in una forma destinata a sollevare un notevole scalpore tra gli scienziati, i teologi, gli intellettuali e la società nel suo complesso. Sebbene molte delle idee e degli argomenti affrontati da Darwin non fossero del tutto nuovi, né per lui né per i suoi lettori, quest'opera costituì comunque un evento editoriale clamoroso, che avrebbe trasformato radicalmente la natura del dibattito intorno a tali temi. La controversia suscitata da questo libro, e dai suoi sostenitori, divenne uno dei primi dibattiti scientifici globali, i cui partecipanti, grazie anche alla rapida traduzione dell'opera di Darwin e di altri testi evoluzionistici in diverse lingue, potevano discutere importanti aspetti della questione nell'ambito locale o internazionale. Negli anni che seguirono, l'uso del concetto di 'evoluzione' come strumento di organizzazione delle conoscenze si andò consolidando e diffondendo, sebbene permanessero profonde differenze su alcuni dettagli fondamentali. Alcuni accettavano infatti l'idea di un cambiamento evolutivo ma respingevano il meccanismo di selezione naturale proposto da Darwin e da Wallace, mentre altri, pur ammettendo la selezione naturale, avrebbero voluto conservare la nozione di progresso verso la perfezione o di una forza esterna in grado di governare il processo evolutivo, cioè di una divinità. Non tutti coloro che si opponevano al concetto di evoluzione lo facevano in nome di principi teologici, anche se naturalmente la religione ebbe un peso significativo nel dibattito. L'opposizione alla nuova teoria assunse spesso un carattere individuale, difficilmente riconducibile entro schemi nazionali, politici o sociologici ben definiti. Occorre inoltre ricordare che Darwin pubblicò i risultati delle sue ricerche diversi decenni prima della nascita della genetica moderna. Egli non era quindi in grado di spiegare l'origine delle variazioni, pur potendo constatare la regolarità della loro apparizione. Questo è stato giudicato, retrospettivamente, come una delle principali lacune della sua teoria, che sarebbe stata colmata soltanto negli anni Trenta del XX sec. con la 'nuova' sintesi evoluzionistica.

1. Il contesto intellettuale e sociale

Il contesto intellettuale e sociale della storia naturale in Gran Bretagna durante il secondo e il terzo decennio del XIX sec. si presenta estremamente vario, a seconda delle condizioni sociali e geografiche. Al termine delle guerre napoleoniche, le élites universitarie di Oxford e di Cambridge tendevano a essere rigide e dottrinarie e a enfatizzare l'importanza della gerarchia sociale e della tradizione anglicana. Ai candidati, al momento dell'iscrizione, veniva richiesta l'attestazione della propria fede e molti laureati sceglievano di entrare nella Chiesa anglicana. La maggior parte degli insegnanti e dei professori aveva ricevuto gli ordini sacri. Ciononostante, un certo lassismo religioso e perfino una certa tendenza al libero pensiero erano molto diffusi. Numerosi ecclesiastici dell'Università di Oxford si avvicinarono alla Chiesa di Roma e al cattolicesimo, dando origine al tractarianismo. Una gran parte degli esponenti del mondo scientifico, tuttavia, adottò una forma

piuttosto elastica di anglicanesimo, che consentiva di procedere a un'analisi sofisticata dei fenomeni naturali in termini di leggi decretate dall'autorità divina. Tale fede nell'origine divina delle leggi della Natura permetteva agli scienziati di investigare i fenomeni naturali senza turbamenti di coscienza; sul piano teologico, infatti, l'indagine stessa dei fenomeni si configurava come un atto di lode. Questi 'scienziati gentiluomini' intrattenevano stretti rapporti con i politici, i diplomatici, gli ecclesiastici e altri esponenti dell'élite culturale britannica, a loro volta provenienti immancabilmente da Oxford, da Cambridge o da qualche scuola o college dello stesso livello. Le relazioni sociali, religiose e di classe dettavano legge nel mondo scientifico britannico, diversamente da quanto avveniva nelle università francesi, dove si adottavano criteri meritocratici. Il costituirsi della scienza come disciplina autonoma e consapevole era ancora un fenomeno relativamente recente in Gran Bretagna; fuori dalle università, essa suscitava molta diffidenza, essendo spesso identificata con l'ateismo. L'attività scientifica universitaria era influenzata dalla teologia naturale, secondo la quale l'ordine e le leggi della Natura erano una prova evidente dell'esistenza di un progetto divino, e le discipline più frequentemente utilizzate in tal senso erano la storia naturale e l'astronomia. La dimostrazione dell'"ordine" stabile e gerarchico della Natura presupponeva il ricorso a procedure di descrizione e di classificazione dei fenomeni. Molte eminenti figure dell'élite accademica si servirono di questa forma particolare di teologia naturale per formulare alcune delle teorie scientifiche più in voga a quell'epoca. Questo approccio all'indagine scientifica non era tuttavia riservato esclusivamente agli specialisti: nella prima età vittoriana si assiste a una proliferazione di naturalisti dilettaanti, il cui contributo al progresso scientifico non fu inferiore a quello degli esperti. In molti casi si trattava di curati di campagna, che avevano ricevuto una formazione universitaria ed erano desiderosi di avvicinarsi a Dio mediante le sue opere. A questi personaggi dalle idee liberali e aperti al progresso si opponevano quanti propugnavano invece una rigida adesione al racconto biblico della Creazione, come gli appartenenti a una delle sette fondamentaliste della Chiesa anglicana, la Plymouth Brethren (Fratelli di Plymouth).

Al 1826 risale la fondazione dell'Università di Londra (oggi University College) che volle distinguersi nettamente dalle istituzioni più antiche eliminando qualsiasi requisito religioso dalle domande di ammissione e offrendo ai suoi iscritti programmi di studio relativamente liberi da preoccupazioni dottrinarie, soprattutto in campo scientifico. L'University College divenne in breve un punto di riferimento per i movimenti religiosi dissidenti come l'unitarianesimo, che sosteneva la necessità di riforme e di progresso in tutti i campi, e l'utilitarismo, concezione filosofica caldeggiata da Jeremy Bentham, uno dei suoi fondatori. In Scozia, l'Università di Edimburgo (fondata nel 1583) aveva svolto a lungo un analogo ruolo esplicitamente anticonformista. Nei primi decenni del XIX sec., queste due istituzioni incoraggiarono la diffusione delle nuove idee continentali relative alla morfologia, all'anatomia comparata e alla storia naturale, divenendo un polo di attrazione per molti giovani desiderosi di novità e contribuendo, in modo decisivo, allo svecchiamento della mentalità tradizionale e dei metodi educativi britannici. Uno dei più accesi sostenitori delle nuove idee fu Richard Owen, del Royal College of Surgeons di Londra. Negli anni compresi tra il 1820 e il 1830 un gruppo di individui socialmente privilegiati, dalla mentalità aperta e moderatamente riformista, formati presso le università di Londra e di Edimburgo o presso quelle di Oxford e di Cambridge, fondò la maggior parte delle società scientifiche, avviò la riforma della Royal Society di Londra e creò, nel 1831, la British Association for the Advancement of Science (BAAS). Quest'ultima adottò il concetto di legittimità delle leggi naturali e si fece portavoce di una fede nel progresso della ragione e della scienza, che si andava affermando in un mondo rapidamente trasformato dalla macchina a vapore, dall'industrializzazione e dal consolidarsi dell'imperialismo.

Al di fuori delle élites accademiche, in Gran Bretagna nello stesso decennio si attivarono movimenti finalizzati alla divulgazione scientifica e all'istruzione di massa, animati dall'idealismo della classe media emergente e dagli interessi di un'industria editoriale in forte espansione. Furono fondate molte

associazioni e biblioteche locali, create nuove istituzioni filosofiche e letterarie, mentre l'interesse per la scienza si diffuse tra la borghesia. Si presentava, in generale, una versione diluita e salottiera della scienza accademica, consentendo al pubblico di assistere a dimostrazioni pratiche dei fenomeni elettrici o chimici, apprendere il funzionamento della macchina a vapore e apprezzare l'uso del microscopio. Anche le donne, alle quali non era permesso frequentare l'università, potevano prendere parte a tali attività. Molti lettori dell'opera di Darwin, per esempio, appartenevano a questa categoria di appassionati. Contemporaneamente, forme diverse di scienza emergevano in altri ambiti, tra gruppi sociali in cui le conoscenze iniziavano a circolare con una facilità fino ad allora impensabile. I dissidenti religiosi e i non conformisti, rimasti a lungo esclusi dalle strutture di potere tradizionali, individuarono nella scienza, con il suo concetto di legge razionale e la sua fiducia nel progresso, uno straordinario strumento di avanzamento sociale e si fecero promotori di una serie di riforme basate su principi razionali e scientifici che interessavano tutti i campi e in particolare quelli educativo, legislativo e politico. Furono stampati opuscoli a basso costo destinati alla classe lavoratrice, come quelli della Society for the Diffusion of Knowledge e allo stesso tempo, gli artigiani e gli operai si organizzarono in strutture vagamente ispirate ai movimenti religiosi non conformisti per poter rivendicare il loro diritto a partecipare alle decisioni politiche. Il cartismo, il movimento operaio inglese per la riforma elettorale, nato dalla protesta contro il nuovo ordine industriale, adottò in alcune occasioni le teorie evolutive radicali, che prevedevano una tendenza 'naturale' delle società al cambiamento.

Questo periodo appare quindi caratterizzato da una grande varietà di persone interessate alla scienza, per motivi e con metodi diversi, e da una molteplicità di percorsi di ricerca e di possibilità relative all'impiego delle conoscenze finalmente acquisite. Tale eterogeneità fornisce, almeno in parte, la spiegazione delle numerose teorie evolutive apparse nella prima metà del XIX sec. e delle differenti reazioni suscitate dalla proposta di Darwin.

Prime influenze

L'ambiente socioeconomico in cui Darwin nacque e fece le sue prime esperienze è spesso indicato come un fattore determinante dei successivi sviluppi del suo pensiero. Gran parte di ciò che si conosce riguardo ai suoi primi anni di vita deriva dai ricordi autobiografici, redatti a partire dal 1873, quando era già avanti con gli anni, e che non rappresentano sempre una fonte storica del tutto attendibile. In queste memorie Darwin afferma di non sentirsi debitore verso nessuno e di aver ottenuto i risultati che lo avevano reso celebre soltanto grazie al duro lavoro compiuto; in sostanza, una rappresentazione del proprio percorso biografico e professionale che riflette probabilmente la mentalità capitalistica e i valori culturali allora dominanti.

Darwin nacque a Shrewsbury nel 1809, quinto figlio di un ricco medico, Robert Waring Darwin, e di Susannah Wedgwood, che morì quando Charles aveva appena otto anni. I suoi nonni erano Erasmus Darwin, poeta, evoluzionista e medico, e Josiah Wedgwood, ceramista, due protagonisti della rivoluzione industriale e del suo contesto intellettuale. Darwin crebbe in un'atmosfera rilassata e relativamente liberale e dal 1818 al 1825 frequentò la scuola di Shrewsbury. A quel tempo pensava di fare il medico e nel 1825 iniziò ad accompagnare il padre nel suo giro di visite. Nell'autobiografia Darwin racconta di essersi dedicato sin da allora alla raccolta di esemplari per la sua collezione di storia naturale, spinto da quella che egli descrive come una passione innata. Dopo le prime esperienze di chimica effettuate a scuola, allestì con Erasmus, il fratello maggiore, un piccolo laboratorio domestico per proseguire gli esperimenti anche durante le vacanze. Questo precoce entusiasmo per la scienza, relativamente comune tra i giovani di buona famiglia della sua epoca, rappresenta comunque la prima manifestazione del suo interesse per il mondo naturale.

Nel 1825 Darwin raggiunse il fratello Erasmus alla Facoltà di medicina di Edimburgo, iniziando con

diligenza a frequentare i corsi ma, nel giro di due anni, perse rapidamente ogni interesse per la materia e interruppe gli studi. Anche se in seguito rinnegò l'istruzione ricevuta a Edimburgo, essa esercitò senza dubbio un ruolo importante sulla sua formazione, sia in senso positivo sia in senso negativo. A quell'epoca, l'Università di Edimburgo era all'avanguardia nello studio della materie scientifiche e della medicina; i suoi insegnanti seguivano con attenzione gli sviluppi della ricerca nel resto dell'Europa e offrivano corsi sulle scienze moderne, sia all'interno sia all'esterno dell'Università. Oltre alle lezioni di medicina, Darwin frequentò il corso di chimica di Thomas C. Hope e quello di storia naturale (l'unico allora esistente nelle Isole Britanniche) tenuto da Robert Jameson, che si avvaleva anche dell'ausilio di una notevole collezione naturalistica. Il corso di Jameson lo introdusse alla geologia werneriana e al dibattito contemporaneo sulla storia della Terra e dei fossili; in seguito, tuttavia, egli confessò di averne detestato l'approccio antiquato e di aver giurato a sé stesso di non occuparsi mai più dell'argomento.

Parallelamente Darwin portava avanti per proprio conto le ricerche di storia naturale. Nel 1826 si era iscritto alla Plinian Society, una piccola associazione studentesca, dove aveva conosciuto Robert E. Grant, allora professore della Facoltà di medicina, che divenne il suo principale mentore in questa fase. Grant guidò Darwin alla scoperta del ricco ambiente marino del Mare del Nord e ne incoraggiò le ricerche sulle larve di molluschi e di briozoi del genere *Flustra*, i quali confermarono l'ipotesi, avanzata dallo stesso Grant, che tali animali si servissero delle ciglia per muoversi nell'acqua. I risultati della ricerca furono anticipati da Grant il 24 marzo del 1827 nel corso di una riunione della Wernerian Society di Edimburgo ed esposti dallo stesso Darwin tre giorni dopo alla Plinian Society, in quella che fu la sua prima apparizione pubblica. Come Lamarck, Grant pensava che le spugne e i polipi potessero fornire importanti indicazioni riguardo all'origine e alle funzioni primitive degli organi complessi e, come Geoffroy Saint-Hilaire, era un convinto sostenitore dell'idea di un unico piano nella formazione delle specie. Da lui Darwin ereditò quell'interesse per la 'generazione' (i processi di riproduzione sessuale e asessuale) e per l'anatomia dello sviluppo che lo avrebbe accompagnato nel corso di tutta la vita. Fu Grant a consigliargli la lettura del *Système des animaux sans vertèbres* (1801) di Lamarck e un giorno, secondo quanto si legge nell'autobiografia di Darwin, gli espresse il suo incontenibile entusiasmo per la *Zoonomia* (1794-1796) di Erasmus Darwin, che includeva una breve sezione in cui era esposta una teoria di un cambiamento evolutivo basato sulla riproduzione sessuale. Darwin affermò in seguito che l'esplosione di entusiasmo di Grant non ebbe alcun effetto su di lui. È stato inoltre suggerito che egli possa aver corso seriamente il pericolo di comprometersi con qualche osservazione contraria alla religione in occasione di un'altra riunione della Plinian Society, durante la quale William A.F. Browne, uno studente di medicina, espone le sue critiche a un'opera di Bell, *Anatomy and philosophy of expression as connected with the fine arts* (1806), dove si ribadiva la teoria del progetto divino, in termini talmente espliciti da dover essere in seguito espunti dai verbali della società.

In qualunque modo si voglia interpretare questo incidente, è chiaro che Darwin lasciò Edimburgo con un bagaglio di conoscenze pratiche di storia naturale più ampio e un orizzonte intellettuale più vasto di quelli della maggior parte dei suoi coetanei. Aveva imparato ad affrontare le complesse questioni riguardanti le origini e le cause, seguito corsi aggiornati di chimica e di scienze naturali e cominciato ad acquisire nuove competenze, quali classificare, sezionare e interpretare gli esemplari raccolti. Aveva potuto constatare di persona la rivalità tra le teorie evoluzionistiche e quelle creazionistiche in merito alla varietà delle forme viventi e si era esposto al rischio della eterodossia intellettuale.

Cambridge

Verso la fine del 1827 Darwin entrò al Christ's College, a Cambridge, per intraprendere la carriera ecclesiastica. Nell'autobiografia egli afferma che, all'epoca, l'idea di diventare un curato di campagna

gli sembrava accettabile, nonostante la sua fede non fosse esente da dubbi. Il periodo trascorso da Darwin a Cambridge influi profondamente sul suo avvenire, se non altro dal punto di vista professionale. È qui che venne in contatto per la prima volta con quell'ambiente sociale e intellettuale da cui non si sarebbe più allontanato, stringendo una serie di amicizie destinate a durare a lungo. Tra queste, le più importanti furono quella con John S. Henslow, professore di botanica, e con Adam Sedgwick, titolare della cattedra woodwardiana di geologia. Fu in buoni rapporti anche con William Whewell e Leonard Jenyns, mentre il suo amico più intimo in questi anni fu il cugino William Darwin Fox, un giovane naturalista divenuto in seguito pastore protestante. Il programma di studi seguito da Darwin non era molto impegnativo e gli lasciava il tempo di svolgere parallelamente la sua attività scientifica. Iniziò a coltivare i tradizionali passatempi della classe media britannica, tra cui una collezione di storia naturale, con una particolare passione per l'entomologia. Collezionò un'interessante raccolta di coleotteri, divenendo sufficientemente esperto nella loro classificazione da contribuire, sia pure marginalmente, alla stesura di un autorevole manuale sull'argomento. Un giovane e facoltoso amico gli regalò un microscopio nel corso dell'ultimo anno di studi, episodio che dimostra come egli fosse già considerato un valido naturalista dai suoi contemporanei. Oltre alle lezioni obbligatorie, sembra che Darwin abbia seguito il corso di botanica di Henslow per tre anni e quello di geologia di Sedgwick durante l'ultimo anno, ma l'archivio dell'Università non permette di stabilirlo con certezza. Le lezioni di botanica tenute da Henslow erano incentrate sulla vita delle piante, in particolare sui loro processi riproduttivi e su quelle discipline che oggi chiameremmo ecologia e fisiologia; sembra che l'osservazione al microscopio e la ricerca sul campo fossero parte integrante del corso. Henslow, oltre ad assistere Darwin nello studio della matematica, una delle materie fondamentali del corso di laurea, lo invitava spesso alle sue serate, dove il giovane ebbe modo di conoscere le figure eminenti dell'Università. Darwin vedeva in lui il migliore dei maestri e ne ammirava l'impegno religioso, la sua sete di sapere e la magnanimità. Molti anni più tardi, riconobbe che il rapporto con Henslow aveva lasciato una traccia indelebile sul suo sviluppo intellettuale. Sotto la sua guida, lesse molti libri, tra cui *A preliminary discourse on the study of natural philosophy* (1830) di John Herschel e *Relation historique du voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent* di Alexander von Humboldt, che più tardi avrebbe ricordato come le due opere che lo avevano maggiormente ispirato. Si confrontò anche con le tesi di William Paley, un esponente della teologia della Natura, dapprima per esigenze di studio e in seguito per interesse personale: il suo corso di studi prevedeva infatti la conoscenza di *Evidences of Christianity* (1794) e, dopo la laurea, lesse l'ultimo volume della trilogia *Natural theology* (1802), nella quale Paley sostiene che il perfetto adattamento delle specie al loro ambiente dimostra l'esistenza di un Dio pianificatore. Questo caposaldo della teologia della Natura, nonostante l'affiorare di alcune critiche, godeva ancora di grande rispetto a Cambridge, dove costituiva la chiave di volta di tutti gli studi di scienza naturale come affermò Darwin: "Lo studio attento di queste opere, senza limitarsi a impararne qualche frammento a memoria, fu l'unica parte del programma di studi che, come sentivo allora e tuttora credo, abbia avuto una sia pur minima utilità nell'educazione del mio pensiero" (Darwin 1958a, p. 59). La successiva elaborazione dell'idea di adattamento da parte di Darwin si spiega almeno in parte con la volontà di fornire una spiegazione alternativa al 'disegno' perfetto descritto in modo assai eloquente da Paley.

Nel gennaio del 1831 Darwin sostenne la prova finale del suo corso di laurea, giungendo decimo su 178 esaminandi. La clausola di residenza lo obbligava a rimanere a Cambridge per altri due trimestri, durante i quali continuò a frequentare Henslow, effettuando con lui alcune escursioni nei dintorni. Ispirato dall'esempio di Humboldt, Darwin cominciò a progettare un breve viaggio naturalistico a Tenerife, ma l'idea fu abbandonata a causa della morte di uno dei partecipanti. In questo periodo egli seguiva probabilmente le lezioni di geologia di Sedgwick, sul quale dovette fare un'ottima impressione se poco dopo, su richiesta di Henslow, acconsentì a prendere il giovane con sé nella sua campagna

estiva di ricerca sul campo. Nell'agosto del 1831 Darwin lo accompagnò dunque nel Galles del Nord per due settimane di lavoro; questa esperienza rappresentò un ottimo tirocinio, durante il quale apprese gli aspetti pratici del mestiere di geologo e imparò ad assumere decisioni scientifiche fondate su basi solide.

Al suo rientro a Shrewsbury, sempre nell'agosto dello stesso anno, trovò ad attenderlo una lettera di Henslow, che gli offriva di partecipare a un viaggio intorno al mondo. All'origine dell'invito a navigare sul brigantino Beagle vi era una richiesta del capitano Robert Fitzroy, che aveva ottenuto dall'Ammiragliato l'autorizzazione a prendere a bordo un gentiluomo che avrebbe potuto approfittare del viaggio per raccogliere esemplari naturalistici. Quest'ultimo sarebbe stato ospitato dal comandante nel suo alloggio ma avrebbe dovuto pagare le spese di viaggio. La rete di relazioni sociali che collegava il governo, l'amministrazione della Marina e le vecchie università portò le autorità a rivolgersi a Henslow, il quale pensò immediatamente a Darwin. Non si trattava di un incarico ufficiale e neppure della proposta di rivestire il ruolo di naturalista della nave sebbene in effetti fu proprio quanto si verificò. Il padre di Darwin pensava all'inizio che il figlio non dovesse accettare ma, alla fine, fu persuaso dal cognato (e zio di Darwin) Josiah Wedgwood II a dare il suo consenso.

2. Il viaggio sul 'Beagle'

Darwin scrisse: "il viaggio sul Beagle è stato di gran lunga l'avvenimento più importante della mia vita e ha determinato l'intero svolgersi della mia carriera" (Darwin 1958a, p. 76). La nave era stata affidata a Fitzroy con l'incarico di completare ed estendere l'indagine idrografica delle acque dell'America Meridionale. Precedentemente tra il 1826 e il 1830 il Beagle, comandato da Philip P. King, aveva già effettuato un viaggio intorno al mondo, al quale aveva preso parte lo stesso Fitzroy. L'area esaminata interessava l'Ammiragliato britannico per ragioni commerciali, politiche e marittime, cui si aggiungeva lo spiccato entusiasmo di questa istituzione per il progresso delle scienze applicate. Il personale interesse di Fitzroy per la scienza lo indusse a equipaggiare la nave per il secondo viaggio con molti strumenti sofisticati (per es., barometri acquistati a proprie spese) e con una grande quantità di cronometri, con i quali si proponeva di realizzare una serie di misurazioni intorno al globo. Il secondo viaggio del Beagle durò dal dicembre 1831 all'ottobre 1836. Darwin visitò le Isole di Capo Verde, molte località dell'America Meridionale, tra cui le isole Falkland e la Terra del Fuoco, l'arcipelago delle Galápagos, Tahiti, la Nuova Zelanda, l'Australia e la Tasmania, le isole Keeling (Cocos), il Capo di Buona Speranza e l'isola di Ascensione. Effettuò numerose spedizioni nelle regioni interne dell'America Meridionale, incluse le Ande. Faceva in modo di rimanere a terra il più a lungo possibile, accordandosi con Fitzroy per essere sbarcato e ripreso a bordo in punti diversi. In quel periodo Fitzroy era un appassionato geologo e aveva una visione laica e piuttosto avanzata dei problemi della disciplina. Prestò a Darwin il primo volume dei *Principles of geology* (1830-1833), l'opera profondamente innovativa di Charles Lyell, e discusse con lui alcune teorie del suo autore; gli altri due volumi gli furono recapitati durante il viaggio. In seguito Fitzroy divenne un fervente fondamentalista biblico, tuttavia non c'è alcuna prova che i due uomini avessero, a bordo, divergenze di carattere religioso, anche se sembra che a volte i loro rapporti personali fossero un po' tesi. Sulla via del ritorno, Darwin e Fitzroy scrissero insieme un breve articolo, in cui si elogiava l'impegno dei missionari anglicani a Tahiti.

I campioni raccolti da Darwin durante il viaggio e il ruolo svolto dalle isole Galápagos dominano gran parte delle ricostruzioni dello sviluppo della sua teoria evuzionistica. In effetti, è lo stesso Darwin a menzionare l'importanza della fauna delle Galápagos nelle pagine iniziali di *On the origin of the species*, anche se egli non si era messo in viaggio con l'intenzione di sviluppare una nuova visione della Natura: il suo scopo era quello di accumulare una collezione di reperti naturalistici provenienti da tutto il mondo, lasciando ad altri il compito di descriverli e di catalogarli. Per gran parte del

viaggio, Darwin appare intenzionato a riprendere, al suo rientro in Inghilterra, la vita del curato di campagna, anche se questa prospettiva diventava per lui sempre meno attraente, man mano che aumentava la fiducia nelle proprie capacità di naturalista. Come ospite pagante, i campioni raccolti rimanevano di sua proprietà. Tutte le casse erano spedite per nave a Cambridge, dove erano prese in consegna da Henslow che, verso la fine del viaggio, organizzò un'esposizione degli esemplari più interessanti in occasione di una riunione della BAAS e pubblicò brevi estratti delle lettere di Darwin. Il medico di bordo, cui sarebbe spettato normalmente il ruolo di collezionista ufficiale, si risentì per l'attivismo di Darwin e abbandonò la nave a Rio de Janeiro. Da allora Darwin divenne de facto il naturalista di bordo e la sua attività di raccolta ricevette una sanzione informale. Al suo rientro, donò gli esemplari raccolti a istituzioni pubbliche o a società scientifiche, tenendo per sé la maggior parte dei campioni geologici e degli invertebrati marini.

Le attività pratiche svolte durante il viaggio ebbero grande importanza per il suo sviluppo professionale, costituendo un'esperienza che arricchì enormemente le sue capacità di osservazione del mondo naturale. Da questo punto di vista, Darwin fu un autodidatta, in quanto imparò da solo a sezionare e a osservare al microscopio i vari organismi. Accumulò una grande quantità di fossili, campioni di rocce, uccelli, invertebrati, organismi marini e insetti e mise insieme una notevole collezione di piante; particolarmente interessato alla geologia, dedicò molta attenzione alla raccolta di campioni di rocce, a sostegno delle teorie, che andava sviluppando, sulla sedimentazione, il sollevamento e l'attività vulcanica. Si abituò a registrare quotidianamente i risultati delle sue indagini in un diario, in cui annotò estesamente le osservazioni dal vivo sull'habitat, il comportamento, la colorazione e la distribuzione delle varie specie.

Queste annotazioni formarono la base di numerosi articoli e libri pubblicati dopo la fine del viaggio, durante il quale Darwin sviluppò una notevole capacità analitica, teorica e di osservazione, qualità che avrebbe messo a frutto con grande efficacia nelle indagini sull'evoluzione. Al momento del suo rientro in patria, egli disponeva di una magnifica collezione naturalistica, che agevolò il suo ingresso nella comunità scientifica dell'epoca, nonché di un'ampia visione del mondo naturale, che spaziava dai tropici alle regioni subtropicali, dalle isole coralline e dai vulcani alle popolazioni indigene; possedeva inoltre una rara conoscenza della varietà e dell'interdipendenza del mondo naturale: in poche parole, era diventato un esperto.

Il fattore di gran lunga più importante fu però l'attenta lettura dei *Principles of geology* di Lyell che affascinarono Darwin per l'ampiezza dello schema teorico. Egli fu inoltre stimolato dal rifiuto dell'autorità biblica come fonte di spiegazione dei fenomeni geologici e istruito dall'abbondanza di dati scientifici contenuti nell'opera. Il punto di vista con cui Lyell si confrontava era, a grandi linee, quello di una storia della Terra suddivisa in lunghi periodi delimitati da eventi catastrofici che avevano causato estinzioni di massa tra gli organismi viventi. Tali sequenze cronologiche erano inoltre, molto spesso, messe in relazione con la storia narrata nella tradizione giudaico-cristiana. Nei *Principles of geology* Lyell sfidò l'ipotesi catastrofista sostenendo che la superficie terrestre è soggetta a innumerevoli mutamenti che sono il risultato dell'azione costante delle forze naturali sviluppatesi durante lunghissimi periodi di tempo. Anche se, per la maggior parte, tali mutamenti risultano impercettibili, accumulandosi nel corso delle ere geologiche essi finiscono per produrre effetti sostanziali.

Lyell pensava che questa interpretazione implicasse un rispetto delle leggi naturali conosciute più consono allo spirito scientifico, sostenendo che nelle loro spiegazioni i naturalisti dovevano far riferimento soltanto a cause in atto caratterizzate da un'intensità compatibile con quella osservabile. In breve, respingeva quelle teorie che ipotizzavano l'esistenza di periodi di elevata attività geologica (per es., la formazione delle montagne) a livelli di intensità sconosciuti; come molti suoi contemporanei, Lyell non credeva che si dovessero prendere alla lettera i racconti della Bibbia riguardo al Diluvio o all'età relativamente breve della Terra, ma si spinse ancora più lontano,

scandalizzando molti suoi colleghi; egli riprese infatti l'ipotesi, avanzata in origine da James Hutton (1726-1797), che la Terra fosse infinitamente antica, che non avesse avuto un inizio e non vi fossero segnali di una sua fine, ma che avrebbe continuato a esistere in eterno, attraverso cicli infiniti di sollevamento e subsidenza di immense porzioni della superficie terrestre.

Darwin pensò di servirsi delle opinioni di Lyell e, in particolare, della sua teoria riguardo al sollevamento e alla subsidenza della crosta terrestre, per spiegare ciò che vedeva. Le pianure orientali della Patagonia potevano aver avuto origine dal sollevamento di terreni sedimentari collocati un tempo sotto una massa d'acqua estesa e poco profonda. Per spiegare la formazione delle catene montuose della costa occidentale dell'America Meridionale, Darwin suggerì che avrebbero potuto essersi sollevate a causa di una costante intrusione di magma alla loro base. Egli sostenne inoltre l'origine relativamente recente della Cordigliera delle Ande, sulla base di diversi indizi, tra cui la presenza di alberi silicizzati, intuendo che essi si trovavano a un'altitudine troppo elevata per essere cresciuti sul posto e che il loro processo di silicizzazione era troppo recente per poterli considerare vestigia di una foresta primordiale. A suo avviso, doveva trattarsi di alberi cresciuti su un terreno posto più in basso che si era sollevato in un'epoca relativamente recente. L'esperienza di un terremoto nei pressi di Concepción (Cile) lo fece riflettere sui meccanismi che avrebbero potuto causare tale fenomeno. Al contrario, per spiegare l'origine delle barriere coralline egli fece ricorso all'ipotesi di una graduale subsidenza del fondale marino, accompagnata da una crescita verso l'alto delle colonie di polipi, che consente di mantenere la profondità più idonea alle loro esigenze. In linea generale, le nozioni di sollevamento e di subsidenza permettevano di fornire una spiegazione unitaria di fenomeni geologici e topografici molto diversi tra loro e finirono per convincere Darwin dell'esattezza dello schema di Lyell. Più tardi egli pose tali nozioni alla base dei tre importanti libri che dedicò alla geologia dell'America Meridionale.

A un livello più profondo, Darwin adottò anche il dogma del cambiamento graduale sostenuto da Lyell. Accettando il principio del gradualismo nei fenomeni geologici, egli compì uno dei passi concettuali più significativi della sua vita. L'idea che l'accumularsi di piccoli cambiamenti possa produrre grandi effetti sottende tutto il lavoro teorico di Darwin sul Beagle. Nel corso del viaggio, egli se ne servì per tentare di risolvere problemi appartenenti ad ambiti diversi, quali la geologia, la zoologia e la biologia, ottenendo sempre risultati stimolanti. In seguito, e in particolare nelle sue ricerche sulla mutazione, applicò lo stesso principio ai problemi relativi alla natura delle specie e ai loro cambiamenti.

La teoria creazionistica dell'origine delle specie non era stata messa in dubbio da Lyell. Egli aveva incluso nel secondo volume dei *Principles of geology* una critica molto circostanziata delle ipotesi evoluzionistiche di Lamarck, che ebbe un'importanza cruciale nello sviluppo del pensiero di Darwin. L'attacco di Lyell a Lamarck era diretto principalmente contro l'idea di adattamento degli organismi al loro ambiente. Secondo Lyell, ogni organismo era perfettamente adattato al suo ambiente e un cambiamento delle condizioni ambientali avrebbe provocato l'estinzione delle specie esistenti, in quanto esse non possedevano alcuna capacità di mutare o di adeguarsi. Darwin criticò a sua volta alcuni argomenti di Lyell. Avendo osservato che spesso gli organismi riuscivano a sopravvivere anche al di fuori del loro ambiente naturale, ne trasse la deduzione che non si erano perfettamente adattati alle condizioni ambientali per cui erano stati creati; in altri luoghi essi mostravano di essersi adattati in maniera imperfetta, oppure due specie potevano mostrare adattamenti molto simili, pur vivendo in ambienti diversi. In breve, Darwin sviluppò la propria visione del mondo naturale in stretta connessione, e in contrapposizione, con le posizioni sostenute da Lyell e queste ultime, a loro volta, erano dettate dal desiderio di controbattere le concezioni evoluzionistiche elaborate da Lamarck.

Darwin affermò in seguito di essere stato particolarmente influenzato durante il suo viaggio da tre elementi concreti: i fossili rinvenuti in Patagonia, la distribuzione geografica del Rhea (nandù) e la

vita animale dell'arcipelago delle Galápagos. A questi si dovrebbe aggiungere l'incontro con le popolazioni indigene della Terra del Fuoco.

Nel 1832, a Punta Alta, nei pressi di Bahía Blanca (a sud di Buenos Aires), Darwin scoprì i resti fossili di alcuni giganteschi mammiferi estinti, che a suo avviso sarebbero appartenuti a mastodonti, armadilli e megateri (bradipi terrestri). Più tardi i fossili furono identificati come resti di specie giganti sconosciute. Lo stesso strato sedimentario racchiudeva anche i resti di specie di molluschi ancora esistenti, il che rendeva problematico identificare la causa della loro estinzione. Darwin notò, inoltre, che la struttura anatomica dei fossili presentava notevoli analogie con quella della fauna attuale dell'area, suggerendo la permanenza di un 'tipo' comune a specie diverse e separate cronologicamente tra loro. Queste riflessioni furono rafforzate dai risultati delle osservazioni sulla distribuzione geografica delle specie moderne. Nell'estremo sud della Patagonia Darwin osservò la presenza di una nuova specie di Rhea (ben nota agli abitanti del luogo), più piccola della varietà settentrionale e diffusa in un'area geografica distinta. In seguito, tale fenomeno sarà spesso citato da Darwin come esempio della differenziazione geografica e dell'esclusione reciproca delle specie. Queste esperienze lo spinsero a tracciare un parallelo tra le differenze delle specie nel tempo e nello spazio: i rapporti individuabili tra i reperti fossili e le specie esistenti sembravano riflettere quelli tra specie con distribuzione geografica diversa.

Per uno strano caso, la collezione destinata a divenire la più celebre di tutte, quella di uccelli delle isole Galápagos, fu classificata in modo piuttosto frettoloso da Darwin, che sembra aver sottovalutato l'importanza della diversificazione delle specie sulle varie isole durante la prima visita del Beagle, durata cinque settimane, benché il residente inglese dell'Isola di Charles (Isla Santa Maria) lo avesse informato che le testuggini giganti erano una caratteristica esclusiva di quel luogo. Questa negligenza rese più difficile il lavoro di classificazione degli esemplari dopo il ritorno a Londra. Le Galápagos produssero comunque una profonda impressione su Darwin, che confessò di essere rimasto affascinato dalla loro fauna – le iguane (terrestri e marine), le testuggini giganti, i mimi e gli altri uccelli locali – nonché dal loro paesaggio arido e vulcanico. Inoltre non mancarono di attirare l'attenzione di Darwin, che accenna alla questione nelle note ornitologiche redatte durante il viaggio di ritorno, i rapporti tra le specie di uccelli che popolavano le diverse isole e tra le specie dell'arcipelago e quelle continentali. Tali osservazioni lo spinsero a interrogarsi sulle possibili trasformazioni, o almeno sull'esistenza, di qualche tipo di legame tra specie distinte ma simili. Sembra che a questo punto egli ipotizzasse che gli uccelli delle Galápagos fossero varietà locali di una o più specie dell'America Meridionale. È anche probabile che durante il suo soggiorno a Città del Capo, nel giugno del 1836, egli abbia discusso con Herschel la possibilità che le specie si formino per cause naturali, un'idea che iniziava allora a circolare tra i pensatori riformisti inglesi. In ogni caso, nessuna di queste teorie fu formalizzata da Darwin prima della conclusione del suo viaggio e della classificazione dei fringuelli delle Galápagos effettuata da John Gould (1804-1881), un esperto tassonomista, che nel gennaio 1837 li identificò come un gruppo di uccelli strettamente imparentati tra loro e adattati a diversi ambienti. Nel marzo dello stesso anno, Gould classificò gli esemplari di mimi delle Galápagos catturati da Darwin come appartenenti a tre specie distinte, aprendo nuove prospettive sui loro rapporti genealogici. Gould identificò inoltre i nandù della Patagonia come una specie a sé stante che denominò Rhea darwinii.

Gli abitanti dell'America Meridionale fornirono un ulteriore stimolo alle riflessioni di Darwin; i suoi scritti contengono, infatti, pittoresche descrizioni dei gauchos, in compagnia dei quali aveva viaggiato in Argentina, degli indios della Patagonia, dei tahitiani, dei maori e degli aborigeni australiani ma anche dei missionari, dei coloni e degli schiavi. L'incontro che lo affascino maggiormente fu quello con gli indigeni della Terra del Fuoco, il cui aspetto totalmente selvaggio era in netto contrasto con quello dei tre fuegini anglicizzati imbarcati sul Beagle. Questi ultimi erano stati condotti in Europa da Fitzroy in occasione del precedente viaggio e dovevano essere rimpatriati nel quadro di un progetto

mirante alla creazione di una missione protestante. Durante il loro soggiorno a Londra, avevano acquisito i modi e la lingua del luogo. Darwin rimase stupefatto dalla differenza tra questi fuegini e gli altri appartenenti alla stessa tribù, poiché pensava che la differenza tra l'uomo selvaggio e quello civilizzato non potesse essere così profonda, e addirittura maggiore di quella esistente tra l'animale selvaggio e quello domestico. Tuttavia, il fatto che i fuegini potessero essere civilizzati (almeno dal punto di vista di Darwin), lo incoraggiava a pensare che, sotto il colore diverso della pelle, tutti gli esseri umani appartenessero a un'unica specie, una convinzione destinata a svolgere un ruolo importante nello sviluppo della teoria evoluzionistica. Durante la permanenza del Beagle nelle acque della Patagonia, Darwin e Fitzroy ebbero il tempo di osservare con dispiacere il rapido ritorno dei tre fuegini europeizzati alle loro abitudini.

Il ritorno in Inghilterra

Nell'ottobre del 1836, concluso il suo viaggio, Darwin trascorse alcune settimane tra Londra e Cambridge, prima di stabilirsi a Cambridge per diversi mesi, durante i quali si dedicò alla stesura di molti articoli di geologia e alla distribuzione tra gli esperti degli esemplari raccolti. Entrò a far parte della Geological Society di Londra, per la quale redasse tre brevi saggi e dove conobbe Lyell, del quale divenne in seguito molto amico, nonché della Zoological Society e dell'Entomological Society. Grazie alle conoscenze politiche di Henslow, ottenne anche un sostanzioso contributo governativo per pubblicare i risultati delle sue ricerche in *The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle (1838-1843; ripubblicato in cinque parti, 1839-1843)*. Per la stesura di quest'opera Darwin si avvale della collaborazione di cinque illustri naturalisti, che lo aiutarono a identificare gli uccelli, i rettili, i pesci, i mammiferi e i fossili della sua collezione. Le descrizioni delle piante e degli insetti, come quella degli invertebrati marini, di cui Darwin intendeva occuparsi personalmente, furono inserite in pubblicazioni successive. Gli esemplari delle piante raccolte furono consegnati da Darwin a Henslow, che a sua volta li trasmise a Joseph D. Hooker. Compose anche un resoconto dei suoi viaggi, basato sul suo diario e sulle note di storia naturale e pubblicato con il titolo *Journal and remarks, 1832-1836*, dapprima come terzo volume del *Narrative of the surveying voyages (1839)* di Fitzroy e poi separatamente, con il titolo *Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle*. Nel marzo del 1837, lasciata Cambridge si trasferì in un appartamento di Londra, al numero 36 di Great Marlborough Street, nel quale visse fino alle nozze con sua cugina Emma Wedgwood, celebrate nel gennaio del 1839. Durante il soggiorno londinese, frequentò diverse società scientifiche, entrò a far parte del consiglio della Geological Society e strinse rapporti con molti intellettuali della metropoli, dei quali apprezzava l'approccio utilitaristico, pragmatico e riformista. Questi nuovi contatti fornirono a Darwin un importante stimolo intellettuale, che si aggiungeva a quello rappresentato dalle attività da poco intraprese e dagli impegni istituzionali che gli erano stati affidati; non ebbe, perciò, problemi a farsi accettare dall'élite culturale londinese. Nel 1838 entrò a far parte dell'Athenaeum Club, l'anno successivo della Royal Society e, nel 1840, fu eletto membro del consiglio della Royal Geographical Society. Pubblicò diversi articoli nei "Proceedings" della Geological Society: sui fossili delle pampas e sugli atolli corallini nel maggio del 1837; sulla formazione dell'humus, per opera dei vermi, nel novembre dello stesso anno; sui terremoti e sulle cause vulcaniche del sollevamento della catena andina nel marzo del 1838.

3. La teoria della selezione naturale

Contemporaneamente, e quasi certamente sotto l'influsso del lavoro di classificazione degli esemplari di uccelli delle Galápagos eseguito da Gould, Darwin cominciò a valutare come possibile la trasformazione delle specie. Al principio del 1837 (non si conosce la data esatta) iniziò ad annotare le

sue idee sulla modificazione delle specie in una serie di taccuini privati, distinti con le lettere dalla A alla E e dalla M alla N e divenuti in seguito noti come Notebooks on transmutation of species, anche se il contenuto del taccuino A riguarda essenzialmente la geologia. Un taccuino precedente, etichettato come RN, era stato iniziato sul Beagle. Nei mesi successivi, iniziò a redigere altri taccuini, sui quali registrò una serie di osservazioni a sostegno delle sue ricerche. Quando iniziò il taccuino B, intorno al marzo 1837, sembrava non avere dubbi sul fatto che le specie fossero soggette a cambiamenti: nelle pagine iniziali si trova una discussione della teoria della trasformazione formulata dal nonno di Darwin, frutto di un'attenta lettura della Zoonomia, e l'ipotesi di una relazione tra i cambiamenti organici e diverse forme di riproduzione, sessuale e asessuale. Ciò avveniva un anno e mezzo prima dell'individuazione di un preciso meccanismo causale.

In seguito Darwin effettuò numerose letture (elencando in altri taccuini i libri letti), registrò le proprie osservazioni su quanto andava leggendo e prese nota di una serie di questioni e di argomenti di conversazione che avevano attirato la sua attenzione. In quel periodo il suo interesse era rivolto a questioni di vastissima portata, come quelle riguardanti la natura della vita, l'esistenza di Dio, il carattere umano, l'adattamento all'ambiente degli organismi e l'esistenza di un progetto divino, il funzionamento della mente, l'origine del genere umano e delle altre specie. Ipotizzò diverse teorie, compresa la possibilità che le estinzioni fossero dovute alla senescenza delle specie e quella che i cambiamenti potessero avvenire per saltum, senza bisogno di anelli intermedi. Un'ampia percentuale delle note riguardava la variazione e la riproduzione delle piante e degli animali domestici. Già molto prima di formulare la teoria della selezione naturale, infatti, Darwin era convinto dell'esistenza di un'affinità tra i cambiamenti delle specie domestiche e quelli degli organismi selvatici. Questa analogia tra selezione 'artificiale' e selezione 'naturale', che precede l'identificazione di un meccanismo causale, costituisce la premessa di tutti i successivi sviluppi della sua teoria evolutiva. Nei taccuini M e N analizzò le implicazioni comportamentali, psicologiche e metafisiche dell'evoluzione per il genere umano. In effetti, le sue ricerche sulla selezione erano finalizzate inizialmente alla spiegazione del comportamento e del pensiero umani. Durante una visita allo zoo di Londra nel 1838, ebbe modo di osservare per la prima volta una scimmia (un orango), rimanendo colpito dal fatto che, come l'uomo, l'animale provasse emozioni. Nello stesso periodo, prendeva nota del comportamento e dello sviluppo dei propri figli. Fin dall'inizio fu del parere che la moralità fosse legata alla cultura e che avesse origine da una forma di istinto sociale di tipo animale. Tentò anche di spiegare l'ereditarietà degli istinti ipotizzando una loro fissazione meccanica nel sistema nervoso. Darwin mise a fuoco la sua teoria del cambiamento degli organismi viventi dopo la lettura di *An essay on the principle of population* (1798) dell'economista britannico Thomas R. Malthus, che spiegava le ragioni per cui le popolazioni umane tendono a mantenersi in equilibrio numerico. Malthus sosteneva che le popolazioni hanno la tendenza ad aumentare più rapidamente delle risorse alimentari disponibili. Questa crescita è però limitata da cause naturali come carestie ed epidemie o da fenomeni sociali come le guerre. Darwin comprese immediatamente che il ragionamento di Malthus poteva essere applicato anche al mondo animale e vegetale. In effetti, questa analogia era stata proposta dallo stesso Malthus e Darwin potrebbe essersi limitato ad accoglierne il suggerimento. Il taccuino D conserva, in una nota del 28 settembre 1838, la traccia del momento in cui si verificò l'intuizione decisiva: nascevano troppi individui e la competizione lasciava in vita soltanto i più adatti, i più idonei ad avere una discendenza. Mediante questo processo gli organismi si adattavano sempre meglio all'ambiente nel quale vivevano e di conseguenza essi tendevano a modificare il proprio aspetto. "Essendo preparato ad apprezzare il valore della lotta per la sopravvivenza [...] all'improvviso sono stato colpito dall'idea che queste circostanze avrebbero prodotto la conservazione delle variazioni favorevoli e la distruzione di quelle sfavorevoli. Finalmente, disponevo di una teoria sulla quale lavorare" (Darwin 1958a, p. 120).

Lo sviluppo della teoria

Darwin riconobbe immediatamente la capacità esplicativa della teoria che aveva elaborato. Nei mesi successivi prese nota delle molte vie che si proponeva di esplorare alla luce di quella che chiamava la 'discendenza con modificazione', si applicò sistematicamente a un intenso programma di letture e avviò una serie di esperimenti sulla riproduzione delle piante. Non aveva, però, ancora nessuna intenzione di pubblicare le sue ipotesi senza una preparazione e una documentazione adeguate. Era consapevole del carattere radicale della sua teoria che, una volta dimostrata, avrebbe rivoluzionato il campo delle scienze biologiche. Né gli sfuggivano le conseguenze sociali, non solo per la diversa visione sull'origine del genere umano che essa implicava, ma anche per il sovvertimento delle consolidate concezioni teologiche sul ruolo di Dio nella Natura e dei principî della teologia della Natura, radicati in maniera profonda nella vita e nelle istituzioni britanniche, che avrebbe comportato. "Una volta stabilito che le specie [...] possono trasformarsi in altre specie [...] tutta la struttura vacilla e sprofonda" (Darwin 1987, C76). Erano idee pericolose, simili a quelle degli estremisti politici che reclamavano una riforma radicale della società britannica. La sua teoria minacciava l'armoniosa visione di un perfetto adattamento delle specie all'ambiente, sostenuta da molti amici e maestri di Darwin, come Henslow e Sedgwick, e che anche Lyell avrebbe respinto. Darwin inoltre sembrava a volte temere di poter essere frainteso. Per queste ragioni, e forse per altre ancora, decise di tenere in un primo momento segreta la sua teoria e di confidarla soltanto alla moglie, che mise al corrente dei suoi principî generali, nonché del declino della sua fede religiosa, senza però scendere nei dettagli. Dopo un certo tempo, tuttavia, iniziò a esporre cautamente alcune sue idee agli amici scienziati più fidati, per valutarne le reazioni. Nel giugno del 1842 scrisse un primo abbozzo di 35 pagine della sua teoria, in cui elencava gli argomenti a favore della nozione di discendenza con modificazione e del meccanismo malthusiano di selezione naturale, ma evitava di affrontare le questioni riguardanti i progenitori dell'uomo e l'origine della moralità. Tale abbozzo fu ampliato in un saggio di circa 230 pagine, completato nel febbraio del 1844. Dopo averlo fatto copiare in bella calligrafia da un insegnante della scuola locale, lo affidò alla moglie, insieme a una lettera che avrebbe dovuto essere aperta in caso di morte improvvisa, in cui le chiedeva di trovare un editore disposto a pubblicarlo postumo. "Se dovesse essere accettato anche da un solo giudice competente, rappresenterebbe un importante passo avanti nella scienza" (Darwin 1985-, III, p. 43). Questo saggio espone la teoria dell'evoluzione in una forma divenuta in seguito quella classica, ma che non è esattamente la stessa adottata in *On the origin of species*. Nel suo lavoro del 1844, Darwin sottolinea il ruolo dell'isolamento geografico nella formazione delle specie e considera i fenomeni geologici come parte essenziale del meccanismo causale del cambiamento biologico. Partendo dal presupposto di un perfetto adattamento degli organismi all'ambiente, pensava che le loro variazioni dovessero essere precedute da un turbamento delle condizioni ambientali, spiegabile con la teoria geologica del sollevamento e della subsidenza. Nel suo saggio immagina che il movimento continuo delle piattaforme geologiche, insulari o continentali, produca nuovi rapporti sociali tra gli organismi viventi e li costringa a sperimentare nuove condizioni di esistenza, per esempio con il passaggio da un ambiente umido a uno asciutto; questo mutamento delle condizioni ambientali avrebbe stimolato la variazione, la competizione e la selezione. Tutte le variazioni favorevoli si sarebbero facilmente conservate in condizioni di isolamento (per es., sulle isole), sebbene Darwin accenni anche a un isolamento di tipo funzionale (fisiologico). La prosecuzione dell'attività geologica avrebbe causato la riunificazione dei territori dapprima separati, con il conseguente rimescolamento delle popolazioni. In sostanza, Darwin attribuisce al cambiamento geografico il ruolo di agente primario nella genesi delle variazioni e all'isolamento geografico lo stesso ruolo nel consolidamento delle differenze specifiche. Il saggio menziona anche altre cause in grado di stimolare il cambiamento e conservare le differenze, ma riserva lo spazio maggiore ai fattori geografici. Il sistema è caratterizzato

complessivamente da una grande dinamicità: le popolazioni sono collocate nel tempo e nello spazio, competono tra loro e si adattano alle nuove condizioni ambientali, si espandono e si ritirano. Un'altra caratteristica notevole del saggio è la sua capacità di integrare la realtà biologica e quella geologica, entrambe in perenne mutamento. La principale novità concettuale introdotta da Darwin negli anni successivi fu il ridimensionamento dell'importanza dei fattori geologici e l'aggiunta di quello che egli chiamò 'il principio di divergenza'.

Anche se il saggio del 1844 era sufficientemente completo da non richiedere ulteriori modifiche per la pubblicazione (questa era del resto l'intenzione dell'autore, nell'eventualità del suo decesso), Darwin continuò a lavorare alla sua teoria, accumulando ossessivamente le prove a suo favore ed esplorandone tutte le possibili applicazioni prima di renderla pubblica. A rafforzare questo suo atteggiamento contribuì senza dubbio la pubblicazione, nello stesso anno, di un opuscolo anonimo, *Vestiges of the natural history of Creation*, rivelatosi poi opera di Robert Chambers, in cui si proponeva l'idea della trasformazione come legge naturale dello sviluppo. Benché il contenuto scientifico dell'opuscolo fosse nel complesso piuttosto scarso e i meccanismi di variazione proposti a volte risibili, il libro attrasse l'interesse di un vasto pubblico e diede origine a un ampio dibattito. Le reazioni degli ambienti teologici e scientifici, e in particolare di quelli conservatori, rasentarono a volte l'insulto e perfino i naturalisti della cerchia di Darwin, come Sedgwick e Thomas H. Huxley, accolsero l'opera con gelido sarcasmo. È naturale che Darwin cercasse di evitare di esporre la propria teoria allo stesso tipo di critiche. Nonostante le numerose differenze di dettaglio rilevate dagli studiosi moderni, non c'è dubbio che il libro di Chambers fosse nella sostanza molto simile alle speculazioni private di Darwin; molti principî fondamentali del libro erano tratti dagli stessi autori, incluso Lyell, e facevano riferimento alle stesse aree di ricerca, come l'embriologia e la classificazione. Di conseguenza, Darwin fu spinto ad accumulare una quantità sempre maggiore di prove, che cercò di convalidare sulla base dei criteri adottati dall'élite scientifica. A tale scopo, egli intensificò la sua corrispondenza con esperti di diverse discipline, per documentarsi sui principî fondamentali dell'ereditarietà, della variabilità e dei processi riproduttivi negli organismi domestici e selvatici. In questo frangente, la sua solida posizione all'interno della struttura sociale della scienza britannica e la sua rete di contatti nelle colonie d'oltreoceano si rivelarono di grande utilità. Allo stesso tempo egli intraprese un vasto programma di esperimenti, condotti nelle stanze e nel giardino di casa, allevando piccioni con l'aiuto di un noto appassionato, William Tegetmeier, sperimentando nuovi incroci di piante e dedicandosi ad altre attività del genere. I resoconti di questi esperimenti formarono il contenuto di una serie di brevi articoli, pubblicati sulle riviste popolari di storia naturale.

Altri lavori zoologici, geologici e botanici

Lo sviluppo delle idee di Darwin sull'evoluzione non dovrebbe essere considerato isolandolo dagli studi geologici e di altro tipo condotti negli stessi anni. In questo periodo egli completò il primo volume di una trilogia sulla geologia dell'America Meridionale, intitolato *Structure and distribution of coral reefs* (1842). Il secondo volume, *Geological observations on volcanic islands*, apparve nel 1844. Nel 1838 Darwin visitò le cosiddette 'strade parallele' di Glen Roy, una sorta di terrazze a gradini poste lungo i fianchi di una valle scozzese, che paragonò alle spiagge a gradini del Cile basandosi sulla sua teoria del sollevamento delle catene montuose e dell'abbassamento dei fondali marini; egli dedicò a questo argomento un lungo saggio inviato alla Royal Society di Londra, *Observations on the parallel roads of Glen Roy*, apparso nelle "Philosophical Transactions" del 1839. Più tardi, nella sua autobiografia, Darwin definì questo lavoro un "grande fallimento", poiché in esso non aveva tenuto conto degli effetti della glaciazione. Nel 1845 pubblicò un'edizione riveduta e ampliata del suo *Journal of researches*, in cui alludeva agli uccelli delle Galápagos in modo puramente speculativo e preevoluzionistico; l'anno successivo fu stampato il suo ultimo libro dedicato al viaggio sul Beagle, le

Geological observations on South America.

In seguito Darwin si dedicò interamente ai cirripedi (una sottoclasse di crostacei marini). All'inizio intendeva limitarsi alla descrizione di *Arthrobalanus*, una specie anomala che aveva scoperto in Cile, ma finì per sezionare e descrivere, nel corso di otto anni, tutte le specie conosciute, viventi ed estinte. Nel 1851 pubblicò due volumi sui cirripedi pedunculati, *A monograph on the fossil Lepadidae, or pedunculated cirripedes, of Great Britain*, edito a Londra dalla Palaeontographical Society, e *A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Lepadidae or pedunculated cirripedes*, stampato dalla Ray Society. In quest'ultimo egli riferiva di aver scoperto l'esistenza di minuscoli 'maschi complementari' e avanzava alcune ipotesi più controverse tra le quali, in particolare, l'identificazione di ghiandole del cemento come ovari modificati. Nel 1853 Darwin ricevette la Royal Medal della Royal Society per questi studi e per le sue opere di geologia, nel 1854 fu ammesso alla Linnean Society e in quello stesso anno pubblicò anche due volumi sui balani, *A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae (or sessile cirripedes); the Verrucidae, etc.* e *A monograph on the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain*.

Gli storici sono soliti valutare i lavori sui cirripedi come un filone di ricerca collaterale, se non addirittura come una tattica dilazionatoria adottata in maniera inconscia da Darwin per evitare di doversi confrontare con le furiose reazioni che la pubblicazione della sua teoria evoluzionistica avrebbe ineluttabilmente suscitato. Le scoperte effettuate in questo campo, tuttavia, servirono a Darwin come conferma della fondatezza delle sue ipotesi relative alla trasformazione. Lo studio particolareggiato di questi invertebrati non soltanto gli fornì una gran quantità di materiale in grado di comprovare la sua teoria ma gli rivelò anche l'esistenza di nuovi problemi riguardanti alcuni punti cruciali, che egli si sentì in dovere di riesaminare. Questi crostacei marini dimostravano che gli organismi inferiori tendono a sviluppare meccanismi in grado di impedire l'autofecondazione e che era possibile stabilire i rapporti reali di un ordine ipotizzando una graduale divergenza dei due sessi da un presunto stadio di ermafroditismo originario. Numerose ricerche successive sulle piante furono condotte allo scopo di confermare proprio tale intuizione. Le indagini di anatomia comparata avevano insegnato a Darwin che un organo è in grado di evolversi e trasformarsi in un altro, assumendo una funzione del tutto differente. Le ricerche embriologiche lo avevano portato a ipotizzare che lo stadio larvale dei cirripedi, nel quale questi animali conducono una libera vita pelagica, fosse il risultato di un riuscito adattamento nel corso della lotta per la sopravvivenza; soprattutto, questo studio aveva messo in luce la frequenza con cui si verificano le variazioni negli organismi viventi. Nel saggio del 1844 Darwin era partito dal presupposto che gli organismi selvatici fossero scarsamente soggetti alle variazioni, se non in presenza di qualche agente perturbante. Avendo assunto come modello piante e animali domestici, aveva creduto che la tendenza alla variazione degli organismi viventi fosse generalmente legata a un 'turbamento' delle loro condizioni di esistenza. Le ricerche condotte sui cirripedi sembravano indicare invece che le variazioni si verificavano in numero sufficiente per cause naturali, pertanto senza l'intervento di fattori 'perturbanti', ciò lo indusse a rielaborare alcune parti della sua teoria della selezione naturale. Egli cominciò, anche per questo motivo, a condurre esperimenti sulla dispersione geografica degli organismi in Natura. Lyell e altri scienziati erano convinti che estese porzioni della crosta terrestre fossero state soggette all'elevazione o alla subsidenza rispetto al livello del mare e che le specie avessero ampliato o contratto la loro distribuzione geografica nel corso di questi cambiamenti. Per lungo tempo, Darwin aveva condiviso queste idee ma, dal 1855, condusse esperimenti per provare che semi, piante e animali avrebbero potuto raggiungere le isole oceaniche senza che fosse stato necessario alcun movimento geologico.

Egli valutò i movimenti delle correnti oceaniche e testò il grado di conservazione dei semi e delle noci nell'acqua salata. In seguito ebbe sempre più la sensazione che gli altri naturalisti fossero troppo

pronti a immaginare grandi cambiamenti nella crosta terrestre soltanto per giustificare la distribuzione geografica di una o due specie e che avessero di conseguenza sottovalutato la capacità dell'organismo di muoversi intorno al globo. Tale capacità di disperdersi naturalmente, senza alcuna necessità di cambiamenti geologici, aiutò a distogliere i suoi pensieri dal modello di un cambiamento evuzionistico dovuto alla combinazione di fattori geologici e biologici che aveva proposto nel 1844. Darwin iniziò una lunga indagine statistica basata sulla raccolta di cataloghi illustrati di piante ordinate per aree geografiche; sperava così di confermare il fatto che le varietà (specie incipienti, dal suo punto di vista) avevano maggiori probabilità di presentarsi nelle specie appartenenti ai generi numericamente più consistenti e dotati di un'area di distribuzione più vasta, cioè a quelli che si potevano considerare 'vincenti' nella lotta per la sopravvivenza e pertanto più efficienti dal punto di vista evolutivo. Nel corso di questa ricerca egli rimase in stretto contatto con il suo amico botanico Joseph D. Hooker e intorno al 1857 riuscì a confermare quanto ipotizzato. Secondo il suo ragionamento, tali generi rappresentavano quelli più propensi alla variazione e, di conseguenza, più pronti a cogliere nuovi vantaggi e posizioni nella lotta per la sopravvivenza. Questo mutamento di prospettiva rispetto alle sue posizioni precedenti lo obbligò a riflettere più attentamente su quella che aveva cominciato a chiamare l'evoluzione 'simpatica', in altre parole sui modi in cui varietà molto vicine di una stessa specie, viventi in un unico ambiente, possono differenziarsi tra loro fino a dover essere classificate come specie diverse.

Durante questo periodo di studio egli formulò il cosiddetto 'principio di divergenza', l'ultima modifica significativa apportata allo schema evolutivo originale elaborato nel 1844. Darwin attribuiva molta importanza a tale concetto. Egli aveva avuto infatti sempre ben presente il fenomeno della diversità della vita: per esempio il fatto che vi fosse un numero massimo di individui che un territorio era in grado di sostenere e che gli organismi varianti riuscivano a ricavarci nuove nicchie ecologiche, contribuendo in definitiva ad aumentare il numero e la diversità delle specie. Ciò che sembra essersi verificato a questo punto (la data esatta non è stata stabilita con certezza, ma potrebbe trattarsi del 1853, del 1854 o del 1857) è che Darwin riconobbe la necessità di dare espressione formale alle sue precedenti ipotesi sulla diversificazione. In sostanza, cominciò a chiedersi in che modo la selezione naturale potesse dare origine al metaforico 'albero' della vita. Egli aveva inizialmente ipotizzato che la divergenza si verificasse nel momento in cui specie affini rimanevano isolate per un motivo o per l'altro, senza alcuna possibilità di entrare in contatto tra loro. Ora si domandava invece in che modo le variazioni favorevoli riuscissero a conservarsi in quelle specie vincenti che facevano parte di popolazioni numerose e complesse, diffuse nelle vaste regioni continentali. Il principio di divergenza gli fornì una risposta. Egli considerava la diversificazione delle specie come il risultato di una divisione del lavoro, ritenendo che la selezione naturale favorisse la sopravvivenza delle varietà che si distinguevano maggiormente dalla forma originale. Questa analogia aveva una chiara impronta industriale, come era logico attendersi in un decennio caratterizzato da un processo di specializzazione della forza lavoro, di cui le linee di lavorazione delle industrie di porcellana Wedgwood offrivano a Darwin un esempio concreto. In questo caso, tuttavia, essa aveva un'origine più diretta nelle teorie dello zoologo francese Henri Milne-Edwards, citato da Darwin a proposito della divisione fisiologica degli organi intestinali. In altre parole, in un ambiente sovrappopolato la lotta per la sopravvivenza avrebbe favorito le varianti in grado di sfruttare meglio le nuove opportunità.

4. 'On the origin of species'

Nel maggio del 1856 Darwin cominciò a scrivere un lungo trattato tecnico sulla selezione naturale, destinato alla comunità scientifica. A sollecitarne la stesura era stato Lyell, con il quale, nel frattempo, aveva stretto amicizia. Lyell aveva letto un articolo del naturalista Alfred R. Wallace (1823-1913), che

stava effettuando una serie di osservazioni nell'Asia sudorientale. L'articolo, intitolato *On the law which has regulated the introduction of new species*, era apparso negli "Annals and magazine of natural history" del 1855 e, secondo Lyell, conteneva molte idee simili a quelle che Darwin andava elaborando. Lyell metteva in guardia l'amico contro la possibilità di essere battuto sul tempo ma Darwin, che apparentemente non si sentiva minacciato, lodò l'articolo di Wallace, con il quale intrattenne un saltuario rapporto epistolare. La fiducia di Darwin aumentò dopo il vivace scambio di idee sulla trasformazione delle specie avuto con un gruppo di naturalisti suoi amici, tra i quali Thomas H. Huxley, suoi ospiti per un fine settimana a Down House, la sua casa nel Kent. Darwin chiese a Hooker, a Huxley e, infine, a John Lubbock di leggere alcuni brani del suo libro, che avrebbe dovuto intitolarsi *Natural selection*, e di cui inviò un compendio, datato 5 settembre 1857, al botanico Asa Gray della Harvard University. Un aspetto della sua teoria era ormai nettamente delineato: Darwin aveva abbandonato l'idea che le diverse specie fossero adattate in maniera perfetta al loro ambiente finché le condizioni ambientali restavano immutate; pensava invece che le nuove varianti avessero tutte qualche grado di imperfezione e pertanto fossero costrette a una perenne lotta per la sopravvivenza. Il manoscritto incompleto comprendeva circa 250.000 parole.

La stesura dell'opera fu interrotta bruscamente il 18 giugno del 1858, quando Darwin ricevette da Wallace una lettera con allegato un saggio in cui il naturalista esponeva in modo particolareggiato la propria teoria evolutiva, apparentemente identica alla sua. Sentito il parere di Lyell e di Hooker sulla questione della priorità, Darwin fornì a questi ultimi alcuni brani dei suoi scritti precedenti (il saggio del 1844 e la lettera a Gray del 1857) e il 1° luglio 1858, in una comunicazione congiunta alla Linnean Society, Lyell e Hooker annunciarono contemporaneamente le teorie dell'evoluzione attraverso la selezione naturale elaborate indipendentemente da Darwin e da Wallace. I motivi e le implicazioni di tale duplice annuncio sono controversi. Darwin non intendeva presentare un compendio della sua teoria ma soltanto vedere riconosciuta la sua priorità. La scelta dei brani, quindi, mirava a fornire prove datate del fatto che egli si era occupato dell'argomento molti anni prima di ricevere la lettera di Wallace e che quanto aveva scritto a questo proposito era stato letto da altri; per questo motivo non vi erano inclusi, per esempio, brani del manoscritto *Natural selection* ancora in corso di composizione. Wallace, da parte sua, restò all'oscuro sia dell'annuncio pubblico sia del fatto che Darwin aveva proposto una sua teoria dell'evoluzione, fino a quando non ricevette una lettera in Malesia, tre mesi dopo la riunione della Linnean Society.

Le circostanze di questo annuncio sono state al centro di un ampio dibattito storico, alimentato soprattutto dal sospetto che Darwin si fosse potuto appropriare delle idee di Wallace e che, verosimilmente secondo alcuni, avesse potuto ricevere la lettera di Wallace molti giorni o perfino settimane prima di consultare Lyell. L'episodio, inoltre, solleva problemi di etica in campo scientifico e dà adito al sospetto che i membri dell'élite scientifica, di fronte alla rivendicazione da parte di un personaggio sconosciuto, privo di credenziali e di una solida posizione sociale, abbiano fatto quadrato attorno a uno di loro (Darwin) appoggiando la sua rivendicazione di 'proprietà' intellettuale della nuova teoria. Esiste una consistente letteratura minore a sostegno dell'ipotesi che Wallace sia stato sfruttato.

Darwin e Wallace presero atto della delicatezza delle rispettive situazioni e si comportarono generosamente, da gentiluomini, come imponevano le norme della società vittoriana. Intrattennero un civile scambio di lettere sulla teoria e la sua diffusione in Gran Bretagna e, dopo il ritorno di Wallace in Inghilterra nel 1862, divennero amici, conservando una sincera stima, basata sull'ammirazione l'uno per le doti intellettuali dell'altro e sul rispetto dei reciproci lavori. Le loro teorie dell'evoluzione differivano in modo sostanziale su alcuni punti. La cornice entro cui Wallace aveva inquadrato la sua teoria prevedeva che una nuova varietà rimpiazzasse la specie dalla quale aveva avuto origine, ossia che avvenisse la sostituzione di un insieme di individui (popolazione) da parte di un altro insieme, meglio adattato; Darwin, invece, si occupò quasi esclusivamente degli

individui e non dei gruppi. Wallace sosteneva inoltre che non si dovessero stabilire analogie fra animali domestici e animali selvatici in quanto i primi, essendo assai distanti dal loro ambiente naturale, non possono rappresentare una fonte legittima di informazioni sugli organismi selvatici; viceversa la teoria di Darwin si fondava proprio su tale analogia. Questi due punti non furono mai discussi in modo approfondito dai due scienziati che, in seguito, dibatterono per lettera altri aspetti delle rispettive teorie. Per esempio, non si trovarono mai d'accordo sulla selezione sessuale né sulle origini adattive della colorazione protettiva. In seguito Wallace rivelò che l'espressione 'selezione naturale' non gli piaceva e nel 1868 convinse Darwin ad adottare quella di 'sopravvivenza del più adatto'. Più tardi emerse tra i due anche un'altra differenza sostanziale circa l'origine delle facoltà mentali umane e le loro teorie finirono per divergere rispetto alla capacità della selezione naturale di spiegare la genesi evolutiva dell'uomo.

Dopo il duplice annuncio del 1858 alla Linnean Society, Darwin decise di dare alle stampe la sua teoria il più rapidamente possibile. Preparò una versione ridotta del manoscritto *Natural selection*, intitolata *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, e nel novembre del 1859 ne concordò la pubblicazione con l'editore londinese John Murray. Alla prevendita libraria, da lui organizzata il 22 novembre di quello stesso anno, le prenotazioni superarono di molto le 1250 copie previste per la prima edizione, costringendo Darwin a cominciare immediatamente la collazione delle correzioni in vista di una seconda edizione. Il giorno della prevista data di pubblicazione, giovedì 24 novembre, Darwin si trovava a Ilkley, nello Yorkshire, e fece ritorno a casa soltanto due settimane più tardi. La seconda edizione (o, più esattamente, una ristampa corretta) fu pubblicata nel gennaio del 1860. Data la brevità dell'intervallo di tempo trascorso fra le due edizioni, queste sono spesso confuse fra loro. L'epigrafe della prima edizione contiene soltanto due citazioni, una di William Whewell e una di Francis Bacon, mentre quella della seconda edizione comprende anche una citazione del teologo Joseph Butler. La differenza più importante consiste nell'aggiunta di un paragrafo finale, nella prima edizione, Darwin parlava dell'origine della vita in termini strettamente laici, mentre nella seconda aggiunse alcune osservazioni di carattere apertamente religioso, tra le quali il suggerimento, avanzato in una lettera indirizzatagli dal reverendo Charles Kingsley, sulla possibile concezione di un Creatore che consentisse alle specie di "generare sé stesse" e l'affermazione che le prime forme organiche avevano avuto vita dal "soffio del Creatore". In tal modo, Darwin mostrava di non volere essere preso per ateo; come scrisse nelle sue memorie, all'epoca pensava di meritare di essere considerato un teista.

Se da un lato Darwin definiva questo libro 'una lunga argomentazione', resa molto incisiva dalla drastica condensazione del copioso manoscritto *Natural selection*, dall'altro lato riteneva che *On the origin of species* soffrisse dell'inevitabile omissione di molti dettagli pazientemente accumulati e di molte citazioni di fonti; egli considerò sempre quest'opera come un 'compendio' obbligato della sua teoria e per molti anni coltivò il progetto di pubblicare il lungo manoscritto originale, la cui stesura era stata bruscamente interrotta dalla lettera di Wallace. Parte di quel manoscritto fu edita in forma riveduta nel 1868 con il titolo *The variation of animals and plants under domestication* e ulteriori brani comparvero in seguito in altre pubblicazioni. Nel complesso, tuttavia, è senza dubbio vero che Darwin fu travolto dagli avvenimenti e che la sua teoria fu destinata a essere conosciuta dal pubblico mediante numerose riedizioni di *On the origin of species*, piuttosto che attraverso qualsiasi altra sua opera, eccezion fatta, forse, per *The descent of man and selection in relation to sex* (1871).

Nell'opera *On the origin of species* è sviluppato un ragionamento molto stringente, formulato in termini genericamente induttivi (secondo alcuni, si tratta di una teoria ipotetico-deduttiva), che può essere considerato più appropriatamente di tipo probabilistico. Dal punto di vista concettuale, l'opera è divisa in due parti; nella prima metà sono esposti i 'fatti' palesi, seguiti dalla presentazione della teoria nel quarto capitolo, nel resto del libro è invece descritto il modo in cui la teoria consente di spiegare aspetti fondamentali della biologia quali l'embriologia, la classificazione, la paleontologia e

la distribuzione geografica. L'argomentazione di Darwin procede esclusivamente per analogia, senza il sostegno di prove (non necessarie in questo tipo di teoria).

Darwin, tuttavia, presentò di proposito numerosi casi in cui la selezione naturale, una volta accettata, avrebbe potuto fornire una spiegazione convincente e pratica di una vasta gamma di fenomeni osservabili in biologia. La teoria darwiniana dell'evoluzione attraverso la selezione naturale afferma che la progenie di tutte le specie è costretta a competere duramente per la sopravvivenza. Gli individui che sopravvivono tendono a incorporare qualche carattere favorevole, sia pure minimo, e tali variazioni vengono trasmesse per via ereditaria alla nuova generazione. Ne consegue che ogni generazione successiva sarà meglio adattata all'ambiente rispetto a quella precedente, sebbene non si possa parlare di una tendenza necessaria verso il miglioramento in senso assoluto. Tale processo continuo e graduale è il principio che sottende l'evoluzione della specie.

La selezione naturale era solamente un aspetto del vasto schema intellettuale di Darwin, il quale introdusse anche il concetto che tutti gli organismi correlati discendono da antenati comuni, fornendo inoltre argomenti a sostegno dell'antica tesi che la Terra stessa non è statica bensì in evoluzione. Darwin espone la sua teoria in questi termini:

Se in condizioni mutevoli di vita gli esseri viventi presentano differenze individuali in quasi ogni parte della loro struttura, e ciò non è discutibile; se a cagione del loro aumento numerico in progressione geometrica si determina una severa lotta per la vita

in qualche età, stagione o anno, e ciò certamente non può essere discusso; allora, considerando la infinita complessità delle relazioni di tutti gli esseri viventi fra di loro e con le loro condizioni di vita, la quale fa sì che un'infinita diversità di struttura, costituzione e abitudini sia per essi vantaggiosa, sarebbe un fatto quanto mai straordinario che non avessero mai avuto luogo tante variazioni utili nell'uomo. Ma se mai si verificano variazioni utili a un qualsiasi essere vivente, sicuramente gli individui così caratterizzati avranno le migliori probabilità di conservarsi nella lotta per la vita; e per il saldo principio dell'eredità, essi tenderanno a produrre discendenti analogamente caratterizzati. Questo principio della conservazione, o sopravvivenza del più adatto, l'ho denominato selezione naturale. [...] La selezione naturale conduce anche alla divergenza dei caratteri; infatti quanto più gli esseri viventi divergono nella struttura, nelle abitudini e nella costituzione, tanto più grande è il numero di essi che può trovar da vivere in un'area – della qual cosa vediamo la dimostrazione osservando gli abitanti di una qualsiasi piccola zona, e le produzioni naturalizzate in terre straniere. Perciò durante la modificazione dei discendenti di una qualsiasi specie, e durante la lotta incessante di tutte le specie per aumentare il numero, quanto più differenziati divengono i discendenti, tanto maggiore sarà la loro probabilità di successo nella battaglia per la vita. Così le piccole differenze che distinguono le varietà della stessa specie tendono regolarmente ad aumentare, fino a uguagliare le più grandi differenze fra le specie dello stesso genere, o anche di generi distinti. [...] In base a questi principî, si possono spiegare la natura delle affinità e le distinzioni, generalmente ben definite, fra gli innumerevoli esseri viventi di ogni classe in tutto il mondo. (Darwin 1859 [1959, pp. 140-142])

Nella polemica suscitata dalla pubblicazione, una delle questioni più dibattute fu quella della validità scientifica del metodo seguito da Darwin. Qualche anno più tardi, John S. Mill lo definì un'ipotesi legittima. Un aspetto insolito del libro è che Darwin vi incluse un capitolo sulle 'difficoltà della teoria', nel quale affronta quei problemi riguardanti l'evoluzione che più facilmente potevano porsi al lettore, come l'assenza di stadi intermedi nei reperti fossili, i meccanismi sconosciuti della trasmissione ereditaria di caratteri mentali quali l'istinto e la difficoltà di raffigurarsi la graduale evoluzione di organi complessi come l'occhio. Questo capitolo piacque alla maggior parte dei recensori, che lo considerarono un segno della modestia e dell'onestà di Darwin, tuttavia non bisogna sottovalutarne l'intento strategico: egli scelse, infatti, solamente i problemi ai quali era in grado di dare una risposta,

seppure esitante. Limitando la scelta a quelli di natura biologica, evitò di proposito di affrontare le due questioni principali che si poneva la gran parte dei suoi lettori, cioè quelle riguardanti le conseguenze della teoria evoluzionistica sulle origini dell'uomo e il ruolo di Dio in Natura. Indubbiamente Darwin accenna in qualche passo agli esseri umani come esempi di questo o quell'altro fenomeno biologico, per esempio quando parla della presenza nell'uomo di un organo rudimentale come l'appendice ma non va oltre nella discussione. Se da una parte Darwin desiderava che le sue tesi non fossero considerate né troppo rivoluzionarie, né apertamente contrarie ai dogmi della Chiesa, dall'altra parte *On the origin of species* presupponeva implicitamente che si dovesse abbandonare il racconto biblico della Creazione dal momento che molto probabilmente la specie umana era emersa in un lontano passato da un'altra specie animale (le scimmie). Nelle conclusioni Darwin afferma che, se si accetta il suo punto di vista, anche soltanto in parte, "verrà fatta luce sull'origine dell'uomo". Come è noto, la polemica suscitata dalla pubblicazione del libro si incentrò principalmente proprio sulla tesi di una possibile discendenza dalle scimmie e sull'apparente confutazione della tradizione biblica di Adamo ed Eva.

5. Le opere successive

Darwin passò il resto della vita ad approfondire diversi aspetti delle questioni sollevate nella sua opera principale. Nei libri successivi, tra cui *The variation of animals and plants under domestication*, *The descent of man* e *The expression of the emotions in man and animals* (1872), sono affrontati in maniera particolareggiata temi che in *On the origin of species* erano stati omessi o limitati a brevi paragrafi. Egli, inoltre, revisionò a più riprese e in maniera estesa la sua opera sull'origine delle specie, tenendo conto delle critiche pertinenti sollevate dai lettori e modificando su alcuni punti le proprie opinioni, con particolare riguardo alla possibilità della trasmissione ereditaria dei caratteri acquisiti. Nel corso delle edizioni successive egli arrivò gradualmente ad ammettere la possibilità che l'ambiente potesse stimolare negli organismi viventi alcune modificazioni suscettibili di essere trasmesse per via ereditaria, soprattutto nel caso delle abitudini e del comportamento degli animali. A questa svolta contribuirono concretamente le ricerche nel campo dell'ereditarietà, delle espressioni degli animali e della selezione sessuale svolte per i libri da lui scritti in seguito. Su sollecitazione di Wallace, inoltre, Darwin cominciò a impiegare l'espressione di Herbert Spencer 'sopravvivenza del più adatto' e, meno spesso, il termine 'evoluzione' in senso moderno. L'ultima edizione riveduta da Darwin stesso fu la sesta (1872).

Il primo libro che Darwin pubblicò dopo *On the origin of species* fu uno studio sulle orchidee. Le piante avevano sempre rivestito la stessa importanza degli animali nelle sue teorie: molti argomenti a favore dell'adattamento, della variazione e della discendenza avanzati nella sua opera principale si imperniavano sulle sue prime ricerche di botanica, in particolare quelle sulla fertilizzazione e sulla distribuzione geografica delle piante; in qualità di collaboratore stabile del "Gardeners' Chronicle" egli inviò numerosi articoli di argomento botanico alla Linnean Society di Londra. Dopo la pubblicazione di *On the origin of species* svolse approfondite indagini nel campo dei processi biologici delle piante e del loro adattamento. Con la stesura del saggio *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects* (1862) compì quella che egli stesso definì "una manovra di aggiramento del nemico", nel senso che il libro gli permetteva di affrontare la questione dell'esistenza di un piano in Natura; invece di presumere che gli apparati di cui fanno mostra i fiori dell'orchidea fossero esempi di un piano divino e rappresentassero il perfetto adattamento della pianta alla funzione riproduttiva, Darwin sostenne che erano derivati dalla modificazione di parti preesistenti, che originariamente svolgevano altre funzioni. Il libro fu lodato dai botanici ma ebbe scarso successo commerciale.

Il successivo lavoro di una certa importanza fu anch'esso trascurato dal pubblico che invece attendeva

con impazienza qualche scritto sull'origine dell'uomo e sulla sua discendenza dalla scimmia. Nei due volumi di *The variation of animals and plants under domestication* erano enunciati in modo esauriente gli argomenti sui quali si fondavano le teorie della sua opera principale, fornendo la prova schiacciante dell'ubiquità della variazione. L'intenzione dell'autore era anche quella di ribattere le critiche mossegli da Lyell e Gray, i quali sostenevano che le variazioni non si verificavano per puro caso ma erano guidate dalla provvidenza. Darwin dimostrò che gli allevatori selezionavano le caratteristiche da una vasta gamma di variazioni minime casuali e fornì numerosi esempi delle cause di variabilità, tra i quali l'influsso diretto delle condizioni di vita, gli effetti dell'uso e del disuso, la reversione, la trasformazione, la dominanza e la crescita correlata. Secondariamente, in *Variation* affrontava in maniera esplicita la critica fondamentale mossa alla sua opera principale, secondo la quale non era stato in grado di fornire una spiegazione adeguata dell'ereditarietà e aveva potuto affermare con sicurezza soltanto che le variazioni si verificavano e che spesso erano ereditarie. Per spiegare in che modo le caratteristiche fossero trasmesse dai genitori ai figli, Darwin elaborò, come ipotesi di lavoro, il concetto di 'pangenesi', secondo il quale ogni parte dell'organismo del genitore diffonde minuscole particelle, dette 'gemmule', che circolano nel corpo e si raccolgono negli organi sessuali per essere trasmesse durante la riproduzione. Dal momento che ricevono le gemmule dai due genitori, e quindi indirettamente anche dagli antenati, i figli somigliano in misura più o meno marcata a entrambi. Alcune caratteristiche restano latenti mentre altre, forse trasmesse da generazioni precedenti, diventano evidenti. Questa teoria consentiva a Darwin di spiegare molti di quegli aspetti singolari dell'ereditarietà che aveva osservato nelle razze domestiche, per esempio i caratteri ancestrali, quelli che saltano una generazione, i meccanismi che determinano il ritorno a un 'tipo selvatico' e la manifestazione di alcune caratteristiche soltanto in alcuni momenti del ciclo vitale. Tra le molte critiche mosse all'ipotesi di Darwin, la più carica di conseguenze fu quella rivoltagli dal cugino Francis Galton, che trasfuse nei conigli di razza pura il sangue di altre varietà, allo scopo di evidenziare quali caratteri fossero ereditati nella progenie. Galton sperava in realtà di avvalorare l'ipotesi di Darwin ma finì per dimostrare, suo malgrado, che il sangue non conteneva le cosiddette 'gemmule'. Darwin negò tuttavia che la sua ipotesi implicasse necessariamente la presenza delle gemmule nel sangue. Nel 1867, un'altra obiezione fu sollevata da Fleeming Jenkin, il quale sostenne che, se il meccanismo ereditario provocava sempre un mescolamento delle caratteristiche, non era possibile che la selezione naturale conservasse le varianti individuali favorevoli. Qualsiasi variazione emersa in una popolazione in cui gli individui fossero in grado di accoppiarsi liberamente era destinata a essere sopraffatta e sarebbe rapidamente scomparsa. Nonostante l'ipotesi della pangenesi, questa obiezione creò serie difficoltà a Darwin. Soltanto più tardi, con l'insistenza di Moritz Wagner sul ruolo dell'isolamento geografico nel processo di evoluzione (un concetto anch'esso derivato dal lavoro di Darwin), il problema del mescolamento sembrò risolversi. Benché il suo interesse per l'ereditarietà non si fosse affievolito, Darwin non parlò più di pangenesi. Negli ultimi anni della sua vita, ebbe la soddisfazione di veder ripreso da August Weismann il suo concetto di gemmula (pangene) come fattore della trasmissione ereditaria; le sue ipotesi, sebbene generalmente ignorate dagli storici della genetica, costituiscono un importante contributo alla teoria particellare dell'ereditarietà.

Nel 1868 Darwin cominciò la stesura di un trattato in due volumi intitolato *The descent of man*. Sentendosi rimproverato per non aver svelato la propria opinione sulle origini dell'uomo, dapprima pensò di inserire un capitolo sul genere umano in *Variation*, ma in seguito rinunciò al progetto e decise di affrontare l'argomento in un libro a parte. Nonostante il titolo, meno della metà dell'opera riguarda il genere umano; i due terzi circa sono dedicati alla descrizione della selezione sessuale nel regno animale, tanto che Wallace si lamentò affermando che in realtà si trattava di due libri e non di uno. Il concetto di selezione sessuale, però, era significativo per due motivi. In primo luogo, rispondeva alle critiche di coloro che consideravano la bellezza della Natura come una manifestazione

dell'estetica divina, che non poteva essere spiegata naturalmente. In secondo luogo, come suggerì Darwin, l'ipotesi della selezione sessuale spiegava molti caratteri adattivi e numerose tendenze evolutive che non erano assolutamente essenziali per la sopravvivenza di un organismo. Questo tipo di selezione implicava in molti casi una scelta; per esempio, se per riprodursi la femmina del pavone sceglieva, come era probabile, i maschi con le code più grandi o più appariscenti, era verosimile che dall'unione nascessero maschi con code più grandi e femmine che preferivano tale tipo di maschio. Così, con il passare delle generazioni, i maschi con le code più grandi si sarebbero trovati avvantaggiati sul piano della riproduzione; di per sé, la coda non conferiva alcun vantaggio adattivo nella lotta per l'esistenza. In tal modo Darwin si servì della selezione sessuale per spiegare le differenze osservate tra caratteri sessuali secondari degli animali (corna, barba, ecc.), compresa la mancanza di colori vivaci nel piumaggio delle femmine di molti uccelli, opinione, quest'ultima, non condivisa da Wallace.

Darwin fece ricorso a questa ipotesi anche per spiegare l'origine della diversità umana (secondo la sua terminologia: le razze umane). Affermò che gli esseri umani discendevano da antenati simili alle scimmie e descrisse il processo di differenziazione del genere umano in quelle che all'epoca erano considerate cinque o più razze biologiche. Il guerriero più valoroso, a capo di una tribù 'primitiva', ipotizzava Darwin, poteva scegliere la donna che preferiva e probabilmente era guidato in questa scelta da una sua idea di bellezza o di utilità. Se ciò si verificava ripetutamente, certe caratteristiche (per es., il colore della pelle, il tipo di capelli o l'abilità manuale) tendevano a conservarsi e a divenire più marcate all'interno della popolazione. Darwin incluse nel sistema anche molti tratti mentali, per esempio i sentimenti materni, il coraggio, l'ingegnosità tecnica e le facoltà intellettuali. Questo processo portava, con il passare del tempo, alla formazione di popolazioni locali distinte, dotate di tratti caratteristici. In questo contesto, Darwin non mise mai in discussione le basi biologiche della superiorità maschile; il suo punto di vista sulla divisione sessuale del lavoro e sulla superiorità del maschio era del tutto conforme alla mentalità dell'epoca. Le sue argomentazioni fornivano una base biologica alla struttura sociale esistente. Durante la stesura dell'opera le opinioni di Wallace riguardo allo sviluppo mentale dell'uomo presero una strada completamente diversa da quelle di Darwin. Nel 1869 Wallace, convertitosi allo spiritualismo, interpretava l'evoluzione del cervello umano come una premessa indispensabile alla nascita della civiltà, attribuendole un'origine spirituale. Gli effetti della selezione naturale si limitavano a suo avviso ai primi stadi dello sviluppo fisico delle razze umane. Darwin, costernato, gli scrisse: "Spero che non abbiate assassinato del tutto la nostra creatura".

In *The descent of man*, Darwin delinea inoltre un preciso albero genealogico del genere umano, che in definitiva evidenzia l'affinità dell'uomo con le scimmie del vecchio mondo, espone le sue idee sulle origini evoluzionistiche della moralità e della religione e illustra quegli aspetti in cui l'uomo conserva ancora nella sua struttura corporea lo stampo indelebile delle sue origini umili: "Senza dubbio i primi progenitori dell'uomo erano coperti di peli, la barba era attribuito di entrambi i sessi, potevano muovere le orecchie, che erano appuntite, e avevano una coda con la relativa muscolatura. [...] Il piede, a giudicare dalla condizione del pollice nel feto, era prensile, e i nostri progenitori erano indubbiamente abituati a vivere sugli alberi, in zone calde e boschive" (Darwin 1871, I, p. 206).

La pubblicazione di quest'opera diede vita a un ampio dibattito sull'evoluzione; in un anno furono vendute oltre 5000 copie, dando origine a innumerevoli caricature, articoli e recensioni. Una seconda edizione uscì nel 1874 e durante la vita di Darwin fu tradotta in otto lingue.

In seguito Darwin pubblicò un libro sulle espressioni causate dalle emozioni negli uomini e negli animali, sulla base di osservazioni piuttosto sofisticate per quell'epoca. Egli invitò il fotografo Oscar Rejlander a effettuare alcuni studi comparativi sul riso e sul pianto e consultò il fisiologo francese Guillaume Duchenne riguardo ai suoi esperimenti elettrici sui muscoli facciali. Ritenendo che le espressioni acquisite si potessero 'fissare' per abitudine, Darwin si espresse più esplicitamente di quanto non avesse fatto mai in passato sull'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Sebbene la sua analisi

sia oggi in gran parte superata e, secondo i criteri scientifici attuali, appaia inconsciamente contaminata da un forte antropomorfismo, egli era convinto che esistesse una continuità evolutiva fra le espressioni (e quindi la vita mentale) degli animali e degli esseri umani e che negli animali fossero riscontrabili tracce di tutte le emozioni umane, compresa la moralità. In questo senso *The expression of the emotions in man and animals* porta a compimento il ciclo di scritti darwiniani sull'evoluzione. In seguito Darwin pubblicò numerose opere di scarso rilievo su argomenti di botanica. Stabilì per via sperimentale che l'incrocio delle specie conferiva alle piante un vantaggio selettivo, misurato di solito contando o pesando i semi; per queste ricerche fece affidamento sui risultati sperimentali di ibridizzazione delle piante ottenuti da Carl Friedrich von Gärtner, da Gottlieb Kölreuter e più tardi da Karl Wilhelm von Nägeli. In *The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom* (1876) dimostrò statisticamente che le piante risultanti dagli incroci erano più vigorose rispetto a quelle semenzali ottenute con l'autofecondazione e che quindi avevano più probabilità di sopravvivere e di prosperare. Continuò anche a indagare sulla possibilità che la differenziazione sessuale nelle piante fosse il risultato dell'evoluzione da uno stadio di ermafroditismo originario. Studiò le due varietà di primula, lunga e corta, e concluse che l'incrocio ne aumentava la fertilità. Questi esperimenti e altri ancora furono l'oggetto di articoli inviati alla Linnean Society e pubblicati in seguito in *The different forms of flowers on plants of the same species* (1877).

Darwin studiò, inoltre, il tropismo delle piante rampicanti, i risultati furono pubblicati nel 1865 in una monografia della Linnean Society e di nuovo nel 1875, con lo stesso titolo, *The movements and habits of climbing plants*; ipotizzò che la particolare forma di adattamento dei rampicanti ne favorisse la sopravvivenza in un ambiente caratterizzato da una fitta vegetazione. Con l'aiuto del figlio Francis, investigò l'influsso della gravità, dell'umidità e della luce sui movimenti di steli, foglie e radici.

Riteneva infatti che la selezione naturale intensificasse e diversificasse la tendenza ereditaria delle piante a muoversi. La sua interpretazione del geotropismo (la reazione delle radici alla gravità), esposta in *The power of movement in plants* (1880), contraddiceva i risultati di Julius von Sachs. Le sue osservazioni, raccolte con metodi artigianali e un po' antiquati, contrastavano con i risultati della nuova ricerca fisiologica condotta in laboratorio, sempre più diffusa in Germania.

Verso la fine della sua vita Darwin scrisse per la famiglia, in tempi successivi (1876, 1879 e 1881), una breve autobiografia, *Recollections of the development of my mind and character*. In essa ribadiva francamente che, in materia di fede, si considerava agnostico (secondo l'espressione coniata di recente da Huxley) e che riteneva la dottrina della dannazione eterna dei non credenti meritevole essa stessa di condanna. Per rispetto della moglie Emma Darwin, questo e altri brani furono omessi quando l'autobiografia fu pubblicata per la prima volta in *The life and letters of Charles Darwin* (1887).

Darwin compose un breve profilo biografico del nonno Erasmus Darwin, pubblicato in Germania nel 1879, che quando fu tradotto in inglese suscitò un'aspra polemica con Samuel Butler, secondo il quale parte del proprio lavoro era stato usato senza il suo consenso. L'ultimo libro importante fu *The formation of vegetable mould through the action of worms* (1881), nel quale Darwin riaffermava ancora una volta l'importanza degli effetti cumulativi di innumerevoli piccoli cambiamenti. La straordinaria importanza della sua opera fu riconosciuta dai contemporanei: insignito di molte onorificenze, fu chiamato a far parte di numerose società, comprese la Deutsche Akademie der Naturforscher (Accademia Tedesca dei Naturalisti) nel 1857 e l'Académie des Sciences nel 1878. Darwin si spense a Downe il 19 aprile 1882 e fu sepolto nell'Abbazia di Westminster, a Londra.

Evoluzione

Enciclopedia del Novecento (1977)

di Giuseppe Montalenti, Luigi L. Cavalli-Sforza

EVOLUZIONE

L'evoluzionismo nella cultura del XX secolo di Giuseppe Montalenti

sommario: 1. Introduzione. 2. Incertezze sui meccanismi dell'evoluzione. 3. Le teorie evoluzionistiche antidarwiniane: a) il neolamarckismo; b) il mutazionismo; c) le teorie preformistiche. 4. Le posizioni antievoluzionistiche. 5. Il darwinismo e le scienze sociali. 6. La sintesi moderna. □ Bibliografia.

1. Introduzione

La pubblicazione dell'opera di Ch. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection* (London 1859), rappresenta l'inizio di una rivoluzione del pensiero moderno paragonabile per profondità e importanza alla rivoluzione copernico-galileiana. Non soltanto perché fondando su solide basi il concetto di evoluzione biologica (che era stato più o meno chiaramente espresso da molti precursori, di cui il più importante è J.-B. de Lamarck) il Darwin proietta in una dimensione temporale, cioè storica, tutti i fenomeni biologici, compresa la comparsa e l'evoluzione dell'uomo; ma anche e soprattutto perché, con l'introduzione del concetto e la dimostrazione dell'opera della selezione naturale, fornisce lo strumento per una interpretazione scientifica dei processi biologici, e per la risoluzione dell'antico problema del finalismo che è loro inerente.

Non fa quindi meraviglia che la nuova teoria abbia destato, fin dalla sua prima comparsa, un enorme interesse, suscitando viva commozione in una larga cerchia di pubblico. Commozione fatta di entusiastici consensi da parte di coloro che trovavano in essa la possibilità di una interpretazione razionale, in una visione unitaria, dei molti fatti che le scienze biologiche erano venute scoprendo, descrivendo, classificando, e che, in mancanza di una visione teorica esplicativa generale, rimanevano sterili acervi d'erudizione, cui non si sapeva dare altro valore se non quello della testimonianza di un disegno mirabile predisposto da una volontà trascendente, e perciò non analizzabile in termini scientifici; commozione dovuta invece al disagio e al dissenso di coloro che vedevano in questa dottrina una grave minaccia contro la concezione tradizionale del mondo, della sua origine divina, contro i fondamenti della struttura sociale dell'uomo moderno, del suo sistema morale, contro la rassicurante certezza di un pensiero e di una volontà assoluti esistenti al di fuori di noi.

Durante i decenni successivi alla comparsa dell'*Origine delle specie* e fino agli inizi del sec. XX si susseguirono le controversie, che spesso assunsero la veste di accese polemiche, non di rado esorbitanti dallo stretto ambito scientifico. Furono eseguiti alcuni esperimenti, come quelli di A. Weismann, intesi a saggiare la validità della teoria lamarckiana dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti, o quelli di F. Galton (iniezione di sangue fra due razze diverse di conigli); ma praticamente non si giunse, alla fine del sec. XIX, a porre il problema evoluzionistico su un solido terreno sperimentale.

2. Incertezze sui meccanismi dell'evoluzione

Da un lato i dati della paleontologia, dell'anatomia e dell'embriologia comparate, della biogeografia, e di altre discipline biologiche dimostravano con sempre maggiore e incontrovertibile evidenza il panorama dell'evoluzione come processo storico svoltosi nel corso dei millenni sul nostro pianeta, talché risultò impossibile, irragionevole, voler negare il fatto dell'evoluzione, come avevano tentato di fare alcuni dei primi contraddittori di Darwin. Dall'altro però tutti i tentativi per riconoscerne e dimostrarne in modo soddisfacente il meccanismo erano falliti. Ancora nel 1931 M. Caullery nel frontespizio del suo libro *Le problème de l'évolution* poneva il motto: "Le fait de l'évolution s'impose; seul son mécanisme demeure incertain".

A causa di queste incertezze e del movimento filosofico antimeccanicistico e antipositivistico, che si sviluppò alla fine del secolo scorso e al principio del presente, si fece strada un'ondata di scetticismo nei riguardi della dottrina evoluzionistica: parecchi biologi si espressero in termini piuttosto dubbiosi sul valore della teoria e delle 'prove' su cui essa si fonda. Le quali non potevano essere che prove indiziali, mancando la sola dimostrazione inconfutabile, cioè la testimonianza di un uomo che avesse potuto seguire e registrare tutti gli stadi della storia evolutiva, dalla prima comparsa degli esseri viventi sulla Terra, fino ad oggi. Ancora nel 1929 un biologo francese buon conoscitore dell'anatomia comparata, L. Vialleton, poteva scrivere un libro dal titolo: *L'origine des êtres vivants: l'illusion transformiste*. Altri biologi, naturalmente, tenevano posizioni opposte, ed erano molti e validi; citiamo fra tutti Th. H. Morgan, il fondatore della teoria cromosomica dell'eredità, che nel 1915-1916 tenne una serie di conferenze sul tema: *A critique of the theory of evolution*, che furono poi pubblicate con il titolo: *Evolution and genetics* (v. Morgan, 1925). Ma si deve convenire che le possibilità di spiegare il meccanismo dell'evoluzione in termini suscettibili di dimostrazione scientifica erano ancora scarse.

La reazione contro il materialismo e il positivismo, le correnti che portarono al risorgere delle concezioni filosofiche idealistiche e spiritualistiche si appropriarono dei dubbi, delle incertezze, delle critiche, li tramutarono in certezza, e ne fecero armi contro i sistemi che volevano combattere. A ciò si aggiunsero i sempre vivi sentimentalismi antievoluzionistici originati da una viscerale repugnanza per la genealogia animalesca dell'uomo e la preferenza per una sua derivazione da esseri spiritualmente superiori.

E così si diffuse l'opinione che l'evoluzione fosse una brillante teoria biologica, che non aveva trovato dimostrazione sicura, che aveva fatto il suo tempo, e non era più considerata valida nemmeno dai naturalisti.

Un altro atteggiamento di vari biologi fu di contrapporre alla selezione naturale diverse interpretazioni di altro tipo. La selezione naturale fu infatti criticata da diversi punti di vista. Tale ipotesi risultava molto ostica ad alcuni, perché troppo crudamente meccanicistica: essa veniva presentata come un mero giuoco del caso, e questo non sembrava sufficiente a dar ragione dell'armonica complessità degli esseri viventi e delle loro funzioni.

Altri opponevano il fatto che la selezione, in quanto sceglie caratteri favorevoli in un dato ambiente ed elimina quelli sfavorevoli, può agire soltanto su caratteri che abbiano già un significato funzionale ben deciso, e non può avere alcuna efficacia su strutture appena abbozzate e non ancora funzionali. Se la selezione favorisce un essere alato rispetto a uno atterro, essa deve trovarsi di fronte a un individuo provvisto di ali funzionanti e non di moncherini che non servono per volare. Una semplice lamella che non fosse dotata della muscolatura e della innervazione necessaria a consentirle di battere l'aria ritmicamente non rappresenterebbe alcun vantaggio per l'individuo che ne è provvisto, e non potrebbe quindi dare presa alla selezione ed essere per questa via ulteriormente sviluppata e perfezionata. Una risposta a questa critica si trova in V. B. Wigglesworth (v., 1973).

La selezione, o cernita naturale, avrebbe quindi una funzione piuttosto negativa, di eliminazione, anziché creativa, o promotrice di nuove strutture e di ulteriore complessità. Inoltre, argomentavano alcuni, la selezione non può produrre il mirabile, finissimo adattamento degli organismi all'ambiente

in cui vivono, in base al quale il Lamarck aveva costruito il primo coerente sistema evoluzionistico, fondato sull'ipotesi dell'azione dei fattori esterni sugli organismi in quanto determinanti variazioni ereditarie congruenti con le necessità imposte dall'ambiente.

3. Le teorie evoluzionistiche antidarwiniane

Sorsero così ed ebbero un certo seguito, alla fine del sec. XIX e agli inizi del XX, altre teorie sulle cause che determinano l'evoluzione, in opposizione a quella darwiniana, la quale, con il nome di neodarwinismo era stata riproposta e sostenuta da A. Weismann e da vari altri biologi. Esse possono classificarsi in tre gruppi: teorie neolamarckiane, mutazionismo, teorie preformistiche.

a) Il neolamarckismo

Lo zoologo tedesco E. Haeckel trasse dall'oblio in cui erano cadute le opere di Lamarck (peraltro note al Darwin, che le cita) e ne ripropose il tema principale: l'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Questa teoria, con il nome di neolamarckismo, ebbe molto seguito, non soltanto in Francia, patria del Lamarck, ma in molti altri paesi. Nel ripresentarla per lo più non si tenne conto del fatto che il Lamarck aveva anche postulato, oltre alla capacità dell'ambiente di determinare la comparsa di caratteri ereditari, anche una tendenza interna degli organismi al perfezionamento. Questo principio ricollega il lamarckismo originale alle teorie preformistiche di cui si farà parola fra poco.

Il principio lamarckiano della ereditarietà dei caratteri acquisiti ha sempre trovato molto consenso non soltanto da parte degli allevatori di animali e dei coltivatori di piante, ma nel pubblico in generale e anche fra i biologi. Anche il Darwin, nelle edizioni dell'Origine successive alla prima, nel tentativo di riconoscere le cause che producono la variabilità ereditaria, diede un certo peso all'azione dell'ambiente, sempre però con il presupposto che i caratteri così originati cadessero poi sotto il vaglio della selezione.

Per dirimere la questione della possibilità che l'ambiente determini la comparsa di caratteri ereditari, tramite il ben noto principio lamarckiano dell'uso o non uso di un organo (talvolta espresso in forma paradossale: "la funzione crea l'organo"), era necessario sperimentare. Ma è difficile istituire esperimenti probativi, sia perché è impresa assai ardua dimostrare una proposizione negativa e darle valore generale, sia perché in genere si ignora se gli animali e le piante su cui si sperimenta contengano già nel proprio patrimonio genetico caratteri che potrebbero erroneamente attribuirsi all'azione dell'ambiente. Per fare un esempio, se da una cagna cui sia stata mozzata la coda nasce un cucciolo privo di coda, non è dato sapere se esso sarebbe nato egualmente ecaudato dalla stessa madre, se questa non avesse subito l'amputazione. Si sa oggi infatti che il carattere ' assenza di coda' esiste in molti Mammiferi come gene recessivo, che si manifesta quando con la fecondazione si realizza la condizione omozigote, e ciò indipendentemente da qualsiasi azione di fattori ambientali sul corpo materno.

Esperimenti per dimostrare l'attendibilità o la fallacia dell'ipotesi lamarckiana furono fatti come si è detto da A. Weismann (v., 1892) il quale amputò la coda ai topolini per parecchie generazioni successive e osservò che mai si verificava nella discendenza alcuna riduzione o scomparsa della coda. L'esperimento cruciale e chiarificatore fu eseguito da W. Johannsen (v., 1903) su ' linee pure' di fagioli, cioè su ceppi d'individui discendenti tutti da un unico progenitore per successive autofecondazioni. Nelle linee pure la variabilità genetica è praticamente eliminata; su questo materiale il Johannsen poté quindi dimostrare con certezza che le variazioni prodotte dall'ambiente non sono ereditarie. Questi esperimenti e molti altri fatti successivamente su diversi organismi hanno dato risultati concordi, che dimostrano la fallacia della teoria che variazioni prodotte da fattori ambientali sul ' soma', cioè nel corpo degli organismi, si ripercuotano nel ' germe', cioè nelle cellule

destinate a dare origine alla discendenza. Le variazioni somatiche originate in questo modo, chiamate 'modificazioni' o 'somazioni', non sono trasmissibili per via ereditaria, si spengono con la morte del soma.

Nonostante le dimostrazioni della fallacia del principio lamarckiano, questo fu ancora ammesso da alcuni studiosi di biologia pura e applicata, in base a considerazioni teoriche sostenute da esperimenti male impostati e male eseguiti. Ciò prova che questa interpretazione è fortemente radicata nella mente umana, in quanto costituisce una spiegazione molto semplice dei fenomeni di adattamento all'ambiente, nonché dell'evoluzione.

Tant'è vero che ipotesi lamarckiste sono risorte a varie riprese nel sec. XX, e probabilmente si presenteranno ancora alla ribalta in qualche occasione futura. Fra i casi più clamorosi e drammatici sono quelli che si centrano sui nomi di P. Kammerer e T. D. Lysenko.

Il biologo viennese P. Kammerer, negli anni 1906-1910, eseguì alcuni esperimenti sulle salamandre e soprattutto sul rospo *Alytes obstetricans*. Egli allevò questo animale (che, diversamente dai rospi comuni e da altre specie affini, si accoppia sul terreno anziché nell'acqua) in ambiente acquatico per alcune generazioni. Affermò di avere osservato nei discendenti la comparsa delle callosità digitali che si formano nel maschio delle specie a riproduzione acquatica, e non, normalmente, nel rospo ostetrico. Esse sarebbero dunque state acquisite per influenza dell'ambiente acquatico, in cui sono necessarie per trattenere la femmina nell'amplesso, che dura per tutto il periodo di emissione delle uova.

Le dimostrazioni del Kammerer furono accolte con molto scetticismo da parecchi genetisti, in particolare da W. Bateson di Londra. Dopo la guerra mondiale il Kammerer (che dichiarò di avere perduto, durante il periodo bellico, tutti i suoi animali di allevamento e quasi tutti i suoi preparati) tenne alcune conferenze in Inghilterra e negli Stati Uniti d'America, in cui espose i propri risultati, e ottenne un certo successo di stampa e di pubblico. Ma i biologi, per lo più, erano scettici, e taluno cominciò a insinuare il sospetto che i risultati fossero stati falsificati. Nacque una polemica che si trascinò per alcuni anni sui periodici scientifici (in specie "Nature" di Londra, negli anni 1919-1926) finché il 7 agosto 1926 l'erpetologo americano G. K. Noble pubblicò una nota su "Nature" in cui dichiarò di avere potuto esaminare a Vienna, consenziente il Kammerer, il solo preparato che gli era rimasto e di avere constatato che era contraffatto: non vi erano callosità, e la colorazione nera che le simulava era dovuta a iniezione di inchiostro di china. Poche settimane dopo (23 settembre) P. Kammerer si suicidò lasciando una lettera al suo amico e protettore, il prof. H. Przibram di Vienna, in cui riconosceva che qualcuno doveva avere manipolato quell'esemplare, ma non indicava alcuna persona sospetta (H. Przibram, in "Nature", 16 ottobre 1926; tutta la vicenda e la biografia del Kammerer è stata ricostruita da A. Koestler, 1971; v. anche Aronson, 1975).

Anche più clamoroso è l'episodio che si impernia sulla figura dell'agronomo sovietico T. D. Lysenko, il quale, sostenuto dall'autorità politica, impose nell'Unione Sovietica una teoria lamarckiana, con la conseguenza di fare destituire, esiliare, imprigionare un certo numero di genetisti che si rifiutarono di accettarla. Di questi il più importante fu N. I. Vavilov, scienziato di grande valore nato nel 1871, che aveva acquisito una reputazione internazionale, e a cui Lenin aveva affidato il compito di adeguare lo sviluppo della genetica in Russia alle esigenze dell'agricoltura sovietica. Vavilov fu arrestato nel 1940 e deportato in Siberia, dove morì nel 1943.

Lysenko, associatosi con un teorico del materialismo dialettico, I. I. Prezent, si riallacciò alle teorie che un agronomo russo I. V. Mičurin (1855-1935) aveva formulato per spiegare, su base lamarckiana e contestando la validità delle leggi di Mendel, i risultati da lui ottenuti nella coltivazione di alcune piante. Lysenko rimise in onore il 'miciurinismo' e attaccò violentemente il mendelismo e la genetica classica, tacciandola di scienza idealistica, borghese, al servizio del capitalismo.

È inutile tracciare qui i lineamenti della teoria miciurinista o lysenkoista, dato che gli esperimenti

relativi non furono mai confermati, e i risultati pratici che Lysenko prometteva nel campo della produzione agricola non si realizzarono. Basti dire che la base delle argomentazioni assai confuse di Lysenko e Prezent è nell'imperativo del marxismo di modificare la natura a vantaggio dell'umanità, e nel presupposto, chiaramente erroneo, che la natura, cioè la costituzione genetica degli organismi, si possa modificare direttamente mediante variazioni dell'ambiente esterno.

L'ascesa di Lysenko al potere, che cominciò intorno al 1930, ebbe come conseguenza, come si è detto, la destituzione dai loro posti di tutti i genetisti 'classici', e il bando completo al mendelismo e alla genetica nelle scuole e nei laboratori. Lysenko raggiunse il culmine della potenza allorché in occasione della conferenza dell'Accademia Lenin delle Scienze Agrarie, da lui organizzata a Mosca dal 31 luglio al 7 agosto 1948, poté dichiarare che il Comitato Centrale del Partito (cioè Stalin) aveva esaminato la sua relazione su La situazione nelle scienze biologiche e l'aveva approvata. Da allora il lamarckismo di Lysenko divenne la dottrina ufficiale della biologia sovietica: le poche coraggiose voci discordanti furono messe a tacere con la violenza. L'egemonia di Lysenko durò oltre la morte di Stalin (1953) e si protrasse durante il regime di Chruščëv che lo protesse, fino al 1964. Dopo la destituzione di Chruščëv decadde anche il potere di Lysenko, la cui azione per migliorare la produzione agricola si era rivelata inefficiente. D'allora in poi è stato ripristinato nelle scuole sovietiche l'insegnamento delle leggi di Mendel e della genetica (per la storia di Lysenko, v. Medvedev, 1969).

b) Il mutazionismo

Con questo nome fu indicata una teoria elaborata dal botanico olandese H. De Vries in base alle sue osservazioni su di una popolazione di una pianta, *Oenothera lamarckiana*, la quale diede origine, in breve volger d'anni, a un certo numero di forme con caratteri molto differenti da quelli della forma tipica.

Queste variazioni di notevole entità (per es. nanismo, gigantismo, forma delle foglie ecc.) erano trasmesse ai discendenti, così che si originavano altrettante linee che presentavano il nuovo carattere. Il De Vries diede il nome di 'mutazioni' a queste variazioni genetiche che insorgono spontaneamente, con frequenza molto bassa, e suppose che esse potessero costituire la base dell'evoluzione, in quanto su di esse opera la selezione darwiniana. Poiché le mutazioni determinano variazioni cospicue dei caratteri dell'organismo, al concetto di evoluzione graduale, trasgressiva, De Vries sostituì quello di cambiamenti saltuari, e quindi di evoluzione a salti.

Anche l'obiezione che la cernita naturale può operare soltanto su caratteri già ben differenziati è superata da questa teoria, appunto perché le mutazioni determinano variazioni cospicue anziché di lieve entità. Per un certo tempo il mutazionismo si contrappose al darwinismo, che postulava invece una evoluzione graduale, basata su di una variabilità continua. Ma lo sviluppo delle conoscenze nel campo dell'ereditarietà, che diede origine alla nuova scienza genetica (v. [genetica](#)) a partire dal 1900 (data della riscoperta delle leggi di Mendel), dimostrò che il fenomeno della mutazione è realmente esistente in tutti gli organismi, ma non è necessariamente collegato a un effetto particolarmente intenso sul fenotipo. Molte mutazioni producono effetti di piccole entità e rientrano perciò nel novero delle variazioni trasgressive, anziché di quelle saltuarie. Quindi il mutazionismo, come teoria dell'evoluzione a salti bruschi, non ha avuto gran seguito, e si è fuso con il neodarwinismo. Infatti le mutazioni sono la sorgente prima della variabilità, su cui opera la selezione, come è dichiarato nell'articolo successivo (v. evoluzione: La moderna teoria dell'evoluzione).

c) Le teorie preformistiche.

Già il Lamarck, come abbiamo detto, aveva ammesso che negli organismi vi sia una 'tendenza interna' al perfezionamento, cioè all'evoluzione. Dopo la comparsa della teoria darwiniana e soprattutto della sua espressione più intransigente contro l'ereditarietà dei caratteri acquisiti, cioè il neodarwinismo di A. Weismann, molti autori fecero ricorso a cause interne, o trascendenti, che

orientano e dirigono il corso evolutivo. La motivazione, sia esplicita o implicita di tale atteggiamento è di duplice natura: da un lato le difficoltà inerenti alla interpretazione di tutto il meccanismo evolutivo in base alla selezione che agisce su variazioni casuali, dall'altro la repugnanza ad una interpretazione meccanicistica, e il desiderio di ritrovare nel mondo organico un disegno prestabilito da una mente superiore.

Le teorie che si possono raggruppare nella categoria preformistica sono molte e hanno avuto diverse denominazioni: alcune sono monofiletiche, cioè ammettono che tutti gli organismi abbiano avuto origine da un'unica forma originaria, altre adottano il polifiletismo, cioè ritengono che vi siano state numerose forme iniziali. Alcuni autori bandiscono totalmente l'intervento della selezione naturale, di cui negano l'efficacia; altri le riconoscono una certa funzione, per lo più esclusivamente eliminativa. In ordine di tempo la prima teoria di evoluzione per cause interne è quella del botanico svizzero C. von Nägeli (1865-1884), che indicò col nome di 'idioplasma' la sostanza che reca l'informazione ereditaria. L'evoluzione, come nel lamarckismo originario, sarebbe dovuta al fatto che gli organismi obbediscono ad una 'legge di progresso' insita nell'idioplasma. L'azione delle cause esterne è più limitata che non nella teoria di Lamarck, ma è tuttavia presente.

La scoperta di alcune serie filetiche in cui si ravvisa una evoluzione secondo una determinata direzione, cioè una 'ortogenesi' (per es. la riduzione delle dita negli Equidi, lo sviluppo progressivo delle corna nei Cervidi, l'aumento di statura che si ritrova in molte serie evolutive di Mammiferi, ecc.), fornì argomenti a sostegno di teorie predeterministiche, come quella detta appunto della ortogenesi, di W. Haacke (1892), mentre Th. Eimer (1888-1897) spiegava il fenomeno in senso lamarckiano, con il persistere delle condizioni esterne favorevoli a quello sviluppo.

Una delle più complete teorie preformistiche è la 'ologenesi' formulata da D. Rosa nel 1909 e ulteriormente sviluppata nel 1918.

Le proposizioni fondamentali dell'ologenesi sono testualmente le seguenti: "1) l'evoluzione dello idioplasma specifico, la quale si manifesta nell'evoluzione filogenetica degli organismi, ha, come fenomeno vitale, fattori interni ed esterni, ma non è determinata dal variare di questi ultimi, per cui essa procede anche se essi rimangono immutati; 2) anche la direzione in cui si produce questa evoluzione è indipendente dalla varietà dei fattori esterni di essa; 3) malgrado ciò, l'evoluzione filogenetica non è rettilinea, ma è (dicotomicamente) ramificata per divisioni differenziali che avvengono nell'idioplasma specifico per effetto della costituzione da esso successivamente raggiunta nel corso della sua evoluzione. A queste tre proposizioni se ne aggiunge una quarta, accessoria: in tutte le dicotomie (biforcazioni) l'una delle linee filetiche che si producono ha rispetto all'altra il carattere di linea precoce e l'altra quello di linea tardiva. Anche per l'ologenesi la lenta evoluzione delle specie e delle stirpi si compie dunque con la stessa necessità meccanica con la quale si compie lo sviluppo individuale. Ma essa non ammette nemmeno che diverse condizioni di vita possano variare la direzione in cui l'evoluzione filogenetica si produce. Questa diversità di condizioni produrrebbe solo variazioni che, anche se ereditarie, starebbero nei limiti della specie e non interesserebbero la costituzione dell'idioplasma specifico. Naturalmente le condizioni esterne determinerebbero pur sempre quali linee di evoluzione si debbono troncare perché inadatte" (v. Rosa, 1932, p. 666). Il Rosa non afferma, anzi esclude che questa predeterminazione dell'evoluzione sia voluta da una mente superiore: ammette soltanto un totale preformismo evolutivo, senza neanche tentare una spiegazione.

La stessa critica si può rivolgere alla 'nomogenesi' di L. S. Berg (v., 1926), cioè all'evoluzione regolata da leggi interne, alla 'aristogenesi' di H. F. Osborn, che ammette l'esistenza nel 'geneplasma' di un processo creativo continuo, graduale, definito nella direzione del futuro adattamento.

Alcune dottrine, invece, ammettono esplicitamente l'intervento direttivo di una mente superiore nel predisporre il disegno dell'evoluzione, sia in modo totalmente predeterminato, sia lasciando qualche

grado di libertà a fenomeni contingenti e quindi all'azione della selezione. Tale il 'telefinalismo' di P. Lecomte de Noüy (1948), che afferma che Dio ha guidato l'evoluzione biologica, avendo per fine la creazione dell'uomo.

Analoghe concezioni sono adottate da alcuni autori di ispirazione cattolica, come P. Teilhard de Chardin (v., 1955), V. Marozzi (v., 1972), P. Leonardi (v., 1950), A. Vandel (v., 1968) e vari altri. A questa visuale si ricollegano anche il Vialleton già citato, che distingue fra 'evoluzione': il fatto che accetta, almeno in parte, e 'trasformismo': l'interpretazione selezionistica, che rifiuta.

Numerosi sono gli autori che, non volendo accettare l'interpretazione meccanicistica del neodarwinismo, hanno esposto altre teorie più o meno esplicitamente collegate al vitalismo, o ad un pansichismo o panteismo più o meno dichiarati. Ricordiamo, fra gli altri, H. Bergson (v., 1907), con l'élan vital; C. L. Morgan (v., 1923), con la emergent evolution; L. V. Bertalanffy (v., 1952); G. Blandino (v., 1960).

Tutte le teorie preformistiche sono criticabili da un punto di vista scientifico, in quanto non offrono una spiegazione del fenomeno in termini causali: danno per assunto i fatti che si dovrebbero spiegare, rinunciando quindi a cercarne una interpretazione razionale: esse non possono essere dimostrate, né contraddette in base a dati di osservazione o di esperimento. Inoltre, come ha fatto osservare A. Giardina, anche le teorie che come l'ologenesi del Rosa dichiarano di non ammettere l'azione di cause estranee, in realtà "postulando nei primi germi vitali un meccanismo così determinato da contenere in sé tutta la evoluzione biologica, vengono ipso facto a postulare un'attività estranea da cui essa dipende [...]. E può apparire allora ben strano destino questo di un'evoluzione per 'cause interne' costretta a risalire, per dar conto di sé, ad una causa assolutamente estranea al proprio processo" (v. Giardina, 1923, pp. 59-60).

4. Le posizioni antievoluzionistiche

La dottrina dell'evoluzione, fin dalla sua prima comparsa con l'opera di Lamarck (v., 1809) e dalla sua affermazione come dottrina biologica fondamentale con l'opera di Darwin (1859), trovò, accanto a sostenitori entusiasti, accaniti oppositori. Di fronte agli argomenti tratti da vari rami delle scienze biologiche, in particolare dalla paleontologia e dall'anatomia ed embriologia comparate, diveniva sempre più difficile la negazione totale del fatto, cioè del fenomeno storico della evoluzione degli organismi. Perciò, come è esposto nel capitolo precedente, si fecero numerosi tentativi per combattere l'interpretazione meccanicistica sostenuta dal darwinismo, e soprattutto per tenere distinto il problema dell'origine dell'uomo, a cui varie confessioni religiose attribuiscono un'anima immortale. Le teorie preformistiche a cui abbiamo accennato rappresentano altrettanti modi di aggirare gli ostacoli e di ripresentare un creazionismo evolutivo, anziché fissista come quello linneano.

La Chiesa cattolica ha sempre tenuto un atteggiamento piuttosto negativo nei riguardi dell'evoluzionismo, senza giungere tuttavia ad una condanna esplicita della dottrina (v. Ewing, 1960). Soltanto nel 1950 la Chiesa ha preso una posizione ufficiale con l'enciclica *Humani generis* di Pio XII, del 12 agosto 1950. Essa così si esprime in proposito: "Il Magistero della Chiesa non proibisce che, in conformità dell'attuale stato delle scienze e della teologia, sia oggetto di ricerche e di discussione, da parte dei competenti in tutti e due i campi, la dottrina dell' 'evoluzionismo', in quanto cioè essa fa ricerche sull'origine del corpo umano, che proverrebbe da materia organica preesistente (la fede cattolica ci obbliga a ritenere che le anime sono state create immediatamente da Dio). Però questo deve essere fatto in tal modo che le ragioni delle due opinioni, cioè quella favorevole e quella contraria all'evoluzionismo, siano ponderate e giudicate con la necessaria serietà, moderazione e

misura e purché tutte siano pronte a sottostare al giudizio della Chiesa, alla quale Cristo ha affidato l'ufficio di interpretare autenticamente la S. Scrittura e di difendere i dogmi della fede. Però alcuni oltrepassano questa libertà di discussione, agendo in modo come fosse dimostrata già con totale certezza la stessa origine del corpo umano dalla materia organica preesistente, valendosi di dati indiziali finora raccolti e di ragionamenti basati sui medesimi indizi, e ciò come se nelle fonti della divina Rivelazione non vi fosse nulla che esiga in questa materia la più grande cautela e moderazione. Il poligenismo è inaccettabile in entrambi gli aspetti sotto i quali si presenta per l'impossibilità di accordarlo con le fonti della Rivelazione".

Anche varie altre confessioni cristiane hanno mantenuto posizioni piuttosto guardinghe, senza tuttavia prendere nette posizioni in forma ufficiale.

Le correnti filosofiche idealistiche, che alla fine del secolo scorso e nei primi decenni del presente si contrapposero vivacemente al materialismo e al positivismo ottocenteschi, furono anche ostili all'evoluzione, soprattutto in quanto si riferisce all'origine dell'uomo. B. Croce (v., 1939) afferma che "l'immagine di fantastiche origini animalesche e meccaniche della umanità [...] non solo non vivifica l'intelletto, ma mortifica l'animo" e dà "un senso di sconforto e di depressione e quasi di vergogna a ritrovarci noi discendenti da quegli antenati e sostanzialmente a loro simili, nonostante le illusioni e le ipocrisie della civiltà, brutali come loro". Simili considerazioni contribuirono a creare quell'aura di scetticismo intorno al concetto di evoluzione, cui si è prima accennato.

Ma oltre queste prese di posizione ideologiche, ebbero luogo, nel sec. XX, specialmente negli Stati Uniti d'America, alcuni movimenti che ebbero come conseguenza l'emanazione di leggi antievoluzionistiche. Una battaglia famosa fu il processo di Dayton nel Tennessee. Nel 1925 un professore di scuole secondarie, J. Th. Scopes, fu processato perché aveva insegnato alle scolaresche la dottrina dell'evoluzione. Il processo fu celebrato nel luglio del 1925 e sollevò grande scalpore e richiamò gran concorso di pubblico. L'accusa fu sostenuta dall'avvocato W. J. Bryan, membro della Chiesa presbiteriana, e la difesa fu assunta dall'avvocato Cl. Darrow. Il tribunale riconobbe Scopes colpevole e gli inflisse una penale di 100 dollari (v. Thompkins, 1965). Il caso fu poi archiviato, in sede di appello; ma la legge antievoluzionista, vigente nel Tennessee, in base alla quale era stata mossa l'accusa, rimase indiscussa. Anzi, dopo il processo Scopes in alcuni altri Stati dell'Unione si cercò di far passare leggi che proibivano l'insegnamento dell'evoluzionismo nelle scuole. Ciò riuscì nello Stato di Mississippi e nell'Arkansas. Sorse allora un movimento inteso a fare abrogare tali leggi per motivo di incostituzionalità. La legge del Tennessee fu abrogata nel 1967, quella dell'Arkansas nel 1968 (v. Sprague de Camp, 1969).

Tuttavia la corrente antievoluzionistica non si diede per vinta, e quella che è stata chiamata la 'guerra delle scimmie' (the monkey war) non si chiuse con questi episodi. La setta dei fundamentalists si oppose ancora una volta all'insegnamento dell'evoluzione nelle scuole affermando che, poiché la teoria contrasta con l'insegnamento biblico, alla cui lettera i fundamentalists sono fedeli, non si può ammettere che i giovani siano indotti da ciò che apprendono a scuola a respingere i principî religiosi che vengono loro insegnati a casa. L'offensiva ha avuto un esito parzialmente positivo: il 13 novembre 1969, il Board of Education della California votò all'unanimità una disposizione per cui si potrà insegnare nelle scuole la teoria dell'evoluzione, soltanto mettendola a confronto con la teoria della creazione esposta nel primo libro della Bibbia, Genesi, con la teoria di Aristotele della generazione spontanea, e altre.

5. Il darwinismo e le scienze sociali

La dottrina dell'evoluzione, e in particolare l'interpretazione data dal neodarwinismo alle cause di

questo processo, ha un profondo significato, che va al di là dei soli fenomeni biologici e investe problemi filosofici, religiosi e sociali. Essa offre una visione completamente diversa, nuova e contrastante rispetto alla concezione creazionistica e fissista di tutta la natura e del mondo, ivi compresa la società umana. La polemica pro e contro il darwinismo è quindi divampata e si è estesa anche in campi piuttosto lontani dalla biologia.

Appena uscito il libro di Darwin, i materialisti accolsero entusiasticamente la teoria che, secondo loro, conduceva all'ateismo, benché Darwin non si fosse mai espresso positivamente su questo punto anzi, nell'ultimo paragrafo della *Origine delle specie*, avesse accennato direttamente all'opera del Creatore. Più tardi si dichiarò agnostico (*Autobiografia*, tr. it., 1962, p. 76) adottando il termine coniato dal suo amico Th. Huxley. I socialisti ritennero di potere trovare nella teoria darwiniana una spiegazione scientifica di molti eventi della storia e dello sviluppo della società umana. K. Marx, che nel 1880 viveva a Londra, scrisse a Darwin mandandogli le bozze del secondo volume del *Capitale* e gli chiese se poteva dedicarglielo. Darwin rispose negativamente adducendo l'età avanzata e la fatica che provava nel leggere le bozze dei lavori, che gli avrebbero impedito di approfondire la lettura del libro di Marx: probabilmente egli era anche preoccupato dalla risonanza che tale dedica poteva avere nell'ambiente dei credenti, fra i quali era sua moglie.

Ma l'idea che il darwinismo e in particolare la selezione naturale, intesa alquanto grossolanamente secondo le formule "lotta per l'esistenza" e "sopravvivenza del più adatto", potesse essere applicata alla società umana, non fu dimessa, anzi fu sviluppata e diede origine ad alcuni movimenti di pensiero, in parte l'uno all'altro collegati. Quello che è scientificamente il più importante è lo sviluppo della cosiddetta antropologia culturale (*cultural anthropology*), o etnografia, su basi evoluzionistiche: ebbe grande risonanza soprattutto negli Stati Uniti d'America, ma ebbe numerosi rappresentanti anche altrove (in Italia, P. Mantegazza, O. Sergi, C. Lombroso e altri). Diede luogo ad aspre polemiche, soprattutto perché per certi suoi indirizzi conduceva al razzismo, che fu violentemente contrastato dall'antropologo tedesco-americano F. Boas (v. antropologia).

Anche la corrente filosofica del pragmatismo, sviluppatosi soprattutto in America con Ch. S. Peirce, W. James, J. Dewey, trae le sue origini da una elaborazione dei postulati dell'evoluzionismo.

Ma la più diretta ed esplicita filiazione della teoria di Darwin in quanto applicata ai problemi sociali fu il cosiddetto 'darwinismo sociale'. Già H. Spencer, che aveva partecipato allo sviluppo del pensiero di Darwin anticipandone anche alcune affermazioni (sua è l'espressione: "sopravvivenza del più adatto", che Darwin accettò), aveva impostato una sociologia su basi evoluzionistiche.

Uno dei teorici fu W. O. Sumner il quale, sulla base del principio della selezione naturale, argomentò una giustificazione del capitalismo, che può riassumersi nella seguente affermazione di J. D.

Rockefeller sr.: "lo sviluppo di una grande azienda è semplicemente la sopravvivenza del più adatto [...]. Non è altro che l'effetto di una legge di natura, di una legge di Dio" (v. Hofstadter, 1955).

Il darwinismo sociale pertanto considera le classi sociali come il risultato di una legge di natura.

Quindi considera il classismo, il capitalismo come eventi naturali, inevitabili e pertanto pienamente giustificati: posizione totalmente opposta a quella assunta dai marxisti, che pure cercarono nel darwinismo la giustificazione scientifica della propria teoria.

Dal classismo al razzismo il passo è breve: il razzismo, che come fenomeno sociale è nato assai prima del darwinismo, e ha radici nella remota antichità, ha però cercato nella teoria darwiniana una sua giustificazione scientifica. Alcuni teorici del razzismo hanno creduto di trovare nella biologia, e in particolare nella biologia evoluzionistica, le prove della superiorità di una data razza. Donde la legittimazione scientifica del concetto di una razza che sia per natura destinata a dominare le altre, le quali devono essere assoggettate al suo servizio. Così il darwinismo, o meglio una malaugurata deformazione del darwinismo, venne collegato alle teorie di A. de Gobineau e di altri, che hanno poi portato fino alle tragiche conseguenze del razzismo moderno (v. razza; v. razzismo).

Darwin e Huxley e i più illuminati biologi e sociologi non cedettero a questa corrente: per lo più si chiusero nella torre della pura interpretazione scientifica, evitando di sconfinare in altri campi. Alcuni però ebbero il coraggio di denunciare gli errori a cui andavano incontro queste applicazioni affrettate e scientificamente non valide di una dottrina biologica. Fra questi vale la pena di ricordare l'economista A. Loria il quale scrisse un articolo per una raccolta di contributi di vari autori edita da Enrico Morselli con il titolo Carlo Darwin e il darwinismo nelle scienze biologiche e sociali (1892). Loria dissente da Morselli e dagli altri scrittori del libro citato, perché non ritiene in tutto applicabile la dottrina dell'evoluzione alla scienza economica. Afferma infatti: "sovente ci incontriamo nell'asserto che la teoria darwiniana è giustificatrice delle diseguaglianze sociali, imperocché la natura, dicono, è aristocratica ed impone all'economia tutta del cosmo la disparità di condizioni come legge di progresso e di vita. Io respingo con tutte le mie forze questa applicazione irrazionale del metodo di analogia, la quale adduce ad illazioni rivoltanti ed assurde". E più oltre: "coloro che elevano la lotta per l'esistenza a legge dell'evoluzione sociale non hanno avvertito che la lotta umana per l'esistenza presenta i caratteri profondamente contraddittori a quelli che la battaglia degli esseri" (ibid., pp. 173 e 176).

Coloro che, troppo semplicemente e rozzamente, estendevano i principî operanti del darwinismo sic et simpliciter alla società umana, dimenticavano due fatti molto importanti: primo, che l'umanità, ad un certo momento molto precoce della sua esistenza, ha acquisito un altro modo di trasmissione dei caratteri e delle conoscenze diverso dall'eredità biologica, cioè la trasmissione delle esperienze acquisite dall'individuo, che ha consentito un altro tipo di evoluzione, l'evoluzione culturale; secondo, che l'uomo ha stabilito altri valori che non quelli vigenti nel mondo vegetale e animale: i valori morali e spirituali. Si è creata quindi, nella società umana, ed è venuta evolvendosi con una rapidità sconosciuta nel corso dell'evoluzione biologica, una serie di strutture etico-sociali, che impongono diversi metodi di indagine, e non consentono la mera trasposizione all'uomo di criteri e principî che sono validi nel mondo delle piante e degli animali.

Queste considerazioni sono oggi condivise dalla maggior parte dei biologi e dei sociologi, insieme con l'altra, relativa alla 'eguaglianza' di tutti gli individui umani, che deve essere concepita non come una 'identità' biologica, la quale non esiste se non in pochi casi eccezionali, bensì come una eguaglianza in senso morale e sociale, che tenga conto della diversità di tutti gli individui, in modo da offrire a ciascuno eguali possibilità di vita e di sviluppo delle proprie attitudini nel quadro delle convivenze sociali (v. Dobzhansky, 1962).

6. La sintesi moderna

L'indagine delle cause dell'evoluzione in base alle conoscenze della struttura della base fisica dell'eredità e della variazione data dal 1908, cioè otto anni dopo la riscoperta delle leggi di Mendel (1900) la quale segna la nascita della genetica. In quell'anno due studiosi indipendentemente, G. H. Hardy, matematico di Oxford, e W. Weinberg, ginecologo tedesco, si posero il quesito del comportamento di una coppia di alleli mendeliani nelle successive generazioni, in una popolazione, e lo risolsero in termini matematici, con una formula molto semplice. Era il presupposto necessario per lo sviluppo della genetica di popolazioni e per la interpretazione in termini genetici dei meccanismi di evoluzione. Era il principio necessario al componimento delle polemiche fra i sostenitori dell'eredità alternativa, o mendeliana, e dell'eredità mista, o galtoniana, che avevano diviso i naturalisti nei primi anni del secolo.

I lavori di Hardy e Weinberg dapprincipio passarono pressoché inosservati, ma furono poi ripresi e valorizzati allorché, nel decennio 1920-1930, i tre grandi biologi R. A. Fisher e J. B. S. Haldane in

Inghilterra e S. Wright negli Stati Uniti d'America, indipendentemente l'uno dall'altro, gettarono le basi della moderna teoria evoluzionistica, a cui fu dato il nome di 'teoria sintetica dell'evoluzione' (v. Huxley, 1942). Infatti, la teoria moderna si basa sulle nozioni acquisite dalla genetica relativamente a due argomenti fondamentali che ai tempi di Darwin erano, come egli aveva lamentato, completamente oscuri: le leggi dell'eredità, le leggi della variabilità. Su queste basi la genetica, soprattutto per l'opera di R. A. Fisher, autore di un libro fondamentale: *The genetical theory of natural selection* (1930), ha riabilitato la proposizione fondamentale del darwinismo classico: l'efficienza della selezione naturale.

La moderna teoria dell'evoluzione, che è esposta nell'articolo successivo, rappresenta uno dei più importanti sviluppi e una delle teorie più solidamente fondate della biologia moderna.

Bibliografia

- Aronson, L. R., The case of 'The case of the midwife toad', in "Behavior genetics", 1975, V, pp. 115-125.
- Berg, L. S., *Nomogenesis or evolution determined by law*, London 1926.
- Bergson, H., *L'évolution créatrice*, Paris 1907.
- Bertalanffy, L., *Theoretische Biologie*, Berlin 1932-1942, Bern 1951².
- Blandino, G., *Problemi e dottrine di biologia teorica*, Torino 1960.
- Blandino, G., *Theories on the nature of life*, New York 1969.
- Caullery, M., *Le problème de l'évolution*, Paris 1931.
- Colosi, G., *La dottrina dell'evoluzione*, Firenze 1945.
- Croce, B., *La natura come storia, senza storia da noi scritta*, in "La critica", 1939, XXXVII, p. 146.
- De Vries, H., *Die Mutationslehre*, Leipzig 1901-1903.
- Dobzhansky, Th., *Mankind evolving: the evolution of the human species*, New York-London 1962 (tr. it.: *L'evoluzione della specie umana*, Torino 1965).
- Dobzhansky, Th., *Genetics of the evolutionary process*, New York 1970.
- Eimer, Th., *Entstehung der Arten*, Teil I, Jena 1888, Teil II, Leipzig 1897.
- Eiseley, L., *Darwin's century*, New York 1959.
- Ewing, J. F., *Current Roman Catholic thought on evolution*, in *Evolution after Darwin* (a cura di S. Tax e Ch. Challender), vol. III, *Issues in evolution*, Chicago 1960, pp. 19-28.
- Giardina, A., *Recensione a: D. Rosa, Ologenesi*, in "Rassegna delle scienze biologiche", 1923, IV, pp. 57-60.
- Hofstadter, R., *Social Darwinism in American thought*, Boston 1955.
- Huxley, J., *Evolution, the modern synthesis*, London 1942, 1963².
- Johannsen, W., *Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien*, Jena 1903.
- Johannsen, W., *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, Jena 1906³.
- Kammerer, P., *The inheritance of acquired characteristics*, New York 1924.
- Kammerer, P., *Neuvererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaftten*, Stuttgart 1925.
- Koestler, A., *The case of the midwife toad*, London 1971.
- Lamarck, J.-B. de, *Philosophie zoologique*, Paris 1809.
- Leonardi, P., *L'evoluzione dei viventi*, Brescia 1950.
- Lerner, M., *Heredity, evolution and society*, San Francisco 1968 (tr. it.: *Eredità, evoluzione, società*, Milano 1972).
- Marcozzi, V., *Le origini dell'uomo: l'evoluzione oggi*, Milano 1972.
- Mayr, E., *Animal species and evolution*, Cambridge 1963 (tr. it.: *L'evoluzione delle specie animali*,

Torino 1970).

Medvedev, Z. A., *The rise and fall of T. D. Lysenko*, New York 1969 (tr. it.: *L'ascesa e la caduta di T. D. Lysenko*, Milano 1971).

Montalenti, G., *L'evoluzione*, Torino 1975⁴.

Morelli, E. (a cura di), *Carlo Darwin e il darwinismo nelle scienze biologiche e sociali*, Milano 1892.

Morgan, C. L., *Emergent evolution*, London 1923.

Morgan, Th. H., *Evolution and genetics*, Princeton 1925.

Nägeli, C. von, *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*, München-Leipzig 1884.

Rensch, B., *Neuere Probleme der Abstammungslehre*, Stuttgart 1954.

Rosa, D., *Ologenese*, Firenze 1918.

Rosa, D., *Evoluzione*, in *Enciclopedia italiana*, vol. XIV, Roma 1932, pp. 664-672.

Sini, C., *Il pragmatismo americano*, Bari 1972.

Sprague de Camp, L., *The end of the monkey war*, in "Scientific American", 1969, CCXX, 2, pp. 15-21.

Tax, S., Callender, Ch. (a cura di), *Evolution after Darwin*, vol. I, *The evolution of life*, vol. II, *The evolution of man*, vol. III, *Issues in evolution*, Chicago 1960.

Teilhard de Chardin, P., *Le phénomène humain*, Paris 1955.

The situation in biological sciences. Proceedings of the Lenin Academy of Agricultural Sciences of the USSR, 31 July-7 August 1948, New York 1949.

Thompkins, I. R., *D-day at Dayton*, Baton Rouge 1965.

Vandel, A., *La genèse du vivant*, Paris 1968.

Vialleton, L., *L'origine des êtres vivants: l'illusion transformiste*, Paris 1929 (tr. it.: *L'origine degli esseri viventi: l'illusione trasformista*, Milano 1935).

Wade, N., *Creationists and evolutionists: confrontation in California*, in "Science", 1972, CLXXVIII, pp. 724-729; 1973, CLXXXII, pp. 696.

Weismann, A., *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*, Jena 1892.

Wigglesworth, V. B., *Evolution of insect wings and flight*, in "Nature", 1973, CCXLVI, pp. 127-129.

Zimmermann, W., *Vererbung erworbener Eigenschaften und Auslese*, Jena 1938, 1969².

La moderna teoria dell'evoluzione di Luigi I. Cavalli - Sforza

sommario: 1. Introduzione storica. 2. L'origine della vita. 3. I determinanti dell'evoluzione: la mutazione, la selezione naturale, la deriva genetica casuale. 4. La teoria matematica dell'evoluzione. 5. Differenziamento e formazione di razze e di specie. 6. Analisi filogenetica. 7. Evoluzione molecolare. 8. L'aumento di complessità. 9. Evoluzione biologica ed evoluzione culturale e loro interazione. □ Bibliografia.

1. Introduzione storica

Secondo la teoria dell'evoluzione biologica gli esseri viventi hanno un'origine comune e si sono differenziati ed evoluti nel corso del tempo da un organismo vivente primordiale presumibilmente unico. Questo concetto, o più esattamente, il concetto ancora più generale che l'intero universo è in uno stato di perenne trasformazione, non era estraneo a alcuni filosofi greci, ma fu solo nel XVIII secolo e all'inizio del XIX che venne proposto in termini chiari. Un'ipotesi alternativa è che le specie siano state create identiche a quelle attualmente esistenti; questo fu il dogma ufficiale, fondato

essenzialmente su basi religiose, originato da un'interpretazione della Genesi e oggi accettato solo da alcuni credenti rigidamente ortodossi.

Dobbiamo essenzialmente a J.-B. de Lamarck (1801) l'idea che l'evoluzione avvenga attraverso l'adattamento della vita all'ambiente. Lamarck era convinto che gli adattamenti acquisiti nel corso della vita potessero essere direttamente trasmessi alla progenie, ipotesi che è stata respinta dai moderni esperimenti. Fu solo nella seconda metà del sec. XIX che Ch. Darwin e A. R. Wallace proposero indipendentemente una teoria che era in grado di spiegare come si verifica l'adattamento all'ambiente.

È questa la teoria della selezione naturale, cioè della sopravvivenza e moltiplicazione differenziale degli individui più adatti all'ambiente in cui vivono. La teoria presuppone l'esistenza di una variazione che sia trasmessa ereditariamente. A quell'epoca la teoria dell'eredità e quella sull'origine delle variazioni ereditarie nuove non erano ancora sorte. La teoria dell'eredità ora universalmente accettata fu proposta per la prima volta da G. Mendel nel 1865, ma soltanto nel 1900 divenne nota e accettata (v. [genetica](#)). Analogamente, la comprensione di come si genera una nuova variazione era destinata ad avere inizio in questo secolo. È in un certo senso un'ironia della sorte il fatto che uno dei più famosi paleontologi della prima parte del XIX secolo, G.-L. Cuvier, si trovasse tra gli oppositori della teoria dell'evoluzione, in quanto è dallo studio accurato dei fossili che si sono ottenute le prove più convincenti della trasformazione continua degli esseri viventi e dell'esistenza in tempi remoti di piante e animali del tutto diversi da quelli attuali (v. [paleontologia](#)).

Fu soprattutto Darwin, con l'aiuto di parecchi seguaci e sostenitori, che combatté e vinse la battaglia per l'evoluzione. Questo secolo ha assistito a considerevoli sviluppi di questa teoria. L'idea della mutazione come cambiamento ereditario casuale fu proposta per la prima volta da H. De Vries (1900-1903). Lo sviluppo della teoria cromosomica dell'eredità da parte di Th. H. Morgan e dei suoi collaboratori, che lavorarono su *Drosophila melanogaster*, gettò molta luce sui meccanismi e sulla base fisica dell'eredità. Gli studi di H. J. Muller posero su una solida base il concetto di mutazione fino allora sostenuto da dati sperimentali insoddisfacenti. Infine, nella seconda metà di questo secolo, la prova che il DNA è il vettore dell'informazione genetica degli organismi viventi, la scoperta della sua struttura e del modo con cui essa può cambiare, e di come da essa dipenda la sintesi delle proteine e lo sviluppo dell'intero organismo costituiscono altrettante valide conferme all'idea dell'unità degli esseri viventi e del loro sviluppo attraverso l'evoluzione da progenitori comuni. Lo studio dell'evoluzione a livello molecolare è stato reso possibile dalla conoscenza della struttura delle proteine e degli acidi nucleici e fu iniziato da B. Zuckerkandl e da L. Pauling. Lo studio delle popolazioni naturali, di cui S. S. Četverikov fu un pioniere negli anni venti, ha portato alla scoperta della enorme quantità di variazione esistente nelle popolazioni naturali. Tecniche recenti come l'elettroforesi delle proteine hanno mostrato che probabilmente ogni gene esiste in più di una forma in tutte le popolazioni sufficientemente numerose di una qualsiasi specie. Th. Dobzhansky e i suoi collaboratori hanno accumulato una sorprendente quantità di dati sulla genetica delle popolazioni naturali, arricchita dai risultati di un gran numero di esperimenti eseguiti in condizioni artificiali di laboratorio, che riguardavano soprattutto il genere *Drosophila*. Se si considera la lentezza dell'evoluzione biologica e quanto poco può durare un esperimento in confronto al tempo disponibile per l'evoluzione durante lo sviluppo della vita sulla Terra, ci si rende conto che è inevitabile che le osservazioni effettuabili con esperimenti di laboratorio si riferiscano solo a cambiamenti evolutivi relativamente modesti. Questi studi sono talvolta chiamati 'microevolutivi' in contrapposizione allo studio della 'macroevoluzione'.

Questo secolo ha anche assistito allo sviluppo della teoria matematica dell'evoluzione, sviluppo che ha avuto luogo soprattutto negli anni venti e trenta per merito di R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e S. Wright. Alcuni dei problemi matematici posti nella teoria matematica dell'evoluzione hanno contribuito a stimolare lo sviluppo di una nuova branca della matematica, la teoria dei processi

stocastici.

2. L'origine della vita

Le proprietà degli esseri viventi derivano essenzialmente da due tipi di sostanze macromolecolari che svolgono un ruolo fondamentale nei processi biologici: gli acidi nucleici e le proteine. Gli acidi nucleici (specialmente il DNA) hanno la funzione di formare le proteine e anche quella di essere copiati dando origine a nuovo DNA che trasmette l'informazione per fabbricare le stesse proteine nelle generazioni successive. Gli acidi nucleici sono quindi riconosciuti come i veicoli fisici dell'eredità. Essi costituiscono circa la metà della composizione globale dei cromosomi, mentre la parte rimanente è costituita da proteine, alcune delle quali probabilmente rivestono un ruolo nel 'programma di sviluppo di un organismo' (v. acidi nucleici).

Quindi, il problema dell'origine della vita è in parte il problema dell'origine sulla Terra degli acidi nucleici e delle proteine. Esperimenti di laboratorio hanno dimostrato che gli amminoacidi (elementi che compongono le proteine) e anche le basi nucleotidiche (che danno origine agli acidi nucleici) possono formarsi, in adatte condizioni, da sostanze più semplici che furono presenti nell'atmosfera della Terra, come il metano, l'ammoniaca e l'acqua. Altri esperimenti hanno mostrato che queste sostanze possono polimerizzarsi per formare, rispettivamente, i polipeptidi (i componenti principali delle proteine) e i polinucleotidi. Come gli acidi nucleici e le proteine si siano uniti e abbiano formato un primo organismo è ancora difficile da capire. In questo momento non si hanno prove dell'esistenza di forme di vita di tipo terrestre su altri pianeti, ma questa possibilità non è stata nemmeno esclusa.

3. I determinanti dell'evoluzione: la mutazione, la selezione naturale, la deriva genetica casuale

I fattori principali dell'evoluzione saranno per semplicità ridotti a tre: mutazione, selezione, deriva genetica (random genetic drift). Altri fattori, come la migrazione, saranno trattati insieme con la deriva genetica.

La mutazione

È noto che la comparsa di varianti genetici nuovi è un evento raro, casuale e improvviso. Esistono parecchie categorie di mutazioni che meritano di essere trattate separatamente. Una mutazione genica, che talora è chiamata 'mutazione puntiforme', è un cambiamento troppo piccolo per essere scoperto con il microscopio ottico. Anche la microscopia elettronica non si è sviluppata fino al punto di scoprire mutazioni geniche. I cambiamenti che possono essere individuati mediante l'esame dei cromosomi eseguito con il microscopio ottico sono generalmente indicati come 'mutazioni cromosomiche' o 'aberrazioni cromosomiche'.

Le mutazioni geniche sono spesso il risultato della sostituzione di una base nucleotidica con un'altra. Ciò porta, in circa un terzo dei casi, alla sostituzione di un amminoacido con un altro (in relazione al codice genetico) nella proteina sintetizzata sulla base dell'informazione contenuta nel gene in cui si è verificata la sostituzione nucleotidica. Perciò molte mutazioni, quando sono esaminate a livello proteico, sono singole sostituzioni amminoacidiche. Nelle proteine ben studiate, quasi tutti gli amminoacidi hanno dimostrato di poter essere sostituiti, con solo poche eccezioni riguardanti amminoacidi la cui sostituzione porterebbe presumibilmente alla perdita completa della funzione della proteina e quindi a un individuo non vitale. La delezione o l'aggiunta di uno o due nucleotidi nella catena del DNA (o di un qualsiasi altro numero che non sia multiplo di tre) risulta in un cambiamento radicale della sequenza degli amminoacidi nella proteina sintetizzata dopo che si è

verificata la delezione o l'aggiunta, e spesso in una terminazione prematura della catena, cioè nel caso che si sia formata una tripletta 'senza senso'. Quest'ultimo caso è noto come mutazione con cambiamento della 'cornice di lettura' (frameshift mutation) ed è perfettamente spiegato sulla base delle proprietà del codice genetico. D'altra parte, la delezione o l'aggiunta di tre basi nucleotidiche consecutive porta alla perdita o, rispettivamente, all'aggiunta di un amminoacido e spesso anche alla sostituzione di uno dei due amminoacidi adiacenti. Tali mutazioni sono state trovate confrontando le sequenze amminoacidiche di proteine con origine simile.

La frequenza con la quale compaiono le mutazioni varia molto da un gene all'altro, e anche tra i vari amminoacidi e siti nucleotidici nell'ambito dello stesso gene. Le frequenze di mutazioni in genere si stimano contando il numero di gameti mutati per un dato gene. I gameti sono le cellule (come gli spermatozoi e gli ovociti) dalla cui fusione si formano gli individui della successiva generazione; pertanto l'unità di tempo di questa stima della frequenza di mutazione è una generazione. Le mutazioni possono verificarsi non solo nei gameti o nelle cellule che daranno origine ai gameti, ma anche nelle cellule somatiche; in questo caso però non hanno alcuna conseguenza per la progenie. Le frequenze di mutazione sono state stimate in diversi organismi per numerosi geni. Esiste in generale una tendenza a sovrastimare le frequenze medie di mutazione, perché i mutanti più frequenti sono scelti preferenzialmente per l'analisi. Dopo aver cercato di eliminare questa fonte di errore sistematico, le frequenze di mutazione nell'uomo risultano dell'ordine di 1 su 1.000.000 di gameti per gene per generazione. Ad analoghe stime si è giunti per organismi con una vita media più breve, come il topo e la drosfila. I Batteri hanno probabilmente una frequenza media di mutazione più bassa. Le frequenze di mutazione sono probabilmente sotto il controllo della selezione naturale. Spesso le mutazioni sono deleterie per l'organismo e un eccesso di mutazioni dovrebbe essere svantaggioso. È quindi verosimile che la selezione naturale tenda in media ad abbassare la frequenza di mutazione. Queste sono 'le frequenze di mutazione spontanea', cioè di quelle mutazioni che avvengono spontaneamente senza che ne siano note le cause. Parte di questa frequenza di mutazione spontanea è dovuta all'effetto della radioattività dell'ambiente. Quanto sia grande questa quota non è noto, ma potrebbe trattarsi di solo poche unità percentuali e forse anche meno nelle specie di animali con una vita più breve di quella dei Mammiferi, come per esempio gli Insetti. Perciò altri fattori oltre alla radioattività ambientale contribuiscono alla frequenza di mutazione spontanea. Oggi si conoscono numerosissime sostanze mutagene, ma è difficile dire quali in particolare potrebbero essere importanti nella determinazione della frequenza spontanea di mutazione. Tanto la valutazione della frequenza globale di mutazione per tutti i geni quanto la frequenza media di mutazione per gene sono difficili da ottenere: il numero di geni di un organismo non è noto esattamente. Se tutto il DNA fabbricasse proteine e un gene fosse considerato come un'unità che sintetizzi una proteina o una sua parte, allora un organismo come l'uomo, a giudicare dal contenuto di DNA delle sue cellule, potrebbe avere parecchi milioni di geni. Quindi, sebbene la frequenza di mutazione per gene per generazione possa essere molto bassa, ogni gamete può essere andato incontro a mutazione per uno dei suoi numerosi geni.

Altri tipi di mutazione sono causati da rotture cromosomiche, in genere seguite da una fusione dei frammenti in una posizione diversa da quella originaria. Possono verificarsi parecchi tipi di mutazioni cromosomiche. La perdita di un pezzo di cromosoma si chiama 'delezione' o 'deficienza'; per 'duplicazione' si intende la duplicazione di un segmento di cromosoma; per 'inversione' la conseguenza di due rotture in un cromosoma seguite dalla inserzione del segmento compreso tra queste due rotture dopo che è ruotato di 180°; la 'traslocazione', infine, è l'attaccamento di un pezzo di cromosoma ad un altro cromosoma. Essa è spesso reciproca, cioè partecipano allo scambio due cromosomi. Rotture cromosomiche possono essere facilmente indotte da radiazioni e da alcune sostanze, ma sembra che avvengano anche spontaneamente. Esse hanno spesso conseguenze a livello

fenotipico e alcune delle più gravi malattie ereditarie osservate nell'uomo sono il risultato di aberrazioni cromosomiche.

Cambiamenti genetici possono riguardare anche il numero di cromosomi. La maggioranza degli animali e delle piante sono diploidi, hanno cioè due serie di cromosomi, di cui una proviene dal padre e l'altra dalla madre. Gli organismi più semplici possiedono il più delle volte una singola serie cromosomica, sono cioè aploidi. Alcuni cromosomi si possono talora trovare in singola o tripla dose in un organismo diploide; queste condizioni sono indicate con il termine di monosomia o trisomia, rispettivamente. Un tipico esempio nell'uomo è la sindrome di Down, prima chiamata 'mongolismo', che causa un'anormalità fisica e psichica grave. In alcuni casi si duplica l'intero corredo cromosomico risultandone una condizione che prende il nome di 'poliploidia'. Essa è anche chiamata 'autopoliploidia' per distinguerla dalla 'allopoliploidia' a cui si arriva quando un individuo risultante dalla fusione di gameti di due specie diverse va incontro ad autodiploidizzazione. In questi allopoliploidi, chiamati anche 'anfidiploidi', ambedue i corredi cromosomici delle due differenti specie parentali sono rappresentati due volte. Questo fenomeno è importante nella formazione di nuove specie e sarà preso in considerazione in seguito.

La selezione naturale

La mutazione produce la materia prima per la variazione genetica su cui agisce la selezione naturale. Il cambiamento che è avvenuto nel DNA è casuale, nel senso che esso non è diretto dall'organismo in alcun modo noto. Il fenotipo dell'organismo può essere alterato dalla mutazione e sorgono allora tre possibilità: il cambiamento può essere vantaggioso, non avere alcun effetto, o essere svantaggioso. Cambiamenti che compromettono funzioni importanti sono inevitabilmente deleteri e spesso assolutamente letali per l'organismo che li porta. La diploidia, però, protegge l'organismo dalle conseguenze di alcune di queste mutazioni - quelle che sono recessive (v. [genetica](#)). È verosimile che la diploidia possa essersi sviluppata per selezione naturale, dato che costituisce una protezione contro le mutazioni recessive che si verificano nelle cellule germinali e nelle cellule somatiche. L'unione di un gamete che porti un allele mutante recessivo con un altro gamete che non porti questo allele darà origine ad un individuo normale. Così le mutazioni recessive possono rimanere nascoste ed entro certi limiti accumularsi nelle popolazioni prima che la selezione naturale possa eliminarle. La selezione si verificherà solo quando si accoppiano due individui portatori ambedue della mutazione recessiva in uno dei loro cromosomi, e allora il fenotipo recessivo comparirà in un quarto della loro progenie, secondo quanto previsto dalle leggi di Mendel. È a questo stadio che la selezione naturale può operare a favore o contro una mutazione recessiva, a seconda che essa sia vantaggiosa o svantaggiosa.

Alcuni dei moderni studiosi di evoluzione molecolare pensano, basandosi su considerazioni teoriche, che molte mutazioni possano essere selettivamente neutre, cioè che non determinino né vantaggio né svantaggio selettivo ai loro portatori. È ancora difficile valutare la proporzione delle mutazioni neutre, ma l'importanza della selezione naturale nel plasmare le specie è così grande che è difficile credere che la maggior parte delle mutazioni siano neutre. Inoltre, sebbene effetti selettivi molto piccoli siano difficili da valutare, essi tuttavia potrebbero essere selettivamente rilevanti. D'altra parte è a priori poco verosimile che un tipo di mutazione di frequente insorgenza sia vantaggioso, perché se lo fosse, dato che si sarebbe verificato anche prima, sarebbe stato già facilmente assorbito dalla popolazione mediante il processo della selezione naturale. Tutti gli organismi hanno alle loro spalle una lunga storia evolutiva e pertanto mostrano un considerevole grado di adattamento al loro ambiente, a meno che esso non sia cambiato di recente. Perciò la maggioranza delle mutazioni frequenti e vantaggiose deve essere già stata adottata dagli organismi e non è quindi probabile che le nuove mutazioni siano vantaggiose. Anche la complessità fisiologica degli organismi viventi costituisce un'indicazione che molte mutazioni possono essere svantaggiose. Un organismo ha

bisogno per vivere che funzionino tutte le sue parti essenziali e qualsiasi mutazione dannosa, che comprometta anche una sola di esse, darà luogo a un organismo non vitale o meno vitale. Quegli organismi che, per una ragione o per l'altra, non lasciano discendenza (o ne lasciano, in media, meno degli altri) sono automaticamente esclusi dal contribuire alle generazioni successive. Se il motivo per cui essi hanno meno discendenti o non ne hanno affatto è genetico, e pertanto trasmissibile, la condizione genetica responsabile dello svantaggio sarà eliminata automaticamente. Se, viceversa, un individuo ha più prole della media, e la condizione che fa sì che egli abbia più figli è ereditaria, cioè trasmissibile ai discendenti, questa caratteristica tenderà automaticamente ad aumentare di frequenza nelle future generazioni. Quindi la selezione naturale è un processo automatico che tende a favorire i tipi più adatti (intendendosi per più adatti quelli che lasciano un numero di discendenti maggiore della media) e a sfavorire quelli meno adatti, definiti come quelli che hanno meno discendenti. Naturalmente questo tipo di selezione può operare a livello evolutivo solo su caratteristiche ereditarie. Se la variazione è non genetica (cioè il carattere non è ereditario), la selezione naturale pro o contro di esso non avrà conseguenze a livello evolutivo. Il carattere in questione non andrà incontro a cambiamenti realmente evolutivi.

Questo è il concetto di selezione darwiniana o intragrupo. È stata posta la questione: "Gruppi diversi di una stessa specie possono mostrare una selezione naturale di tipo intergruppo?". Questo tipo di selezione si può osservare confrontando lo sviluppo demografico di differenti gruppi di una specie nei loro diversi ambienti. Il gruppo che occupa una nicchia ambientale particolarmente favorevole si svilupperà raggiungendo una numerosità maggiore e, se esso differisce geneticamente dagli altri gruppi, ne conseguirà un cambiamento della composizione genetica media della specie. Un fenomeno di questo tipo è particolarmente evidente nell'uomo come conseguenza di cambiamenti tecnologici, che hanno alterato profondamente i rapporti tra i vari gruppi etnici.

La deriva genetica casuale. - L'adattamento all'ambiente è un fenomeno deterministico, ma fenomeni casuali giocano un ruolo nell'evoluzione attraverso gli effetti del caso nelle segregazioni mendeliane, nella comparsa casuale di nuovi mutanti e infine nel fenomeno indicato più specificamente come random genetic drift (cioè, deriva genetica dovuta al caso). Si tratta dell'effetto delle fluttuazioni delle frequenze geniche dovute al campionamento statistico. Quest'ultimo è a sua volta la conseguenza del fatto che le popolazioni degli organismi viventi hanno dimensioni finite.

Il concetto di frequenza genica può richiedere qualche chiarimento. Se un gene esiste in una popolazione in parecchie forme alternative (che sono chiamate 'alleli') la frequenza relativa di un qualsiasi particolare allele di quel gene è chiamata frequenza di quell'allele. Una frequenza genica può essere misurata in un qualsiasi stadio del ciclo vitale. Si possono studiare le frequenze geniche tra i gameti, tra gli zigoti appena prodotti, o tra gli zigoti considerati a vari stadi del loro sviluppo. Le fluttuazioni statistiche delle frequenze geniche in una popolazione sono una funzione del numero di individui di quella popolazione che si trovano nella stessa fase del ciclo vitale, nel senso che aumentano con il diminuire di questo numero. L'effettivo 'collo di bottiglia' statistico è pertanto il numero di individui sessualmente maturi e riproduttori di una popolazione. Essi in genere costituiscono una piccola frazione rispetto al numero totale di gameti o di zigoti che sono stati prodotti, e saranno questi individui a formare la generazione successiva. Infatti noi possiamo considerare i geni presenti negli individui adulti sessualmente maturi come un campione estratto dai gameti prodotti dalla generazione precedente. Se la selezione naturale non sta operando sul gene in esame, la frequenza dei suoi alleli sarà un campione casuale degli alleli presenti nella generazione precedente. Se il gene è sottoposto alla selezione naturale, la frequenza genica sarà da essa modificata, ma l'effetto del campionamento casuale sarà anch'esso presente. Semplici leggi di probabilità, e in particolare la distribuzione binomiale, permettono di predire la probabilità che una qualsiasi determinata frequenza genica cambi nella generazione successiva come conseguenza di questo campionamento casuale, purché sia nota questa frequenza nella generazione parentale. Se la

popolazione è piccola la variazione delle frequenze geniche sarà maggiore e, se è grande, la variazione sarà più piccola, in accordo con quanto è previsto dalla distribuzione binomiale. In generale, la grandezza delle fluttuazioni da campionamento, se viene espressa come errore standard, è proporzionale a $1/\sqrt{N}$, dove N è il numero di adulti in grado di riprodursi (o, più esattamente, la 'dimensione effettiva della popolazione'). Così, con popolazioni molto piccole è possibile (anzi addirittura probabile) che un allele non sia rappresentato affatto nella nuova generazione, cioè che vada perduto, oppure che un allele sia l'unico a comparire nella generazione successiva: in questo caso si dice che l'allele è stato 'fissato'. La probabilità di fissazione o di estinzione è una funzione della dimensione della popolazione. Tali fluttuazioni statistiche si verificano ad ogni generazione e hanno la proprietà di cumularsi. Infatti è la frequenza genica ad ogni generazione che determina la frequenza nella generazione successiva e se essa si è abbassata per un effetto accidentale del campionamento sarà da questa generazione con frequenza genica diminuita che si formerà la generazione futura. Se invece essa sarà aumentata, la frequenza genica della generazione successiva sarà ottenuta come quella di un campione estratto da una popolazione con frequenza genica più elevata.

Quando si considerano cambiamenti nelle specie nel loro complesso, la dimensione di popolazione che conta è quella dell'intera specie e allora si tratta di un numero in genere grande. Però, negli studi di microdifferenziamento geografico per stimare il possibile effetto della deriva genetica si devono usare le dimensioni dei gruppi locali e queste possono essere piccole. Quando si considerano sottogruppi di una specie, si deve tener conto di possibili scambi di individui tra i sottogruppi (migrazione); la sua misura è in genere espressa come la frazione di individui, per generazione, che vengono a far parte del sottogruppo essendo provenienti da altri sottogruppi (m = coefficiente di migrazione). Evidentemente, tanto più intensa è la migrazione, tanto meno i sottogruppi potranno cambiare per effetto della deriva genetica. La migrazione può così controbilanciare l'effetto della deriva genetica e, se sufficientemente intensa, può praticamente eliminarne del tutto gli effetti a livello microgeografico. Non deve quindi affatto sorprendere che le popolazioni più piccole che siano altamente isolate (che siano cioè soggette a poca immigrazione), siano quelle che mostrano le più grandi variazioni rispetto al resto della specie. È verosimile che parte di questa deviazione sia dovuta alla deriva genetica, ma si deve tener presente anche la possibile influenza dell'adattamento a speciali condizioni ambientali e non è semplice escluderne l'effetto nei singoli casi.

4. La teoria matematica dell'evoluzione

Nonostante la sua complessità il processo dell'evoluzione è stato analizzato con metodi matematici. Questo approccio ha avuto successo, perché erano già stati individuati i suoi principali determinanti, di cui si è parlato prima, e si conoscevano le grandezze dei relativi coefficienti. Il trattamento matematico dei processi di mutazione, selezione e migrazione può essere di tipo deterministico, cioè ignorare le fluttuazioni da campionamento, purché si considerino popolazioni molto grandi (in teoria, infinitamente grandi). Se è necessario tener conto della dimensione finita delle popolazioni reali, allora il trattamento deve essere stocastico ed è più difficile dal punto di vista matematico.

La diploidia introduce complicazioni che si superano facilmente in condizioni di matrimoni a caso (random mating). All'inizio di questo secolo G. H. Hardy e W. Weinberg indipendentemente hanno mostrato che, se i matrimoni (o per essere più esatti, gli incroci) si verificano a caso rispetto a un dato gene e la frequenza dell'allele A è p e quella dell'allele a è q , con $q = 1 - p$, in una generazione si raggiunge un equilibrio in cui i tre genotipi AA , Aa , aa hanno le frequenze p^2 , $2pq$, q^2 , rispettivamente. Una frequenza genica p (di A) si ottiene dalla somma della frequenza relativa dell'omozigote AA più la metà della frequenza dell'eterozigote Aa . È facile generalizzare quest'equilibrio ai geni con molti alleli.

Le condizioni della sua validità sono: dimensione infinita della popolazione, uguaglianza delle idoneità biologiche di tutti i genotipi, incroci veramente a caso. In queste condizioni e in assenza di mutazione, le frequenze geniche e genotipiche rimarranno stabili indefinitamente. Questa è la proprietà della invarianza dei sistemi mendeliani, che distingue la teoria mendeliana dalle precedenti teorie sulla ereditarietà (v. [eredità biologica](#)). Secondo il modello della ereditarietà proposto da F. Galton nel secolo scorso, modello che non aveva individuato la natura particolare dei determinanti ereditari né la loro relativa invarianza, la varianza genetica si dimezzava ad ogni generazione e doveva essere compensata da una quantità di variazioni nuove così grande da essere del tutto incompatibile con quanto si sa ora sui bassi livelli delle frequenze di mutazione.

Il trattamento deterministico della mutazione e della selezione in condizioni di incroci a caso è semplice. Sia le frequenze geniche sia, come conseguenza, quelle genotipiche, cambieranno sotto l'influenza della mutazione e della selezione. La velocità del cambiamento e l'equilibrio raggiunto possono essere determinati con una semplice formula. Per studiare la selezione si deve assegnare un certo valore alla idoneità biologica (fitness) di ogni genotipo. L'idoneità biologica di un genotipo è, in prima approssimazione, il numero relativo di discendenti sessualmente maturi atteso per quel genotipo. Se noi indichiamo con w_1 l'idoneità biologica di AA, con w_2 quella di Aa e con w_3 quella di aa, le frequenze genotipiche prima e dopo una generazione di selezione saranno:

Tabella

La quantità $\frac{w_1 p^2 + w_2 pq}{w_1 p^2 + w_2 pq + w_3 q^2}$ è anche chiamata idoneità biologica media. Per lo studio dei cambiamenti delle frequenze geniche non fa differenza se i valori di idoneità biologica che si usano sono relativi o assoluti. Per calcolare l'idoneità biologica relativa si pone uguale a 1 una delle quantità w e si standardizzano le altre rispetto ad essa. Per una sua valutazione più accurata si dovrebbero computare, come è stato mostrato da R. A. Fisher, quantità analoghe alle velocità intrinseche di accrescimento (r in termini demografici, secondo la definizione adottata per l'equazione fondamentale di Lotka che descrive l'accrescimento e la distribuzione delle età in una popolazione), tenendo conto sia dell'età sia delle fertilità e delle mortalità specifiche di ogni genotipo. La misura di idoneità biologica semplificata rappresentata dal numero medio di figli che raggiungono la maturità è un'approssimazione di e^{rT} , dove T è il tempo di generazione.

Il cambiamento di frequenza genica in una generazione è dato da

$$\Delta p = p_1 - p \quad (1)$$

$$p_1 = (w_1 p^2 + w_2 pq) / (w_1 p^2 + w_2 pq + w_3 q^2)$$

dove p_1 è la frequenza genica dopo una generazione di selezione e p è la frequenza genica nella generazione precedente. I valori delle frequenze geniche all'equilibrio, cioè quando esse non cambiano più, si possono ottenere ponendo Δp uguale a zero e risolvendo per i valori di p e di q . Se $w_1 = w_2 = w_3$ non si verificano cambiamenti. Se $w_1 < w_2 < w_3$ oppure $w_1 \leq w_2 < w_3$ oppure $w_1 < w_2 \leq w_3$ i valori all'equilibrio sono $p = 0$, $q = 1$, che corrisponde alla eliminazione di A e fissazione di a. Quando $w_1 > w_2 > w_3$ oppure $w_1 \geq w_2 > w_3$ oppure $w_1 > w_2 \geq w_3$ si verifica il contrario. Se w_2 è più piccolo (oppure più grande) delle idoneità biologiche w_1 e w_3 di entrambi gli omozigoti, allora si hanno equilibri diversi da 0 e da 1. Un'ulteriore analisi mostra però che quando l'eterozigote Aa è svantaggiato rispetto a tutti e due gli omozigoti ($w_2 < w_1, w_3$) l'equilibrio è instabile e qualsiasi anche piccola perturbazione porterà alla fissazione verso 0 o 1 nella stessa direzione della perturbazione. Quando l'eterozigote è avvantaggiato, cioè $w_2 > w_1, w_3$, allora esiste un equilibrio stabile a un valore intermedio tra 0 e 1, che può essere calcolato risolvendo l'equazione (1) dopo avere fissato $\Delta p = 0$. Importanti casi di tali equilibri dovuti a vantaggio dell'eterozigote sono stati trovati in molte specie animali, specialmente Drosophila e uomo. Esempi classici nell'uomo sono l'anemia a cellule falciformi e

la talassemia e in ambedue i casi l'agente selettivo è la malaria, malattia che è meno letale per gli eterozigoti che per l'omozigote normale, mentre gli omozigoti per l'anemia a cellule falciformi o per la talassemia tendono a morire a causa dell'anemia anche in assenza di malaria (v. sangue: Anemie emolitiche).

Per lo studio della cinetica della selezione, la soluzione diretta dell'equazione del tipo della (1), che è un'equazione con differenze discontinue, non è possibile altro che in pochi semplici casi. Per lo studio dei casi complessi si passa di regola dal trattamento discontinuo della equazione (1) a un trattamento continuo sostituendo Δp con dp/dt e risolvendo come in una equazione differenziale. Come alternativa, si può ottenere facilmente una soluzione numerica dell'equazione con differenze discontinue usando un calcolatore per risolvere l'equazione di tipo (1). I coefficienti di selezione (s) di genotipi dati sono in genere il complemento ad 1 dei valori delle loro idoneità biologiche standardizzati rispetto al valore della idoneità biologica di uno dei possibili genotipi, in genere AA (talvolta Aa, specialmente nel caso di vantaggio dell'eterozigote). Evidentemente la velocità del processo selettivo è una funzione del coefficiente di selezione.

Fisher ha dimostrato con un importante teorema (il teorema fondamentale della selezione naturale) che la velocità dell'aumento dell'idoneità biologica per effetto della selezione naturale è proporzionale alla variazione della componente genetica dell'idoneità biologica. Questi trattamenti matematici della selezione dipendono dall'assunzione che i coefficienti di selezione siano costanti. Se essi variano nel tempo, come è molto verosimile che accada, o se dipendono dalle frequenze geniche, è inevitabile che si vengano a creare situazioni più complicate. Tuttavia queste equazioni forniscono almeno gli ordini di grandezza riguardo all'azione della selezione naturale, che è il più veloce e più importante agente modificatore delle frequenze geniche.

Le frequenze di mutazione da sole possono influenzare le frequenze geniche e l'equazione del loro cambiamento è in generale

$$\Delta p = \nu q - \mu p \quad (2)$$

dove μ è la frequenza di mutazione da A ad a e ν è la frequenza della mutazione inversa da a ad A. Equilibri intermedi tra 0 e 1 esistono e si possono facilmente calcolare dalla equazione (2), ma l'ordine di grandezza delle frequenze di mutazione è in genere di tanto più piccolo delle velocità delle variazioni dovute alla selezione che è poco verosimile che la mutazione da sola svolga un ruolo importante. È facile dimostrare che il tempo richiesto per raggiungere l'equilibrio atteso supponendo che operi solo la mutazione, partendo per esempio da $p = 0$, è approssimativamente il reciproco della frequenza di mutazione; è quindi facile che si tratti di un periodo di tempo dell'ordine di un milione di generazioni, che è un tempo evolutivo molto lungo. Raggiungere lo stesso risultato con i rapidi cambiamenti selettivi può essere questione di solo 100 o 1.000 generazioni.

Gli effetti combinati delle pressioni selettive e di mutazione sullo stesso gene si ottengono facilmente combinando la loro azione in una singola equazione. Tra gli equilibri più interessanti che si possono studiare in questo modo ci sono quelli della selezione contro mutazioni deleterie. Le frequenze geniche all'equilibrio per geni deleteri sono molto diverse nel caso di mutazioni recessive o di mutazioni dominanti essendo uguali a $\sqrt{-\mu}/s$ e a μ/s nei due casi, dove s è il coefficiente di selezione del fenotipo svantaggiato ($s = 1 - w$ rispetto a un'idoneità biologica relativa standardizzata w) e μ la frequenza della mutazione che produce l'allele deleterio. Quindi, a parità di forza selettiva si raggiungono frequenze molto più elevate nel caso di mutazioni recessive che per mutazioni dominanti. Però, in entrambi i casi, se il carattere è altamente deleterio ($s = 1$), il numero di individui che ne sono colpiti è essenzialmente dello stesso ordine di grandezza, che equivale alla frequenza di mutazione. Assumendo che la frequenza di mutazione sia la stessa, all'equilibrio vi è un numero doppio di individui colpiti nel caso di mutazioni dominanti rispetto al caso di mutazioni recessive.

Poiché le frequenze di mutazioni sono tanto basse, le frequenze dei difetti dovuti a mutazione deleteria per un dato gene sono corrispondentemente basse. Ma, poiché i geni sono numerosi, ci si può attendere una grande quantità di malattie genetiche, ognuna diversa dall'altra (almeno a livello biochimico) se riguarda un gene diverso. Ci si attende pertanto di trovare un gran numero di malattie genetiche tutte rare se considerate singolarmente.

Questo è appunto quanto si verifica nell'organismo più studiato da questo punto di vista, l'uomo, le cui malattie genetiche già note sono nell'ordine delle migliaia. Ciascuna di esse è rara, a parte alcune poche eccezioni generalmente determinate da una condizione favorevole dell'eterozigote, come il caso della talassemia e dell'anemia a cellule falciformi.

Qualche volta il matrimonio a caso non è rispettato. Questo si verifica per alcune malattie genetiche nell'uomo e per molti caratteri di importanza sociale. Quando il sistema di matrimonio non è casuale, lo si chiama 'assortativo' o 'disassortativo' e anche positivo o negativo, a seconda che

l'accoppiamento preferenziale sia quello tra individui simili oppure quello tra individui dissimili.

Esistono metodi matematici validi anche per casi di questo genere, ma il trattamento è reso più complesso dal fatto che ciascuno dei possibili matrimoni deve essere trattato separatamente. Con due alleli e tre genotipi, come visto prima, vi sono nove possibili matrimoni. Alcuni casi semplificati sono stati studiati in modo esauriente e i loro risultati sono stati pubblicati. Questi studi si riferiscono principalmente a un singolo gene. Quando due o più geni diversi interagiscono, il trattamento diventa più complicato. Inoltre i geni che si trovano sullo stesso cromosoma sono ereditati in blocco, se si esclude la ricombinazione. Alla fine si raggiungerà l'equilibrio, ma in alcuni casi si può osservare un disequilibrio da associazione genica (linkage 'disequilibrium'), o perché l'equilibrio non è stato ancora raggiunto, o perché operano nel sistema condizioni selettive che conferiscono valori adattativi diversi ai vari genotipi in quanto portatori di assortimenti genici diversi. Lo studio di molti sistemi genetici è appena cominciato e si sta già rivelando di grande interesse.

Un altro modello, in cui si assume che molti geni influenzino in modo cumulativo un singolo carattere, è stato utilizzato per un lungo periodo, fin dal tempo del lavoro originale di Fisher sulla 'correlazione tra parenti' pubblicato nel 1918. In questo caso ci si può attendere che il carattere mostri almeno in alcune condizioni una distribuzione normale continua. Questo tipo di analisi è indicato con il nome di 'genetica biometrica', o anche come lo studio della 'eredità poligenica'. Non è necessario che il carattere in esame sia per sua natura continuo, esso può essere discontinuo se esiste in aggiunta una distribuzione di suscettibilità genetica e una soglia di sensibilità al di sopra della quale il carattere può manifestarsi. Questo modello è stato usato per spiegare alcune malattie e anche alcuni caratteri normali. Lo studio dei sistemi poligenici è complicato dal fatto che in genere questi caratteri sono fortemente influenzati dall'ambiente. Quando esso può essere mantenuto costante, come in esperimenti di laboratorio, l'analisi può essere eseguita con un certo grado di precisione. In alcuni casi studiati particolarmente a fondo, si può arrivare fino all'identificazione dei singoli geni che costituiscono un sistema poligenico. Questo però è possibile solo in organismi suscettibili di studio sperimentale per i quali sono disponibili un gran numero di mutanti, come la *Drosophila*. Quando gli organismi sono studiati direttamente in condizioni naturali e si sa che il carattere in esame è influenzato da differenze ambientali, la distinzione tra l'effetto dell'ambiente e quello genetico è più difficile e può essere addirittura impossibile, a meno che non si possa allevare l'organismo in condizioni standard di laboratorio. La genetica biometrica ha ottenuto i migliori risultati quando è stata applicata nell'allevamento degli animali e delle piante.

Un'altra deviazione dall'incrocio a caso che, pur essendo simile al matrimonio 'assortativo' descritto prima, è tuttavia diversa da esso in linea di principio, è l'incrocio tra parenti stretti (inincrocio, inbreeding). Esso è stato praticato su larga scala dagli allevatori di piante e di animali per ottenere le cosiddette linee pure, cioè delle linee costituite da individui tutti potenzialmente identici per il loro genotipo. Molto lavoro teorico è stato dedicato al problema di calcolare la frequenza attesa degli

omozigoti per un dato gene in una linea ottenuta praticando questo particolare sistema di incrocio per molte differenti generazioni. Più stretta la parentela, più efficiente è il sistema di inincrocio. Il più stretto sistema disponibile di inincrocio è l'autofecondazione, ma praticamente esso esiste solo in alcune piante. Incroci tra fratello e sorella e tra genitori e prole sono anch'essi praticati spesso dagli allevatori. Il coefficiente di inincrocio (F) è stato introdotto da S. Wright per misurare la probabilità di omozigosi per un dato gene presente in uno (o più) ascendenti di un individuo che risulti da un determinato pedigree contenente uno o più inincroci. Questi risultati sono di particolare interesse per gli allevatori e sono stati da essi utilizzati su larga scala.

Se si tiene conto del fatto che le dimensioni delle popolazioni sono finite, il risultato di un processo evolutivo si può esprimere solo in termini di probabilità. Così, se una popolazione di dimensione finita è soggetta solo alla deriva genetica il risultato finale sarà o la fissazione o la estinzione di un allele la cui frequenza iniziale era p . La probabilità di fissazione è p e quella di estinzione è il suo complemento, $1 - p$. La distribuzione di probabilità in un momento qualsiasi dall'inizio è stata calcolata in dettaglio. Quando altre forze evolutive si aggiungono alla deriva genetica, sorgono delle complicazioni specialmente se si introduce la selezione in un organismo diploide. I risultati devono allora essere calcolati con metodi approssimati. In particolare, tra questi metodi approssimati, si è dimostrato molto utile il metodo per diffusione. Molti dei risultati ottenuti con questi metodi sono stati confermati per simulazione, un procedimento standard della matematica di cui ci si serve nei casi in cui è difficile o impossibile utilizzare un trattamento analitico esatto e si deve ricorrere a procedimenti approssimati. Si accennerà ora ad alcuni risultati di interesse più generale.

La probabilità che un tipo mutante presente inizialmente in una popolazione con la frequenza p_0 al tempo $t = 0$ venga alla fine fissato in una popolazione di dimensioni finite, è stata calcolata sia in presenza sia in assenza di selezione. In particolare, è interessante considerare il destino di un nuovo allele che sia comparso nell'ultima generazione di una popolazione e che non vi sia più reintrodotta (né per mutazione né per migrazione) nelle generazioni successive. Se si tratta di una mutazione selettivamente neutra la probabilità della sua fissazione è $1/2N$, dove N è la dimensione o grandezza o numerosità della popolazione. Essa dovrebbe essere calcolata sulla base del numero di individui adulti maturi e attivi dal punto di vista sessuale e non del numero totale di individui della popolazione. Per maggior chiarezza in genere ci si riferisce a questo numero con il termine di dimensione (sessualmente) efficiente della popolazione: effective population size. Una mutazione che sia deleteria anche di poco non ha alcuna possibilità di venire mai fissata eccetto che in popolazioni molto piccole. Del resto, la probabilità di andare perduta è considerevole anche per una mutazione che conferisca un vantaggio selettivo e ciò vale soprattutto nelle prime generazioni in cui gli individui mutanti sono molto pochi. È stato dimostrato che se il coefficiente di selezione di un nuovo mutante è sufficientemente piccolo da essere dell'ordine di grandezza di $1/2N$, esso può essere considerato quasi neutro, nel senso di andare incontro a un destino più o meno simile a quello di un allele perfettamente neutro. Perfino mutazioni vantaggiose possono andare perdute accidentalmente subito dopo la loro comparsa se il loro vantaggio selettivo non è grande. Quindi una mutazione che sia comparsa una sola volta in una popolazione ha una grande probabilità di andare perduta per accidenti di campionamento; tuttavia una certa frazione di questi mutanti verrà alla fine fissata anche se essi sono neutri o quasi neutri. Però il tempo richiesto in media per fissare mutazioni di questo tipo è grande, dell'ordine di $4N$ generazioni. Questo tempo sarebbe considerevolmente più breve se la selezione operasse a favore di questo nuovo mutante, e sarebbe tanto più ridotto per quanto più grande fosse il vantaggio selettivo. Quindi, mentre per una specie costituita da un milione di individui possono essere necessari quattro milioni di generazioni per fissare un gene neutro, per fissarne uno con un vantaggio selettivo del 10% rispetto al valore normale (uno dei valori più elevati che siano stati osservati per una mutazione vantaggiosa) possono bastare poche centinaia di generazioni. Un modello di mutazione in cui si consideri come un nuovo allele qualsiasi nuova mutazione sia

comparsa in una popolazione, presenta una somiglianza particolarmente stretta con le condizioni naturali. Se la frequenza di mutazione di questo gene per generazione è μ , è stato dimostrato che, se queste mutazioni sono neutre, l'efficienza media di sostituzione è uguale al reciproco della frequenza di mutazione.

Un altro risultato di grande interesse è il calcolo del numero di alleli che ci si attende di trovare in una popolazione per un dato gene soggetto a un equilibrio tra la mutazione e altre forze. Se l'unica forza che tende a eliminare le nuove mutazioni è la deriva genetica, cioè gli accidenti da campionamento, si può calcolare che la proporzione attesa di individui omozigoti per un dato gene è all'incirca $1/(1 + 4N\mu)$. Il reciproco di questa quantità ($1 + 4N\mu$) esprime una media del numero di alleli attesi per quel gene. Stime non soggette a errori sistematici del numero di alleli effettivamente presenti in media non sono ancora disponibili, ma esse corrispondono grossolanamente ai valori che si avrebbero se per gli organismi studiati finora (dalla drosofila all'uomo) N (considerato per l'intera specie) fosse approssimativamente dello stesso ordine di grandezza di $1/\mu$. Il numero di alleli esistenti per un determinato locus aumenta però se è presente una selezione a favore dell'eterozigote (chiamata anche selezione stabilizzante o eterotica). In taluni casi esistono prove dell'esistenza di una selezione stabilizzante. In altri casi le prove sono indirette e molti genetisti pensano che la selezione eterotica sia molto diffusa in natura. Questo fenomeno è talvolta indicato col nome di omeostasi genetica. È stato dedicato molto lavoro teorico al problema di calcolare la distribuzione attesa delle frequenze geniche in condizioni di deriva genetica specialmente se associata a altre forze evolutive. Se la deriva genetica opera da sola ci si attende che in un tempo infinito si arrivi alla fissazione di un allele e alla estinzione di tutti gli altri. Però, se la mutazione continua a produrre nuovi alleli ed è eventualmente aiutata dalla selezione stabilizzante o dalla migrazione tra differenti sottogruppi di una specie, si può arrivare a uno stato di equilibrio e si può calcolare la distribuzione attesa delle frequenze geniche in condizioni di equilibrio dinamico. Esempi di distribuzioni in queste condizioni di equilibrio dinamico sono presentati nella fig. 3. Essi mostrano che le frequenze geniche attese in una popolazione si troveranno a oscillare attorno a un valore atteso che in alcune condizioni può essere vicino a 0 o a 1 e in altre condizioni può essere intermedio. La media e la dispersione delle frequenze geniche attese nello stato di equilibrio dinamico dipendono dalla grandezza della popolazione e dalle forze evolutive bilanciandosi reciprocamente come la mutazione, la selezione stabilizzante o la migrazione. Questi fattori, se misurati in modo corretto, possono mostrare di avere effetti simili e possono essere inclusi nei parametri U e V come indicato nella fig. 3. Così la migrazione può agire come una mutazione o come una selezione stabilizzante di equivalente intensità.

Ulteriore lavoro teorico è stato compiuto per misurare l'effetto della migrazione o di altre forze che tendono al raggiungimento di un equilibrio (mutazione, selezione stabilizzante) rispetto all'effetto contrastante della deriva genetica nei casi in cui la popolazione è distribuita in una vasta area geografica (e si verifica una differenziazione locale). Questi modelli sono spesso chiamati modelli di isolamento dovuti alla distanza, e sono stati studiati dal punto di vista teorico in uno spazio sia continuo sia discontinuo. Si è trovato che nella maggioranza dei casi la somiglianza tra due popolazioni diminuisce in modo esponenziale con l'aumentare della distanza che le separa, ma sembra che svolga un ruolo anche la dimensionalità della distribuzione geografica. Individui distribuiti solo lungo una dimensione (per es. viventi lungo una linea costiera) mostrano un aumento di variazioni con la distanza maggiore di quello mostrato da popolazioni distribuite in uno spazio a due dimensioni. Questi modelli introducono inevitabilmente un certo numero di assunzioni semplificatrici e l'analisi dei dati reali può talora richiedere l'uso di metodi più sofisticati, che non saranno discussi in questa sede.

Applicazioni di questi modelli matematici a dati reali sono state possibili in svariati casi e hanno contribuito considerevolmente a far luce sulla dinamica dei processi evolutivi.

5. Differenziamento e formazione di razze e di specie

Le specie vegetali e animali, che due secoli fa erano considerate fisse e immutabili, sono sottoposte a un processo continuo di trasformazione e quello che noi osserviamo in un qualsiasi momento non è altro che una fase di un processo destinato a continuare indefinitamente. Per lo scienziato che ha posto le fondamenta della moderna tassonomia, Linneo, le specie erano altrettante unità e le modeste variazioni tra individui appartenenti alla stessa specie potevano essere trascurate.

Tutta la storia della tassonomia indica che è difficile, in pratica, stabilire in modo univoco se due gruppi diversi di organismi viventi, che siano correlati in modo ovvio ma che anche mostrino alcune differenze nette, appartengano a una stessa specie oppure a due specie diverse. Questa difficoltà però non è dovuta alla mancanza di una definizione precisa di specie. Essa è dovuta in parte al fatto che, essendo la formazione di nuove specie un processo dinamico, ci si può trovare di fronte a una fase qualsiasi di esso; ma anche alla difficoltà che frequentemente si riscontra di applicare nei casi concreti le regole operative necessarie per definire se gruppi differenti appartengono o no a una data specie.

Il moderno concetto biologico di specie, che Darwin fu incapace di definire malgrado il titolo che egli diede alla sua opera fondamentale, *On the origin of species*, deve molto al lavoro di Th. Dobzhansky e E. Mayr. Per definizione, una specie è una serie di individui che sono potenzialmente interfertili senza alcuna limitazione o barriera. Non si può sottovalutare l'importanza di tale prerogativa: essa in pratica significa che, nell'ambito del gruppo, i geni possono essere scambiati senza limitazione. La capacità di scambiare geni determina la capacità a formare nuove combinazioni di geni. Il numero di potenziali nuove combinazioni è enormemente grande ed esso conferirà alla specie una considerevole plasticità, cioè capacità di adattarsi e di prosperare in condizioni ambientali nuove. Se due gruppi sono isolati, per esempio da barriere geografiche, pur non scambiandosi individui e quindi nemmeno geni, fino a quando conservano la capacità potenziale di scambiarsi continuano ad essere una specie dal punto di vista biologico, sebbene possano essersi sviluppate delle cospicue differenze tra di loro a causa della deriva genetica e dell'adattamento ad ambienti diversi.

Questa definizione biologica di specie è valida a patto che l'organismo in questione presenti una riproduzione sessuale. La riproduzione asessuale si osserva in alcune specie di animali e vegetali, ma si è in genere dell'opinione che sia secondaria a uno stadio sessuale e che conduca a un cul-de-sac evolutivo. Perfino gli organismi più bassi, compresi i virus, tendono a mostrare meccanismi riproduttivi tali da permettere scambi di materiale genetico, sebbene non si possa sempre dimostrare un vero dimorfismo sessuale o un regolare differenziamento sessuale. Non solo, ma in parecchie piante fisiologicamente ermafrodite e che andrebbero quindi incontro normalmente ad autofecondazione, riducendo in questo modo il vantaggio della propagazione sessuale e aumentando la omozigosi, si sono sviluppati meccanismi di 'auto-incompatibilità' che fanno della fecondazione incrociata la regola.

Il vantaggio della riproduzione sessuale nell'evoluzione può essere agevolmente rappresentato da questo semplice modello. Supponiamo che un organismo di una determinata specie abbia sviluppato per mutazione un carattere genetico favorevole che chiameremo A, riservando il termine a al meno vantaggioso carattere originario più comune. Un altro individuo della stessa specie ha sviluppato un'altra caratteristica favorevole denominata B per distinguerla dalla forma comune meno vantaggiosa, b. Se è vantaggioso che coesistano nello stesso individuo entrambi i caratteri genetici A e B, come avviene in genere per caratteri non correlati, allora un sistema che renda probabile la formazione di individui AB sarà vantaggioso su un altro sistema con il quale ciò si verifichi difficilmente. In un organismo asessuato l'individuo AB può comparire solo per mutazione da b a B in un organismo A o da a ad A in un organismo B. Le mutazioni sono rare e pertanto lo sviluppo del

doppio mutante più vantaggioso si verificherà raramente. Quando la riproduzione sessuale costituisce la regola la formazione del tipo ricombinante AB è in genere molto più frequente. Un'analisi matematica più rigorosa ha mostrato che la formazione del tipo AB è almeno due volte più veloce in popolazioni a riproduzione sessuata che in popolazioni che si riproducono asessualmente. Quindi la capacità di scambiare geni aumenta le opportunità dell'adattamento. Tuttavia, è stato anche dimostrato che in alcune condizioni la coesistenza dei due tipi di riproduzione, quello sessuale e quello asessuale, potrebbe costituire un vantaggio per la specie.

La formazione di nuove specie può avvenire bruscamente, soprattutto per mezzo della poliploidia. Si tratta di un meccanismo che è certamente importante nelle piante, ma che presumibilmente è molto più raro negli animali. In genere una specie nuova sorta per poliploidia non dà origine a prole fertile se incrociata con la specie originale. Per esempio, un tetraploide quando è incrociato con un diploide dà origine a una progenie triploide che è sterile perché la maggioranza dei suoi gameti possiedono assetti cromosomici sbilanciati costituiti dall'incontro casuale di uno o due membri di ciascuna coppia cromosomica. Ciò può spiegare in parte perché la poliploidia è più rara tra gli animali che per lo più non hanno la riproduzione asessuale, dato che un individuo formatosi per poliploidia in genere non può moltiplicarsi se la riproduzione sessuale è l'unico mezzo per riprodursi. Vi sono altri motivi connessi soprattutto con questioni di equilibrio cromosomico che possono contribuire a rendere la poliploidia più rara tra gli animali.

È noto che la autopoliploidia, cioè la formazione di un poliploide mediante il raddoppio dell'assetto cromosomico di una cellula, si verifica molto di frequente nelle piante e si induce con facilità sperimentalmente. La possibilità di una iniziale moltiplicazione asessuale di tali doni può spiegare la formazione di nuove specie poliploidi. D'altra parte, è stata dimostrata l'importanza di un altro meccanismo di formazione di poliploidi, l'alloploidia. Questo può verificarsi dopo una fecondazione interspecifica, evento più frequente nelle piante che negli animali. Un organismo alloploide derivato da due specie lontane può riprodursi solo asessualmente e può darsi che presenti squilibri fisiologici. Se però esso a un certo punto è andato incontro a diploidizzazione spontanea (amfidiploide) allora può mostrare capacità normali sia dal punto di vista fisiologico sia da quello della riproduzione sessuale. Tali amfidiploidi sono stati prodotti sperimentalmente e sono stati trovati anche in natura.

Una rara mutazione cromosomica risulta da un meccanismo anomalo di divisione del centromero, cioè da una divisione del centromero che si attua perpendicolarmente all'asse del cromosoma invece che lungo di esso. La maggior parte dei cromosomi hanno braccia di lunghezza per solito ineguale ai due lati del centromero. Una divisione anormale del centromero (come quella detta sopra) di un cromosoma fa sì che le sue due braccia si separino l'una dall'altra. Ciascun braccio può continuare a riprodursi da solo e costituire un cromosoma indipendente, e in questo modo il numero aploide totale di cromosomi aumenta di 1. Si crede che questo sia il meccanismo responsabile dell'aumento del numero dei cromosomi. Anche altre aberrazioni contribuiscono a spiegare in che modo i cromosomi possono cambiare di numero e di forma. Le traslocazioni possono renderli più lunghi o più corti. Le inversioni possono alterare la posizione del centromero se esso è compreso nell'inversione, e alterare in questo modo le lunghezze relative delle due braccia del cromosoma interessato dall'inversione. Mutazioni cromosomiche possono fissarsi in una specie attraverso la deriva genetica o la selezione naturale, allo stesso modo delle mutazioni geniche, rendendosi così possibile l'evoluzione del numero e della forma dei cromosomi.

Se la poliploidia permette la formazione improvvisa di nuove specie, in pratica in tutti gli altri casi la formazione di una nuova specie è un processo graduale. Oggi si è concordemente dell'idea che questo processo in genere si verifichi attraverso l'isolamento geografico. Questo meccanismo di speciazione è detto 'speciazione allopatica' in contrapposizione alla 'speciazione simpatica' che è la formazione di specie differenti nella stessa area geografica generale attraverso l'azione di altri meccanismi di

isolamento, per esempio l'isolamento ecologico, ecc.

Alcuni autori, e specialmente il Mayr, escludono che la speciazione simpatica abbia realmente avuto importanza nel corso dell'evoluzione. Inevitabilmente l'isolamento geografico è accompagnato dall'adattamento ad ambienti alquanto diversi e in più favorisce lo stabilirsi delle differenze mediante la deriva genetica. Però può essere necessario molto tempo perché si crei una barriera interspecifica, perché si attui cioè la intersterilità. Per cui è possibile che organismi diventati nettamente diversi dal punto di vista fenotipico siano ancora interfertili in condizioni di laboratorio o in territori in cui le loro distribuzioni si sovrappongono. Lo sviluppo di differenze in condizioni di isolamento è lento, poiché l'evoluzione geologica nel suo complesso è lenta e la formazione di differenze di entità tale da costituire una barriera interspecifica può richiedere periodi dell'ordine di un milione di anni. Il processo di differenziamento tra due popolazioni che siano isolate l'una dall'altra può essere scoperto, mentre si sta ancora svolgendo, in un momento qualsiasi. Si possono cioè scoprire tutti i gradi di differenziamento che sono al di sotto del livello strettamente interspecifico. Popolazioni che siano esaminate mentre ancora appartengono, potenzialmente almeno, alla stessa specie, ma che mostrano una diversità di un certo grado (praticamente tutte le popolazioni sono lievemente diverse l'una dall'altra) possono essere indicate con diversi nomi: demi, ecotipi, razze, razze geografiche, sottospecie. Nessuno di questi termini è molto preciso o utile, dal momento che la soglia realmente importante dal punto di vista evolutivo è quella che corrisponde a una differenza interspecifica cioè una linea di demarcazione tale che da una parte di essa ci sia la interfertilità e dall'altra la intersterilità. Però anche questa soglia può essere raggiunta gradualmente e/o con passaggi bruschi. Le specie sorelle (sibling species) costituiscono un esempio interessante. Si tratta di specie molto simili dal punto di vista morfologico, ma che tuttavia mostrano un certo grado di differenziamento specifico, da una fertilità incompleta fino a una completa sterilità, e che abitano all'incirca la stessa area o almeno la condividono in parte. Per esempio *Drosophila pseudoobscura* e *D. persimilis* formano ibridi, ma i maschi ibridi sono sterili, mentre le femmine sono fertili se reincrociate con una delle due specie parentali.

I meccanismi di sterilità interspecifica sono di varia natura. Alcuni di essi sono precopulatori, cioè la copulazione non può verificarsi o comunque non avviene. Altri sono postcopulatori, e si formano degli ibridi che sono sterili o che non si sviluppano. Secondo alcuni autori le barriere di sterilità interspecifica ricevono un premio dalla selezione naturale, in quei casi in cui il differenziamento che ha portato alla formazione in aree diverse di differenti popolazioni è andato avanti fino al punto che gli ibridi, pur formandosi ed essendo fertili, non sono tuttavia adatti sufficientemente a nessuno dei due ambienti. Secondo altri autori la sterilità si sviluppa in modo essenzialmente accidentale. È opportuno tener presente che in tutte le popolazioni naturali finora esaminate, anche in quelle che occupano un'area ristretta, la quantità di variazione genetica esistente è sempre estremamente grande. Persino un singolo individuo è sede di eterozigosi per una gran parte dei suoi geni. Questo fatto non era noto, o perlomeno non era chiaro, fino a poco tempo fa, fino a quando cioè l'analisi elettroforetica delle proteine ha reso possibile lo studio della variazione genetica in un campione di geni scelti a caso, o più precisamente delle proteine da essi prodotte. Circa un terzo di tutte le proteine studiate in questo modo mostrano l'esistenza di più di un allele come conseguenza di sostituzioni amminoacidiche risultanti in differenze elettroforetiche. Dato che l'elettroforesi può scoprire solo una parte di tutte le variazioni esistenti, probabilmente non più di un terzo (in media forse meno), la regola è che quasi tutti i geni contengono varianti, alcuni in frequenze considerevoli in una popolazione.

Esistono parecchie centinaia di migliaia di specie diverse e quelle animali sono circa 5 volte più numerose di quelle vegetali. In continuazione si devono formare specie nuove mentre altre devono estinguersi o perché costituite da un numero troppo piccolo di individui o perché si trovano di fronte a cambiamenti ambientali per esse catastrofici. Un problema ancora non del tutto chiarito è come

alcune specie siano andate incontro solamente a pochi cambiamenti durante lunghe ere geologiche dando origine al fenomeno dei 'fossili viventi'. Si è supposto che ciò potesse essere la conseguenza della distruzione della variazione genetica propria della specie, ma più probabilmente si è raggiunto in questa specie un alto grado di omeostasi genetica, presumibilmente attraverso meccanismi di selezione stabilizzante (vantaggio dell'eterozigote o meccanismi più complessi).

6. Analisi filogenetica

Con l'avvento dei calcolatori elettronici è diventato possibile trattare un numero di osservazioni molto grande su un gran numero di individui o su un gran numero di specie e tentare in questo modo l'applicazione di metodi obiettivi di classificazione al materiale biologico. È sorta quindi la cosiddetta 'tassonomia numerica' che ha attratto un certo numero di ricercatori. Sebbene metodi messi a punto in questo modo possano essere considerati più 'obiettivi', non sempre sono stati esposti in modo chiaro gli scopi che ci si propone di raggiungere con questi criteri di classificazione. In particolare non è chiaro se tali metodi possano servire allo scopo di delineare la 'filogenia' delle specie. Per questo scopo in particolare sembra preferibile ricorrere a metodi che specifichino in modo chiaro un modello evolutivo e lo analizzino sulla base delle prove a disposizione. È questa l'analisi filogenetica e dovrebbe essere tenuta distinta in linea di principio dalla tassonomia numerica, sebbene in alcuni casi i risultati di queste due differenti tecniche possano essere strettamente concordanti. Sono stati proposti diversi metodi di analisi filogenetica, alcuni dei quali si basano sull'assunto di velocità costanti di evoluzione, altri solo sull'assunto che l'evoluzione si svolga in modo indipendente in popolazioni isolate e altri ancora hanno utilizzato il criterio della 'evoluzione minima' per ricostruire gli alberi filogenetici. L'ultimo criterio è quello meno soddisfacente dal punto di vista genetico, ma i suoi risultati sono simili a quelli ottenuti con altri metodi. Un esempio della sua applicazione ad alcuni gruppi etnici umani è presentato nella fig. 4. Evidentemente un'analisi filogenetica completa richiede l'integrazione di dati ottenuti da tutte le fonti, paleontologica (quando è disponibile), genetica, morfologica, fisiologica, ecc. I caratteri genetici, quando sono stati esaminati isolatamente per ricostruire quello che era reputato essere l'albero filogenetico esatto, si sono dimostrati più efficienti dei caratteri strettamente morfologici. Sfortunatamente, è più difficile ottenere i primi che gli ultimi. È in genere chiaro che l'adattamento puramente morfologico, o l'adattamento fisiologico superficiale, riflette la somiglianza degli ambienti più facilmente della vera filogenesi. La maggioranza dei caratteri morfologici e fisiologici hanno una base poligenica.

Evoluzione parallela o convergente è stata osservata in molti gruppi di animali e di piante, per esempio i Marsupiali hanno sviluppato forme che somigliano a quelle sviluppate in aree diverse da Mammiferi Placentali. Un'analisi morfologica superficiale può suggerire una somiglianza molto maggiore di quella che si troverebbe con un'analisi genetica, poiché quando la selezione naturale opera in ambienti simili si possono raggiungere risultati simili anche se essa si è esercitata su complessi genetici interamente diversi. Perciò, se si verifica un'evoluzione parallela in gruppi che si sviluppano in ambienti simili anche se separati, la base genetica della loro evoluzione può essere del tutto diversa e apparire tale solo se le due specie sono confrontate a livello genetico; la pura somiglianza morfologica rivelerà invece solo che gli ambienti erano simili. Sfortunatamente, per la maggior parte delle specie si dispone solo di dati morfologici e talora fisiologici. Per le forme estinte i dati morfologici sono gli unici disponibili. Inoltre la documentazione paleontologica ha un certo numero di interruzioni e quindi non c'è da sorprendersi se la filogenesi degli organismi viventi è ancora incompleta, anche se per i rami principali, e in taluni casi perfino per l'evoluzione di sottogruppi per lunghi periodi, è stata ricostruita in dettaglio.

7. Evoluzione molecolare

Per poter spiegare in modo esauriente l'evoluzione a livello molecolare sarebbe necessario conoscere la sequenza delle coppie nucleotidiche del DNA dell'organismo. Procurarsi questa informazione costituisce però un'impresa molto ardua perché in media una cellula di Mammifero contiene un numero di coppie nucleotidiche per nucleo compreso tra 1 e 10 milioni. Perfino i Batteri hanno un gran numero di coppie nucleotidiche che è solo di tre ordini di grandezza inferiore al numero appena detto. Oggi è possibile determinare la sequenza nucleotidica solo per polinucleotidi relativamente corti, dell'ordine di centinaia di nucleotidi, e l'isolamento di geni singoli è un procedimento ancora soggetto a limitazioni considerevoli. È possibile però studiare la somiglianza media tra DNA di organismi affini con le tecniche note come ibridazioni DNA-DNA o DNA-RNA. Con questi mezzi è possibile stimare almeno approssimativamente la percentuale di coppie nucleotidiche che sono identiche in organismi diversi. Questa tecnica può essere applicata più facilmente se le differenze non sono troppo piccole e la si deve pertanto riservare all'analisi di organismi che sono rimasti separati per un tempo considerevole. Può darsi che in futuro sarà possibile aumentare il suo potere di risoluzione fino al punto di mostrare differenze tra specie affini e perfino all'interno di singole specie. Questi esperimenti hanno concordemente dimostrato che la dissimiglianza tra organismi, a livello del DNA, è quasi perfettamente proporzionale al tempo, stimato sulla base di dati geologici e paleontologici, durante il quale essi sono rimasti separati. Ulteriori chiarimenti si sono avuti dall'analisi di proteine, che, essendo i prodotti diretti dei geni, forniscono informazioni dirette sul DNA. Per quanto si sa ora, le uniche riserve a cui è soggetta questa affermazione derivano dalla esistenza della degenerazione del codice e dal fatto che una parte del DNA non fabbrica proteine. Già oggi parecchie proteine di molte specie animali e vegetali sono state purificate e se ne è determinata la sequenza amminoacidica. Quando si studia una determinata proteina in organismi diversi, di nuovo si osserva la regola che le differenze in amminoacidi tra le diverse specie riguardo a quella proteina sono proporzionali al tempo di separazione delle specie. Più esattamente, queste differenze seguono una semplice legge esponenziale che si può facilmente ricavare dall'assunzione che la probabilità che un amminoacido venga sostituito da un altro rimanga costante nel tempo. La velocità delle sostituzioni sembra abbastanza regolare, tanto che alcuni autori hanno supposto che il numero di differenze amminoacidiche esistenti tra specie diverse per una determinata proteina potrebbe costituire un orologio biologico utilizzabile per misurare la loro separazione evolutiva. Questo procedimento però ha parecchie limitazioni. Studi su proteine singole solo di rado forniscono informazioni sufficienti, specialmente se l'analisi comparativa è eseguita su organismi molto affini. Si deve però sottolineare il fatto che nel caso del citocromo C, una proteina molto diffusa nel regno animale e vegetale (manca solo in alcuni Batteri), è possibile una ricostruzione quasi completa della filogenesi dei vari organismi che è in accordo molto stretto con quanto ci si attende dalle prove paleontologiche e morfologiche. L'albero evolutivo della fig. 5 si ottiene sottoponendo all'analisi filogenetica la distanza tra organismi, espressa come numero di differenze amminoacidiche esistenti fra loro, per quest'unica proteina, il citocromo C.

Alcune difficoltà di questo approccio sono dovute al fatto che le velocità di evoluzione calcolate su proteine diverse sono chiaramente differenti. È anche chiaro che, come si è già accennato prima, alcuni amminoacidi (presumibilmente quelli più importanti per la funzione della proteina) non cambiano nel corso dell'evoluzione. Alcune proteine, come gli istoni, che fanno parte della struttura cromosomica, e importanti ormoni come l'insulina sono estremamente stabili nel corso dell'evoluzione. Il citocromo cambia con una velocità molto più piccola delle emoglobine. Le molecole più variabili trovate finora sono i fibrinopeptidi, piccoli peptidi che sono staccati dalla molecola del fibrinogeno al momento della coagulazione. L'origine di queste differenze non è nota in modo preciso,

ma sembra ragionevole postulare che una proteina è tanto più soggetta a una selezione di tipo stabilizzante quanto più è essenziale per un organismo. Dalla velocità media di sostituzione calcolata dai dati relativi a una mezza dozzina di proteine risulta che deve trascorrere circa 1 miliardo di anni perché un amminoacido sia sostituito da un altro. Questo tempo può sembrare molto lungo se si pensa che rappresenta ben 1/3 o 1/4 dell'intero periodo durante il quale si è sviluppata la vita sulla Terra, ma per una proteina di 150 amminoacidi si trovano una dozzina di differenze amminoacidiche tra primati inferiori e superiori che sono stati separati per 70-80 milioni di anni.

Alcuni autori hanno suggerito che le sostituzioni amminoacidiche nelle proteine si verificano soprattutto attraverso la deriva genetica e che non siano soggette alla selezione naturale. Per alcune sostituzioni amminoacidiche è praticamente certo che questo non è vero. Per altre la questione è discutibile e una stima della parte di evoluzione molecolare dovuta alla deriva genetica e di quella dovuta alla selezione costituisce tuttora un problema difficile.

8. L'aumento di complessità

Le ricerche a livello molecolare sono state di grande aiuto, perché hanno fornito informazioni molto più dettagliate su un altro aspetto importante dello studio dell'evoluzione: il problema di come aumenta la complessità degli organismi. Era già noto da studi classici sui cromosomi delle ghiandole salivari delle larve di alcune specie di *Drosophila*, che si prestano a un'analisi molto dettagliata della morfologia e sequenza delle loro bande (banding patterns), che alcuni geni o alcuni segmenti cromosomici del genoma sono duplicati. Gli effetti della duplicazione genica sono chiaramente riconoscibili a livello molecolare. Sono state trovate nello stesso organismo parecchie proteine in forme diverse, che devono essere derivate l'una dall'altra per duplicazione di un gene o di un segmento cromosomico. Così, tanto per dare qualche esempio, le catene polipeptidiche dell'emoglobina esistono in almeno 5 forme diverse (v. sangue: Emoglobina); anche altre proteine, per esempio le gammaglobuline, esistono in un certo numero di forme molecolari e anche in questo caso la loro origine può essere fatta risalire a geni ancestrali comuni. L'emoglobina si trova nei globuli rossi e serve a trasportare ossigeno dai polmoni ai tessuti. Anche la proteina che è deputata a una funzione di questo genere, cioè dell'immagazzinamento dell'ossigeno nel tessuto muscolare, la mioglobina, mostra una origine comune a quella dell'emoglobina, ma si è da essa differenziata prima che le catene polipeptidiche emoglobiniche si separassero nei cinque tipi oggi noti. Ciò mostra in modo molto chiaro il significato che la duplicazione dei geni ha avuto nell'evoluzione, così come era stato sospettato per molto tempo sulla base di studi a livello citologico effettuati su molti organismi. La disponibilità in un organismo di due siti genetici ambedue deputati alla sintesi della stessa proteina rende possibile a uno (o all'altro) di essi di evolvere in diverse direzioni e di svolgere funzioni alquanto diverse. Si rende così possibile l'aumento di complessità. Possono evolversi nuovi meccanismi e possono essere espletate nuove funzioni.

Un altro meccanismo che ha presumibilmente contribuito, almeno nelle prime fasi dell'evoluzione, ad aumentare la complessità, è l'acquisizione di una simbiosi permanente tra differenti organismi. Sebbene non si abbia ancora una prova assoluta di questo fenomeno, appare tuttavia molto verosimile che organelli citoplasmatici come i mitocondri, i cloroplasti e altri siano stati in origine microrganismi indipendenti che abbiano stabilito uno stato di simbiosi con una cellula più grande (v. [cellula: Fisiologia della cellula](#)). La loro indipendenza originale è indicata dal fatto che essi hanno un proprio DNA e un proprio apparato per sintetizzare le proteine, e che il loro DNA ha una composizione del tutto diversa da quella dell'organismo nel cui citoplasma essi dimorano. Per quanto ne sappiamo, i cloroplasti e i mitocondri hanno perduto un certo numero di funzioni essenziali per cui, pur essendo in grado di moltiplicarsi entro certi limiti indipendentemente dalla cellula ospite,

non possono più vivere indipendentemente da essa. Alcuni altri esempi di simbiosi di questo genere che, pur essendo meno antichi, non sono tuttavia recenti, si trovano in alcune famiglie di Insetti. Per esempio, si sono trovati Batteri che vivono dentro le cellule del tessuto adiposo di termiti e di blatte. Sembra che questi Batteri non siano capaci di vivere in modo indipendente, al di fuori di quelle cellule, ciò nonostante possono essere eliminati somministrando antibiotici ai loro ospiti. Non è chiara la funzione di questi Batteri simbiotici ma è certo che essi non sono per la vita del loro ospite così necessari come i mitocondri e, anche se in misura più ridotta, i cloroplasti. Si possono anche distruggere, almeno temporaneamente e talora permanentemente, i cloroplasti con antibiotici come la streptomina, e le piante e le alghe così trattate sono ancora capaci di vivere, purché, naturalmente, siano poste in ambienti adatti, dal momento che hanno perduto le capacità fotosintetiche.

Può valere la pena di aggiungere poche parole riguardo alla complessità degli organismi viventi attualmente. Esiste tra questi organismi una considerevole gerarchia di complessità. I microrganismi, che sono unicellulari, sono più semplici degli organismi più elevati, che sono costituiti da molte cellule. L'organizzazione multicellulare richiede maggiori quantità di informazione genetica e quindi di DNA. Tuttavia i microrganismi non possono essere considerati organismi 'semplici'. Quelli che vivono ora non sono informativi su come devono essere stati gli organismi veramente primitivi. Tra gli organismi più semplici capaci di vita autonoma viventi attualmente vi sono alcuni batteri e alghe, che possono vivere usando come sostanze nutritive delle sostanze molto semplici. Essi hanno un metabolismo molto complicato, come si può inferire con certezza dopo aver constatato la loro capacità di riprodurre la propria complessa struttura partendo da sostanze semplici. Essi mostrano quindi un'organizzazione decisamente complessa e la quantità di informazione genetica deputata alla sua riproduzione è relativamente grande, anche se minore di quella degli organismi superiori. Gli unici organismi che possiedono quantità molto piccole di DNA sono alcuni virus che possono riprodursi esclusivamente a spese di microrganismi o di organismi più elevati. Essi sono più semplici perché hanno perso varie funzioni, come per esempio quella della produzione di energia, per la quale sfruttano le capacità dell'ospite. Quindi si deve presumere che i virus attualmente esistenti si siano formati attraverso un processo di evoluzione regressiva di parti di organismi più complessi e non possono pertanto essere paragonati agli organismi più primitivi che devono essere vissuti sulla Terra. Questi ultimi devono inevitabilmente essere stati molto più semplici, ma è poco verosimile che sarebbero in grado di sopravvivere oggi in presenza della competizione con gli organismi attuali con la loro grande varietà e alto adattamento, in un mondo in cui praticamente tutte le nicchie ambientali sono state già occupate da organismi, sia uni- sia pluricellulari, ma comunque altamente organizzati e adattati. Abbiamo visto all'inizio di questo articolo come possono essersi originati nell'ambiente primordiale della Terra i polinucleotidi e i polipeptidi. Come essi potrebbero avere formato un primo organismo primitivo è tuttora argomento di speculazione. Tali speculazioni sono state fatte e hanno in genere portato all'idea che la formazione di un organismo nuovo è un evento del tutto improbabile. Il fatto che tutti gli amminoacidi prodotti dagli organismi più elevati sono della forma 'levò' è stato considerato una prova che la vita è sorta in questo pianeta solo una volta. Oggi è stato prodotto un 'gene artificiale' copiando la sequenza nucleotidica di un piccolo gene noto di origine naturale. Non è stato dimostrato che funzionerebbe come un 'gene' in condizioni di laboratorio. Comunque non sarebbe in grado di riprodursi in modo autonomo eccetto che in un ambiente estremamente artificiale e non è capace di produrre un organismo completo. Tuttavia non riesce troppo difficile credere che la ricerca futura proverà, o almeno migliorerà considerevolmente, le nostre attuali supposizioni sul come si siano formati i primi organismi viventi sulla Terra.

9. Evoluzione biologica ed evoluzione culturale e loro interazione

Tutto è soggetto a evoluzione, compresi gli atomi e le particelle subatomiche, ma qui ci siamo occupati solamente dell'evoluzione biologica (talvolta detta anche organica). Gli organismi viventi però, e in modo particolare i Vertebrati, hanno sviluppato un altro tipo di evoluzione che, pur svolgendosi parallelamente all'evoluzione biologica, interagisce tuttavia fortemente con essa. Tale evoluzione può essere chiamata 'culturale'. Sembra che sia sviluppata soprattutto nell'uomo e alcuni preferiscono considerarla una peculiarità limitata a questa sola specie. Recenti osservazioni degli etologi hanno mostrato che molti altri animali sono capaci di evoluzione culturale. Così, per esempio, alcuni uccelli hanno imparato ad aprire le bottiglie di latte e questa nuova caratteristica si è estesa largamente per diffusione culturale a un gran numero di uccelli di specie diverse. È stato dimostrato, con osservazioni eseguite sia in laboratorio sia in condizioni naturali, che i Roditori sono dotati della capacità di apprendimento sia attraverso l'osservazione sia attraverso l'imitazione. Quindi, anche se alcuni scienziati preferiscono riservare il termine di evoluzione culturale solo per l'uomo, essa non è un fenomeno limitato unicamente a questa specie. A parte questa difficoltà puramente semantica, è certo che l'evoluzione culturale ha svolto un ruolo preminente nell'uomo e assai più che in qualsiasi altro organismo.

Esistono alcune somiglianze e differenze tra le due evoluzioni, quella biologica e quella culturale, che è importante tenere presente. Il substrato dell'evoluzione biologica è costituito dagli acidi nucleici, i suoi cambiamenti sono le mutazioni. Questi cambiamenti sono diffusi ad altri acidi nucleici mediante la copiatura e la trasmissione della copia ad altri individui e, negli animali superiori, la trasmissione ha luogo solo attraverso la riproduzione sessuale. Gli organismi mutati sono sottoposti agli effetti della selezione naturale mediante la sopravvivenza e/o la riproduzione preferenziale degli organismi più adatti. Come abbiamo visto, sono anche soggetti all'azione del caso. Nell'evoluzione culturale gli equivalenti dei geni sono le idee, e l'equivalente della mutazione è l'innovazione. Il meccanismo di diffusione delle nuove idee è del tutto diverso da quello della diffusione dei geni. È più simile a un'epidemia che all'eredità mendeliana degli organismi superiori. Nell'eredità biologica i geni sono trasmessi dai genitori ai figli seguendo regole molto rigide. Nell'eredità culturale le idee possono essere diffuse tanto più rapidamente quanto più veloci sono i mezzi di comunicazione, di persuasione e di apprendimento. Ma anche per questo tipo di evoluzione si possono descrivere processi che sono almeno superficialmente simili alla selezione naturale e alla deriva genetica. La principale differenza riguarda però la velocità di cambiamento e di diffusione, che sono molto più grandi nell'evoluzione culturale che in quella biologica.

È anche evidente che nella storia dell'uomo le innovazioni tecnologiche hanno esercitato un'influenza molto profonda. L'addomesticamento delle piante e degli animali ha portato a un aumento delle capacità di sostentamento offerte dalla Terra così grande da rendere possibile la moltiplicazione degli esseri umani di un fattore mille, e forse più.

È oggi chiaramente riconosciuto che tutte le popolazioni umane appartengono a un'unica specie (v. [razza](#)). La differenziazione razziale, come la osserviamo ora, può aver avuto un'origine relativamente recente. Il processo di ominizzazione però è stato lungo, e il decidere in che momento dell'evoluzione un primate che stava evolvendosi in uomo può essere considerato come appartenente al genere e/o alla specie che noi abbiamo autodefinito *Homo sapiens*, è essenzialmente una questione di definizione. Indubbiamente le caratteristiche più peculiari dell'uomo sono la capacità di fabbricare utensili e lo sviluppo del linguaggio, anche se nessuna delle due è in senso stretto una proprietà esclusiva di questa specie. È ora noto che altri primati oltre all'uomo, come lo scimpanzé, usano arnesi molto primitivi per particolari scopi. La comunicazione mediante suoni è diffusa tra gli animali; ma nessun altro animale ha sviluppato un linguaggio articolato allo scopo di comunicare come noi abbiamo fatto. I primati possono basarsi più sui segni che sul linguaggio sonoro, sebbene anch'essi usino suoni. Tenendo conto delle limitazioni dovute alla struttura dei loro organi di

fonazione, recentemente si sono effettuati esperimenti in cui si insegnano agli scimpanzé il linguaggio americano a segni e altri tipi di linguaggio (invece di quello parlato), e i risultati sono stati molto soddisfacenti. Questi esperimenti hanno mostrato che gli scimpanzé possono formare nuove frasi nelle lingue che sono state loro insegnate, riassortendo i simboli che hanno imparato.

L'evoluzione dell'uomo sembra essere dipesa in larga misura dallo sviluppo di queste due funzioni: la fabbricazione di utensili, che ha probabilmente favorito la posizione eretta grazie alla quale le mani divengono libere di fabbricarli; e il linguaggio, che presumibilmente si è sviluppato più tardi e ha determinato un ulteriore sviluppo del cervello e degli organi della fonazione in modo tale da rendere possibile il linguaggio articolato. Queste due caratteristiche fondamentali devono aver conferito un forte vantaggio selettivo all'uomo e reso possibile una sua ulteriore, relativamente rapida, evoluzione.

L'epoca più remota presunta in questo momento per la comparsa negli ominidi della capacità di fabbricare utensili è circa due milioni di anni fa. Questi ominidi avevano però cervelli molto più piccoli dei nostri e l'evoluzione della grandezza e della complessità del cervello nell'uomo si è svolta tardivamente e in modo relativamente rapido. È possibile tuttavia che l'uomo di Neanderthal (presumibilmente una sottospecie di uomo ormai estinta o parzialmente riassorbita, mediante ibridazione, nella specie *Homo sapiens*) avesse un cervello più grande del nostro.

Quindi l'uomo è una specie unica solo nel senso che combina parecchie capacità che sono in essa molto più sviluppate che negli organismi viventi evolutivamente più vicini tra quelli a noi affini. Non esiste tuttavia alcuna differenza biologica fondamentale tra l'uomo e gli altri animali.

Evoluzione

Enciclopedia del Novecento I Supplemento (1989)

di **Ernst Mayr, Luigi L. Cavalli-Sforza**

Evoluzione di Ernst Mayr

SOMMARIO: 1. Introduzione. □ 2. Aspetti dell'evoluzione biologica: a) diversità; b) speciazione; c) discendenza comune; d) l'origine della vita; e) mutamento evolutivo e adattamento; f) la selezione naturale e un processo a due stadi; g) il bersaglio della selezione; h) selezione di sopravvivenza; i) adattamento. □ 3. Limiti all'efficacia della selezione naturale. □ 4. Estinzione. □ 5. Il ruolo del comportamento. □ 6. Selezione sessuale. □ 7. Macroevoluzione. □ 8. Come avviene il mutamento evolutivo. □ 9. La teoria degli equilibri di interpunzione. □ 10. L'origine evolutiva di nuove strutture. □ 11. L'origine di taxa superiori. □ 12. Progresso evolutivo. □ 13. L'evoluzione dell'Uomo. □ 14. Il futuro della ricerca nel campo dell'evoluzione. □ Bibliografia.

1. Introduzione.

Fin dai tempi dei primi filosofi e dei fondatori delle più antiche religioni, l'uomo si è interrogato sull'origine del mondo e sul proprio posto in esso. È vero che l'uomo e il mondo sono soggetti a continui mutamenti, che danno origine a fenomeni sempre nuovi, come suggerisce il concetto di

evoluzione? Lamarck (1809) è stato il primo ad aver sviluppato una teoria concreta dell'evoluzione graduale, ma il concetto di evoluzione si è imposto soltanto in seguito alla pubblicazione, avvenuta nel 1859, dell'Origine delle specie di Ch. Darwin. Quello di evoluzione è il concetto che più di ogni altro ha consentito di sviluppare una concezione unitaria in campo biologico: nessun altro concetto scientifico ha contribuito tanto alla comprensione dell'uomo (v. evoluzione: L'evoluzionismo nella cultura del XX secolo). Dato che l'evoluzione è già stata trattata in questa Enciclopedia (v. evoluzione: La moderna teoria dell'evoluzione), questo articolo di aggiornamento si limiterà all'esposizione di argomenti non sufficientemente approfonditi nell'articolo precedente, di nuove scoperte e, infine, di questioni che sono diventate oggetto di discussione solo in anni recenti.

Il termine 'evoluzione' implica un mutamento graduale, generalmente orientato in una determinata direzione. In particolare l'evoluzione biologica si definisce, più precisamente, come 'mutamento nella diversità e adattamento di popolazioni di organismi'. Essa riguarda tutti gli aspetti degli organismi: strutture, percorsi di sviluppo, funzioni, specie ed ecosistemi interagenti. Quando Lamarck e Darwin proposero le loro idee, si parlava di 'teoria' dell'evoluzione; la scienza moderna considera ormai l'evoluzione un fatto altrettanto assodato quanto il fatto che la Terra gira intorno al Sole o che la Terra è sferica e non piatta. Le prove a favore dell'evoluzione sono varie e tutte schiaccianti: tra queste, per esempio, le serie di fossili incluse in strati geologici accuratamente datati mediante precisi metodi radiometrici. L'evoluzione è anche comprovata dal fenomeno dell'ereditarietà, che ci ha insegnato che a ogni generazione si forma un nuovo assortimento di genotipi, e dalle ricerche di biologia molecolare, che hanno consentito la ricostruzione di mutamenti succedutisi nel tempo in determinate molecole, mutamenti cui hanno fatto riscontro quelli di certe caratteristiche strutturali, scoperti da anatomisti e tassonomisti. La certezza che l'evoluzione sia un dato di fatto non è scossa dalle moderne controversie nel campo della biologia evolutiva, controversie che riguardano il come e il perché di specifici problemi evolutivi.

Il problema più dibattuto del darwinismo, fin dall'origine della teoria, è stato quello della causa, ovvero del meccanismo, dell'evoluzione. La teoria di Darwin, quella della selezione naturale, era, nei primi ottanta anni dopo il 1859, la meno popolare fra tutte le teorie alternative. Fra le molte teorie avverse, le più largamente condivise erano tre: il saltazionismo, la teoria dell'autogenesi, od ortogenesi, e il neolamarckismo.

I sostenitori del saltazionismo ritenevano che le specie e le categorie superiori nascessero all'improvviso e che specie, categorie superiori e tutte le più importanti innovazioni evolutive fossero prodotte da macromutazioni in singoli individui.

Secondo la teoria dell'autogenesi, od ortogenesi, l'evoluzione tenderebbe a una perfezione sempre maggiore, guidata da un intrinseco meccanismo finalistico, come, per esempio, il principio omega di Teilhard de Chardin.

Secondo il neolamarckismo, l'evoluzione sarebbe dovuta alla trasmissione ereditaria di caratteri acquisiti 'modellati' dall'ambiente.

Tutte e tre queste teorie alternative sono state completamente respinte a partire dagli anni quaranta, mentre le posizioni, precedentemente avversate, dei biologi evolutivi hanno ricevuto un ampio consenso, confluendo in quella che J. Huxley ha chiamato la 'sintesi evolutiva'.

L'evoluzione, secondo la teoria sintetica, è provocata dalla produzione incessante di variazione genetica, attraverso processi casuali, e dal diverso grado di sopravvivenza e di riproduzione dei nuovi individui, geneticamente unici, prodotti da questo processo. Il successo riproduttivo differenziale degli individui è ciò che Darwin ha chiamato 'selezione naturale'. Bisogna sottolineare il fatto che tutte le recenti controversie sono sorte all'interno della teoria sintetica, mentre tutte le pretese che il darwinismo (o il neodarwinismo) sia da respingere sono basate su incomprensioni, come spiegherò in seguito.

2. Aspetti dell'evoluzione biologica.

I due principali problemi dell'evoluzione sono la spiegazione dell'origine della grande varietà di organismi sulla Terra e la spiegazione degli adattamenti reciproci fra organismi e dell'adattamento degli organismi al mondo in cui vivono. Tutti gli altri aspetti dell'evoluzione rientrano nell'ambito di queste due problematiche.

a) Diversità.

Prima di Darwin, la grande varietà degli organismi veniva spiegata o come prodotto della creazione divina o come dovuta all'origine istantanea, spontanea, di nuovi tipi. Secondo questa concezione saltazionista, le specie si moltiplicherebbero attraverso l'improvvisa comparsa di singoli individui che rappresenterebbero una nuova specie, un nuovo genere, o una nuova categoria superiore. Questo modo di concepire l'origine di nuove specie concordava con l'allora dominante filosofia essenzialista, una filosofia risalente a Platone e, sotto il nome di 'realismo', largamente condivisa nel Medioevo. La spiegazione fornita da Darwin per la moltiplicazione delle specie era fundamentalmente diversa. Secondo Darwin le specie erano prodotte attraverso la modificazione graduale di popolazioni. Il saltazionismo, quindi, fu sostituito da un processo graduale e la filosofia essenzialista da una nuova filosofia che non ammetteva più i tipi platonici, ma solo popolazioni variabili di individui tutti diversi fra loro. Anche se questo processo graduale è di gran lunga il più comune processo di speciazione, notiamo, di sfuggita, che casi di speciazione istantanea esistono, in particolare fra le piante, e sono prodotti da duplicazione cromosomica in specie ibride (allopoliploidia) e da altri processi cromosomici. Il verificarsi di questa speciazione istantanea, comunque, non sembra avere un gran significato evolutivo.

b) Speciazione.

Questo argomento è stato trattato in dettaglio in un altro articolo di questa Enciclopedia (v. specie e speciazione), pertanto in questa sede lo riassumeremo al massimo. Una condizione imprescindibile per capire la speciazione è aver capito la natura delle specie biologiche. Darwin sostituì al concetto di specie tipologica della scienza pre-darwiniana il concetto di specie di popolazioni. Secondo questo concetto le specie sono aggregati di popolazioni, isolati, dal punto di vista riproduttivo, da altri aggregati consimili. L'isolamento riproduttivo è attuato dai cosiddetti 'meccanismi di isolamento' (come le barriere di sterilità o le incompatibilità comportamentali). Questi meccanismi di isolamento sono responsabili della discontinuità fra specie che condividono le stesse aree geografiche. Il problema della speciazione è come possa una tale discontinuità evolvere gradualmente. Attualmente si concorda sul fatto che ciò si verifichi, nella maggioranza dei casi, per l'isolamento geografico delle popolazioni e la loro conseguente divergenza genetica. Questo processo si chiama 'speciazione geografica' o 'allopatica' e si verifica in due forme: a) popolazioni che originariamente vivevano in contatto reciproco vengono separate da una barriera sorta in un secondo tempo, per esempio una catena montuosa, un braccio di mare o una discontinuità nella vegetazione. Mutazioni, processi stocastici e fattori di selezione saranno diversi nei due tronconi separati della specie originaria (essendo ogni scambio di geni fra di essi impedito dalla barriera geografica) e a tempo debito le due popolazioni figlie saranno sufficientemente diverse da comportarsi, l'una nei confronti dell'altra, come fossero due specie distinte; b) una popolazione fondatrice si stabilisce oltre i confini del territorio originario della specie. Questa nuova popolazione, fondata da una singola femmina

fecondata, o da pochi individui, conterrà soltanto poche e spesso alquanto insolite combinazioni dei geni della popolazione madre, acquisterà una considerevole omozigosi a causa dell'inincrocio e sarà esposta a un nuovo insieme, probabilmente piuttosto severo, di pressioni di selezione, imposte dal mutato ambiente fisico e biotico. Una tale popolazione, quindi, viene modificata geneticamente in maniera alquanto drastica e può speciare rapidamente. Per di più una siffatta popolazione fondatrice, a causa della sua limitata base genetica e della drastica ristrutturazione genetica che subisce, risulta particolarmente adatta a dare origine a nuove linee evolutive (rivoluzione genetica). Questo tipo di speciazione all'interno di popolazioni fondatrici si chiama 'speciazione peripatrica'. Altri processi ipotizzati, come la 'speciazione simpatica' e 'parapatrica', sono tuttora controversi e non chiaramente dimostrati (v. Barigozzi, 1982).

c) Discendenza comune.

Una delle più importanti teorie evolutive di Darwin era quella della discendenza comune. Darwin postulava che non solo tutte le specie di un genere discendessero da un'unica specie ancestrale, ma che, analogamente, tutti i generi di una famiglia, di un ordine, di una classe, di un phylum, in pratica tutti gli animali, discendessero in ultima analisi da un'unica specie ancestrale. Egli si spinse anche oltre e suggerì che tutte le forme di vita sulla Terra potessero aver avuto un'unica origine: "essendo stata infusa [la vita], in origine, in poche forme o in un'unica forma" (v. Darwin, 1859, p. 490). Questa non era altro che pura speculazione. Che animali e piante, per non citare i Batteri e altre forme di vita, potessero avere avuto un'origine comune sembrava, a tutta prima, assolutamente improbabile. Ma di lì a poco furono trovati dei protisti (organismi unicellulari), come certe alghe e certi flagellati, che possedevano tutte le caratteristiche postulate di un antenato comune ad animali e piante. Cosa ancora più importante, si scoprì che animali e piante hanno la stessa struttura cellulare, lo stesso sistema di trasmissione dei caratteri ereditari, la stessa composizione molecolare. Infine si scoprì persino che i Procarioti (Batteri e simili) hanno lo stesso codice genetico di animali e piante. Oggigiorno non sussiste più alcun dubbio che tutta la vita sulla Terra, qual è attualmente, abbia avuto un'unica origine.

La teoria della discendenza comune possiede uno straordinario potere esplicativo ed è quindi stata adottata da botanici e zoologi con grande entusiasmo. Essa spiegava le ragioni dell'esistenza della gerarchia linneana, spiegava le somiglianze anatomiche fra organismi appartenenti allo stesso tipo morfologico, spiegava la natura delle somiglianze fra le strutture molecolari di organismi più o meno strettamente imparentati. Per generazioni e generazioni, a partire dal 1859, zoologi e botanici sono stati impegnati a elaborare tutti i dettagli della discendenza. Anche se sussistono tuttora alcune incertezze, attualmente è del tutto chiaro che gli organismi possono essere raggruppati, fino a un certo punto principalmente per ragioni di convenienza, in cinque regni: 1, Monere (Procarioti); 2, Protisti (organismi unicellulari); 3, Funghi; 4, Metafiti (piante); 5, Metazoi (animali).

In base alla teoria della discendenza comune ci si aspetterebbe una completa continuità fra tutti i taxa di organismi. L'evoluzionista, a dire il vero, è convinto che una tale continuità ci sia stata, una volta, e che le piccole e grandi lacune che ora si riscontrano fra molti taxa siano dovute al fatto che diverse specie si sono estinte. Che una tale estinzione abbia effettivamente avuto luogo è ben documentato nei più recenti strati geologici, che contengono probanti reperti fossili. Per quel che riguarda i Vertebrati, gli anelli mancanti sono rappresentati da *Archaeopteryx* fra Rettili e Uccelli, dai rettili tipo mammiferi fra Rettili e Mammiferi, da *Jchthyostega* fra Pesci e Anfibi, ecc. Non ogni filogenesi è stata divergente. Nelle piante l'ibridazione può talvolta portare a nuove specie e attualmente si dispone di molte prove che gli Eucarioti hanno avuto origine da una simbiosi fra linee di Procarioti preesistenti. Comunque quasi tutta l'evoluzione nell'ambito degli Eucarioti è stata divergente.

d) L'origine della vita.

Nel XVIII secolo e nei primi anni del XIX i più credevano nella generazione spontanea, cioè nel fatto che la vita traesse origine dalla materia inanimata. Questa credenza fu distrutta ai tempi di Darwin attraverso le ricerche di L. Pasteur e di altri microbiologi. Eppure, per Darwin e per i suoi seguaci, non v'era dubbio che, all'inizio, la vita sulla Terra dovesse essere sorta spontaneamente. Oggi si sa che la vita non potrebbe avere origine in un'atmosfera ricca di ossigeno qual è l'attuale atmosfera terrestre. Ma disponiamo di sicuri indizi che da tre miliardi e mezzo a quattro miliardi di anni fa, quando ebbe origine la vita, la Terra avesse un'atmosfera riducente, ricca di metano, di ammoniaca e di gas analoghi, ma totalmente priva di ossigeno.

Anche se alcuni passaggi sono ancora incerti, siamo ora in grado di ricostruire un ragionevole 'scenario' dell'origine della vita a partire da precursori presenti in natura, come gli amminoacidi e gli acidi nucleici (v. vita, origine della; v. Küppers, 1983). Un fatto particolarmente interessante è che dalle ricostruzioni più recenti risulta che già nello stadio prebiotico abbia svolto un ruolo importante una forma di selezione naturale.

e) Mutamento evolutivo e adattamento.

Lo studio del mondo vivente indusse molti naturalisti religiosi, nei secoli XVII e XVIII, a esprimere la loro ammirazione per la meravigliosa struttura del mondo. Tutti gli organismi sembrano perfettamente adattati al posto che occupano in natura e agli altri organismi con cui convivono. Si definì 'teologia naturale' lo studio della natura teso a conoscere meglio la bontà e la saggezza di Dio profuse nella concezione del mondo. Darwin e altri naturalisti, da Lamarck in poi, studiarono le stesse meraviglie dell'adattamento, ma tentarono di spiegarle in termini naturali. Questo tentativo affronta il secondo grande problema dell'evoluzione, quello dell'origine dell'adattamento e dell'apparente reciproco adattamento di tutte le parti degli organismi.

La teoria della selezione naturale di Darwin aveva come obiettivo una spiegazione in termini naturali dell'adattamento e dell'armonia complessiva del mondo vivente. Il ragionamento di Darwin era il seguente: esiste una grande sovrapproduzione di individui a ogni generazione, ma, dal momento che le risorse naturali sono limitate, soltanto una piccolissima percentuale dei membri di ogni generazione può sopravvivere. In secondo luogo, tutti i nati differiscono l'uno dall'altro per quel che riguarda il patrimonio genetico e quindi, almeno in linea di principio, differiscono per quel che riguarda il rispettivo adattamento all'ambiente comune e l'abilità di competere con i propri simili. In terzo luogo, le cause delle differenze nelle capacità di adattamento sono in parte ereditarie. Ne consegue, per semplice logica, che gli individui dotati delle maggiori capacità di adattamento hanno maggiori possibilità di sopravvivere e di riprodursi. In virtù di questa sopravvivenza non casuale vi sarà un mutamento continuo nel mondo vivente, in altre parole vi sarà evoluzione.

Benché apparentemente così logica, la teoria della selezione naturale di Darwin fu, in un primo tempo, quasi completamente respinta. Essa rappresentava una rottura troppo drastica con il modo di pensare allora vigente. Ci vollero quasi ottant'anni prima che la teoria della selezione naturale fosse adottata da tutti gli evoluzionisti, e tuttora si riscontra una grande resistenza contro questa teoria, al di fuori del campo della biologia evolutiva. Quando si leggono gli argomenti sollevati contro la validità della teoria della selezione naturale, ci si rende subito conto che, in massima parte, sono basati su gravi incomprensioni. Per questo motivo è importante spiegare in dettaglio la struttura della teoria della selezione naturale.

f) La selezione naturale é un processo a due stadi.

Il primo stadio della selezione naturale consiste nei processi che generano la moltitudine di individui, i quali nel secondo stadio sono esposti alla selezione naturale. Dato che ognuno di questi individui è unico, dal punto di vista genetico, si può anche dire che il primo passo della selezione naturale consiste nella produzione di variazione genetica. Che questa variazione si producesse di continuo era del tutto evidente per Darwin, e l'intera sua teoria poggiava sul riconoscimento di questo fatto. Tuttavia i meccanismi che producevano questa variazione costituivano per Darwin un mistero assoluto. Il problema è stato alla fine risolto, dopo il 1900, dalla genetica (v. evoluzione: La moderna teoria dell'evoluzione).

Nel corso della meiosi, un processo cellulare che costituisce una fase della gametogenesi, i cromosomi paterni e materni vanno incontro a ricombinazione genica e nella successiva divisione riduzionale solo un cromosoma, per ogni coppia di cromosomi omologhi dei genitori, entra a far parte della cellula che diventa un gamete. Si ha un'altissima sovrapproduzione di gameti, in particolare di gameti maschili, e l'accoppiamento di individui maschi e femmine, nonché la selezione di quei particolari gameti che si uniscono nella fecondazione, sono in larghissima misura fatti casuali. In altre parole, tutti i processi che precedono la fecondazione, dal crossing-over dei cromosomi paterni e materni alla loro separazione durante la divisione riduzionale, dalla scelta del partner all'incontro fra i due gameti che costituiranno lo zigote, sono eventi interamente o, almeno, prevalentemente casuali. Le possibilità di produzione di variazione durante questo primo stadio del processo di selezione naturale sono illimitate.

Con la produzione di uno zigote, un uovo fecondato, comincia il secondo stadio del processo di selezione naturale. Da questo momento in poi la 'buona qualità' del nuovo individuo è costantemente messa alla prova, dallo stadio di larva (o di embrione) fino all'età adulta e al periodo riproduttivo. Solo gli individui più efficienti nel far fronte alle avversità dell'ambiente e agli scontri con gli altri membri della stessa specie sopravviveranno fino all'età della riproduzione e si riprodurranno con successo. L'esperienza ci ha insegnato che in questo secondo stadio del processo di selezione naturale certi individui dotati di particolari patrimoni genetici sono chiaramente superiori agli altri. È questa osservazione che ha indotto a coniare l'espressione, un po' ambigua, 'sopravvivenza del più idoneo'. La differenza fondamentale fra il primo e il secondo stadio della selezione naturale dovrebbe ora essere chiara: nel primo stadio, quello della produzione di variazione genetica, ogni evento è casuale; nel secondo stadio, quello della sopravvivenza e della riproduzione differenziali, il caso svolge un ruolo molto minore e il successo dell'individuo è in larga misura determinato dalle sue caratteristiche fondate geneticamente. Dire che la selezione naturale è un processo casuale rivela una totale incomprendenza del fenomeno.

La produzione di variazione, il primo passo del processo di selezione naturale, ha costituito uno dei più importanti problemi per gli evoluzionisti, fin dalla nascita della genetica. Prima dell'avvento della sintesi evolutiva si pensava che la principale fonte di variazione fosse la pressione di mutazione. A tempo debito, comunque, si capì che la principale fonte del materiale che viene offerto alla selezione naturale è la ricombinazione dei genotipi dei due genitori; pertanto la formula, spesso usata, "l'evoluzione è il risultato di mutazione e selezione" è erronea. Benché, naturalmente, la mutazione sia la causa ultima di tutte le differenze genetiche, il materiale su cui effettivamente si esercita la selezione è costituito dagli individui prodotti attraverso la ricombinazione: non esistono, infatti, due fratelli o due sorelle (a parte i gemelli omozigoti) geneticamente identici.

Questa variazione è 'casuale' in due sensi: a) non è prevedibile; b) non costituisce la risposta a una qualche necessità dell'organismo in cui si verifica. Ma 'casuale' non vuol dire che ogni concepibile variazione sia possibile; al contrario il grado di variazione è fortemente vincolato dal genotipo (v. oltre). Questi vincoli sono imposti dalla sequenza di coppie di basi del genotipo e, dopo la sua traduzione, dalla capacità della nuova proteina di collaborare con il resto dell'apparato di sviluppo.

In anni recenti, grazie alla biologia molecolare, è stato scoperto un altro tipo di variazione, che si potrebbe chiamare 'variazione distorta'. L'esempio più vistoso di questa variazione è la variazione prodotta da elementi trasponibili. Questi elementi hanno la capacità di replicarsi indipendentemente dal ciclo meiotico e si inseriscono in altri cromosomi; alcuni di essi esistono in molte centinaia di migliaia di copie. Questi frammenti di DNA altamente replicati pongono due problemi. Primo: perché la selezione naturale non è in grado di evitare una tale replicazione, apparentemente inutile, che consuma le risorse metaboliche di un organismo? Certo questa replicazione sarebbe soppressa dal meccanismo selettivo non appena inficiasse l'idoneità del fenotipo, ma, a giudicare dalla sua frequenza, si deve concludere che, per lo più, deve risultare neutrale.

Il secondo problema è come mai la disponibilità di un tale sovrappiù di DNA non influenzi il tasso di mutazione in maggior misura. Come ora ben si sa, molte specie, forse le più diffuse, godono di grande longevità, misurabile in 5, 10 o persino più di 20 milioni d'anni. Perché tutto questo sovrappiù di DNA non accelera l'evoluzione? Ciò conferma forse il fatto che questo DNA (non codificante?) è del tutto neutrale?

Talvolta si definisce la produzione vincolata e distorta di variazione come una forma di selezione. Questa designazione è ingannevole: la produzione vincolata e distorta di variazione può in effetti influenzare la direzione del mutamento evolutivo, ma certamente non è una forma di selezione.

g) Il bersaglio della selezione.

Darwin non aveva dubbi sul fatto che il bersaglio della selezione fosse l'individuo: è l'individuo che sopravvive o meno, che si riproduce con successo o no. Tuttavia, nel periodo riduzionista, durante gli anni venti, i genetisti matematici delle popolazioni scelsero, invece, il gene come bersaglio della selezione. Certo può darsi che un singolo gene sia responsabile della superiorità o dell'inferiorità di un individuo, ma ciò non toglie che sia l'individuo nel suo insieme, o, più correttamente, il suo fenotipo, il bersaglio effettivo della selezione. Una volta capito chiaramente questo fatto, alcune grosse difficoltà, inerenti al punto di vista del 'gene come bersaglio della selezione', scompaiono. Per esempio, la ricerca nel campo della genetica molecolare ha dimostrato che molte mutazioni (sostituzioni di alleli) sono 'neutrali', non hanno, a quanto risulta, valore selettivo. In realtà la maggior parte dei genotipi contiene addirittura una certa percentuale di geni moderatamente nocivi. La presenza di questi geni nelle popolazioni non dimostra l'invalidità del principio di selezione naturale di Darwin, perché essi sono semplicemente trasportati come 'autostoppisti' da genotipi per il resto validi. Lo stesso discorso vale a livello fenotipico: spesso certi aspetti del fenotipo sono conservati nel corso dell'evoluzione anche se non contribuiscono alle capacità di adattamento degli individui in cui compaiono; sono tollerati fintantoché non interferiscono con l'adattamento complessivo degli individui in cui si manifestano.

h) Selezione di sopravvivenza.

Evidentemente nessun individuo può contribuire al pool genetico della generazione successiva se non sopravvive fino all'età della riproduzione; il tasso di mortalità fra il momento della fecondazione dello zigote e l'età riproduttiva è molto alto. Dato che ogni individuo, nelle specie che si riproducono sessualmente, è diverso da tutti gli altri membri della popolazione cui appartiene, in media differirà dagli altri per numerose proprietà: per la sua capacità di resistere agli agenti patogeni e di sfuggire ai nemici, per la sua abilità nel procurarsi il cibo e per numerose altre capacità di adattamento che ne faciliteranno la sopravvivenza. Gran parte della mortalità fra il momento della fecondazione e l'età adulta è dovuta all'eliminazione di individui (zigoti) che difettano di, o posseggono in misura non adeguata, l'una o l'altra capacità adattativa. Ciò corrisponde all'eliminazione preevolutiva di

'degenerazioni del tipo'. Non tutta la selezione è di questo tipo negativo: la selezione naturale non solo colpisce genotipi inferiori, ma favorisce anche la sopravvivenza e la riproduzione di genotipi superiori. Dato che questi individui favoriti sono il risultato di una ricombinazione genica che si verifica durante la meiosi, la selezione naturale viene spesso considerata, e in questo caso piuttosto giustamente, un processo creativo: è questo processo creativo che dà come risultato l'adattabilità degli individui.

i) Adattamento.

A prima vista niente parrebbe più semplice del concetto di adattamento: si potrebbe dire che un organismo è ben adattato se possiede i tratti necessari a sopravvivere con successo. Ma come stabilire un fatto del genere? Senza dubbio i Pesci sono ben adattati a vivere nell'acqua; eppure sappiamo, grazie ai reperti fossili, che diecimila o più specie di Pesci si sono estinte. Altre specie sono sopravvissute e hanno prosperato perché 'meglio adattate': ma cosa significa questo? I tratti adattativi di un organismo sono molti e diversi: non comprendono solo la capacità di tollerare l'ambiente fisico (il clima), ma anche le capacità di difesa contro le malattie (gli agenti patogeni) e contro i nemici, e la capacità di competere vittoriosamente con altri individui per procacciarsi varie risorse dell'ambiente, come il cibo e il territorio. È evidente, quindi, che un organismo deve essere adattato in molti modi diversi. Alcune necessità adattative sono reciprocamente incompatibili e la selezione realizza un compromesso fra loro; una delle ragioni per cui nessun organismo è perfetto è che un compromesso non può mai raggiungere la perfezione; altre ragioni che determinano questa mancanza di perfezione sono i molteplici limiti di cui parleremo più avanti.

Si è tentato in molti modi di misurare l'adattamento. Spesso si afferma che il grado di adattamento si riflette nel contributo relativo (in termini di prole) alla generazione successiva; in molti casi questo criterio fornisce una misura adeguata, ma consideriamo il caso di due gemelli identici che camminano in una foresta durante un temporale: uno dei due viene ucciso da un fulmine, mentre l'altro sopravvive e genera otto figli. Si può affermare che il gemello con otto figli fosse meglio adattato? Certamente no, in senso biologico. Considerazioni come questa hanno portato a concepire l'adattamento come 'tendenza' a sopravvivere e a riprodursi con successo. È la 'speranza' (in senso statistico) in questo successo, tolti tutti gli incidenti e le evenienze improbabili, che misura il grado di adattamento.

Il concetto di adattamento implica che l'adattamento non è un fatto accidentale, ma il risultato di un processo selettivo avvenuto nel corso delle generazioni precedenti, ovvero il risultato di una selezione che ha ulteriormente perfezionato le primitive versioni dei tratti adattativi presenti nell'organismo attualmente vivente: l'adattamento è sempre il prodotto finale di una storia passata.

Dal momento che il bersaglio della selezione è l'individuo nel suo complesso, questi è considerato ben adattato se riesce ad affermarsi nel corso del processo di selezione. Singole componenti del fenotipo non sono sottoposte alla selezione separatamente, ma solo in quanto parti dell'intero fenotipo; per questo motivo non è necessario che singoli aspetti del fenotipo siano perfetti, fintantoché il fenotipo nel suo insieme risulta ben adattato.

L'aver sottolineato il fatto che l'adattamento è il prodotto di una serie di eventi selettivi passati è importante quando si passa a considerare le modifiche che intervengono nel corso del processo di adattamento. Gli eventi evolutivi più importanti sono gli spostamenti di certi organismi in nuove nicchie o in nuove zone adattative. Quando gli antenati dei Tetrapodi, i primi anfibi, emersero dall'acqua, non erano affatto perfettamente adattati alla vita sulla terraferma; comunque possedevano certe strutture, come i polmoni, uno scheletro interno, estremità che consentivano loro di camminare, ecc., che costituivano altrettanti preadattamenti alla vita sulla terraferma. Ciò dimostra che alcune strutture o altre caratteristiche di un organismo, oltre a costituire adattamenti al

particolare ambiente in cui l'organismo vive al momento, possono anche assumere il ruolo di preadattamenti quando l'organismo in questione si sposta in una zona adattativa diversa. Darwin, sulle prime, pensò che la selezione naturale portasse a un adattamento perfetto; ma ben presto si rese conto di quanto fossero imperfetti quasi tutti gli organismi. Questo fatto non sorprende, se si considera la natura del processo di selezione attraverso cui si acquistano i caratteri adattativi. Non si capirà mai il concetto darwiniano di evoluzione se non ci si rende conto che l'evoluzione darwiniana non è un processo teleologico, diretto a un fine; nè è un processo deterministico, non obbedisce ad alcuna 'necessità': l'evoluzione è sempre opportunistica e il suo successo è solo probabilistico.

Malgrado la casualità del processo di selezione naturale, gli organismi che vivono in un ambiente più o meno stabile sono, in genere, ragionevolmente ben adattati. Comunque ogni organismo è messo alla prova a ogni generazione e soltanto pochi membri di ogni generazione riescono a riprodursi generando i membri della generazione successiva; e dato che a ogni generazione la costellazione delle forze selettive, nonché la natura dei singoli genotipi mutano, sarà diversa, di conseguenza, la risposta a una nuova pressione selettiva: questo è il motivo per cui la selezione non è un processo deterministico nè finalistico.

Quando l'evoluzionista studia un organismo, cerca di ricostruire le forze selettive che hanno portato alla formazione delle sue diverse caratteristiche. Perché la specie a è verde, mentre la specie b è marrone? Perché la specie a è liscia e la specie b ha le spine? Perché in questa famiglia di Mammiferi le femmine hanno le corna, mentre in un'altra famiglia le hanno soltanto i maschi? Queste differenze hanno un significato adattativo? Il cosiddetto 'programma adattamentista' consiste proprio nel porsi questo tipo di domande. Questa strategia di ricerca ha conseguito straordinari successi e ha permesso di capire molte caratteristiche che prima non si riusciva a spiegare, per esempio la funzione dell'organo della linea laterale dei Pesci: il chiedersi il perché ha costituito un ottimo strumento euristico. Il fatto di essersi chiesto perché le vene abbiano delle valvole aiutò Harvey a scoprire la circolazione del sangue. Comunque il programma adattamentista nasconde dei rischi: dal momento che il bersaglio della selezione è l'organismo nel suo insieme, sarebbe un errore insistere sul fatto che ogni singola caratteristica di un organismo debba possedere un proprio valore adattativo. Il programma adattamentista va, quindi, applicato con cautela.

3. Limiti all'efficacia della selezione naturale.

Anche se "la selezione naturale esamina e controlla di giorno in giorno e di ora in ora, in ogni parte del mondo, qualsiasi variazione, anche la più piccola", come dichiarò Darwin (v., 1859, p. 84), è tuttavia evidente che esistono limiti severi all'efficacia della selezione. Niente dimostra questo stato di cose in maniera più convincente del fatto che il 99,9% più di tutte le linee evolutive si è estinto. Dobbiamo quindi chiederci perché la selezione naturale si dimostri così spesso incapace di produrre la perfezione. Studi recenti hanno rivelato che le ragioni di questa limitazione sono molte. Discutere questi limiti nei particolari contribuisce molto a capire l'evoluzione.

1. Il potenziale del genotipo. - L'effettiva organizzazione genetica di un animale o di una pianta impone severi limiti alla sua ulteriore evoluzione. Come ha detto Weismann, nessun uccello potrà mai evolversi in un mammifero e nessuno scarafaggio in una farfalla. Gli Anfibi non sono stati capaci di generare una discendenza in grado di vivere nell'acqua salata. Noi ci meravigliamo che i Mammiferi siano stati capaci di sviluppare organi per il volo (pipistrelli) e per la vita nell'acqua (cetacei e foche), ma esistono molte nicchie ecologiche che i Mammiferi non sono stati in grado di occupare. Per esempio, le loro dimensioni non possono scendere al di sotto di un certo limite, e la selezione, per quanto massiccia, non è riuscita a produrre mammiferi più piccoli del toporagno nano.

2. Assenza di variazione genetica appropriata. - Una data specie o una data popolazione può tollerare solo una dose molto limitata di variazione. Nel caso di un qualche drastico mutamento dell'ambiente, che si tratti di un deterioramento delle condizioni climatiche o della comparsa di un nuovo nemico o concorrente, il tipo di geni necessari per fornire una risposta appropriata a questa nuova pressione selettiva può non essere presente nel pool genetico della popolazione; l'alta frequenza di estinzione documenta l'importanza di questo fattore.
3. Processi stocastici. - Gran parte della sopravvivenza e della riproduzione differenziali in una popolazione non dipende dalla selezione, bensì dal caso. Il caso opera a ogni livello del processo riproduttivo, a cominciare dal crossing-over fra i cromosomi paterni e materni, durante la meiosi, fino alla sopravvivenza degli zigoti di nuova formazione. Non vi è alcun dubbio che combinazioni di geni potenzialmente favorevoli siano spesso distrutte da forze ambientali che agiscono indiscriminatamente, come alluvioni, terremoti, eruzioni vulcaniche, senza che la selezione naturale abbia l'opportunità di favorire questi genotipi.
4. Percorsi multipli. - In genere a una sfida lanciata dall'ambiente è possibile fornire diverse risposte alternative: è l'effettiva struttura dell'organismo che spesso determina la soluzione adottata. Allorché per gli antenati dei Vertebrati e per quelli degli Artropodi rappresentò un vantaggio evolutivo lo sviluppo di uno scheletro, gli antenati degli Artropodi possedevano i prerequisiti per sviluppare uno scheletro esterno, quelli dei Vertebrati uno scheletro interno. Tutta l'evoluzione di questi due grandi gruppi di organismi è stata fin d'allora influenzata da queste due diverse scelte operate dai rispettivi antenati. La soluzione adottata dai Vertebrati permise lo sviluppo di enormi creature, come i dinosauri, gli elefanti e le balene, mentre il più grande tipo di artropodo che sia mai esistito è un grosso granchio. La necessità di una muta regolare dello scheletro esterno impone una potente pressione selettiva contro l'aumento di dimensioni. Le specie di nuotatori pelagici, discese da antenati sessili o bentonici o nuotatori attivi, appartenenti a diversi taxa animali, si sono adattate alla forma di vita pelagica attraverso percorsi evolutivi completamente diversi. Ogni evoluzione rappresenta un diverso compromesso fra i requisiti necessari per invadere la nuova zona adattativa e la struttura preesistente. Invariabilmente, durante l'evoluzione, l'adozione di una soluzione particolare di fronte a una nuova opportunità ambientale restringe notevolmente le possibilità di evoluzione futura.
5. Capacità di modificazione non genetica. - Più flessibile è il fenotipo (grazie alla flessibilità del processo di crescita), più ciò riduce la forza di una pressione selettiva avversa. Le piante, e in particolare i microrganismi, hanno una capacità di modificazione fenotipica di gran lunga maggiore rispetto agli animali superiori. La capacità di modificazione non genetica è comunque presente persino nell'Uomo, come dimostrano, per esempio, i cambiamenti fisiologici che avvengono in una persona che si sposti da una zona di pianura a una zona di alta montagna: col passare dei giorni e delle settimane il suo organismo può adattarsi ragionevolmente bene alla pressione atmosferica più bassa. La selezione naturale, ovviamente, interviene anche in questo fenomeno, dal momento che la capacità di adattamento non genetico è sotto stretto controllo genetico. Succede anche che, se una popolazione si sposta in un nuovo ambiente con caratteristiche specifiche, nel corso delle generazioni successive vengano selezionati geni che rinforzano e alla fine rimpiazzano in larga misura la capacità di adattamento non genetico.
6. Interazione durante lo sviluppo. - Alcuni studiosi di morfologia, a partire da Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, si sono accorti che esiste competizione fra organi e strutture. Geoffroy espresse questo fatto nella "legge del bilanciamento" (loi de balancement). Le diverse componenti del morfotipo non sono indipendenti l'una dall'altra e nessuna di esse risponde alla selezione senza interagire con le altre. L'intero apparato dello sviluppo costituisce un unico sistema interagente; gli organismi rappresentano compromessi fra richieste contrastanti. Fino a che punto una particolare struttura o un organo possa rispondere alle forze della selezione dipende in larga misura dalla resistenza opposta da altre strutture e da altre componenti del genotipo. Wilhelm Roux, circa cento anni fa, definì le

interazioni competitive durante lo sviluppo "lotta delle parti" negli organismi.

La morfologia di ogni organismo mostra fino a che punto essa sia il risultato di un compromesso. Ogni cambiamento di zona adattativa lascia un residuo di caratteristiche morfologiche che costituiscono, in effetti, un impedimento. Basta ricordare i molti punti deboli dell'uomo, che sono i resti del suo passato di quadrupede e di animale più vegetariano: per esempio i seni facciali, la struttura della parte caudale della colonna vertebrale e l'appendice cecale. Molti tratti caratteristici dell'ontogenesi, che vengono generalmente citati come prove della ricapitolazione, rientrano nella stessa categoria. Per un embrione di mammifero o di uccello il fatto di dover passare attraverso lo stadio di formazione dell'arco branchiale, durante l'ontogenesi, sembrerebbe un modo molto poco efficiente per costruire la regione del collo. Eppure il complesso delle interazioni nel corso del processo di sviluppo è così ben integrato che la selezione naturale finora non è stata capace di trovare una scorciatoia per un percorso più diretto.

7. La struttura del genotipo. - La classica metafora usata per descrivere il genotipo è quella della collana di perle, nel senso che i geni sarebbero allineati uno appresso all'altro come le perle di una collana. Secondo questo classico punto di vista, ogni gene sarebbe più o meno indipendente dagli altri e tutti i geni sarebbero di natura più o meno simile. Questa concezione, tanto in voga cinquant'anni fa, è stata quasi del tutto abbandonata. Certo tutti i geni sono fatti di DNA e l'informazione che contengono è codificata nella sequenza di paia di basi; tuttavia le più recenti ricerche nel campo della biologia molecolare suggeriscono l'ipotesi che esistano diverse classi funzionali di geni, alcune col compito di produrre materiale, altre di regolarne la produzione (v. gene, suppl.). Inoltre esiste un buon numero di prove indirette del fatto che molti geni sono organizzati in sistemi funzionali, che per molti versi agiscono all'unisono. Comunque questo è forse il settore più controverso della biologia evolutiva e, per ora, la cosa migliore da fare è richiamare l'attenzione sul fatto che la vecchia concezione del genotipo come 'collana di perle' non è più considerata valida, ma sussiste ancora grande incertezza a proposito dell'effettiva organizzazione del genotipo. Il fatto che esistano geni monocodificanti (single-coding), DNA a media ripetitività, DNA ad alta ripetitività, transposoni, esoni e introni, oltre a molti altri tipi di DNA, suggerisce l'esistenza di funzioni differenziali, ma quali siano e come cooperino l'una con l'altra resta ancora da scoprire. Da quel che capiremo sulla struttura del genotipo impareremo, sul modo di operare dell'evoluzione, più che da qualsiasi altro tipo di ricerca.

4. Estinzione.

Alla moltiplicazione delle specie (speciazione) si contrappone il fenomeno dell'estinzione. L'estinzione del dodo e del colombo migratore sono esempi di estinzioni avvenute in tempi recenti, ma i reperti fossili contenenti i resti di milioni di organismi che non esistono più indicano che l'estinzione è un fenomeno che, a quanto pare, risale all'origine della vita sulla Terra. I due problemi più importanti, riguardo all'estinzione, sono: primo, 'quali sono le cause dell'estinzione?', e, secondo, 'l'estinzione è un processo continuo o si verifica in brevi periodi caratterizzati da eventi catastrofici?'. Cuvier, Louis Agassiz e molti geologi del primo Ottocento credevano nell'estinzione 'catastrofica', ma dopo il 1859 l'opinione prevalente era che il tasso di estinzione fosse circa lo stesso in tutte le epoche. Attualmente si propende per una concezione che rappresenta una sintesi delle due opposte opinioni: certo l'estinzione si verifica in tutte le epoche, a causa della competizione fra specie diverse e dei lenti cambiamenti nelle faune e nelle flore, cui alcune specie sono incapaci di far fronte; ma ora possediamo anche le prove che ci sono stati dei periodi di estinzione catastrofici, di cui il meglio documentato è il periodo di transizione dal Cretaceo al Terziario. Possediamo validi indizi del fatto

che la Terra, in quell'epoca, fu colpita da un asteroide, che probabilmente produsse una nuvola di polvere così densa da dar luogo a un temporaneo oscuramento dell'atmosfera e a un letale raffreddamento della superficie terrestre. Molti gruppi di organismi, come, per esempio, i dinosauri, soccomberono a questo evento, mentre altri, come i Mammiferi, sopravvissero e, per un certo periodo, furono sottoposti a una notevole quantità di radiazioni nel nuovo biotopo. Non si è ancora capito perché alcuni gruppi si estinguano e altri sopravvivano. Per quel che riguarda altri periodi di estinzione, in ere geologiche remote, il fenomeno va attribuito a un raffreddamento della Terra o a qualche altro drastico cambiamento di clima; ma attualmente il fattore di estinzione di gran lunga più importante è l'uomo, particolarmente in quanto responsabile del rapido disboscamento dei tropici.

5. Il ruolo del comportamento.

Per Lamarck il comportamento era un'importante causa di mutamento evolutivo. Egli riteneva che i cambiamenti prodotti negli organismi da un qualsiasi tipo di attività fossero trasmessi alle generazioni successive tramite una forma di ereditarietà dei caratteri acquisiti. Anche se la teoria di Lamarck oggi viene respinta, noi crediamo ancora che il comportamento sia importante nell'ambito dell'evoluzione, ma in un senso completamente diverso. Cambiamenti nel comportamento, per esempio l'adozione di nuove abitudini alimentari o la diffusione di una popolazione su un territorio più vasto, possono far insorgere nuove pressioni selettive, che, a loro volta, possono portare a mutamenti evolutivi. Vi è motivo di credere che cambiamenti di comportamento siano stati fra i fattori che hanno determinato gran parte delle innovazioni evolutive. Lo stesso comportamento, d'altronde, possiede una grossa componente genetica ed è soggetto al mutamento evolutivo come i caratteri strutturali. Lo studio dell'evoluzione e del significato selettivo di componenti del comportamento è diventato, in anni recenti, uno dei più importanti settori della biologia del comportamento.

6. Selezione sessuale.

La selezione, come l'abbiamo descritta fin qui, potrebbe portare a una maggiore probabilità di sopravvivenza, determinata dal migliore adattamento all'ambiente fisico e biotico. Questo miglior adattamento comprenderebbe tutti gli aspetti di una maggiore efficienza fisiologica, la capacità di affrontare con successo predatori e rivali, una particolare flessibilità comportamentale in situazioni di emergenza, e qualità simili. Tuttavia non sempre la selezione porta a un miglior adattamento: può darsi che un individuo fornisca un maggior contributo di geni alla generazione successiva semplicemente perché ha più successo nel riprodursi. Darwin chiamò questo tipo di selezione 'selezione sessuale'. Un qualsiasi carattere di un maschio che porti a un maggior successo riproduttivo, per esempio la capacità di fecondare più femmine, sarà automaticamente favorito dalla selezione, a meno che non sia contrastato da un qualche attributo avverso. Certi caratteri sessuali secondari maschili, come, per esempio, le penne degli uccelli del paradiso, sono tradizionalmente citati come esempi di fattori di selezione sessuale, ma anche molti aspetti del comportamento riproduttivo, in particolar modo dei maschi, rientrano in questa categoria. Al processo di selezione sessuale contribuisce la cosiddetta 'scelta da parte della femmina', cioè la tendenza delle femmine a non accettare indiscriminatamente un qualsiasi maschio come partner sessuale, ma a mostrare ben definite preferenze.

Nel caso del comportamento sessuale è particolarmente facile constatare che la selezione è 'egoista', il che rappresenta una necessità quasi inevitabile, considerato che il bersaglio della selezione è

l'individuo. Perciò fu ben presto sollevata la questione se un comportamento altruistico potesse essere spiegato alla luce della selezione naturale e, in caso contrario, se non costituisse un controesempio nei confronti del darwinismo. Perché ci si chiedeva un individuo dovrebbe fare dei sacrifici o correre dei rischi allo scopo di procurare un vantaggio riproduttivo a un'altra persona? In effetti ciò sembrava, a prima vista, alquanto implausibile; ma Haldane, Hamilton, Williams, Trivers e altri hanno mostrato che il fatto di aiutare parenti stretti è in effetti favorito dalla selezione naturale, in quanto individui strettamente imparentati hanno, in parte, lo stesso genotipo: se un individuo contribuisce alla sopravvivenza dei propri parenti stretti, in effetti egli favorisce la sopravvivenza del proprio genotipo (selezione di parentela). Che un tale altruismo fra parenti esista risulta evidente dal comportamento di molti organismi nei confronti dei coniugi e dei figli; spesso però anche nei confronti di parenti più lontani viene adottato un comportamento altruista, per esempio emettendo segnali d'allarme.

Ancor più interessanti sono i casi di altruismo reciproco, come quelli osservati, per esempio, fra i babbuini: un individuo ne aiuta un altro, il quale, a sua volta, ricambia il favore in una diversa occasione. Il progresso fondamentale nell'etica umana dev'essersi verificato quando, per la prima volta, un individuo ha dimostrato dell'altruismo nei confronti di persone non legate a lui da vincoli di parentela. L'altruismo si riscontra in particolar modo fra gli animali sociali. Lo studio delle cure parentali e di altre forme di altruismo, alla luce della teoria della selezione naturale, costituisce attualmente un fertile campo di ricerca.

D'altra parte l'evoluzionista moderno non crede più che la selezione agisca 'per il bene della specie': agisce solo per il bene degli individui, e soltanto attraverso di loro, molto indirettamente, per il bene della specie. Per un certo periodo fra gli evoluzionisti ha goduto di un certo credito la teoria della 'selezione di gruppo', una teoria in base alla quale beneficiano della selezione era considerato il gruppo nel suo insieme. Ma un'analisi più approfondita del problema ha posto in tali difficoltà questa teoria, che la si è dovuta abbandonare quasi del tutto. Nei casi in cui, apparentemente, la teoria della selezione di gruppo sembrava confermata, si è quasi sempre potuto constatare che il gruppo consisteva di individui imparentati fra loro: si trattava quindi di casi di selezione di parentela (idoneità inclusiva).

Alcuni autori moderni hanno anche individuato una forma di 'selezione di specie'. Fin dai tempi di Lyell e di Darwin si sa che quando una specie apparentemente meglio adattata compare in una determinata zona, altre specie possono estinguersi. Ogni volta che una linea filetica, per esempio quella che ha portato dagli insettivori ai pipistrelli, o dai Rettili agli Uccelli, ha occupato una nuova zona adattativa, le specie che sono riuscite meglio a realizzare rapidamente il mutamento adattativo hanno indotto l'estinzione degli anelli intermedi meno efficacemente adattati. In questo senso, in effetti, una selezione di specie esiste; ma ciò non è in contrasto con la selezione individuale. Gli individui delle due specie in competizione occupano, per così dire, un'unica nicchia ecologica, nella quale alcuni individui hanno più successo di altri. Anche se la maggior parte degli individui che sopravvivono appartiene a una specie e la maggior parte di quelli che soccombono all'altra specie, il risultato è sempre dovuto alla selezione individuale.

Si è anche sostenuto che esista una forma di selezione di specie quando le specie appartenenti a una linea filetica speciano più rapidamente di quelle di un'altra linea. Di fronte all'estinzione - si è detto - la linea più ricca di specie avrebbe una maggiore probabilità di sopravvivere dell'altra linea. In media questo può, effettivamente, essere vero, anche se per indicare questo processo potrebbe essere più adatta l'espressione 'selezione di speciazione'; inoltre, tutte le caratteristiche che favoriscono una rapida speciazione (capacità di diffusione e di colonizzazione, tendenza all'acquisizione di meccanismi di isolamento, ecc.) sono basate su proprietà genetiche di individui. Pertanto anche questo tipo di selezione di specie si fonda sulla selezione individuale.

7. Macroevoluzione.

Conviene dividere i fenomeni evolutivi in due categorie: la microevoluzione e la macroevoluzione. La microevoluzione concerne la variazione nelle popolazioni e la speciazione: in breve tutti i fenomeni e i processi che avvengono al livello e al di sotto del livello della specie. La macroevoluzione riguarda i processi che si verificano al di sopra del livello della specie, in particolare l'origine di nuovi taxa superiori, l'invasione di nuove zone adattative e, in correlazione con quest'ultimo fenomeno, l'acquisizione, che spesso si determina, di nuove caratteristiche evolutive, come le ali degli Uccelli, l'adattamento alla vita terrestre dei Tetrapodi e il sangue caldo negli Uccelli e nei Mammiferi. La relazione fra microevoluzione e macroevoluzione è stata oggetto, recentemente, di notevoli discussioni e controversie. Le incertezze al riguardo possono essere in buona misura chiarite tenendo presente il fatto che tutti gli eventi macroevolutivi hanno luogo all'interno di popolazioni e nel genotipo di singoli individui, e quindi sono sempre, contemporaneamente, processi microevolutivi. Nello stesso tempo esiste, in effetti, una netta differenza fra macro- e microevoluzione a livello fenotipico; pertanto i fenomeni macroevolutivi richiedono la formulazione di ipotesi e modelli specifici. Gli eventi macroevolutivi non possono essere ricondotti nell'ambito della microevoluzione, e Simpson e Rensch hanno elaborato valide generalizzazioni riguardanti la macroevoluzione, senza dover analizzare mutamenti correlati nelle frequenze geniche. Questo atteggiamento è coerente con la definizione moderna di evoluzione, secondo cui l'evoluzione consiste in un mutamento di caratteristiche adattative e in una diversificazione, piuttosto che in un mutamento di frequenze geniche. La macroevoluzione è un campo di ricerca autonomo nell'ambito degli studi sull'evoluzione. Quel che sappiamo sulla macroevoluzione è frutto del lavoro dei paleontologi e dei tassonomisti. Le ricerche dei genetisti, effettuate all'interno delle popolazioni, consentono solo deboli inferenze circa i processi macroevolutivi, o per lo meno, per meglio dire, così è stato finora. Si spera che le analisi della struttura del DNA del genotipo, fatte dai biologi molecolari, porteranno alla fine a una comprensione della macroevoluzione di gran lunga più approfondita di quella raggiunta attraverso gli studi dei paleontologi e dei tassonomisti.

8. Come avviene il mutamento evolutivo.

La formula 'l'evoluzione è un mutamento graduale di frequenze geniche nelle popolazioni', che per molto tempo è stata in auge negli scritti dei genetisti, è stata di recente messa in discussione dai naturalisti, che hanno avanzato una teoria alternativa, secondo cui gran parte dell'evoluzione è 'spasmodica', nel senso che presenta improvvisi scatti evolutivi alternati a lunghi periodi di stasi (standstill). Per capire bene la natura di questo argomento, si deve rammentare che da Darwin in poi nessuno ha mai sostenuto che il tasso medio di mutamento evolutivo sia lo stesso in tutte le stirpi evolutive. In effetti è noto ai paleontologi da più di cent'anni che certi tipi, come il granchio reale (*Limulus*) o il gamberetto fatato (*Triops*), sono poco cambiati in più di cento milioni di anni, mentre in altri gruppi si sono verificati pronunciati mutamenti in meno di un milione di anni e, in qualche caso, persino in meno di centomila anni. Comunque la nuova teoria sul modo in cui avviene il mutamento evolutivo va al di là della semplice constatazione che diverse linee filetiche presentano diversi tassi di evoluzione.

9. La teoria degli equilibri di interpunzione.

Eldredge (1971) ed Eldredge e Gould (v., 1972) hanno proposto una teoria, la teoria degli equilibri di interpunzione, secondo cui tutti i più significativi mutamenti evolutivi si verificano durante brevi periodi di speciazione e le specie risultanti, dopo essersi affermate e aver proliferato, non cambiano sostanzialmente per milioni di anni e alla fine si estinguono. Questa teoria, pertanto, pone l'accento su due fatti indipendenti: a) la capacità innovativa della speciazione; b) la completa stasi delle specie pienamente evolute.

A sostegno di questa teoria esistono numerose prove empiriche. Ne indichiamo alcune.

1. Quando si esaminano le tracce di una specie fossile lungo la sequenza degli strati geologici, o non si riscontra alcun mutamento morfologico, oppure si riscontra un mutamento limitato a graduali variazioni di dimensioni o di proporzioni, che non corrispondono mai all'evoluzione di un nuovo taxon superiore o all'acquisizione di una vera e propria innovazione evolutiva.

2. Fra le specie viventi, le popolazioni più divergenti si trovano quasi esclusivamente in zone periferiche isolate, al di là dei confini del territorio continuo della specie, e si tratta di popolazioni che o hanno già completato la speciazione o si trovano nel corso di questo processo. In altre parole un mutamento morfologico significativo sembra essere associato all'origine di nuove specie.

Sulla base di queste osservazioni Mayr (v., 1954) ha avanzato l'ipotesi delle rivoluzioni genetiche. La forte diminuzione di variazione genetica in queste popolazioni fondatrici, combinata con l'inincrocio e l'omozigosi e con una selezione molto intensificata (nel nuovo ambiente fisico e biotico) della popolazione isolata, potrebbe portare a una ristrutturazione piuttosto drastica del genotipo e a un allentamento dei vincoli di sviluppo che controllano il fenotipo della popolazione parentale (rivoluzione genetica).

Questa ipotesi differisce per molti aspetti dalla teoria saltatoria di Goldschmidt (1940), secondo cui la macroevoluzione sarebbe determinata dalla nascita di mostri destinati ad affermarsi. In base a tale teoria si postulava che il mutamento evolutivo fosse dovuto alla nascita di un singolo individuo drasticamente diverso, che diventasse l'immediato progenitore di un tipo evolutivo completamente nuovo. Inoltre Goldschmidt postulava il verificarsi di mutazioni sistemiche, cioè di trasformazioni globali del genoma, mentre una tale possibilità è chiaramente incompatibile con la struttura del genotipo fondata sul DNA, come è stata decifrata dai genetisti molecolari.

Anche se esistono molte prove empiriche a favore della tesi che i maggiori progressi evolutivi e l'acquisizione di nuove caratteristiche evolutive si realizzino all'interno di poche popolazioni fondatrici durante il processo di speciazione, sussistono tuttora molte incertezze al riguardo. In particolare non si dispone ancora di alcun tipo di informazione circa la genetica della speciazione. Dobbiamo sperare che le ricerche in atto nel campo della genetica molecolare potranno permetterci di stabilire quale delle due teorie sia corretta, se quella secondo cui ogni mutamento evolutivo corrisponderebbe semplicemente a un'accelerazione del processo di 'mutamento delle frequenze geniche', o quella secondo cui durante la fase di speciazione avrebbe luogo una ristrutturazione fondamentale del genotipo, avente come conseguenza un reindirizzamento di certi processi di sviluppo.

Ancor più controversa è la seconda tesi della teoria degli equilibri di interpunzione, quella di una completa stasi di tutte le nuove specie, una volta concluso il processo di speciazione. Attualmente sembra che si debba dare alla questione una risposta plurima. In effetti la maggior parte delle specie rinvenute nei reperti fossili mostrano di aver subito pochi cambiamenti dal momento della loro comparsa al momento della loro estinzione. D'altra parte sembra vi siano casi ben stabiliti, benché forse molto rari, di mutamento continuo di una linea evolutiva; comunque nessuno di questi casi, a quanto pare, dà luogo all'emergere di nuovi taxa superiori.

Quel che è più interessante, ovviamente, è la questione del perché si verifichi la stasi. In generale si ammette che essa sia dovuta al fatto che, una volta che si sia prodotto un apparato di sviluppo ben bilanciato, la selezione normalizzatrice rimuove tutti i devianti. Questa spiegazione, ovviamente, non

rende conto del fatto che la selezione normalizzatrice interviene in tutte le linee evolutive e non impedisce rapidi mutamenti evolutivi in alcune di esse. Presumibilmente si dovranno distinguere due tipi di selezione stabilizzatrice, una riduzionista, che colpisce singoli geni e singole mutazioni aberranti, e una sistemica che colpisce componenti ben integrate del genotipo. Anche in questo caso solo la genetica molecolare potrà fornirci una risposta definitiva.

10. L'origine evolutiva di nuove strutture.

Uno dei quesiti preferiti che gli avversari di Darwin sollevano porge dopo la pubblicazione dell'Origine delle specie era: "Come può la selezione naturale render conto dell'origine apparentemente improvvisa di nuove strutture nella filogenesi, come i polmoni dei Vertebrati o le ali degli Insetti? Come potrebbe la selezione naturale costruire gradualmente queste strutture, specialmente nei casi in cui stadi intermedi, come ' mezze ali', non possono in alcun modo offrire un qualche vantaggio selettivo?" Darwin faceva notare che l'acquisizione di nuove caratteristiche evolutive poteva dipendere dall'uno o dall'altro di due distinti processi: il primo processo consiste in un' 'intensificazione di funzione' (A. N. Severcov), come nel caso della trasformazione delle estremità anteriori dei Mammiferi in ali (pipistrelli), pale (talpe), pinne (Cetacei), zampe (antilopi) o braccia (Primati). Nel caso dell'occhio, per esempio, Darwin fece notare, correttamente, che tutto ciò di cui c'era bisogno era una cellula epidermica fotosensibile, dopodiché la selezione avrebbe gradualmente costruito una retina e tutti gli organi accessori. Studi successivi, effettuati da anatomisti comparati e da microscopisti elettronici, hanno pienamente confermato l'ipotesi di Darwin, giacché ora è evidente che gli occhi hanno avuto origine almeno quaranta volte nel regno animale e si può quasi individuare un qualche stadio intermedio fra un'area sensibile alla luce sull'epidermide e i complessi occhi degli Artropodi, dei Cefalopodi e dei Vertebrati.

L'altro modo in cui possono avere origine nuove strutture evolutive è attraverso un mutamento di funzione. In base a questo principio un tale percorso per l'acquisizione di una nuova caratteristica evolutiva è disponibile ogniqualvolta un organo o una struttura può svolgere simultaneamente due funzioni. Ciò è vero per quel che riguarda le estremità anteriori dell'antenato degli Uccelli, che servivano sia per la locomozione sia per planare; o per quel che riguarda le antenne dei Crostacei Cladoceri, che funzionano sia come organi sensori sia come ' pagaie'. Nel caso di un mutamento di funzione di questo tipo una struttura già completamente formata può mettersi al servizio di una nuova funzione. Le obiezioni dei critici di Darwin sono quindi state vittoriosamente confutate.

11. L'origine di taxa superiori.

I taxa superiori, sia dei Vertebrati (Mammiferi, Uccelli, Rettili), sia degli Insetti (farfalle, scarafaggi, cavallette), sia di qualsiasi altro phylum animale o vegetale, risultano sempre separati gli uni dagli altri da vistose lacune. La domanda che fu posta a Darwin fu: "Come si possono conciliare queste discontinuità con la teoria dell'evoluzione graduale?" Darwin rispose che dovevano essere esistiti degli anelli di connessione, che, però, dovevano essersi estinti da molto tempo. In effetti furono ben presto scoperti i cosiddetti ' anelli mancanti': fra Uccelli e Rettili (*Archaeopteryx*), fra Mammiferi e Rettili (rettili con caratteristiche da mammiferi), fra Anfibi e Pesci (*Ichthyostega*) e fra altri gruppi di organismi. Molto spesso, comunque, gli stadi di connessione non sono presenti nei reperti fossili. Questo fatto può essere spiegato come segue: una qualsiasi nuova conquista di un'importante zona adattativa produce una reazione a catena di perfezionamenti e di estinzioni talmente rapida che ben

presto fra il nuovo 'tipo' e i suoi antenati si determina una netta discontinuità. Dato che gli anelli di connessione hanno durata molto breve e occupano un'area geografica limitata, è probabile che non si troveranno mai nei reperti fossili. Le lacune più grandi sono quelle che dividono i primi phyla di eucarioti del primo Cambriano e del tardo Precambriano. Vi sono buoni motivi per ritenere che i percorsi di sviluppo dei primi eucarioti fossero relativamente semplici e altamente flessibili, e che cambiamenti da un 'tipo' a un altro fossero relativamente facili e rapidi. Una volta che i percorsi di sviluppo si furono stabilizzati, nel Cambriano, non si è più avuta l'evoluzione di un solo nuovo phylum di animali.

12. Progresso evolutivo.

Lamarck sosteneva che l'evoluzione portasse a una perfezione sempre maggiore. Questa idea concordava col concetto, proprio della teologia naturale, che la creazione divina dovesse essere perfetta. Darwin, che sulle prime nutriva idee del genere, presto le abbandonò, quando si rese conto dell'enormità del fenomeno dell'estinzione, della frequente presenza di organi rudimentali e di altre apparenti imperfezioni di natura organica. Egli giunse alla conclusione che la selezione naturale rende gli organismi perfetti quel tanto che basta perché possano competere, con successo, con altri organismi. Certo la selezione naturale è un processo di ottimizzazione, ma, come abbiamo detto prima, numerosi vincoli impediscono che si raggiunga la perfezione (ottimalità).

Quando si passa in rassegna la storia della vita a partire dai primi procarioti di 3,5 miliardi di anni fa fino alle Angiosperme, agli Insetti, agli Uccelli e ai Mammiferi attuali, non si può non riconoscere una complessità crescente. Questo processo di trasformazione spesso, e non senza giustificazione, è stato considerato un progresso evolutivo. Alcuni stadi di questo progresso sono: l'origine degli Eucarioti (presumibilmente dovuta alla simbiosi fra certi Procarioti), l'evoluzione di Metazoi e Metafiti con lo sviluppo di organi capaci di consentire una divisione del lavoro, la comparsa degli animali a sangue caldo, Uccelli e Mammiferi, lo sviluppo di un complesso sistema nervoso centrale e l'elaborazione di sofisticate cure parentali.

Pur ammettendo questa tendenza, il darwinismo non fa appello a cause finalistiche, ma sostiene che la variabilità genetica, la selezione e la competizione, combinate con l'estinzione, possano soddisfacentemente rendere conto della progressione della vita dalle sue forme primitive alle sue forme attuali.

13. L'evoluzione dell'Uomo.

Gli stadi attraverso cui l'Uomo si è evoluto a partire dai suoi antenati primati sono già stati descritti in un altro articolo di questa Enciclopedia (v. uomo: Origine ed evoluzione). Da un punto di vista del tutto generale, nell'ottica della biologia evolutiva, il progresso più notevole verificatosi nel corso dell'evoluzione dell'Uomo è stato lo sviluppo di un nuovo sistema di trasmissione dell'informazione, altamente elaborato. Nella maggior parte degli Invertebrati, in particolare negli Insetti, i genitori muoiono prima che i figli escano dall'uovo: tutta l'informazione comportamentale di un individuo è contenuta nel suo DNA. Soltanto nelle forme più evolute quest'informazione viene trasmessa anche attraverso un vero e proprio sistema di apprendimento: solo in quelle specie che manifestano cure parentali altamente sviluppate, come certi uccelli e certi mammiferi, i giovani hanno l'opportunità di apprendere dai genitori nonché da altri consanguinei e, in alcuni casi, da altri membri della specie. In questo modo l'informazione può essere trasmessa di generazione in generazione senza essere inclusa nel programma genetico.

Nei pochi animali in cui questo sistema di trasmissione dell'informazione non genetico esiste, esso è piuttosto rudimentale. Soltanto nell'Uomo il sistema di trasmissione culturale ha acquisito un'importanza fondamentale: anche prima dell'invenzione della scrittura e della stampa la tradizione orale svolse un ruolo decisivo nello sviluppo graduale della cultura umana e nell'esercitare la forte pressione selettiva che ha portato allo sviluppo di un cervello capace di immagazzinare e utilizzare questo tipo di informazione. Lo sviluppo del linguaggio, caratteristica esclusiva della specie umana, ha determinato, attraverso un certo numero di feedback positivi, la nascita e lo sviluppo della letteratura, della matematica, delle scienze e delle arti.

Questo sistema di trasmissione dell'informazione, accanto al riconoscimento dell'importanza dell'apprendimento, ha indotto alcuni studiosi a trascurare l'informazione innata dell'Uomo; ma recenti ricerche, condotte, in particolare, da psicologi infantili, hanno mostrato quanto sia ricco il repertorio di informazioni di cui l'Uomo nasce dotato. Nello studio dell'Uomo è della massima importanza tenere nella giusta considerazione entrambi i sistemi di trasmissione dell'informazione.

14. Il futuro della ricerca nel campo dell'evoluzione.

Malgrado le conoscenze raggiunte negli ultimi 125 anni, sarebbe prematuro pensare che ogni aspetto dell'evoluzione sia stato chiarito. Benché l'impalcatura teorica fondamentale del darwinismo sia ragionevolmente sicura, esistono ancora enormi vuoti nella comprensione di singoli fenomeni: non sappiamo ancora quanto siano importanti forme di speciazione diverse da quella geografica (allopatica) e da quella per poliploidia; gli esatti dettagli dell'origine della vita restano ancora inspiegati; gli affini più stretti di alcuni importanti gruppi principali di animali e piante non sono ancora stati identificati; le ragioni della stasi evolutiva di tante specie costituiscono ancora un problema.

L'aspetto di gran lunga meno compreso del processo evolutivo è il ruolo svolto dalla struttura del genotipo: quale ruolo svolgono i mutamenti del genotipo durante la speciazione peripatica rapida? Qual è il corrispettivo genotipico dei vincoli nello sviluppo? Qual è l'esatta natura dei cosiddetti geni regolatori e quanti tipi ne esistono? In che modo il comportamento agisce come forza selettiva? Quale relazione esiste fra speciazione e struttura di una popolazione, in particolare per quel che riguarda la tendenza a diffondersi?

Questa è solo una piccola cernita dei numerosi problemi, concernenti l'evoluzione, non ancora risolti. L'impostazione in termini evolutivi ha arricchito molto tutte le branche della biologia. Gran parte della biologia comportamentale e ambientale è attualmente impegnata in questioni evolutive, dato che nessun problema biologico può essere compreso appieno finché non si sia data risposta ai 'perché'. Nessuna struttura, nessun comportamento, nessuna forma di adattamento, nessun tipo di distribuzione si può pienamente comprendere finché la relativa storia evolutiva non sia stata chiarita. È questo stato di cose che sancisce la validità dell'affermazione di Dobzhansky: "Nulla ha senso in biologia se non alla luce dell'evoluzione".

Evoluzione culturale di Luigi L. Cavalli-Sforza

SOMMARIO: 1. Definizioni di cultura. □ 2. La cultura tra gli animali. □ 3. Meccanismi della trasmissione culturale. □ 4. Cinetica dell'evoluzione culturale. □ 5. Fattori di evoluzione culturale: a) l'innovazione; b) la selezione; c) migrazione e deriva. □ 6. Distinzione fra trasmissione genetica e

trasmissione culturale. □ 7. Esempi di trasmissione ed evoluzione culturale nell'Uomo. □ 8. Interazioni fra genetica e cultura. □ Bibliografia.

1. Definizioni di cultura.

Non vi è consenso sulla definizione di cultura. Già nel 1952 esistevano, in base a una ricerca di Kroeber e Kluckhohn (v., 1952), 164 definizioni diverse, classificabili in 6 categorie maggiori e 10 sottocategorie. Una così straordinaria varietà deriva soprattutto dal disaccordo, fra gli antropologi che amano autodefinirsi culturali, sui confini da dare alla disciplina. La proposta che seguiremo è quella di usare la definizione corrente in molte lingue indoeuropee, ed è stata fatta da Cavalli-Sforza e Feldman (v., 1981) in un libro che seguiremo anche in alcune altre sezioni di questo articolo. La definizione data nel Dizionario della lingua italiana di G. Devoto e G. C. Oli può servire da esempio: "Il complesso delle manifestazioni della vita materiale, sociale e spirituale di un popolo, in relazione alle varie fasi di un processo evolutivo o ai diversi periodi storici o alle condizioni ambientali". È una definizione molto vasta, il cui vantaggio principale non è, o non è soltanto, nell'evitare nuove parole o nuove formulazioni (specie ove esistono già numerosi precedenti), ma è concettuale e deriva dall'unità di fondo che lega tutti i fenomeni culturali, anche disparati fra loro come quelli della cultura materiale (utensili, tecnologia) e quelli della cultura sociale e spirituale. Quest'unità si manifesta soprattutto quando si studiano i meccanismi di variazione, trasmissione e conservazione: in pratica, quando i fenomeni culturali sono considerati sotto il profilo evolutivo. Se non vi fosse una ragione del genere, non avrebbe forse molto senso riunire sotto una stessa etichetta fenomeni diversi fra loro quanto quelli della vita spirituale e di quella materiale.

Il biologo, abituato a considerare i fatti della vita da un punto di vista evolutivo, non si sorprende di sentir dire che i fenomeni biologici sarebbero incomprensibili se non se ne studiasse l'evoluzione. Il pensiero evolutivo non ha avuto, in antropologia, uno sviluppo equivalente e lo studio dell'evoluzione culturale ha trovato pochi appassionati. Il più esplicito è stato L. White; molti peraltro hanno preferito limitare il significato dell'evoluzione culturale all'evoluzione dei sistemi politici, che naturalmente sono solo una parte della disciplina. Recentemente un certo numero di ricercatori, in buona parte ma non esclusivamente biologi, hanno più o meno indipendentemente scoperto che i fattori evolutivi che sono stati riconosciuti di importanza basilare nell'evoluzione biologica cioè mutazione, selezione, migrazione e deriva genetica ricompaiono, sotto altri nomi e con proprietà inevitabilmente diverse, nelle spiegazioni dell'evoluzione culturale. Dedicheremo a queste analogie alcuni capitoli di quest'articolo, avvertendo che esse sono utili soprattutto a livello di modelli, e che occorre tener presenti le differenze oltre che le somiglianze. Si deve riconoscere che questo modo di pensare è particolarmente utile a chi ha già familiarità con i concetti dell'evoluzione biologica, ma senza dubbio le strutture concettuali di processi evolutivi anche diversi tra loro, come sono quelli dei geni e delle idee, hanno profonde somiglianze, che sono specialmente apprezzabili a un livello di astrazione adeguato. Un'applicazione che queste analogie hanno reso possibile è lo sviluppo di modelli matematici dell'evoluzione culturale, che hanno preso ispirazione da modelli creati per la biologia. Le differenze tra le due evoluzioni, peraltro, non consentono un trasporto diretto dei modelli biologici se non in pochi casi. Le teorie della biologia servono soprattutto come ispirazione generica; di solito è necessaria la creazione di modelli specifici per l'evoluzione culturale. Come in tutte le applicazioni matematiche alla biologia, questi modelli sono utili non tanto perché permettono di descrivere e prevedere con particolare esattezza i fenomeni studiati - anzi, in linea di massima, descrizione e previsione sono largamente approssimative - ma perché consentono di raggiungere delle generalizzazioni interessanti.

Negli ultimi decenni sono stati descritti comportamenti di animali che sono chiaramente di natura

culturale. In genere la 'cultura' può esistere ove siano presenti ambedue le capacità, di apprendere e di comunicare. È allora possibile generare e mantenere un'eredità culturale. La capacità di apprendere è largamente diffusa tra gli animali, ma naturalmente vi è una gamma grandissima di sofisticazione. I livelli più elevati si trovano solitamente, ma non sempre, nell'Uomo, ma comunque non mancano esempi di superiorità degli animali. Infatti non si può restare che pieni di ammirazione per le capacità di molti animali di compiere senza errori migrazioni lunghissime, ed è chiaro che, se mai abbiamo avuto queste straordinarie abilità, le abbiamo ora perdute. L'Uomo si distingue forse ancor più nettamente da tutti gli altri animali per quanto riguarda la capacità di comunicazione. Vi sono linguaggi naturali anche in uccelli e in altri mammiferi, ma di solito svolgono funzioni limitate e non hanno mai la ricchezza di struttura e di vocaboli caratteristica del linguaggio umano. Non vi è dubbio che abbiamo nel linguaggio la chiave per capire le profonde differenze a livello culturale tra Uomo e animali, anche quelli che gli sono più vicini. Siamo abituati a considerare l'Uomo come un animale unico fra tutti, ma molte osservazioni degli ultimi anni hanno diminuito la solidità del piedestallo su cui l'Uomo ha posto se stesso: non vi è dubbio tuttavia che il linguaggio umano è superiore di uno o più ordini di grandezza a quello degli animali per complessità e funzionalità, e che questa differenza di per sé può già spiegare almeno una buona parte delle differenze culturali tra Uomo e animali.

L'estrema cautela che alcuni ricercatori adottano nel parlare di cultura tra gli animali - ad esempio, alcuni preferiscono chiamarla 'precultura', altri parlano di 'tradizioni' per indicare particolari costumi trasmessi culturalmente negli animali - non sembra in realtà giustificata, né sembra necessario proteggere l'Uomo introducendo terminologie diverse per fenomeni affini negli uomini e negli animali. Le differenze tra Uomo e animali a livello dei fenomeni culturali sono abbastanza elevate da non lasciare dubbi sul primato culturale dell'Uomo.

2. La cultura tra gli animali.

Sono noti da parecchio tempo esempi di impiego di strumenti da parte di animali, ma si direbbe che solo con la scoperta che le scimmie antropomorfe, e in particolare gli scimpanzé, fanno uso di un certo numero di utensili semplici la comunità scientifica abbia accettato l'idea che la cultura materiale non è appannaggio esclusivo della nostra specie. È vero che la lista di strumenti diversi sembra essere particolarmente ricca per gli scimpanzé (sono stati descritti l'uso di rami e bastoni come armi, il lancio di pietre e di bastoni, l'uso di rametti e fili d'erba per 'pescare' le termiti e quindi mangiarle, l'uso di foglie per bere e per pulirsi, e altri ancora) ma sono stati descritti anche molti altri esempi di impiego di utensili da parte di altri animali, e almeno alcuni meritano di essere qui ricordati. L'apertura di muscoli e ostriche viene praticata con tecniche diverse da diversi animali. La lontra di mare (*Enhydra lutris*), una rara specie di lontra marina del Pacifico settentrionale, usa galleggiare sulla schiena quando apre le conchiglie battendole contro una pietra che tiene sul petto e usa come incudine. In Europa il ratto ha recentemente appreso a usare i denti per aprire i molluschi che trova sul letto dei fiumi: i gusci aperti che si trovano in zone diverse mostrano differenze locali nella tecnica di apertura. La beccaccia di mare (*Haematopus ostralegus*) apre i gusci delle cozze con una di queste due tecniche: martellandoli col becco finché rompe il guscio, oppure, sott'acqua, introducendo il becco fra le valve e usandolo come lama per tagliare il muscolo che serra le valve. Probabilmente vi è una predisposizione genetica innata, ma il particolare metodo usato è appreso e non innato, come hanno dimostrato esperimenti di scambio di uova fra martellatori e tagliatori. Altri esempi descritti includono l'uso di pietruzze tenute tra le mandibole per chiudere l'entrata al nido (vespe solitarie del genere *Ammophila*), la rottura di uova col lancio di pietre (*Hamirostra melanosterna*, in Australia), e così via.

Alcune innovazioni e la loro diffusione sono state studiate in una ricerca di lunga durata su colonie di macachi giapponesi (*Macaca fuscata*). I risultati di alcuni esperimenti fatti dagli scienziati giapponesi su questi primati sono tra i più stimolanti di tutti gli studi di cultura tra gli animali, e in particolare la colonia dell'isola di Koshima fu protagonista delle osservazioni più interessanti. Gli studiosi cominciarono a lasciare sulla spiaggia patate dolci, intese come supplemento della dieta. I macachi dimostrarono interesse e accettarono il nuovo cibo. Dopo parecchi mesi fu notato un nuovo comportamento insorto spontaneamente: le patate venivano lavate nell'acqua prima di venir mangiate. L'invenzione fu opera di una femmina giovane di nome Imo, e si diffuse abbastanza rapidamente a tutte le scimmie più giovani di lei. Le scimmie più anziane mostrarono molta resistenza ad accettare la novità e solo alcune, tra le femmine più vecchie di Imo, acquisirono il comportamento. Le femmine che avevano imparato trasmisero l'abitudine ai propri figli. Nella colonia avvennero altre innovazioni. L'abitudine di offrire i cibi sulla spiaggia, vicino al mare, portò molti macachi a prendere dimestichezza coll'acqua e col nuoto, e uno nuotò fino a un'altra isola. Seppellendo noccioline nella sabbia, in modo che l'operazione venisse notata dagli animali, si osservò che tutti gli individui di età non troppo vecchia né troppo giovane impararono a scavare per trovare le noccioline. Seminando chicchi di grano sulla sabbia, si osservò una nuova invenzione di Imo: i grani vennero raccolti e gettati in mare, dove i chicchi restarono a galla e la sabbia andò a fondo. Questa operazione di 'flottazione' è simile a quella usata nell'industria mineraria per estrarre minerali da giacimenti alluvionali.

Un altro classico esempio di diffusione di una innovazione tra gli animali è quello delle cince. In Inghilterra divenne necessario cambiare i coperchi di stagnola delle bottiglie di latte che venivano lasciate sulle porte di casa poiché le cince avevano appreso a perforare il coperchio di stagnola col becco e a bere la crema. L'abitudine si diffuse rapidamente ai congeneri, per imitazione.

Questi studi ci mostrano sia innovazione che apprendimento di comportamenti che, almeno in parte, hanno un chiaro significato adattativo; il materiale non è sufficiente per dichiarare che vi sono grosse differenze individuali nella capacità di innovazione, ma la storia di Imo è certo molto suggestiva. Nella specie umana siamo abituati alla figura dell'inventore ed è anche ben noto che i singoli individui differiscono quanto a recettività all'innovazione. Molto interessante è la dimostrazione, nei macachi, che fattori di età e sesso, e forse di posizione sociale, hanno una profonda influenza sulla recettività. La comunicazione tra gli animali è stata oggetto di studi numerosi. In genere, Vertebrati e Insetti (soprattutto gli insetti sociali) fanno uso di un certo numero di segnali diversi (da 10 a 40). Si tratta di atteggiamenti, movimenti o anche suoni; anche l'Uomo usa gesti e segnali mimici che costituiscono un vasto repertorio di comunicazione non verbale (100-200). Specie nell'ultimo decennio vi sono stati numerosi esperimenti per insegnare una comunicazione non verbale ai primati più vicini all'Uomo: col linguaggio dei sordomuti, con l'uso di tastiere di calcolatori speciali, di oggetti speciali, e così via. Questi studi hanno avuto un buon successo e hanno mostrato che i primati più vicini all'Uomo possono usare, per esprimersi, alcune centinaia di simboli, e anche costruire nuove associazioni. Non vi è accordo sulla loro capacità di dare struttura a frasi formate da parecchi simboli.

Dalle osservazioni della diffusione delle innovazioni si direbbe che l'imitazione semplice sia il meccanismo più comune per l'acquisizione di nuovi comportamenti, presenti in alcuni individui della popolazione, da parte di altri. Non vi è dubbio peraltro che i genitori, madre o padre o ambedue secondo le specie, possono talora svolgere un compito didattico attivo; ma purtroppo l'informazione al proposito è largamente aneddotica. Un'osservazione di particolare interesse è riportata in uno studio sull'alimentazione degli scimpanzé. È noto che gruppi diversi di scimpanzé hanno abitudini alimentari diverse, nutrendosi di un repertorio diverso di piante, pur se parecchie delle piante mangiate dalla colonia A e non dalla B sono presenti in ambedue gli ambienti. È stato osservato che una madre scimpanzé ha portato via dalla mano del figlio un frutto, che apparteneva a una specie 'proibita', che il figlio si apprestava a mangiare.

I genitori non sono gli unici insegnanti, anche fra gli animali, pur se sono probabilmente di gran lunga i più importanti. Un gruppo africano di cercopitechi di savana usa cinque diversi segnali di allarme, a seconda del pericolo che si presenta, la comparsa di un'aquila, di un serpente, o di altri animali pericolosi e, a seguito dell'allarme dato da un individuo del gruppo, i singoli individui compiono azioni adeguate a controllare il pericolo. All'insegnamento del segnale partecipano non solo i genitori ma tutto il gruppo, che con le sue reazioni, o assenza di reazioni, mostra ai giovani cercopitechi se il segnale emesso da uno di essi è corretto o errato.

Lo studio della cultura animale ci mostra che l'adattamento culturale non compare improvvisamente nella specie umana, ma certo si sviluppa nella nostra specie più che in qualunque altra. Anche la semplice analisi delle localizzazioni funzionali sulla corteccia cerebrale ci mostra che fra l'Uomo e i cugini più prossimi vi è una notevole differenza nell'area di corteccia destinata a due funzioni motorie fondamentali che si esercitano nei processi culturali: il controllo della mano, che permette la creazione degli utensili ai quali è affidata la nostra cultura materiale, e il controllo della lingua, della bocca e degli altri organi responsabili della fonazione.

3. Meccanismi della trasmissione culturale.

La cultura si trasmette da una generazione all'altra; poichè solo una piccola parte potrebbe essere creata di nuovo in una generazione, la trasmissione delle conoscenze accumulate nelle generazioni precedenti permette l'accrescimento continuo nel tempo del nostro patrimonio culturale. La scrittura e gli altri mezzi di registrazione dell'informazione di cui oggi disponiamo permettono un accumulo molto più efficiente di quanto sarebbe possibile con la sola tradizione orale.

La trasmissione della cultura è quindi una parte integrante del fenomeno culturale, e il suo studio sistematico una necessità che è stata finora assai poco sentita. Cominceremo con il separare e classificare i diversi meccanismi di trasmissione. Un interessante risultato dello studio di questi meccanismi è la possibilità di prevedere la cinetica dell'evoluzione culturale e la variazione fra individui e fra gruppi.

Possono esservi diverse fasi nella trasmissione: di solito sono almeno due, e sono state sistematicamente studiate in alcuni casi di diffusione dell'innovazione. La prima fase è l'apprendimento dell'esistenza di una innovazione, che può avvenire per stadi diversi: possiamo chiamarla la fase della comunicazione. L'innovazione non viene di solito accettata automaticamente, ma solo una percentuale, magari piccola, di coloro che hanno ricevuto l'informazione reagisce all'inizio positivamente; Rogers e Shoemaker (v., 1971) ritengono che alcuni individui o gruppi sono predisposti ad accettare più facilmente l'innovazione, altri invece sono più tardivi. Abbiamo visto che almeno un dato di osservazione dei fenomeni culturali in animali superiori è perfettamente in accordo con questa interpretazione. Rogers e Shoemaker ritengono che la variazione del tempo di latenza individuale (cioè del tempo di accettazione) sia la causa principale se non unica della lentezza con la quale certe innovazioni si diffondono nella popolazione. Vi sono peraltro circostanze in cui i tempi della comunicazione e la relativa variabilità individuale sono i primi responsabili.

Esistono situazioni in cui le due fasi, comunicazione e accettazione, non sono separabili. Un esempio estremo è quello dell'imprinting, per cui un individuo esposto a uno stimolo adeguato durante un particolare periodo della sua vita (il periodo critico o sensibile) ne viene influenzato in modo indelebile e il suo comportamento è determinato in modo irreversibile per il resto della vita dagli eventi di quel periodo. L'esempio classico è l'identificazione della madre in oche, anatre e altri uccelli. Il primo oggetto che si impone all'attenzione del pulcino entro 24 ore dalla nascita viene identificato come la madre, anche se è un essere vivente di un'altra specie o addirittura un oggetto inanimato, purché mobile. In queste situazioni l'accettazione è immancabile se l'esposizione avviene nel periodo

sensibile. Un altro esempio: esperienze su animali mostrano che le preferenze di cibo sono influenzate dall'alimentazione della madre durante l'allattamento. Non è ben noto se esistono nell'Uomo situazioni estreme come quella che ha dato origine al concetto di imprinting, ma certo vi sono molte esperienze, soprattutto della vita infantile o giovanile, di cui sappiamo, pur se solo su base aneddotica, che hanno una profonda influenza nel seguito della vita. Manca un loro studio sistematico.

In genere, comunque, l'accettazione della maggioranza dei suggerimenti o insegnamenti che ci vengono dati ha ampi margini, e così la selezione culturale può spesso esercitarsi con discreta, e talora ampia, libertà.

Vi sono almeno quattro categorie di meccanismi della trasmissione culturale. Naturalmente è raro che essi agiscano in completo isolamento, ma di solito la trasmissione avviene in più di un modo. La prima categoria che considereremo, la trasmissione da genitore a figlio, è comune tra gli animali e certamente anche nell'Uomo. La chiameremo, in accordo con la definizione usata dagli epidemiologi, 'verticale'. Può accadere che uno o ambedue i genitori partecipino alla trasmissione (trasmissione uniparentale o biparentale); la forma uniparentale è soprattutto frequente quando un carattere culturale è limitato a uno dei sessi. La trasmissione verticale è di importanza particolare durante la giovane età, che è anche quella maggiormente sensibile e formativa. Nella società moderna molti compiti didattici sono assolti dalla scuola e vi sono ampie occasioni per subire l'influenza dei coetanei: di conseguenza l'importanza culturale dei genitori è in diminuzione e i meccanismi di trasmissione sono in continua modificazione.

I contatti con i coetanei, o anche con persone di un'altra generazione al di fuori dei genitori, si possono descrivere come affini, formalmente, a quelli che consentono la diffusione delle malattie infettive, nel senso che possono seguire gli stessi modelli concettuali e matematici. Si deve, però, dare naturalmente un significato profondamente diverso alle costanti che intervengono nella diffusione dei fatti culturali e in quella delle malattie infettive. I modelli relativi si possono perciò chiamare 'epidemici', e formano una seconda importante categoria di meccanismi di trasmissione, cui si può dare il nome di 'orizzontale', sempre seguendo l'uso epidemiologico. Si è preferito però distinguere, nel caso culturale, la situazione in cui la diffusione avviene fra individui dello stesso gruppo d'età, o più semplicemente della stessa generazione, che chiameremo trasmissione 'orizzontale' propriamente detta, da quella della diffusione tra un individuo della generazione precedente e uno della generazione successiva che non siano in rapporto di genitore e figlio, che chiameremo trasmissione 'obliqua'. La distinzione fra trasmissione obliqua e orizzontale è utile perché esse hanno cinetiche diverse, e anche quella tra obliqua e verticale, perché nella verticale solo un individuo (o al massimo due), quello che ha il ruolo sociale di genitore, può avere funzione di trasmettitore nei confronti di un individuo della generazione successiva, mentre in quella obliqua sono molti i trasmettitori in potenza. Si può anche aggiungere che la trasmissione fra individui di generazioni diverse, e quindi di età diverse, è di solito nella direzione dal più vecchio al più giovane, ma la regola non è assoluta.

Nella trasmissione orizzontale si ha un'equazione molto semplice per descrivere la modificazione del fenomeno in due intervalli di tempo successivi. Se p è la frequenza di individui portatori del carattere in un certo momento, e dopo il passaggio di un'unità di tempo (di lunghezza arbitraria) la frequenza di individui diventa p' , l'equazione più semplice che si può scrivere è:

$$p' = p + cp(1 - p), (1)$$

ove c è una costante che si può chiamare coefficiente di trasmissione, o di 'conversione' di individui che non portano il carattere in individui che lo portano, nell'unità di tempo scelta.

Questa equazione definisce una curva molto nota, detta logistica, che quando l'unità di tempo scelta è sufficientemente piccola va da un valore iniziale, al tempo zero, fino al 100% che viene raggiunto asintoticamente (a tempo infinito), con una velocità determinata da c . Le curve ottenibili modificando e complicando il processo mantengono solitamente un andamento sigmoide da un minimo a un massimo, che può essere inferiore al 100%, ma in certe condizioni possono acquistare un andamento oscillante, che si può effettivamente osservare sia nelle malattie infettive che nei fenomeni culturali. La trasmissione orizzontale può essere limitata a gruppi e sottogruppi sociali, gruppi di età, e così via. La trasmissione verticale da sola non determina necessariamente la diffusione del carattere all'intera popolazione. Nella sua forma più semplice, quella uniparentale, essa è descritta dall'equazione

$$p' = bp, (2)$$

ove b , il coefficiente di trasmissione verticale, è la probabilità che il figlio di un genitore portatore del carattere porti anch'esso il carattere per effetto della trasmissione verticale. L'unità di tempo che separa p , la frequenza del carattere nei genitori, da p' , la frequenza del carattere nei figli, è una generazione. In un esempio numerico che daremo nel capitolo successivo considereremo la trasmissione biparentale con coefficienti qualunque, e quattro tipi possibili di incrocio fra due genitori con e senza il carattere.

Nella trasmissione verticale uniparentale descritta dalla (2) la frequenza del carattere non può salire oltre il valore iniziale, ma anzi scende a zero se b è minore di uno. Poiché b è definito come una probabilità, non può essere superiore a uno; se è uguale a uno, la frequenza del carattere nella popolazione resta costante nel tempo. Il coefficiente b è uguale a uno se i figli di un genitore portatore del carattere mostrano sempre il carattere: è una condizione limite che verrà raramente raggiunta. Naturalmente, se coesistono altre forme di trasmissione, esse possono portare la frequenza del carattere a qualunque valore.

Se da una parte la trasmissione verticale ricorda quella biologica, che pure avviene da genitori a figli, e quella orizzontale in senso lato ricorda la trasmissione delle malattie infettive, vi sono due altri meccanismi che sono invece caratteristici della sola trasmissione culturale. In uno dei due vi è un solo trasmettitore con molti riceventi: è la situazione tipica dell'insegnamento scolastico, con l'insegnante da una parte, gli allievi dall'altra. La stessa situazione si ritrova nelle società umane meno primitive quando si hanno strutture politiche con capi e sudditi: l'informazione trasmessa è allora più spesso paragonabile a un ordine. Non solo nelle strutture politiche, ma anche in quelle religiose, si ha di solito un'autorità riconosciuta che detta il comportamento dei sudditi o dei credenti. Ordini e informazioni sono diffusi da una fonte centrale a un gruppo che può essere numerosissimo. La complessità dei gruppi sociali spesso richiede l'organizzazione di gerarchie, in cui il rapporto di capo e dipendenti si ripete a ogni gradino della gerarchia. La struttura gerarchica del gruppo consente a una persona sola di estendere la propria influenza a un gruppo grandissimo, attraverso molti gradini intermedi. Peraltro nel mondo moderno i mass media e i mezzi elettronici diffondono l'informazione e influenzano l'opinione pubblica secondo lo schema di trasmissione culturale che stiamo considerando, ma senza far uso di intermediari e in un tempo brevissimo. Chiameremo questi meccanismi di trasmissione 'un trasmettitore-molti riceventi', o anche uno-a-molti'.

L'altro meccanismo tipico della trasmissione culturale è l'esatto opposto del precedente: molti trasmettitori influenzano un individuo solo ('molti trasmettitori-un ricevente' o 'molti-a-uno'). Di solito, in questo caso, gli stessi trasmettitori influenzano anche gli altri individui del gruppo, in modo solitamente concorde. Questo modo di trasmissione è particolarmente efficace, in quanto ogni ricevente subisce l'influenza e la pressione di molti individui, magari di tutti gli altri membri del gruppo, compresi i più anziani e più influenti, con risultati quasi irresistibili. Chiamiamo questa trasmissione anche col nome di 'pressione del gruppo sociale'. Nella fig. 1 abbiamo rappresentato

graficamente i quattro tipi di trasmissione culturale secondo la classificazione da noi proposta. Vedremo nel seguito che i quattro tipi hanno conseguenze diverse agli effetti della cinetica dell'evoluzione culturale e anche della variabilità che ci si può attendere tra individui di un gruppo e tra gruppi.

4. Cinetica dell'evoluzione culturale.

Abbiamo rappresentato il processo elementare dei fenomeni culturali come l'acquisizione di un carattere culturale da parte di un individuo di una popolazione. Il particolare carattere culturale considerato può essere uno qualunque: l'affiliazione a una religione, l'accettazione di un nuovo dogma, l'apprendimento di una lingua o di una nuova parola, l'acquisto di un oggetto, l'apprendimento di una tecnica nuova, il voto a un candidato, un'opinione, un costume, un'abitudine, una credenza particolare. La descrizione di un fenomeno più complesso sarà inevitabilmente più complicata. Difficoltà maggiori si hanno, naturalmente, nella descrizione di caratteri che cambiano nel corso della vita di un individuo più volte e in parecchie direzioni. In genere, ogni descrizione concreta richiede definizioni accurate del carattere in esame, ed è più soddisfacente se si scelgono caratteri che possono essere rilevati con l'opportuna riproducibilità.

I modelli che verranno esposti si applicano con maggior facilità a caratteri semplici, cioè a quelli che una volta acquisiti non si modificano nel corso della vita. Nulla vieta naturalmente di complicare i modelli per adattarli alle esigenze particolari delle situazioni concrete, ma è più facile raggiungere conclusioni convincenti con modelli semplici di fenomeni semplici. Le generalizzazioni che descriveremo sono il frutto della ricerca teorica di Cavalli-Sforza e Feldman e valgono indipendentemente dal tipo di carattere considerato. Le due equazioni date nelle formule (1) e (2) sono gli esempi più semplici dei modelli di trasmissione ed evoluzione culturale che si applicano con meccanismi di trasmissione di tipo orizzontale e verticale, rispettivamente. Complicando ed estendendo il meccanismo di trasmissione si ottengono, naturalmente, equazioni più complesse, che spesso non hanno una soluzione se non per via numerica. Ma le tecniche di analisi matematica dei processi evolutivi consentono di raggiungere almeno certe conclusioni, per esempio sugli stati finali del processo, sulla sua velocità e sull'influenza delle variabili di maggior importanza.

È opportuno notare il rapporto che esiste tra la trasmissione e l'evoluzione. La trasmissione è il passaggio di informazione da un individuo a un altro, ma il modo in cui abbiamo definito le costanti di trasmissione nei due esempi indicati sopra include inevitabilmente anche la seconda fase, che segue alla comunicazione, e cioè l'accettazione. La trasmissione è quindi il processo elementare completo. Se consideriamo insieme, per via statistica, tutti i processi elementari di trasmissione che avvengono nell'intera popolazione per un determinato carattere, abbiamo descritto l'evoluzione della popolazione in un certo intervallo di tempo. Le due equazioni riportate sopra si riferiscono all'intervallo più breve in cui è utile considerare il processo. Nel caso della trasmissione verticale l'intervallo di tempo è di una generazione, poiché descriviamo il passaggio dell'informazione da genitore a figlio, e perciò è relativamente lungo se riferito alla durata della vita di un individuo, ma pur sempre corto se riferito a millenni di storia culturale. Per fare previsioni su tempi più lunghi di una generazione bisogna avere conoscenze maggiori: ad esempio, dei valori di b in generazioni diverse. Queste non sono di solito disponibili, ed è facile ottenerle solo per le generazioni viventi. Previsioni sono ancora possibili ammettendo che il valore di b rimanga costante nelle generazioni, ma questo spesso non è vero, e i cambiamenti di b nel tempo sono particolarmente importanti oggi che l'influenza dei genitori sui figli va diminuendo. Talora è possibile valutare almeno grossolanamente le conseguenze di una variazione nel tempo delle costanti che influenzano il processo. In alcuni casi potrà trattarsi di una variazione nel tempo, in altri potranno esservi variazioni frequenza-dipendenti.

Nel caso della trasmissione orizzontale l'unità di tempo è meno chiaramente definita che nella trasmissione verticale e viene scelta in modo arbitrario, ma è in genere assai più piccola di una generazione. La formula (1) è una ricorrenza, che si risolve con i metodi delle equazioni alle differenze finite; per intervalli di tempo piccolissimi si passa all'uso di equazioni differenziali, che danno risultati di solito più semplici ma molto simili, almeno per valori non troppo estremi delle costanti in esame.

La soluzione delle ricorrenze (1) e (2) porta alle conclusioni che abbiamo già indicato, in forma molto elementare e grossolana, nel capitolo precedente. Di solito alla trasmissione verticale partecipano ambedue i genitori, generando formule più complesse della (2); spesso si trovano presenti anche altri meccanismi di trasmissione.

Tabella

Come esempio citiamo una ricerca su un gruppo di studenti americani, in cui si studiarono le relazioni tra genitori e figli per un certo numero di caratteri. La tabella ne mostra un estratto: in essa il carattere 1 è la frequenza della preghiera; il carattere 2 la fiducia nell'importanza dell'abilità personale nel determinare il proprio destino (in opposizione all'opinione che solo la fortuna conta); il carattere 3 le simpatie politiche verso sinistra. Si è indicato con H un valore elevato del carattere (cioè al di sopra di una soglia arbitraria che è di solito quella corrispondente alla mediana del carattere) e con h un valore piccolo, cioè al di sotto della soglia. Esaminando un certo numero di famiglie, scelte per convenienza come triadi padre-madre-figlio/a, si sono trovati i risultati della tabella.

Nel seguito ammetteremo che la frequenza del carattere nei figli sia espressione della sola trasmissione culturale verticale, ma questa ipotesi è assai limitativa. Per esempio, si ignorano gli effetti dello stato socioeconomico, che pure è trasmesso da genitori a figli e potrebbe avere effetti talora simili, ma anche più complessi, e si ignora la possibilità di trasmissione biologica. Il primo caso si può controllare con altre tecniche statistiche, il secondo è più difficile da controllare (v. cap. 5, È c). La semplice ispezione dei dati mostra che nel carattere 1 (frequenza della preghiera) la madre sembra avere un'influenza importante, mentre il padre non ne ha alcuna (trasmissione uniparentale). Questo fatto da solo depone a favore della trasmissione culturale, dato che sono eccezionalmente rari i meccanismi di trasmissione biologica uniparentale. Nel carattere 2 è solo l'azione concertata dei due genitori che sembra avere influenza, cioè assistiamo a una trasmissione biparentale con effetto sinergico. Nel carattere 3 ambedue i genitori contribuiscono con influenza pressochè eguale e le loro azioni sembrano sommarsi (trasmissione biparentale additiva). In tutti e tre i casi, comunque, anche in assenza dell'influenza dei genitori (cioè quando ambedue i genitori sono di tipo h) il carattere si può ritrovare nei figli, pur se con frequenza inferiore. Ciò può indicare che giocano anche altri meccanismi di trasmissione.

Una cautela di rigore è ispirata alla possibile esistenza di effetti dell'età sulla frequenza del carattere. Gli studenti che hanno fornito i dati della tabella sono stati esaminati a un'età diversa da quella dei loro genitori, e per alcuni caratteri vi sono variazioni sistematiche con l'età.

Ignorando per il momento questa possibile difficoltà, che richiede dati di altro genere, si può calcolare la frequenza che il carattere prenderà 'all'equilibrio', cioè dopo il passaggio di molte generazioni, se la trasmissione verticale, e quelle dovute ad altri meccanismi che pure contribuiscono, rimangono di intensità costante nel tempo. Per questo calcolo ha importanza anche l'eventuale correlazione per il carattere tra padre e madre, che può essere determinata sia dalla scelta matrimoniale (se non direttamente per il carattere in esame almeno per altri correlati) sia dall'influenza reciproca dei due genitori nel corso della loro vita comune. I dati riportati sinteticamente nella tabella non sono utili per valutare questa correlazione, che però non è trascurabile negli esempi indicati. Ciò malgrado, la struttura dei coefficienti di trasmissione nei dati

della tabella, soprattutto per i caratteri 1 e 3, fa sì che non vi sia una grande influenza della correlazione fra genitori sull'evoluzione del carattere. Chiamando b_3 il coefficiente di trasmissione (frequenza nei figli) per le coppie di genitori $H \times H$, b_2 per le coppie $H \times h$, b_1 per le coppie $h \times H$, b_0 per le coppie $h \times h$, alla fine del processo si ha una frequenza p_a (valore asintotico di p) data da

$$p_a = b_0 / (1 - b_1 - b_2 + 2 b_0), \quad (3)$$

se $b_3 + b_0 = b_1 + b_2$, e una formula lievemente più complicata se $b_3 + b_0$ è diverso da $b_1 + b_2$. Negli esempi della tabella per il carattere 1 la frequenza attesa all'equilibrio (il valore asintotico) è 32,9%, mentre quella dei genitori è 58,7%, e quella dei figli 50%. La stima della frequenza del carattere all'equilibrio può essere non valida se le ipotesi sulle quali è basata non si verificano, per esempio se l'effetto di trasmissioni diverse da quella verticale, che è riassunto nel coefficiente b_0 , non è costante nel tempo, e così via. Per il carattere 2 il valore asintotico è 30,3% contro 34,6% nei genitori e 31,3% nei figli. Nell'ultimo carattere il valore di p_a è 41,5% contro 75,4% nei genitori e 59,2% nei figli, una discesa quindi anche maggiore che per il primo carattere. Molti caratteri mostrano questo comportamento, probabilmente dovuto al fatto che l'influenza dei genitori è discesa negli ultimi decenni.

In genere, la trasmissione verticale assicura alta stabilità a un sistema culturale, poiché l'evoluzione sotto di essa è particolarmente lenta. Un motivo molto semplice è che l'unità di tempo in cui un cambiamento può avvenire, la generazione, è particolarmente lunga, dell'ordine di 25-30 anni. Inoltre, questo meccanismo di trasmissione è simile alla trasmissione biologica, che è il meccanismo più conservatore che esista. Difatti, sotto trasmissione biologica semplice non vi è alcuna evoluzione: la frequenza di un carattere rimane costante indefinitamente e le misure medie e di variazione di un carattere quantitativo non mostrano alcun cambiamento nel tempo. Ciò è vero anche nella trasmissione culturale uniparentale se il valore di b nell'eq. (2) è eguale a uno, o in una situazione biparentale come quella indicata nella tabella, quando l'equilibrio è stato raggiunto o quando i quattro coefficienti b_0, b_1, b_2, b_3 acquistano certi valori semplici.

È facile intendere che nella trasmissione orizzontale od obliqua la velocità di evoluzione può essere elevatissima, perché l'unità di tempo nel processo (1) può essere molto breve e il valore della costante c elevato. Nel caso elementare illustrato dalla (1) il valore asintotico è il 100%, ma il carattere non si diffonde necessariamente a tutta la popolazione, sia perché possono esservi stratificazioni con barriere efficaci alla comunicazione fra strati, sia perché altri fattori possono intervenire a modificare il fenomeno. Spesso vi è trasmissione verticale congiunta ad altre, per esempio orizzontale od obliqua, e lo studio degli effetti congiunti mostra gli equilibri possibili.

Gli altri due tipi di trasmissione, che abbiamo indicato col nome di uno-a-molti o, viceversa, di multi-a-uno, si possono considerare come varianti della trasmissione orizzontale od obliqua in cui compaiono effetti speciali, che sono stati studiati matematicamente in dettaglio. È peraltro facile prevedere quel che ci si può attendere in situazioni limite. La trasmissione uno-a-molti, ovvero maestro-allievi o capo-dipendenti, rende massima la caratteristica fondamentale della trasmissione obliqua od orizzontale: l'elevata velocità di trasmissione, che qui diventa quasi infinita. La trasmissione multi-a-uno, o pressione del gruppo sociale, si può anche vedere come una variante della trasmissione obliqua od orizzontale, nel senso che ogni trasmettitore agisce su più ricevitori (in senso concorde). Anche qui la velocità iniziale di evoluzione è elevata; il risultato, l'omogeneizzazione completa del gruppo sociale, è raggiunto rapidamente in quanto tutti propinano a tutti lo stesso insegnamento (qualunque sia il carattere in questione), e in breve tempo il gruppo è omogeneo. Ciò indica un altro aspetto dell'evoluzione culturale che merita di essere studiato in dettaglio, e cioè la variazione tra individui del gruppo e l'effetto su di essa di un particolare meccanismo di trasmissione. Accanto a questa variazione ('entro i gruppi') è importante considerare anche quella 'tra gruppi',

intendendo per gruppi popolazioni separate da barriere fisiche o sociali sufficienti a ridurre o eliminare completamente lo scambio culturale e l'intermigrazione di individui. In linea di massima, la variazione tra gruppi ('sincronica', cioè osservata simultaneamente in gruppi geograficamente diversi) è molto simile alla variazione 'diacronica', cioè quella dello stesso gruppo in tempi diversi. La velocità di variazione diacronica è naturalmente molto simile, come concetto, alla velocità di evoluzione. Lo studio della variazione si compie particolarmente bene per caratteri quantitativi, in cui si separano i concetti di valore medio e di variabilità di un carattere. Nel caso di caratteri qualitativi, come negli esempi finora considerati (che erano in realtà caratteri quantitativi ridotti a qualitativi per semplicità, introducendo una soglia arbitraria), media e variabilità sono confuse l'una con l'altra, in quanto la percentuale di individui portatori del carattere esprime il valore medio della popolazione e anche la sua variabilità.

La trasmissione verticale tende a conservare, anche nel caso culturale, la variabilità esistente nella popolazione, tranne che in situazioni biparentali per caratteri quantitativi, in cui la media viene conservata ma la variabilità entro il gruppo scende a un valore minimo. La trasmissione orizzontale od obliqua tende a eliminare la variabilità e i due meccanismi di uno-a-molti e molti-a-uno sono estremi in questo senso: ambedue tendono a creare una totale omogeneità del gruppo sociale per il carattere in esame. Naturalmente l'effetto di omogeneizzazione nel caso della trasmissione uno-a-molti è limitato al gruppo in cui un dato capo politico, religioso o spirituale, o un particolare insegnante agisce. Quando si osserva una situazione di totale conformità non vi è quindi bisogno di invocare il conformismo, inteso come tendenza più o meno innata a comportarsi come gli altri, poiché i meccanismi di trasmissione culturale caratteristici della società umana moderna (uno-a molti) e anche quelli che si trovano pure in società tradizionali (molti-a-uno) hanno un estremo effetto omogeneizzante.

Vi è una differenza importante nella velocità con cui una innovazione può essere accettata da un gruppo quando viene proposta da un individuo. Sotto trasmissione verticale la diffusione all'intera popolazione è lentissima e procede con velocità paragonabile a quella con cui un mutante biologico viene fissato in una popolazione: migliaia, decine di migliaia di anni o anche più, secondo le dimensioni della popolazione. Sotto trasmissione orizzontale può essere veloce, anche se parte del gruppo può restare sul momento non influenzato o influenzabile. Sotto trasmissione di uno-a-molti l'accettazione è immediata e universale (o quasi, sempre nel gruppo in cui la trasmissione avviene) e si ha quindi la massima velocità di accettazione. Nella trasmissione di molti-a-uno vi è la massima resistenza all'accettazione e quindi, dopo l'iniziale omogeneizzazione, la velocità diviene praticamente nulla. Il conservativismo di certi gruppi sociali trova probabilmente spiegazione nel meccanismo di trasmissione verticale e/o di molti-a-uno con cui l'informazione solitamente si diffonde in questi gruppi: i cacciatori-raccoglitori e gli agricoltori hanno mostrato nei millenni un'estrema conservazione culturale, forse anche a causa dei meccanismi di trasmissione più comuni tra questi gruppi sociali. I caratteri culturali che hanno dimostrato la più alta conservazione sono quelli che si riferiscono ai costumi famigliari, che vengono naturalmente trasmessi entro l'ambito della famiglia con trasmissione verticale e pressione del gruppo famigliare.

La velocità dell'evoluzione culturale dipende anche da molti altri fattori. Un fattore forse importante, che non è stato adeguatamente studiato, è la maggiore sensibilità di alcune età al processo di trasmissione. Esistono probabilmente periodi critici durante i quali l'apprendimento di certi fatti culturali avviene con particolare facilità: le età infantili e giovanili sono probabilmente le più importanti, ma non le sole, in cui questo può avvenire. Le impressioni acquisite in periodi critici o sensibili possono essere largamente irreversibili. È interessante riflettere sul fatto che probabilmente questi periodi sensibili o critici rappresentano adattamenti biologici specifici.

Esamineremo con qualche dettaglio nel prossimo capitolo i fattori di evoluzione culturale di cui si può prevedere l'esistenza in base ad analogie, anche se superficiali, coi processi dell'evoluzione biologica.

5. Fattori di evoluzione culturale.

a) L'innovazione.

L'inizio di ogni cambiamento culturale è un'innovazione o invenzione, che avviene per opera di un individuo, spesso con un'intenzione precisa. L'innovazione può diffondersi al resto della popolazione (o a una parte della stessa), rapidamente o lentamente secondo il meccanismo di trasmissione e la natura dell'innovazione. Tranne che nel caso della trasmissione di uno-a-molti, si ha un aumento graduale della frequenza con cui il nuovo carattere, che è il risultato dell'innovazione, si estende alla popolazione o a parte di essa. Formalmente si può dire che allo stesso modo si ha l'insorgenza di una mutazione biologica in un solo individuo e la sua possibile diffusione al resto della popolazione; ma nel caso della mutazione biologica la diffusione avviene solo ai discendenti del primo portatore e ai discendenti dei discendenti, e quindi richiede un tempo molto lungo per la 'fissazione', cioè per l'estensione al resto della popolazione. Allo stesso modo una novità culturale trasmessa esclusivamente per via verticale può richiedere un tempo altrettanto lungo; ordinariamente, peraltro, funzionano anche meccanismi diversi da quello verticale, che permettono una trasmissione culturale più rapida e, nel mondo moderno, rapidissima.

Per alcuni versi l'innovazione somiglia alla mutazione, anche se naturalmente nella sostanza si tratta di fenomeni diversissimi: la mutazione biologica è un cambiamento casuale in una struttura molecolare ben precisa, che è ereditario poiché la struttura affetta dalla mutazione è il modello che viene copiato nelle generazioni successive. Invece, le strutture biologiche coinvolte nell'innovazione sono del tutto ignote, in quanto si tratta di processi che si svolgono nel nostro cervello, la cui natura sfugge largamente alle nostre conoscenze attuali. Malgrado questa nostra ignoranza di base, è chiaro che vi sono differenze notevolissime tra la mutazione e l'innovazione, così come ve ne sono in genere fra le strutture coinvolte nell'evoluzione biologica e in quella culturale. Esistono però alcune somiglianze di forma, che rendono i due processi evolutivi trattabili con modelli matematici molto simili. Per continuare con il confronto tra biologia e cultura, aggiungeremo che la mutazione è rara e avviene in modo casuale; l'innovazione non è necessariamente rara ed è, almeno nella nostra percezione, un fatto di solito intenzionale, designato a ovviare a un inconveniente, pericolo o necessità, o a soddisfare un desiderio. In realtà vi è un elemento casuale anche nel cambiamento culturale, in quanto alcune innovazioni sono in pratica il frutto di errori involontari. Tipicamente, almeno una parte delle variazioni che si osservano nei manoscritti di testi tramandati dai copisti medievali è strettamente analoga a mutazioni casuali; altre sembrano variazioni intenzionali del copista. Indipendentemente dall'origine, volontaria o casuale, dei cambiamenti osservati nei manoscritti medievali, gli studiosi di testi antichi hanno potuto ricostruire la storia e le origini di vari manoscritti classici, usando tecniche molto simili a quelle usate per l'evoluzione molecolare. Un altro motivo, forse più importante, che parzialmente invalida l'intenzionalità di certe 'mutazioni' culturali, è che l'intenzione dell'autore di un'innovazione e di coloro che l'accettano è spesso diversa dalle conseguenze reali dell'innovazione medesima. Per esempio, la motivazione espressa da coloro che praticano una certa norma può non avere alcun rapporto con le conseguenze derivanti dalla sua applicazione. Non vi è alcuna certezza che la circoncisione maschile sia benefica sul piano igienico o in altri modi noti. I motivi avanzati per giustificare la circoncisione femminile sono assai diversi secondo le popolazioni: ad esempio, l'eliminazione dell'adulterio attraverso l'eliminazione del piacere della donna, o il desiderio di concentrare l'attenzione della donna sul piacere dell'uomo, evitando la distrazione che può derivare dall'orgasmo. Molte popolazioni africane praticano un lungo tabù sessuale post partum anche di tre anni. La giustificazione avanzata da un gruppo che ha un tabù

particolarmente lungo è che il rapporto sessuale interromperebbe l'allattamento, incidendo così gravemente sulla salute del neonato, che normalmente viene, in questi gruppi etnici, allattato per tre anni. In tutti i casi citati è probabile che le conseguenze maggiori siano di natura diversa da quella percepita, e che in genere le motivazioni avanzate dai sostenitori, e forse anche dagli iniziatori, siano di scarsa importanza rispetto alle conseguenze reali. L'importanza maggiore della circoncisione maschile può derivare dalle occasioni, cui dà origine, di tenere feste di notevole importanza sociale; quella femminile permette di riaffermare il controllo dell'uomo sulla donna, pur se a costo di infezioni e perdita della fertilità; un lungo tabù sessuale dopo il parto ha conseguenze importanti sulla natalità ed evita uno sviluppo demografico inopportuno, contribuendo all'equilibrio tra nascite e morti. La mancanza di rapporti tra i moventi percepiti e le conseguenze effettive di una norma rende l'intenzionalità dell'innovazione un fatto meno centrale di quanto potrebbe a prima vista apparire. Vi sono alcune altre somiglianze tra la mutazione e l'innovazione, che vale la pena di ricordare. In genere si osserva che le innovazioni più importanti sono avvenute indipendentemente più di una volta, in luoghi diversi ma in tempi simili. Ciò è vero non solo per l'invenzione dell'automobile, della radio e del telefono in tempi assai vicini a noi, ma anche, per es., per l'invenzione dell'agricoltura o della ceramica in tempi assai più remoti. Naturalmente, più lontano è il tempo in cui queste innovazioni sono avvenute, più difficile è ricostruirne la storia o studiarne i dettagli e stabilirne l'indipendenza. Ciò era vero fino a poco tempo fa anche per la mutazione biologica. Un esempio è l'origine della falcemia, un'anemia ereditaria che, nei genitori degli anemici, assicura una maggior resistenza alla malaria, e che è molto diffusa in regioni malariche dell'Africa, Arabia e India. Fino a due anni fa non era noto se la falcemia fosse dovuta a una sola mutazione diffusa dal suo luogo di origine a una vasta regione, grazie al suo vantaggio in presenza di malaria, o se invece fosse stata originata molte volte indipendentemente. Le mutazioni sono rare, e la falcemia in particolare è dovuta alla sostituzione di un nucleotide con un altro in una sola posizione del gene dell'emoglobina; ci attendiamo che la sua frequenza sia molto bassa, dell'ordine di una cellula mutata su cento o mille milioni di cellule riproduttive. Le moderne tecniche di genetica molecolare hanno però recentemente permesso di analizzare la regione cromosomica vicino alla mutazione e di concludere in base ai risultati di quest'analisi che vi sono state molte origini indipendenti della mutazione in diverse aree geografiche. Simili conclusioni sono state raggiunte per un'altra malattia ereditaria che ha una diffusione simile alla falcemia, la talassemia. Analogamente, l'aumento delle conoscenze archeologiche potrà forse un giorno chiarire in modo inequivoco se le origini plurime dell'agricoltura o della ceramica furono davvero indipendenti.

L'invenzione di grosse novità tecnologiche è naturalmente un fenomeno raro, e inoltre dipende dagli sviluppi tecnologici precedenti. Per quanto grande fosse il desiderio dell'uomo di aumentare la propria mobilità, l'effettivo uso di meccanismi automobilistici ha dovuto attendere lo sviluppo di motori adatti. Finché il motore a benzina non è stato sufficientemente perfezionato si è trovato in concorrenza con il motore elettrico, che era ancora assai diffuso all'inizio del secolo. Date le difficoltà di costruire motori efficienti, il cavallo è rimasto per sei o settemila anni senza veri concorrenti. Ma non tutte le invenzioni sono così difficili; altre sono abbastanza semplici, tanto che, se una tecnica non ci viene insegnata direttamente, abbiamo buone probabilità di svilupparla da soli. Vi sono molti esempi della vita quotidiana in cui chiaramente la probabilità di innovazione è elevata.

b) La selezione.

La mutazione biologica e l'innovazione non sono la sola analogia tra evoluzione genetica ed evoluzione culturale. In realtà, tutti i fattori di evoluzione biologica - la selezione, la migrazione, la deriva casuale (drift) - hanno analoghi culturali. La somiglianza può essere anche più sostanziosa per questi fattori di quanto non lo sia per la mutazione. Vi sono però possibilità di equivoco che bisogna

sottolineare. Tra i sostenitori dell'importanza della selezione nell'evoluzione culturale ricordiamo l'antropologo D. Campbell; riportiamo nel seguito però il contributo dato da Cavalli-Sforza e Feldman, i quali hanno dato particolare rilievo alla distinzione tra selezione culturale e selezione naturale. Per selezione culturale si intende la decisione in favore di un'innovazione, o contro di essa, la scelta tra alternative disponibili, e così via. È una scelta compiuta dall'individuo o da qualcun altro per lui. Purtroppo, le nostre conoscenze sui meccanismi che intervengono nelle nostre scelte e decisioni sono assai modeste. Possiamo tuttavia indicare fattori importanti, come l'intensità e la ripetizione dello stimolo, l'influenza di chi propone la scelta, la percezione dei vantaggi che ne risultano, le difficoltà possibili generate dall'accettazione, ma non abbiamo elementi per scendere alla base del processo psicologico, per non parlare di quello neurologico.

Talora una scelta vera e propria manca, in quanto la fase della decisione è assente, come nelle situazioni di imprinting, o quando la scelta vera è effettuata da un capo e non dai singoli individui che ne dipendono, e la disciplina è assoluta. Ma solitamente almeno una parte della decisione è affidata a noi; è chiaro che le difficoltà di comprensione di questi fenomeni al livello psicologico e anche a quello filosofico (il 'libero arbitrio') sono tuttora grandissime. Non vi sono molte speranze di giungere rapidamente alla comprensione delle strutture e delle funzioni dei meccanismi biologici coinvolti. Anche per questo motivo la ricerca e la definizione di 'unità' della trasmissione e dell'eredità culturali sembrano totalmente premature. I tentativi compiuti - per esempio la definizione di cultgen, secondo Lumsden e Wilson (v., 1981), o di meme secondo Dawkins - non hanno avuto molto successo. Mendel parlava di "elementi" ove oggi parliamo di geni, e in pratica si accontentava di osservare caratteri (che oggi chiamiamo 'fenotipici') scelti ragionevolmente in modo che fossero netti e facili da classificare. Sarebbe difficile, oggi, far di meglio a livello di eredità culturale, e conviene scegliere caratteri arbitrari che siano facilmente osservabili.

Nella trattazione teorica della trasmissione culturale data sopra, la fase della decisione o scelta è incorporata nel meccanismo della trasmissione culturale e nei coefficienti di trasmissione, di cui fa parte integrante. Quindi gli studi di cinetica di cui abbiamo visto qualche esempio elementare includono la selezione culturale, ma non quella naturale, che va considerata come fattore aggiuntivo. Come è noto, per valutare l'intensità della selezione naturale si misura la fitness darwiniana di un certo tipo in esame, confrontandone il potenziale contributo alla generazione successiva con quello degli altri tipi esistenti nella popolazione in esame. Analogamente, per selezione culturale intendiamo qui la modificazione del numero di figli attesi di un individuo che ha adottato un certo carattere culturale, a confronto con individui che non hanno adottato quel carattere.

La fitness è composta di due variabili demografiche, la capacità di sopravvivere e quella di riprodursi, e ambedue possono influenzare il numero di figli. La componente di mortalità è assai meno importante nelle società umane più avanzate, in quanto le mortalità in età preriproduttiva e riproduttiva, che maggiormente contano agli effetti della fitness, sono quasi nulle. Vi è un gran numero di norme trasmesse culturalmente igieniche, mediche e di comportamento quotidiano - che permettono di mantenere elevata la probabilità di sopravvivere a lungo. È interessante però ricordare che vi sono anche condizioni di origine culturale, come ad esempio l'abuso di droghe, che agiscono in senso opposto e costituiscono indubbiamente un grave pericolo anche per la vita. Alcuni sport possono anche, seppur più raramente, mettere in pericolo la vita. In condizioni di guerra la mortalità è elevata e possono esservi differenze individuali di comportamento che modificano la probabilità individuale di sopravvivenza, con effetti di selezione naturale.

Agli effetti della selezione naturale, nelle società umane più sviluppate, la variazione individuale della fecondità è assai più importante di quella della mortalità. In quasi tutte le società umane, infatti, avanzate o meno, la fecondità è un fatto culturale. Le difficoltà che si hanno nel modificare la natalità dei paesi in via di sviluppo derivano dall'estrema resistenza al cambiamento di costumi che hanno spesso millenni di vita e che sono tra i meglio conservati, venendo instillati (probabilmente) al livello

della famiglia, quindi con trasmissione verticale e con forte pressione dell'intero gruppo familiare. È assai interessante notare, a questo proposito, che l'introduzione dei metodi di contraccezione è un classico esempio di fenomeno in cui la selezione culturale è in aperto contrasto con quella naturale. In una società in cui un gruppo segue la fertilità naturale (o, più esattamente, ha costumi che conferiscono una più elevata natalità) e un altro ha una natalità più bassa perché pratica un controllo delle nascite più elevato, alla lunga sarà sempre 'vincente' il gruppo a più alta natalità, a meno che il controllo delle nascite più rigoroso non venga esteso, attraverso una continua campagna culturale, fino all'eliminazione dei costumi che comportano una maggiore natalità. Abbiamo già notato che l'uso di droghe è un chiarissimo esempio di totale contrasto fra la selezione culturale (la droga è di uso piacevole, e quindi la selezione culturale è a suo favore se non intervengono considerazioni a lunga scadenza) e la selezione naturale, che è invece contraria. Altri esempi di dissociazione fra selezione culturale e selezione naturale meritano di essere ricordati. Alcune malattie da virus vengono trasmesse ad alta frequenza per mezzo di costumi favoriti per ragioni culturali, e hanno certamente l'effetto di aumentare la mortalità. Un esempio è il kuru, che veniva trasmesso nella tribù dei Fore (Nuova Guinea) dalle pratiche cannibalistiche sui morti, specie sui genitori, fino a diffondersi a gran parte della tribù. Un altro esempio è l'epatite, che viene trasmessa soprattutto da madre a figlio con meccanismi di ordine non biologico, ma di comportamento; sono state di fatto escluse la trasmissione del virus attraverso la placenta e quella attraverso il latte, a favore di altre non ancora ben identificate, che avvengono probabilmente per via culturale e ambientale. Anche le sindromi di deficienza immunologica acquisita sono trasmesse in prevalenza da individui con attività omo- o eterosessuale abnormemente elevata. Queste attività eccezionali sono rese possibili da situazioni culturali particolari, ed è negli ambienti in cui queste situazioni sono più frequenti che la malattia raggiunge la sua massima incidenza.

Abbiamo insistito sulle discordanze tra selezione naturale e culturale perché ve ne sono di importanti e non sono poche. Di solito, però, vi è accordo fra le due selezioni, fatto abbastanza ovvio. Per esempio, molti degli insegnamenti dei genitori e della scuola sono volti a diminuire i pericoli e a consentire uno sviluppo fisico e spirituale armonico e adeguato all'ambiente fisico e sociale. Ma val la pena di insistere sul fatto, già notato, che la percezione dell'utilità delle regole trasmesse culturalmente non è sempre corretta. Le superstizioni sono per definizione esempi di atti di solito inutili, talora controproducenti e crudeli. Nella migliore delle ipotesi, l'utilità di un comportamento superstizioso non è mai stata provata, e non vi sono motivi razionali per crederci. Si direbbe che siano preda di superstizioni soprattutto persone che hanno subito una specie di imprinting (in senso lato), probabilmente in giovane età, dal quale non riescono a liberarsi anche perché la superstizione comporta un ricatto (la iettatura magari non esiste, ma se poi fosse vera?). Si può rompere una lancia in favore della superstizione affermando che vi è un vantaggio in pratiche superstiziose come per esempio l'astrologia (che ha una diffusione enorme anche tra le persone colte), nel senso che queste pratiche aiutano a superare situazioni di insicurezza e di ansia. Non si spiegano così, però, le enormi differenze di importanza della superstizione fra paesi e fra gruppi sociali. Si potrebbe dire che alcune superstizioni sono nate per diminuire la probabilità di eventi controproducenti: vi sono buone ragioni per evitare la perdita di sale e olio, specie quando sono particolarmente preziosi. È chiaro d'altra parte che il rimedio suggerito dalla superstizione, lo scongiuro di rito, non ha funzione deterrente, ma può servire solo a eliminare il timore superstizioso.

Un'altra ipotesi che spiega il successo di alcune pratiche magiche sembra interessante. È stato suggerito che la pratica della divinazione, com'è noto molto diffusa tra Egizi, Greci, Etruschi e Romani, corrisponda a quanto la teoria dei giochi dimostra conveniente in certe condizioni: quando non vi sono elementi per la scelta fra diverse strategie, conviene sceglierne una a caso. Un altro motivo importante è che lasciando 'agli dei', cioè in pratica al caso, la scelta di una strategia si possono evitare conflitti tra coloro che sostengono strategie diverse; tali conflitti sono più probabili

quando la scelta è difficile, e quindi tanto vale, in situazioni del genere, lasciarla al caso. Naturalmente, la convinzione che la decisione suggerita dagli dei è giusta può avere forza di persuasione sufficiente solo se si ha grande fiducia nella capacità di determinati individui, gli àuguri, di comunicare con la divinità, cioè se non vi è il sospetto che si tratta in realtà di una turlupinazione. Avendo citato molti esempi in cui le nostre credenze trasmesse culturalmente sono di scarsa o nulla utilità, se non addirittura controproducenti, e se utili, lo sono per ragioni molto diverse da quelle effettivamente credute, vale la pena di citare qualche altro esempio in cui la selezione culturale è di diretto aiuto a quella naturale, cioè le due sono perfettamente parallele, o quasi. I proverbi, il cui insieme costituisce un 'libro della saggezza' diffuso per tradizione orale, sono una buona testimonianza della validità di molta cultura popolare. Se consideriamo un altro aspetto interessante della cultura popolare, erbe e trattamenti curativi, troviamo senz'altro molti rimedi validi. Ma ve ne sono altri in cui è difficile avere una fiducia se non, al più, marginale, come la cura delle ferite con ragnatele, un'idea che alcuni cercano di difendere con la possibile (ma assai poco probabile) presenza di penicillina nelle ragnatele.

c) Migrazione e deriva.

Nell'analogia tra evoluzione biologica ed evoluzione culturale anche la migrazione e la deriva (drift) trovano interessanti estensioni. Il termine 'migrazione' verrà usato, nel contesto culturale, per definire la comunicazione tra gruppi. Essa può essere strettamente culturale, nel senso che non coinvolge lo scambio fisico di individui, ma solo lo scambio di informazione; la comunicazione a distanza, che oggi è la più comune, fino a pochi anni fa era rara e sempre mediata da individui che si spostavano da un luogo all'altro: anche se non si trattava di una loro migrazione permanente, vi era sempre alla base della 'migrazione culturale' un episodio di 'migrazione biologica'.

Lo scambio culturale tra gruppi è il meccanismo che consente a gruppi diversi di non divergere all'infinito. Quando la differenza culturale comincia a essere elevata, la comunicazione diviene più difficile e frammentaria e la velocità di divergenza può aumentare. Un importante esempio (e causa) di divergenza culturale è la divergenza linguistica che, come è noto, evolve rapidamente verso l'incomprensibilità reciproca di linguaggi che si differenziano indipendentemente l'uno dall'altro, pur partendo da un unico progenitore. L'ordine di tempo dello sviluppo della incomprendibilità reciproca è di mille anni, e quindi relativamente breve. L'evoluzione linguistica è un soggetto di notevole interesse sia per se stessa sia come modello dell'evoluzione culturale. Val la pena di aggiungere che, nell'evoluzione linguistica, la migrazione culturale, come sopra è stata definita, viene indicata col nome di 'prestito' (borrowing).

La migrazione di individui e idee da un gruppo all'altro, anche quando vi sia incomprendibilità delle lingue, consente di diminuire le differenze culturali e di trasmettere dall'uno all'altro gruppo innovazioni tecniche e di altra natura. Assistiamo nel mondo a un aumento continuo dello scambio di individui. Malgrado ciò, le culture più forti sopravvivono, se non intatte, almeno scarsamente modificate. Anche fisicamente, mentre in certe nazioni i diversi gruppi etnici mostrano mescolanze sempre più grandi, in altre vi è una maggiore resistenza all'incrocio. Malgrado gli scambi genetici, i sistemi culturali possono mantenersi più o meno intatti, grazie alle forze di conservazione presenti nella cultura. I fenomeni culturali possono mostrare variazioni rapide, ma anche gradi elevatissimi di stabilità.

La migrazione di grossi gruppi di individui ha conseguenze culturali importanti. Spesso si può avere semplicemente il trapianto in nuove regioni dei sistemi di vita praticati nel paese d'origine, ed è ciò che avviene regolarmente nella colonizzazione: gli abitanti dei paesi occupati dai coloni si trovano così a contatto con una società di solito più avanzata economicamente e ne ricevono influenze importanti (non sempre positive). L'influenza culturale dei secondi sui primi è di solito modesta.

Invece, quando grossi gruppi da paesi più poveri migrano in altri economicamente più avanzati, si ha l'effetto opposto: pochi dei costumi originali rimangono e, se i figli degli emigrati nati nel paese di emigrazione vi si stabiliscono in modo permanente, si ha un'acculturazione elevata e relativamente rapida, che peraltro può richiedere varie generazioni per divenire totale.

La 'deriva' (in inglese drift) è un termine che useremo qui con il significato che ha in genetica: variazione casuale delle frequenze di un carattere (gene nell'esempio biologico) attraverso le generazioni, dovuta al fatto che da una generazione all'altra variano, per ragioni casuali, le frequenze dei caratteri negli individui che effettivamente fungono da genitori. L'esempio più semplice di una situazione che promuove una deriva genetica elevata si ha quando vi sono pochi 'fondatori' di una nuova popolazione, una colonia, un'isola, ecc. In questo caso i geni delle generazioni successive sono interamente determinati da quelli dei fondatori (salvo future mutazioni o immigrazioni); alcuni geni potranno essere molto rari o addirittura assenti tra i fondatori (e quindi fra i loro discendenti), per ragioni puramente casuali, tanto più facilmente quanto meno numerosi sono i fondatori; per altri geni avverrà l'opposto. Il calcolo delle probabilità permette di rendere quantitative queste considerazioni. L'effetto dei fondatori non è limitato alla prima generazione, ma avviene a ogni generazione, in quanto gli individui che si riproducono a un dato tempo sono i fondatori delle generazioni successive e solo da loro dipende quali geni saranno passati ai discendenti. L'effetto della deriva nella differenziazione genetica delle popolazioni umane è assai più importante di quanto si ritenesse una volta, ma naturalmente non è l'unica causa di differenziazione. Si deve anche notare che in linguistica la parola drift ha acquisito un significato diverso, indicando le tendenze, spesso tutt'altro che casuali, osservate in certi cambiamenti linguistici, che sovente hanno andamenti paralleli in lingue e tempi diversi (Shapir). Il parallelismo mostra che non si può trattare di deriva casuale; la casualità è invece sempre implicita nell'uso genetico del termine.

L'importanza della deriva casuale nell'evoluzione culturale è forse anche più grande che nell'evoluzione biologica. Infatti, non appena le società umane sono divenute più numerose, in pratica con l'avvento dell'agricoltura, i gruppi sociali sono divenuti più grandi, con l'inevitabile formazione di capi e di gerarchie, per cui la trasmissione uno-a-molti ha preso enorme importanza. L'influenza dei capi politici e spirituali si proietta nei costumi anche molto al di là di quella che è l'influenza politica o spirituale diretta. La moda dei vestiti o dei gusti e anche l'arte sono state spesso influenzate dalle scelte dei re o di individui influenti a corte. Con il declino delle monarchie la posizione di modello da imitare è stata presa da personalità popolari per altri motivi. Queste tendenze a imitare alcune persone in vista comportano rapidi cambiamenti nei gusti e persino nei costumi di larghe masse di individui, tutti attenti alle scelte di un solo 'idolo'. Ne risultano cambiamenti rapidi e massicci, in quanto le preferenze di un solo individuo influenzano quelle di molti altri.

6. Distinzione fra trasmissione genetica e trasmissione culturale.

Il problema di distinguere, in un caso specifico, se un determinato carattere scelto per l'indagine sia trasmesso per via biologica o culturale può essere di assai difficile soluzione. Forse l'esempio più clamoroso è stato quello del quoziente di intelligenza (Q. I.), che è stato (ed è tuttora, in alcuni ambienti) considerato come quasi interamente determinato dall'eredità biologica di un individuo, mentre in altri ambienti scientifici viene considerato di determinazione puramente ambientale, cioè culturale. Il Q.I. è un modello che si presta bene per discutere i problemi della distinzione tra la trasmissione genetica e quella culturale.

Nell'analisi del Q.I. si trovano elevate correlazioni tra genitori e figli, e tra fratelli o sorelle, che depongono a favore dell'eredità biologica; la decisione in favore del modello biologico può sembrare ancor più inevitabile quando si aggiunga che è estremamente elevata la correlazione tra gemelli

identici (cioè che hanno un corredo genetico identico), a differenza di quelli fraterni che sono geneticamente simili quanto due fratelli qualunque. Non vi è dubbio però che l'ambiente in cui crescono i figli, soprattutto quello più formativo per i giovani, è influenzato in modo importante dai genitori e che i fattori ambientali che contribuiscono in modo essenziale al Q.I. oltre la famiglia, e cioè la scuola e le amicizie, sono largamente determinati anch'essi in via indiretta dalla famiglia e soprattutto dal suo stato socioeconomico. Ciò potrebbe largamente o anche interamente spiegare le correlazioni tra genitori e figli, o tra fratelli. L'altissima correlazione tra gemelli potrebbe essere dovuta all'estrema somiglianza dell'ambiente in cui si trovano i gemelli identici, che normalmente vanno alla stessa scuola, hanno gli stessi amici e rimangono in stretto contatto per tutta la vita. Allo stesso modo, il fatto che la correlazione tra gemelli identici è superiore a quella tra gemelli fraterni non è sufficiente a convincerci che la causa della differenza sia biologica, perché la somiglianza di ambiente dei gemelli identici è più grande di quella dei gemelli fraterni.

Molti ricercatori per risolvere il problema hanno esteso gli studi ai bambini adottati in famiglie diverse da quella di origine, e ne hanno confrontato il Q.I. con quello dei genitori e parenti biologici, da una parte, e dei genitori e parenti adottivi dall'altra. Le correlazioni con i parenti biologici e adottivi dovrebbero dirci, rispettivamente, l'importanza della trasmissione biologica (cioè genetica) e di quella culturale. In linea di massima si trova correlazione con ambedue. Allo stesso modo, se si prendono gemelli identici cresciuti in famiglie diverse (che non sono peraltro sempre tanto isolate fra loro quanto per un buon 'esperimento' sarebbe desiderabile) si trova una correlazione più bassa che tra gemelli cresciuti insieme.

Questi studi non sono completamente soddisfacenti per parecchie ragioni. Ad esempio, solo adozioni precocissime dovrebbero contare; inoltre, le agenzie di adozione collocano i bambini da adottare in famiglie che hanno somiglianze fisiche o socioeconomiche con quelle di origine, e possono quindi creare correlazioni spurie; infine i dati validi sulle adozioni sono scarsi. Comunque, le migliori analisi compiute recentemente sull'insieme dei dati disponibili danno all'incirca eguale importanza all'eredità culturale e a quella genetica. Le stesse difficoltà che per il Q.I. si incontrano per molti altri caratteri.

Quando la trasmissione è interamente o quasi di origine culturale è più facile giungere a una conclusione. In una analisi compiuta su un certo numero di caratteri della vita quotidiana che misurano abitudini, costumi, credenze ecc., come gli esempi riportati nella tabella, si sono trovati importanti effetti culturali, soprattutto nelle scelte e nelle abitudini religiose e in quelle politiche, con un effetto preponderante della trasmissione verticale. È stato possibile escludere quasi completamente effetti genetici, poiché per questi caratteri non si trova una differenza importante tra le correlazioni di gemelli identici e di gemelli fraterni. Quando ciò avviene sembra difficile poter sostenere che vi è un effetto genetico; bisognerebbe mostrare che c'è, ma è mascherato da altri fattori. Invece quando si osserva una correlazione tra gemelli identici maggiore che tra quelli fraterni, l'ipotesi dei fattori genetici è verosimile, ma è difficile escludere la possibilità che gli ambienti dei gemelli identici siano più simili di quelli dei gemelli fraterni, per ragioni esterne ai gemelli stessi. Quindi non si può escludere l'effetto culturale a favore della trasmissione biologica sulla base di soli dati sui gemelli, in assenza di adozioni.

7. Esempi di trasmissione ed evoluzione culturale nell'Uomo.

Nella nostra specie abbiamo una grande ricchezza ma allo stesso tempo povertà di esempi di evoluzione culturale: infatti quasi tutte le manifestazioni o attività umane, dalla tecnologia alle arti, alle scienze e alla storia, costituirebbero dei possibili esempi, ma sono state raramente studiate sotto il profilo evolutivo. Pochissimi casi sono stati analizzati quantitativamente, e ancora meno sotto il

profilo dei meccanismi di trasmissione presenti, anche perché lo studio sistematico della trasmissione è molto recente. Se consideriamo che una caratteristica fondamentale della cultura è la possibilità di trasmetterla e accumularla, risulta evidente che lo studio della trasmissione dovrebbe essere una parte integrante dell'analisi dei fenomeni culturali.

Dei quattro meccanismi principali di trasmissione viene percepito di solito come il più caratteristico quello in cui il fenomeno elementare di trasmissione avviene attraverso il contatto tra due persone non apparentate. Come abbiamo già detto, esso ha una somiglianza formale con i meccanismi che danno origine alle epidemie ed endemie, in quanto la diffusione avviene attraverso il 'contagio' di un individuo suscettibile da parte di un individuo infetto. Questo meccanismo di contagio è la base più comune dei fenomeni di 'diffusione', parola usata da antropologi e archeologi per definire soprattutto il passaggio di novità culturali da un gruppo all'altro. Lo studio quantitativo della diffusione delle innovazioni è naturalmente molto più facile nelle culture occidentali moderne che in quelle antiche o tradizionali. Uno dei prototipi di maggior successo di analisi della diffusione nel mondo moderno è stato lo studio della diffusione geografica di innovazioni ad opera del geografo Hagerstrand (v., 1967), mentre la cinetica della diffusione delle innovazioni e i fattori di ordine non geografico che la influenzano sono stati analizzati da Rogers e Shoemaker (v., 1971). Lo studio degli effetti della propaganda nell'adozione di un qualunque prodotto commerciale è un esempio di analisi della diffusione, e nelle ricerche di mercato se ne incontrano molti. Peraltro la propaganda diretta all'acquirente è un caso di trasmissione uno-a-molti se viene fatta attraverso i mass media. Spesso si ha una trasmissione di questo tipo congiunta ad altre forme di propaganda che, realizzandosi attraverso il contatto personale con il possibile cliente, sono più vicine alla trasmissione per contagio. Una parte delle vendite, poi, avviene perché l'acquirente di un oggetto, se ne è soddisfatto, convince un suo conoscente all'acquisto; questa è forse la forma più tipica di contagio. Lo studio quantitativo mostra che, come nelle epidemie, la cinetica della diffusione delle innovazioni è di solito una curva di tipo logistico, come abbiamo già visto sopra, complicata talora dalla presenza di altre forme di trasmissione.

Abbiamo visto che il contagio, da solo o insieme con altri meccanismi di diffusione, è la forma di trasmissione culturale solitamente responsabile di cambiamenti culturali caratteristici perché rapidi (anche se meno rapidi di quelli ottenibili con la trasmissione uno-a-molti, che è una specie di contagio generalizzato e simultaneo). Anche se queste possono sembrare le due forme di diffusione culturale più caratteristiche, non si deve sottovalutare l'importanza degli altri meccanismi. Studi quantitativi hanno mostrato che la trasmissione verticale è particolarmente importante per alcuni tipi di caratteri, e continua a esserlo anche oggi, pur se nella vita moderna altri meccanismi tendono a prevalere. Esiste una ricchissima letteratura sull'influenza dei famigliari e in particolare del padre e della madre sul comportamento, ma purtroppo ben poche ricerche sono state condotte in modo da prestarsi a un'analisi quantitativa soddisfacente. La raccolta e il riassunto dei dati nella forma usata nella tabella permettono di verificare facilmente se le osservazioni si prestano a essere rappresentate con modelli semplici. Il modello additivo più semplice è il seguente:

$$x_f = a + b_1x_p + b_2x_m,$$

dove x_f è la frequenza con cui un carattere si manifesta nel figlio, x_p e x_m le frequenze nel padre e nella madre rispettivamente, e b_1 , b_2 sono le probabilità o coefficienti di trasmissione paterno e materno, cioè numeri compresi nell'intervallo tra 0 e 1, che misurano la rispettiva importanza del padre e della madre. L'equazione è costruita sulla base di un modello secondo cui gli effetti del padre e della madre si sommano, e a essi se ne aggiunge un altro o altri esterni, misurati dalla costante a . Nei tre esempi della tabella questo modello è utile solo per i caratteri 1 e 3, ma in una serie più estesa di casi si è trovato che esso è quasi sempre valido. Quando non è valido si può utilmente sostituirlo con modelli

più complessi, noti agli statistici.

Analizzando studenti americani si è trovato che alcuni gruppi di caratteri mostrano una trasmissione verticale particolarmente elevata. Si tratta di quelli connessi con la religione e con la politica. La fig. 2 mostra alcuni risultati della ricerca. La religione cui appartiene il figlio è, nei matrimoni misti osservati in questa ricerca, determinata quasi interamente dalla madre: lo mostra il fatto che il coefficiente materno è quasi pari a uno, mentre quello paterno è praticamente nullo. Così è per la frequenza della preghiera, mentre la frequenza della partecipazione alle funzioni religiose è determinata egualmente da ambedue i genitori. La trasmissione verticale è responsabile, secondo queste osservazioni, della quasi totalità del comportamento religioso, dato che la somma dei due coefficienti di trasmissione paterno e materno, che si leggono rispettivamente nell'ordinata e nell'ascissa del grafico della fig. 2, per i caratteri connessi alla religione non è distante dal 100%. Meno importante, ma sempre elevata, la determinazione verticale del comportamento politico: qui di solito padre e madre hanno ambedue una certa influenza. Molti altri comportamenti, in rapporto ad abitudini, convinzioni, superstizioni, preferenze, modi di divertirsi, sport, ecc., mostrano effetti più modesti della trasmissione dai genitori.

Uno studio simile compiuto su studenti di Taiwan ha dimostrato un'influenza anche maggiore della trasmissione verticale, ma naturalmente è difficile paragonare società così diverse tra loro come quelle americana e cinese. Estendendo, nei dati di Taiwan, l'analisi all'effetto di eventuali fratelli o sorelle maggiori si trova un'influenza paragonabile, e forse superiore, a quella dei genitori. In una società ancora molto diversa, quella dei Pigmei africani, in cui il gruppo sociale è numericamente ristretto (da 20 a 100 individui, raramente di più), non esistono scuole né gerarchie sociali, le famiglie sono piccole e l'acculturazione termina in un'età abbastanza precoce, si trova che più dell'80% delle trasmissioni sono tra genitori e figli. Solo pochi tratti che di solito hanno un particolare significato sociale, come i costumi nel dividere la selvaggina, o le danze (sempre collettive e di notevole importanza sociale), vengono appresi largamente a livello del gruppo sociale. Pochissime innovazioni si sono diffuse per contagio.

È pure interessante considerare come alcuni caratteri o entità culturali tendono a mantenersi estremamente costanti, o comunque a mostrare poche variazioni nel tempo. La massima conservazione, abbiamo visto, è attesa quando la trasmissione è verticale, e ancor più chiaramente se è del tipo molti-a-uno, che tende a introdurre anche un'elevata uniformità nel comportamento individuale. In uno studio su oltre duecento società africane, di cui erano stati elencati oltre cinquanta caratteri nell'atlante etnografico di Murdock (v., 1967), Guglielmino-Matessi e altri (v., 1983) hanno potuto dimostrare che i caratteri più fortemente conservati sono quelli che si riferiscono alle regole di struttura della famiglia e della parentela. La dimostrazione è stata ottenuta in base a correlazioni dei caratteri culturali con la posizione nell'albero filogenetico linguistico. Anche se la lingua può talora essere bruscamente sostituita da un'altra, essa è pur sempre un ottimo indicatore dell'origine genetica di una popolazione e mostra di solito un'elevata correlazione con la posizione in un albero filogenetico (cladistico) costruito in base a dati genetici. Pur se mancano dati riguardanti direttamente questo specifico problema, è ragionevole accettare l'ipotesi che le strutture della famiglia e della parentela siano tipicamente trasmesse dai genitori e dagli altri membri del gruppo familiare. Vi è anche un'elevata pressione del gruppo sociale e si realizzano quindi sia la trasmissione verticale che quella molti-a-uno, cioè i due tipi di trasmissione maggiormente responsabili di una elevata conservazione. Un altro esempio di notevole conservazione di una struttura familiare è stato mostrato da recenti ricerche sulla famiglia nucleare inglese. La consuetudine in questo tipo di famiglia è che i figli lasciano presto la famiglia di origine, con la quale mantengono in seguito solo scarsi legami; si sposano e formano una nuova famiglia solo quando hanno raggiunto l'indipendenza economica. Demografi inglesi ritengono che questa struttura familiare abbia stimolato il controllo delle nascite, in quanto la nuova famiglia tende a non avere

figli se non può mantenerli; ha anche facilitato la genesi della società industriale, in quanto consente una maggiore mobilità geografica al singolo individuo, e quindi una maggiore efficienza nel seguire le opportunità di lavoro. Si asserisce addirittura che questa struttura familiare sia anche responsabile dell'elevato individualismo caratteristico della società inglese. Ricerche storiche recenti hanno rintracciato l'esistenza della famiglia nucleare di tipo inglese nel XII secolo, e secondo demografi francesi essa sarebbe rintracciabile anche in gruppi etnici della Francia nordorientale (v. Todd, 1983). Molti fatti demografici, e anche alcuni comportamenti politici rilevabili in base ai risultati delle elezioni politiche, sarebbero altamente correlati con le strutture famigliari tradizionali caratteristiche dei vari gruppi etnici. Tutte queste osservazioni fanno ritenere che le strutture famigliari siano particolarmente stabili sul piano evolutivo e che a ciò contribuiscano in modo importante i meccanismi della trasmissione culturale.

Val la pena infine di menzionare le ricerche di C. Marchetti che ha applicato un modello di selezione naturale a diversi esempi di selezione culturale. L'aumento della frequenza di un carattere biologico favorito dalla selezione naturale avviene secondo curve di tipo logistico (come la (1), che peraltro è stata introdotta in questo articolo per un processo diverso: la diffusione di tipo epidemico). È ben noto che curve come quelle generate dal processo definito dalla (1) si rettificano trasformando la proporzione di individui portatori del carattere, p , secondo la formula:

$$Y = \log p/(1 - p).$$

L'espressione Y è quindi una funzione lineare del tempo.

Se la selezione è a favore di un carattere, si osserva una retta ascendente, con una pendenza che esprime il coefficiente di selezione; se a sfavore, la retta è discendente. Marchetti ha mostrato che le sorgenti di energia usate dall'uomo (v. fig. 3) sono soggette a una selezione che si comporta, almeno formalmente, come quella naturale. Così una nuova sorgente di energia - per esempio il carbone - ha soppiantato quella usata precedentemente, il legno, allo stesso modo che un mutante ne soppianta un altro nell'evoluzione biologica. È un esempio molto elegante di come la selezione culturale (cioè l'insieme delle nostre scelte e decisioni) può determinare la sostituzione graduale di un particolare prodotto o processo con un altro, così come la natura opera la sostituzione di un genotipo con un altro nel processo di selezione naturale. A sua volta il carbone dopo una fase ascendente è stato sostituito da un'altra sorgente di energia, il petrolio, ed è quindi entrato in una fase discendente. Le pendenze delle varie rette ascendenti e discendenti (v. fig. 3), essendo abbastanza simili, permettono di prevedere quando l'energia nucleare potrà soppiantare il petrolio (se ciò effettivamente avverrà), l'energia da fusione quella da fissione, ecc. Molti altri fenomeni culturali di tipo tecnologico sembrano seguire andamenti simili.

8. Interazioni fra genetica e cultura.

È difficile provare ma è anche di solito difficile escludere completamente la presenza della variazione genetica nella predisposizione individuale ad acquisire certi comportamenti, e perciò anche ad assorbire certi costumi, credenze, abitudini, che sono trasmessi culturalmente. L'interazione tra genetica e cultura che viene a crearsi è particolarmente complessa e difficile da analizzare, dato che abbiamo pochi mezzi per distinguere fra trasmissione genetica e culturale. La difficoltà è massima quando quest'ultima è prevalentemente del tipo verticale, che, come sappiamo, può simulare abbastanza accuratamente la trasmissione biologica.

Sono state compiute ricerche teoriche sulla competizione che può venire a crearsi tra la trasmissione biologica e quella genetica quando ambedue possono determinare lo stesso fenotipo. Si è visto che

alla lunga la trasmissione biologica si impone, perché, a differenza di quella culturale, non commette errori, nel senso che, salvo mutazioni, essa permette una trasmissione perfetta, mentre è poco probabile che in una trasmissione culturale, diciamo verticale per fare un esempio, esattamente il 100% dei figli di genitori con un carattere porti anch'esso quel carattere. Lumsden e Wilson (v., 1981) hanno sostenuto una conclusione diversa, e cioè che la presenza della trasmissione culturale aiuta la fissazione di geni che permettono di ottenere lo stesso fenotipo realizzato per trasmissione culturale, ma il modello che essi hanno usato per raggiungere questa conclusione non ha finora avuto consensi. La comparsa di una mutazione genetica che produce un fenotipo simile a quello realizzabile e trasmissibile per via culturale, e dotato di vantaggio selettivo, sarà quindi solitamente seguita dalla sua fissazione (anche se dopo un tempo molto lungo), ma non è peraltro necessario che in tal caso scompaia l'adattamento culturale preesistente. Possiamo allora capire come mai nella maggior parte degli animali superiori vi siano di solito sia l'insegnamento, spesso ma non esclusivamente materno, sia la predisposizione innata a sviluppare almeno alcune delle attività più necessarie alla sopravvivenza: la ricerca del cibo e la difesa dai pericoli. Talora la predisposizione innata è così sviluppata che è sufficiente a garantire un'elevata capacità di sopravvivenza anche se non c'è l'insegnamento materno. Ma sembra molto verosimile che vi sia vantaggio selettivo quando coesistono i due adattamenti, culturale e genetico.

Come abbiamo già detto varie volte, la più grande differenza tra la specie umana e tutte le altre sta nello sviluppo dei meccanismi culturali. È facile comprendere che meccanismi neuropsichici capaci di consentire un maggior adattamento culturale debbano aver avuto un notevole vantaggio selettivo, anche perché la possibilità di adattamento culturale consente la massima flessibilità nei confronti di ambienti e problemi assai diversi: può aiutare nell'adattamento sia a climi caldi che a climi freddi, nella caccia, nella pesca e in tutti i problemi pratici che vengono continuamente posti a ogni organismo vivente, sia a livello di sopravvivenza che di nutrizione e riproduzione. Inoltre questi problemi cambiano sovente nel tempo, donde il vantaggio di un sistema di adattamento particolarmente flessibile. Da una parte lo sviluppo particolare di meccanismi conoscitivi più avanzati può aver dato alla specie umana il vantaggio di una maggior capacità innovativa (abbiamo visto peraltro che anche in cugini non troppo vicini a noi la capacità di innovare non è del tutto assente); dall'altra, lo sviluppo del linguaggio, che nella specie umana è assai più avanzato che nelle altre, ha consentito di migliorare la velocità di trasmissione. Abbiamo visto che la fase della comunicazione è essenziale nel processo della trasmissione culturale, e chiaramente l'uomo, che ha la possibilità innata di imparare un linguaggio vasto e preciso, si trova nelle migliori condizioni per utilizzare in pieno i meccanismi di adattamento culturale e trasmetterli ai propri simili. Ciascuno di noi nasce con la capacità potenziale di apprendere in poco tempo conoscenze accumulate in millenni di storia culturale. Oggi il patrimonio culturale è ormai vastissimo, mentre i nostri meccanismi di apprendimento non si sono sviluppati in parallelo, così che ciascuno di noi acquisisce nel corso della vita una ben piccola parte del corredo attuale di conoscenze. La risposta alle complicazioni della vita culturale moderna è un'elevata specializzazione individuale, che naturalmente richiede scambi sociali sempre più complessi. I nostri sistemi di selezione culturale sono però rimasti immutati, ed è forse per questo motivo che sono divenuti inadeguati a rispondere in modo efficiente e tempestivo, e senza eccessive oscillazioni, alle nuove necessità che sorgono ogni momento.

Evoluzione

Universo del Corpo (1999)

di **Giorgio Morpurgo e Vincenzo Cappelletti**

Evoluzione

Il significato generale del termine evoluzione è svolgimento, sviluppo, movimento ordinato a un fine. Con l'espressione 'evoluzione biologica' si intende il processo per il quale tutte le forme viventi - e solo queste - cambiano di generazione in generazione per adattarsi all'ambiente in continua trasformazione: questo processo porta all'evoluzione delle forme viventi. Evoluzione biologica non sta a indicare quindi un semplice cambiamento, bensì un cambiamento adattivo, ben diverso da altri processi naturali, per i quali si usa parimenti la parola evoluzione, per es. i cambiamenti che sono avvenuti, e avvengono tuttora, nell'universo e nella crosta terrestre.

sommario: Le teorie dell'evoluzione e l'ominazione. 1. Le teorie evolutive. 2. Le prove dell'evoluzione. 3. La ricostruzione degli alberi filogenetici. 4. L'evoluzione della cellula eucariotica. 5. Le tappe dell'evoluzione degli organismi. 6. L'evoluzione dell'uomo. 7. Evoluzione biologica ed evoluzione culturale. Evoluzione ed evoluzionismo. □ Bibliografia.

Le teorie dell'evoluzione e l'ominazione di Giorgio Morpurgo

1. Le teorie evolutive

L'idea che le specie viventi mutino nel tempo è relativamente recente. Il famoso aforisma di [Linneo](#), il fondatore della moderna sistematica, "species tot numeramus, quot ab initio numeravit Infinitum Ens" mostra come ancora nel Settecento si sostenesse nella maniera più categorica la fissità delle specie viventi: fissità che si rifaceva alla lettera del dettato biblico, secondo cui il Creatore al quinto e sesto giorno della creazione aveva generato tutte le specie viventi, animali e vegetali. Teorie evolutive furono accennate, sempre nel 18° secolo, da due naturalisti francesi, P.-L. Moreau de [Maupertuis](#), che pubblicò le sue riflessioni in forma anonima, e il famoso naturalista G.-L. Leclerc de [Buffon](#), il quale fu tuttavia costretto a ritrattare le sue idee quando furono criticate dalla facoltà di Teologia della Sorbonne di Parigi. Vi sono quindi pochi dubbi che l'affermarsi di idee evolutive, l'idea cioè che gli esseri viventi sono in continuo cambiamento, venne fortemente ostacolata dal potere della Chiesa, che non riteneva ammissibile il discostarsi dall'interpretazione letterale della Bibbia, sebbene Agostino di Ippona, tra il 4° e il 5° secolo, avesse riferito l'atto creativo non a forme adulte ma a germi, rationes seminales, immessi nella natura dal Creatore.

Teorie organiche dell'evoluzione furono formulate soltanto a partire dagli inizi del 19° secolo da J.-B. de Lamarck in Francia e, quasi contemporaneamente in Inghilterra, da [Erasmus Darwin](#), nonno del ben più famoso Charles, e dominarono il campo della biologia dopo l'uscita, nel 1859, dell'Origine delle specie di [Ch. Darwin](#).

a) La visione lamarckiana dell'evoluzione. La teoria evolutiva di Lamarck sostiene che l'organismo è continuamente modificato in maniera adattiva dall'ambiente in cui vive e che i cambiamenti a lungo andare diventano ereditabili: ciò provocherebbe nell'organismo, con il passare delle generazioni, cambiamenti profondi e il sorgere di nuove specie. I cambiamenti fisiologici provocati dall'uso e dal disuso degli organi vengono ereditati in tempi molto lunghi: la teoria prevede quindi l'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Lamarck si spinge ancora oltre e sostiene che la necessità, quindi l'utilità, per un organismo di possedere un nuovo organo conferisce a esso la capacità di formarlo. Poche frasi tratte dalla Philosophie zoologique (1809) illustrano questi concetti: "il disuso di un organo, divenuto costante a seguito di abitudini acquisite, impoverisce a poco a poco l'organo in questione, finisce col farlo sparire e lo annienta persino [...]. L'impiego reiterato di un organo, divenuto costante a causa

delle abitudini, aumenta le facoltà di questo organo, lo fa sviluppare e gli fa acquistare dimensioni ed efficienza che non hanno riscontro presso gli animali che lo esercitano di meno [...]. In effetti la causa che fa sviluppare un organo frequentemente e costantemente adoperato [...] ha anche necessariamente il potere di far nascere a poco a poco e cogli stessi mezzi un organo che non esisteva ma che era divenuto necessario". Rinviando la discussione sulla sua attendibilità scientifica, bisogna riconoscere che, a parte l'affermazione sulla formazione di nuovi organi quando ne esiste la necessità, la teoria lamarckiana, elaborata in tempi in cui le basi dell'eredità erano del tutto ignote, rappresenta una costruzione straordinariamente logica. Soltanto di recente si sono potute fornire prove inconfutabili che la teoria di Lamarck, così come fu formulata, non è sostenibile.

b) La teoria darwiniana. La teoria darwiniana si fonda su presupposti radicalmente diversi da quelli su cui si basa la teoria lamarckiana. Prima di esporne le basi concettuali, è tuttavia opportuno precisare che una teoria evoluzionistica fondata su principi analoghi era stata formulata dal nonno di Darwin, Erasmus, nella Zoonomia (1794-96), anche se naturalmente le sue ipotesi traevano origine da osservazioni molto più deboli di quelle che resero famoso il nipote. È anche doveroso ricordare che una teoria identica a quella di Darwin fu formulata dal naturalista inglese A.R. [Wallace](#), mentre Darwin stava ancora elaborando la prima stesura di ciò che sarebbe diventato l'Origine delle specie. La teoria darwiniana si basa su un principio molto semplice: prendendo in considerazione tempi relativamente brevi, la consistenza demografica delle popolazioni animali e vegetali è abbastanza costante. Come aveva notato R. [Malthus](#), che influenzò fortemente il pensiero di Darwin, il potenziale riproduttivo di ogni specie è talmente alto che, ove non vi fosse un'altissima mortalità, il numero degli individui andrebbe continuamente e rapidamente crescendo; questo non avviene in quanto lo spazio e le risorse a disposizione sono limitate. Un'altra osservazione fondamentale è che in tutte le popolazioni esiste una notevolissima variabilità. L'idea che ha portato alla formulazione della teoria della selezione naturale è che la morte degli individui che nascono in eccesso (la stragrande maggioranza dei nati di ogni specie) non avvenga a caso, ma che in ogni momento sopravvivano quelli più adatti alle condizioni date. Poiché le condizioni in ogni nicchia ecologica non sono costanti, se si ammette che la variabilità della popolazione abbia una base ereditaria, questo processo porterà gradualmente a mutare le caratteristiche della specie e, a lungo andare, a formarne di nuove. L'uscita, come già detto, nel 1859 dell'Origine delle specie fu un evento clamoroso sotto molti punti di vista: nonostante il libro fosse tutt'altro che di facile lettura, la prima edizione (1250 copie) andò esaurita in un solo giorno. Alla sua pubblicazione seguirono innumerevoli dibattiti, talora anche estremamente accesi: alcuni vertevano sulle implicazioni morali e religiose della teoria evolutiva (ricordiamo, per inciso, che la Chiesa ha accettato solo verso la metà del 20° secolo la realtà dell'evoluzione) e altri sugli aspetti propriamente scientifici della dottrina. Prima di addentrarci nella discussione della teoria darwiniana, occorre fare però una precisazione: l'idea che le attuali forme viventi si siano formate da altre più semplici attraverso un processo evolutivo non implica necessariamente l'accettazione di una determinata teoria che stabilisca il meccanismo con cui l'evoluzione si è attuata: le prove dell'esistenza dell'evoluzione organica non dipendono dalle teorie che sono state avanzate per spiegare l'evoluzione stessa.

c) Critiche e punti deboli delle teorie evolutive. Delle due teorie evolutive, la lamarckiana e la darwiniana, la seconda è quella che ha prevalso ed è attualmente accettata dalla maggioranza degli scienziati. Molti studiosi, tuttavia, pur accogliendo la realtà dell'evoluzione non hanno mai voluto accettare la teoria darwiniana, primo fra tutti il biologo E. [Haeckel](#). Grande ammiratore al tempo stesso di Darwin e di Lamarck, Haeckel attribuiva alla natura la capacità creativa che Linneo aveva attribuito a Dio: l'evoluzione per selezione naturale gli sembrava inadeguata. Dalla teoria dell'evoluzione è nato, con Haeckel, l'evoluzionismo: la teoria secondo la quale la vita e le specie viventi sono state prodotte da cause interne alla natura, attraverso un processo, appunto, di progressiva evoluzione.

Il lamarckismo è stato generalmente rifiutato data l'impossibilità di dimostrare sperimentalmente l'ereditarietà dei caratteri acquisiti, ma tale critica non appare molto fondata, perché i tempi di fissazione delle variazioni acquisite possono essere di gran lunga maggiori dei tempi disponibili per la sperimentazione. Molto più grave è il fatto che la teoria non spieghi la comparsa di nuovi caratteri, non essendo possibile ovviamente accettare l'affermazione di Lamarck per cui la necessità di un organo crea le condizioni per la sua formazione. Sappiamo adesso che la teoria, nella sua formulazione originale, non è accettabile, ma la dimostrazione è, come si è accennato, relativamente recente e risale alla seconda metà del 20° secolo: l'ereditarietà dei caratteri acquisiti necessita il passaggio dell'informazione genetica dal soma, che è modificato dall'ambiente, al gene, che è il determinante ereditario dalla cui struttura dipende quella del soma; una modificazione somatica non è trasmissibile al gene e quindi il carattere acquisito non può essere ereditabile.

Anche la teoria darwiniana aveva numerosi punti deboli che furono messi in evidenza nelle accese discussioni che seguirono, come accennato sopra, la comparsa dell'Origine delle specie. Della prima e maggiore difficoltà era ben conscio lo stesso Darwin: è vero che ogni popolazione animale o vegetale è altamente variabile, ma certamente l'evoluzione non può avvenire se non esiste negli organismi una fonte continua di variabilità, la cui origine era sconosciuta ai tempi di Darwin. Le ricerche successive al 1900, con la riscoperta delle leggi di Mendel e la nascita della genetica come scienza, hanno risolto questo problema. La causa della variazione che permette l'evoluzione degli organismi è rappresentata dalla mutazione o meglio da vari tipi di mutazione, intendendo per mutazione una variazione improvvisa del gene, o comunque del materiale ereditario, che avviene spontaneamente per cause diverse. La rielaborazione della teoria darwiniana sulla base delle nuove acquisizioni della genetica, operata nei primi decenni del 20° secolo, prende il nome di teoria neodarwiniana dell'evoluzione, o teoria sintetica dell'evoluzione. Il secondo problema non è stato mai risolto: se, come sostengono la teoria darwiniana e anche quella neodarwiniana, il processo evolutivo utilizza la selezione naturale, la quale in ogni momento favorisce la sopravvivenza del più adatto, è difficile capire come si siano formati gradualmente gli organi e le funzioni complesse.

Prendendo in considerazione un organo, quale l'ala degli Uccelli, o una funzione estremamente complessa, quale può essere una qualsiasi catena metabolica o il sistema immunitario dei Vertebrati, è chiaro che l'organo o la funzione sono utili quando sono completi, o meglio sono inutili, o anche dannosi, allo stadio di abbozzi non funzionali. La formazione per selezione graduale di funzioni complesse (utili solo se perfette) è apparentemente impossibile o almeno di difficile comprensione. La formazione improvvisa di tali funzioni è anche impossibile in quanto necessita la comparsa contemporanea di numerosissime mutazioni, fenomeno, questo, che rappresenta un evento altamente improbabile.

A queste difficoltà concettuali, notevoli ai tempi di Darwin quando le basi dell'ereditarietà erano ignote e ancor più grandi adesso che sono note, si aggiunge il fatto che la teoria darwiniana dell'evoluzione prevede che i fossili forniscano una serie ragionevolmente continua e graduale dell'evoltersi della vita: in realtà la serie dei fossili è tutt'altro che continua. Mentre ai tempi di Darwin era facile pensare che le serie fossero lacunose semplicemente per la difficoltà di reperire i fossili, adesso è molto più difficile sostenere questa semplice spiegazione: o l'evoluzione non è stata continua o alcune forme sono durate così poco e sono state così poco numerose che non riusciamo a reperirne i fossili. Nell'uno e nell'altro caso ci troviamo davanti a un problema inspiegabile. Nell'insieme, tutti questi argomenti portano a una confessione di ignoranza: la teoria neodarwiniana dell'evoluzione è probabilmente vera, ma non è completa, mancando qualcosa di fondamentale che ancora oggi sfugge.

2. Le prove dell'evoluzione

Il fatto che le teorie attualmente esistenti non riescano a spiegare in maniera compiuta il processo

evolutivo non significa che l'evoluzione non debba essere considerata come la base fondamentale della biologia: esistono prove conclusive che il processo evolutivo sia realmente avvenuto, anche se permangono dei dubbi su come questo si sia verificato. Nell'illustrare le prove fondamentali del fatto che tutti gli organismi derivano evolutivamente da altri, è opportuno precisare che la parola 'prova' riveste qui un significato diverso da quello comunemente attribuitole nelle scienze sperimentali, dove è considerato 'provato' un esperimento ripetibile. L'evoluzione invece non si può ripetere, e con il termine prova si intende che esistono evidenze tali che non possono essere spiegate in altro modo. D'altra parte, bisogna ricordare che la definizione in uso nelle scienze sperimentali non viene utilizzata in altri campi del sapere, per es. nella storia, dove si considera provato che siano avvenute sia la Prima sia la Seconda guerra mondiale anche se, per fortuna, non le possiamo ripetere.

a) Prove basate sui reperti fossili. Anche se incomplete, le serie fossili non sono spiegabili se non accettando l'insieme di un processo evolutivo. I fossili più antichi che sono stati trovati finora sono residui di organismi microscopici, simili agli odierni batteri, reperiti in rocce che risalgono a 3,5 miliardi di anni fa. Fossili simili agli attuali cianobatteri, presumibilmente fotosintetici, compaiono in rocce di circa 2 miliardi di anni, mentre cellule con strutture simili a quelle degli eucarioti risalgono a circa 1,7 miliardi di anni fa. In un periodo molto più recente, e cioè nel Cambriano (570 milioni di anni fa), si assiste a un'incredibile diversificazione degli esseri viventi: quasi all'improvviso compaiono i rappresentanti di tutti i principali gruppi animali attualmente esistenti. Ancora oggi non esiste una spiegazione convincente di come nel giro di pochi milioni di anni (un tempo evolutivamente brevissimo) vi sia stata una simile esplosione delle forme viventi. Nelle ere successive si trovano evidenze delle prime forme di vita terrestre, sia vegetale sia animale, fino a che in tempi evolutivamente recentissimi, circa un milione di anni fa, si assiste alla comparsa dei primi uomini. Questo brevissimo excursus illustra come il problema dei fossili sia spiegabile solo ammettendo un processo evolutivo che porti nel tempo da organismi semplici a esseri sempre più complessi. È importante notare che moltissimi degli organismi che troviamo allo stato fossile sono estinti perché gradualmente sostituiti da altri, più adatti all'ambiente in continuo cambiamento.

b) Prove fornite dalla biochimica e dalla biologia molecolare. L'analisi dei costituenti biochimici e delle vie metaboliche degli organismi, dai batteri all'uomo, mettono in evidenza alcune caratteristiche fondamentali della vita. Tutti gli organismi hanno come mattoni fondamentali due macromolecole, le proteine e gli acidi nucleici, la cui struttura fondamentale è identica in tutti gli esseri viventi. Le proteine sono sempre composte dagli stessi 20 aminoacidi (il numero possibile di questi è molto superiore) in forma L (la forma L e la forma D sono funzionalmente identiche). Anche gli acidi nucleici, nei quali risiedono i determinanti ereditari, hanno la stessa identica struttura in tutti gli esseri viventi, così come è identico (salvo trascurabili eccezioni) il codice genetico, cioè l'insieme delle regole con cui l'informazione contenuta negli acidi nucleici viene utilizzata per costruire le proteine. Ciò si spiega solo ammettendo che tutti gli organismi derivino da un organismo primordiale che già possedeva le caratteristiche fondamentali di quelli attuali. Inoltre, prendendo in esame le vie metaboliche, vale a dire quelle serie di reazioni biochimiche con cui gli organismi costruiscono i propri componenti e utilizzano i substrati, è possibile osservare che esse sono quasi identiche in tutti gli esseri viventi, osservazione che avvalorata ulteriormente le conclusioni precedentemente esposte.

c) Prove derivate dall'anatomia comparata, dalla fisiologia e dall'embriologia. L'esame comparato degli organismi indica chiaramente che esistono fra di essi notevoli somiglianze e che possono essere ordinati sulla base della loro struttura, secondo una serie in cui la complessità aumenta progressivamente. Gli animali pluricellulari più semplici sono le Spugne e i Celenterati, il cui corpo è formato da due soli foglietti cellulari (l'ectoderma e l'entoderma) e presentano una sola apertura che è insieme anale e buccale. Seguono i Platelinti, o vermi piatti, nei quali compare il terzo foglietto cellulare (il mesoderma) e poi i Nematelinti, o vermi tondi, nei quali compaiono una seconda apertura, quella buccale, organi complessi, che più o meno modificati troveremo in tutti gli animali, e

un accenno di formazione del celoma, ovvero la cavità che separa l'intestino dal tegumento. Il celoma si perfeziona negli Anellidi dove la cavità risulta circondata completamente di una sua propria membrana.

Esaminando un gruppo di animali più ristretto, per es. i Mammiferi placentati, si può osservare che tutti, pur così differenti tra di loro come una giraffa da un topo o un pipistrello da una foca, sono costituiti esattamente dai medesimi organi, i quali hanno la stessa struttura fondamentale: gli animali sono diversi fra loro solo perché lo sviluppo di ogni singolo organo è differente nei diversi animali. Per fare qualche esempio, il numero di vertebre cervicali del topo e della giraffa è identico, anche se ovviamente la loro lunghezza è differente, così come la struttura e il funzionamento del cuore e dei reni sono anch'essi identici. Prendendo in considerazione un gruppo più vasto quale quello dei Vertebrati, che comprende i Pesci (cartilaginei e ossei), gli Anfibi, i Rettili, gli Uccelli e i Mammiferi, è possibile in alcuni casi vedere come molti organi che compaiono nel gruppo più primitivo (quello dei Pesci cartilaginei, che sono comparsi per primi nella storia evolutiva, come si desume dallo studio dei fossili) si conservano, seppure adattati alle nuove situazioni, nei gruppi più recenti. Un caso tipico è rappresentato dal sistema circolatorio, e in particolare dal cuore, che presenta nei Pesci un singolo atrio e un singolo ventricolo, due atrî e un solo ventricolo negli Anfibi, due atrî e due ventricoli non completamente separati nei Rettili, due atrî e due ventricoli completamente divisi nei Mammiferi e negli Uccelli. Questi cambiamenti progressivi sono correlati a esigenze funzionali del sistema circolatorio; in ogni caso, la condizione più semplice è quella presente nell'organismo che è comparso per primo sulla scena dell'evoluzione. Considerazioni analoghe possono essere fatte per il rene, l'encefalo e altri organi. Tutte queste osservazioni sono interpretabili nella maniera più logica supponendo la formazione di piani strutturali che sono andati lentamente evolvendo, a seconda delle specifiche necessità dei diversi organismi: per es., il sistema circolatorio è drasticamente cambiato nei Vertebrati con il passaggio dalla vita acquatica a quella terrestre.

Queste conclusioni sono ulteriormente avvalorate dallo studio dell'embriologia. Haeckel per primo ha notato che gli organismi sono fra loro molto più simili nella vita embrionale di quanto non lo siano nella vita adulta. Inoltre, nel corso della vita embrionale si formano, spesso senza mai divenire funzionali, organi che sono presenti e funzionali in organismi più primitivi. Queste osservazioni sono state da Haeckel stesso sintetizzate nell'aforisma "l'ontogenesi ricapitola la filogenesi". Gli esempi più famosi della legge di Haeckel sono rappresentati dalla comparsa nell'embrione di tutti i Vertebrati terrestri di fessure branchiali non funzionali (vestigia delle branchie), e da quella di un pronefro e di un mesonefro non funzionali (organi escretori), presenti nello stadio adulto dei Vertebrati primitivi e sostituiti nei Vertebrati superiori dal metanefro. Ma anche considerando nell'insieme l'intero mondo animale è impossibile non notare che la struttura della gastrula prima della formazione del mesoderma ricorda la struttura delle Spugne e dei Celenterati. Anche se la legge di Haeckel non vale sempre rigorosamente, è innegabile che lo sviluppo embrionale in parte ricapitoli i passaggi evolutivi. Non è stato ancora chiarito perché nel corso dell'evoluzione si siano spesso conservate le vestigia di strutture evolutivamente primitive, ma certamente è impossibile spiegarne l'esistenza senza ammettere che gli organismi siano derivati evolutivamente l'uno dall'altro.

3. La ricostruzione degli alberi filogenetici

Poiché ogni organismo attuale è il frutto dell'evoluzione e deriva quindi da organismi che l'hanno preceduto, è evidente l'interesse di ricostruire, per quanto possibile, l'evoluzione delle specie. La ricostruzione degli alberi filogenetici può essere effettuata sulla base di diversi metodi, i quali non solo non si escludono a vicenda, ma, al contrario, forniscono dati che possono essere utilizzati globalmente.

a) Lo studio dei fossili. I reperti fossili dovrebbero in teoria registrare, anche temporalmente, la comparsa delle varie specie sulla Terra. Tuttavia, dato che, come si è detto sopra, le serie fossili sono

enormemente incomplete, questo sistema non può servire altro che a delineare le grandissime linee dell'evoluzione. È tuttavia necessario notare che, anche se lo studio dei fossili permette soltanto la costruzione di serie filogenetiche approssimative, questo è l'unico sistema con cui si riesce a datare il momento nel quale si è verificato un determinato evento evolutivo. Inoltre, lo studio dei fossili può dare informazioni importantissime su serie limitate di organismi, specialmente se coprono periodi di tempo non troppo lontani, e si rivela essenziale, per es., nella ricostruzione della filogenesi della nostra specie.

b) Il confronto delle sequenze aminoacidiche nelle proteine e dei nucleotidi negli acidi nucleici. Alcune proteine (lo stesso discorso vale per gli acidi nucleici e non sarà quindi ripetuto) presentano struttura simile e identica funzione pur appartenendo a organismi diversissimi tra loro: per es. il citocromo C, deputato al trasporto degli elettroni nella respirazione cellulare, è presente con identica funzione in tutti gli organismi aerobi, mentre l'emoglobina, molecola responsabile del trasporto di ossigeno, è presente in tutti i Vertebrati, in alcuni Invertebrati e in alcune piante. Esaminando la sequenza aminoacidica delle emoglobine di diverse specie, vediamo che esse, pur presentando delle diversità, conservano una somiglianza tale da poter affermare con sicurezza che tutte le emoglobine derivano da uno stesso gene ancestrale che è andato diversificandosi nelle varie specie, verosimilmente in base alle diverse esigenze degli organismi. Nonostante alcune notevoli eccezioni, le emoglobine delle varie specie in media differiscono tra loro tanto più quanto più lontana è la loro derivazione dall'antenato comune. Questo aumento progressivo nelle differenze fra le sequenze aminoacidiche permette di sapere quanto due specie sono evolutivamente lontane fra loro e di tentare, usando opportuni modelli matematici, di ricostruirne la filogenesi. Poiché però esistono eccezioni alle regole anzidette (specie certamente imparentate presentano sequenze aminoacidiche molto diverse se nel corso della loro evoluzione sono state sottoposte a forte diversificazione ambientale, e viceversa presentano poche differenze se sono rimaste in ambienti molto simili), per poter costruire su basi molecolari un albero filogenetico attendibile è necessario che sia rispettato il principio per cui l'analisi deve essere eseguita su diverse proteine o su altre macromolecole e i dati, nelle linee generali, devono essere fra loro coerenti. Inoltre l'albero filogenetico non deve essere in contrasto con i dati ottenuti dalla fisiologia, dall'embriologia, dall'anatomia comparata e dalla paleontologia. Per es., un albero filogenetico dei Mammiferi basato sulla sola analisi del citocromo C sembra stabilire che il canguro (marsupiale) è più vicino al coniglio che all'uomo. La conclusione è manifestamente assurda, poiché il coniglio e l'uomo sono entrambi dei Placentati mentre il canguro non lo è. Un minimo di buon senso ci dice che i Placentati devono essere più vicini fra loro di quanto non lo siano ai Marsupiali. In realtà questo dato è sufficiente a dirci che la filogenesi basata sul solo citocromo C non è sufficiente. Prendendo in esame i dati su più proteine, si ottengono alberi in accordo anche con gli altri parametri. Comunque siano stati costruiti, gli alberi filogenetici su base molecolare non sono in grado di indicare i tempi assoluti (in anni) delle divergenze evolutive. Molti biologi hanno accettato una teoria, sviluppata soprattutto da M. Kimura (1968), secondo la quale l'evoluzione delle proteine è dovuta soprattutto alla fissazione casuale di mutazioni neutrali, prive cioè di valore selettivo. Secondo Kimura, tale fissazione procederebbe linearmente, con il tempo: la variazione nella sequenza aminoacidica fra due specie diverse potrebbe pertanto essere utilizzata come orologio molecolare e misurare in anni i tempi della divergenza dall'ultimo antenato comune. Un'analisi più accurata dei dati e, soprattutto, il fatto che dati sempre più numerosi hanno permesso analisi più attendibili hanno però dimostrato che il processo non è lineare, che le sostituzioni aminoacidiche sono in gran parte dovute a processi selettivi e che l'orologio molecolare non esiste.

c) Lo studio dell'anatomia comparata, dell'embriologia e della fisiologia. Informazioni preziose per ricostruire la filogenesi degli organismi si possono trarre dagli studi comparativi dell'anatomia, dell'embriologia e della fisiologia. L'esempio del sistema circolatorio dei Vertebrati, cui abbiamo già fatto cenno, è sufficiente per capire come attraverso questi studi si possono tracciare le vie

filogenetiche. Nei Pesci il cuore presenta due sole cavità, un ventricolo, che spinge il sangue venoso povero di ossigeno alle branchie, da dove dopo essersi ossigenato attraversa i tessuti, e un atrio, che riceve il sangue ormai privo di ossigeno. Il sistema diviene più complesso negli Anfibi adulti, nei quali si osserva, in relazione alle difficoltà poste dalla respirazione aerea, lo sdoppiamento dell'atrio: una cavità atriale riceve sangue venoso, mentre l'altra riceve sangue arterioso. Tale maggiore complessità del sistema circolatorio compare solo negli Anfibi adulti, mentre le forme larvali (girini) che vivono nell'acqua hanno un sistema circolatorio uguale a quello dei Pesci. Il sistema si complica ulteriormente nei Rettili (specie in quelli più evoluti come i coccodrilli) con la divisione in due anche del ventricolo, in modo da consentire la completa divisione fra sangue venoso e sangue arterioso. Uccelli e Mammiferi hanno un sistema circolatorio sostanzialmente identico a quello dei coccodrilli. Con il progredire dell'evoluzione dei Vertebrati si assiste quindi a un progressivo aumento della complessità del sistema circolatorio, che si adegua alle mutate esigenze fisiologiche. Queste osservazioni, che possono valere anche per altri sistemi, quali il nervoso, l'escretore ecc., permettono di stabilire come si sia evoluta la linea dei Vertebrati e forniscono dati in perfetto accordo con quelli che si possono desumere dallo studio dei fossili. Si tratta ovviamente solo di un esempio, ma simili ragionamenti si possono estendere all'intero mondo dei viventi.

4. L'evoluzione della cellula eucariotica

Utilizzando i metodi di analisi che sono stati descritti sinora, sembrerebbe che il processo evolutivo sia in molti punti discontinuo. Sono tuttavia possibili molte spiegazioni per questa apparente discontinuità: per es. l'ala degli Uccelli sembra comparire all'improvviso, tuttavia è perfettamente possibile che il fatto possa essere spiegato con l'incompletezza delle serie fossili e con l'estinzione di tutte le forme intermedie. Nell'evoluzione della cellula esiste, invece, una sicura discontinuità, rappresentata dal passaggio dalla struttura cellulare tipica dei procarioti (batteri) a quella degli eucarioti (protozoi, funghi, piante e animali). I due tipi cellulari hanno al loro interno una struttura abbastanza omogenea, pur essendo diversissimi tra loro. Gli eucarioti, assai più complessi dei procarioti, sono comparsi sulla Terra molto più tardi, forse 2 miliardi di anni fa.

Due considerazioni rendono particolarmente difficile spiegare in maniera logica la comparsa evolutiva della cellula eucariotica. Innanzitutto la sua struttura, che è enormemente più complessa di quella procariotica, presenta numerosissimi apparati e organelli e numerosissime proteine di grandissima importanza funzionale (basti pensare agli istoni) del tutto assenti nei procarioti. Resta completamente irrisolto il problema di come e perché si siano formate queste strutture e queste molecole, dato che necessariamente gli eucarioti devono derivare dai procarioti che li hanno preceduti nella scala evolutiva. Inoltre, nel passaggio da procarioti a eucarioti non solo è cambiata la struttura della cellula, ma sono cambiati tutti, o quasi, i sistemi di regolamentazione cellulare, cioè i sistemi con cui la cellula si adatta alle variazioni ambientali. Anche accettando l'ipotesi che la cellula eucariotica si sia formata in seguito alla simbiosi fra varie specie batteriche, non si riesce a spiegare come né perché una tale cellula si sia formata, cioè quali vantaggi selettivi presentassero per il primitivo eucariote la formazione di strutture così complesse e il cambiamento dei sistemi di regolazione cellulare. È assolutamente evidente che la cellula eucariotica ha possibilità evolutive maggiori di quella procariotica: tutte le forme di vita pluricellulare complesse sono infatti eucariotiche. Viene quindi spontaneo pensare che la struttura e il funzionamento dell'eucariote siano necessari per le sue potenzialità evolutive. È tuttavia assurdo e ingenuamente finalistico pensare che la cellula eucariotica si sia evoluta in quanto possedeva la capacità di evolvere organismi complessi. Bisogna piuttosto cercare di capire quali caratteri hanno conferito alla primitiva cellula eucariotica un vantaggio selettivo tale da consentire il verificarsi di cambiamenti così incredibilmente complessi come quelli che attualmente vediamo. Questa domanda per il momento non ha risposta.

5. Le tappe dell'evoluzione degli organismi

Si ritiene che la vita sia nata circa 4 miliardi di anni fa. A questo dato si arriva considerando che i più antichi fossili identificati come tali (qualcosa di simile ai batteri attuali) sono stati trovati in rocce sedimentarie risalenti a circa 3,5 miliardi di anni fa. Dal momento che la nascita della vita è certamente precedente, in quanto i batteri sono già organismi piuttosto complessi, si indica come data approssimativa 4 miliardi di anni, cioè circa 500 milioni di anni dopo la formazione della Terra. Purtroppo non sono molte le conoscenze sulle condizioni del pianeta in quel periodo. L'atmosfera era probabilmente riducente, sicuramente non conteneva ossigeno libero, ma non c'è accordo fra gli studiosi circa la sua composizione. La temperatura era probabilmente più elevata di quella attuale, anche se non doveva superare i 100 °C. È probabile che nel periodo precedente la comparsa della vita sulla Terra si sia formata una grandissima quantità di composti organici anche complessi, come aminoacidi, basi puriniche e pirimidiniche, composti del tipo dell'eme, che costituiscono la base di ogni forma di vita attuale.

Numerosissimi esperimenti, realizzati sulla falsariga del primo compiuto da S.L. Miller nel 1953 (Miller-Orgel 1974), hanno dimostrato che fornendo a una atmosfera riducente, contenente azoto, carbonio e vapore acqueo, energia sotto una qualsiasi forma (raggi ultravioletti, scariche elettriche, luce, onde d'urto) può avvenire la sintesi abiologica di numerosissimi composti organici. Questi composti, in assenza di organismi capaci di metabolizzarli e di ossigeno in grado di ossidarli, dovevano inevitabilmente accumularsi sulla terra e nei mari. Più di questo non sappiamo; non riusciamo a concepire un organismo in cui non esista il dualismo proteina-acidi nucleici che caratterizza tutte le attuali forme di vita, né come questo complicatissimo sistema si sia formato dal nulla: non possiamo fare altro che improbabili ipotesi, senza peraltro essere in grado di provarle. Non è possibile estrapolare dati dagli organismi attuali, perché quelli più semplici, i batteri, sono esseri già straordinariamente complessi, né è possibile prendere in considerazione i virus, poiché questi sono tutti parassiti obbligati di cellule complesse e non possono quindi essere pre-esistenti a esse. In realtà non solo non riusciamo a fare ipotesi attendibili sul protorganismo, ma nemmeno riusciamo a concepire come esso si sia evoluto in una struttura così sofisticata, quale quella di un microrganismo dotato di complesse catene metaboliche e di altrettanto complessi sistemi di utilizzazione dell'energia. Inizialmente tutte le forme di vita erano necessariamente eterotrofe, cioè sfruttavano composti ricchi di energia formati nella precedente era abiologica. La vita eterotrofa però non poteva durare all'infinito: o gli organismi riuscivano a evolvere un sistema per utilizzare una fonte rinnovabile di energia o la vita era necessariamente condannata all'estinzione.

L'evoluzione della fotosintesi ossigenica, che libera cioè l'ossigeno, delle alghe verdi azzurre è il sistema con cui la vita ha risolto questo problema. Impronte di organismi simili alle attuali alghe verdi azzurre sono presenti in sedimenti datati circa 2 miliardi di anni fa, ma la fotosintesi ossigenica è certamente molto più antica. In rocce di circa 2 miliardi di anni fa si trovano segni di ossidazione superficiale, i quali dimostrano che già allora era presente nell'atmosfera ossigeno in quantità tale da produrre tracce visibili di ossidazione. Poiché tutto l'ossigeno dell'atmosfera deriva dall'attività fotosintetica (l'atmosfera primitiva era certamente priva di ossigeno), i segni di ossidazione dimostrano che organismi fotosintetici si erano formati ben prima di 2 miliardi di anni fa. Residui di alghe probabilmente eucariotiche, invece, sono state rinvenute in rocce risalenti a un miliardo e mezzo di anni fa.

Le rocce restano assai povere di fossili fino a circa 550 milioni di anni fa, epoca in cui si fa iniziare l'era geologica del Cambriano, quando i fossili stessi diventano all'improvviso frequentissimi. Ancora più sorprendente è il fatto che gli organismi che compaiono all'inizio del Cambriano appartengono a numerosi ordini diversi. Sono organismi marini in cui sono rappresentati tutti i principali gruppi di Invertebrati ancora oggi esistenti, tra i quali si trovano, per es., Celenterati, Molluschi, Echinodermi, Trilobati, da cui sono probabilmente derivati i Crostacei e tutti gli altri Artropodi.

Contemporaneamente compaiono i primi Vertebrati e le prime piante marine.

L'improvvisa comparsa e la diversificazione della vita nel Cambriano non hanno ancora una spiegazione plausibile. Si è dapprima pensato che le rocce più antiche consentissero solo eccezionalmente la conservazione di residui fossili; questo tuttavia non corrisponde al vero poiché è possibile trovare, anche se raramente, organismi precambriaci perfettamente conservati. D'altra parte non è logicamente possibile che organismi così differenziati si siano formati in un periodo di tempo evolutivamente brevissimo ed è per questo motivo che lo straordinario fiorire della vita nel Cambriano costituisce tuttora un grande mistero evolutivo. Dopo il Cambriano compaiono progressivamente forme di vita sempre più evolute, che colonizzano la terra emersa e danno gradualmente origine alle forme attuali. L'evoluzione non consiste soltanto nella comparsa di forme di vita sempre più complesse, ma anche nella scomparsa di forme prima fiorenti che per qualche ragione hanno perso la loro capacità competitiva e si sono estinte. Un caso tipico è rappresentato dalle Trilobiti, comparse immediatamente prima del Cambriano e scomparse improvvisamente nel Permiano (270 milioni di anni fa). Più nota è la misteriosa scomparsa dei dinosauri, che si estinsero in massa nel Cretaceo (135 milioni di anni fa) dopo avere dominato la scena nel periodo antecedente. In effetti, nel corso dell'evoluzione non solo si sono estinti gruppi di organismi che erano più o meno imparentati, ma più di una volta sono avvenuti eventi catastrofici che hanno portato alla scomparsa di buona parte delle specie che precedentemente popolavano il pianeta. Recenti ricerche hanno permesso di individuare cinque estinzioni principali: esse sarebbero avvenute, rispettivamente, alla fine dell'Ordoviciano, nel tardo Devoniano, alla fine del Permiano, alla fine del Triassico e alla fine del Cretaceo. Sulle cause che provocarono queste estinzioni di massa non abbiamo ancora idee abbastanza chiare. Molti studiosi ormai sostengono che l'estinzione del Cretaceo sia stata causata dall'impatto di un meteorite, il cui cratere è stato identificato al largo dello Yucatan (Messico); l'urto avrebbe provocato una nube di polvere tale da comportare profonde modificazioni del clima, portando così all'estinzione di molte specie. Non sappiamo, tuttavia, se questa ipotesi reggerà nel tempo: mentre l'impatto del meteorite è ben dimostrato, è incomprendibile perché ne abbia dovuto far le spese proprio un gruppo estremamente diversificato come era quello dei dinosauri, e non gli altri Rettili e i Mammiferi.

6. L'evoluzione dell'uomo

Nel processo continuo dell'evoluzione l'ultimo nato è l'uomo e la sua comparsa è particolarmente importante. Questa non è solamente un'affermazione antropocentrica. Per la prima volta è presente sulla Terra un essere capace di ragionare sul fenomeno della vita e di modificarne volontariamente il corso. Tutti i gruppi importanti di organismi comparsi sulla Terra hanno profondamente modificato il corso dell'evoluzione - per es. la comparsa delle specie fotosintetiche ha totalmente cambiato la composizione dell'atmosfera, quella degli Insetti ha completamente mutato l'evoluzione delle specie vegetali che li utilizzano per l'impollinazione -, ma solo l'uomo è capace di pianificare e di modificare volontariamente il processo evolutivo.

Se l'uomo è inserito nell'evoluzione ed è stato preceduto da esseri viventi diversi e meno complessi, l'attuale *Homo sapiens sapiens* è l'ultimo anello di una catena che ha portato all'ominazione. Si pone allora un problema fondamentale, cioè quando un essere vivente possa cominciare a chiamarsi uomo. Come in tutti i processi evolutivi è impossibile dare una risposta precisa. Si è soliti attribuire il nome di uomo a esseri che adottavano abitualmente stazione eretta e locomozione bipede e che utilizzavano e costruivano abitualmente e coscientemente strumenti. Bisogna ricordare però che questa definizione è solo approssimativa perché l'uso più o meno continuo di strumenti è noto anche in altri esseri viventi, per es., le scimmie antropomorfe cui non attribuiamo la dignità di uomo.

a) I primi Ominidi. In base ai dati attualmente in nostro possesso, forse 5-7 milioni di anni fa in Africa orientale compariva una nuova specie, l'*Australopithecus afarensis*, la cui locomozione era

sicuramente bipede e il cui volume cranico, se raffrontato alla dimensione del corpo, era del 30-40% più grande di quello degli attuali scimpanzé. Circa 3 milioni di anni fa (ma forse assai prima) l'australopiteco era sicuramente capace di costruire, almeno occasionalmente, semplicissimi utensili di pietra. Nello stesso periodo, derivata probabilmente dall'afarensis, compare nella stessa zona dell'Africa una specie più evoluta, che è stata battezzata con il nome di Homo habilis.

Contemporaneamente a quest'ultimo fa la sua apparizione anche una nuova specie di australopiteco con caratteristiche più evolute dell'afarensis, l'Australopithecus robustus. Le caratteristiche del cervello dell'Homo habilis sono già decisamente umane e anche il volume cranico aumenta considerevolmente, fino a raggiungere in alcuni casi gli 800 cm³. Questo dato per la verità è difficilmente interpretabile perché non è noto il peso corporeo degli individui di Homo habilis, che però viene stimato intorno a 40-50 kg. In concomitanza con l'aumentare del volume cranico e delle caratteristiche umane del cervello si ha l'associazione sempre più frequente di resti umani con manufatti di pietra seppure estremamente semplici. La transizione evolutiva che ha portato all'Homo habilis è contemporanea a una trasformazione climatica, in seguito alla quale l'Africa orientale ha acquisito un clima sempre più arido. Si pensa che l'aumento dell'aridità e quindi l'esistenza di spazi aperti, liberi dalla foresta, abbiano giocato un ruolo molto importante nell'evoluzione del bipedismo, in quanto la stazione eretta permette di spaziare su orizzonti più ampi. Come conseguenza del bipedismo le mani possono essere utilizzate liberamente; a sua volta il libero uso delle mani e degli strumenti rende evolutivamente vantaggioso l'aumento dell'intelligenza e quindi della capacità cranica. Circa 1,6 milioni di anni fa compare un uomo estremamente più simile a quello attuale, l'Homo erectus. Gli esemplari più antichi finora trovati provengono sempre dall'Africa orientale (Kenya), anche se rappresentanti di Homo erectus sono stati rinvenuti in varie parti dell'Africa e in gran parte dell'Asia. La datazione dei reperti varia fra 1,6 milioni di anni e poco più di 200.000, e forse, secondo dati molto recenti, 30.000 anni fa. Questa specie si è diffusa nel mondo dal suo luogo di origine (forse l'Africa) mantenendosi fisicamente inalterata per più di un milione di anni. Le sue caratteristiche sono decisamente umane: in alcuni esemplari il volume della scatola cranica raggiunge i 1300 cm³ e anche la struttura dello scheletro è molto vicina a quella dell'uomo moderno.

La comparsa dell'Homo erectus coincide con un progresso tecnologico nella lavorazione dei manufatti di pietra. Compare un tipo di ascia, chiamata bifacciale, che resterà sorprendentemente inalterata per circa un milione di anni: solo circa 50.000 anni fa infatti si afferma una tecnica più evoluta di lavorazione della selce, denominata tecnica di Levallois, che permette la produzione di strumenti più piccoli e raffinati. Si ritiene che l'Homo erectus utilizzasse coscientemente il fuoco, prerogativa che probabilmente ne ha permesso la migrazione e lo stanziamento in ambienti altrimenti inospitali. Secondo alcuni studiosi, i resti del cranio di Zhoukoudian (Pechino) mostrano già segni di una primitiva ritualità: il forame occipitale sarebbe stato infatti artificialmente allargato per permettere una forma di cannibalismo rituale del tipo ancor oggi praticato in Nuova Guinea. Fra i 400.000 e i 700.000 anni fa compaiono in Europa e in Asia occidentale nuovi tipi umani, Homo sapiens arcaico o Homo neanderthalensis, con capacità cranica più o meno identica a quella dell'uomo attuale, ma con alcune caratteristiche delle ossa del cranio e di quelle corporee sufficientemente diverse da poterlo distinguere dall'Homo sapiens sapiens. La cultura dell'uomo di Neanderthal è molto più avanzata di quella dell'Homo erectus, sia nella tecnologia dell'industria litica e nel costante uso del fuoco, sia per la presenza di una cultura non strettamente legata alla sopravvivenza: sicuramente i neanderthaliani seppellivano i morti con cerimonie funebri e avevano cura dei feriti. Sorprendentemente, prima di estinguersi (ammesso che si siano estinti), hanno vissuto fianco a fianco con uomini moderni per decine di migliaia di anni utilizzando le stesse tecniche e le stesse pratiche culturali, come è dimostrato dai reperti delle oasi di Qafzeh in Israele.

b) L'uomo moderno. L'uomo moderno, Homo sapiens sapiens, si distingue per alcuni caratteri scheletrici sia dall'uomo di Neanderthal sia dall'Homo erectus. È interessante chiedersi se si tratti di

specie diverse, cioè incapaci di incrociarsi tra di loro, o di varietà della stessa specie: una domanda che si rivela fondamentale per cercare di capire l'origine dell'uomo attuale. Tutti gli uomini oggi presenti sul pianeta hanno le caratteristiche dell'*Homo sapiens sapiens*, anche se gli individui delle varie razze differiscono fra di loro per particolari fenotipici anche scheletrici. I più antichi reperti dell'*Homo sapiens sapiens* sono stati come al solito trovati in Africa orientale. Gli esemplari ossei più antichi sono stati datati, con qualche imprecisione, a circa 100.000 anni fa. Anche se, come abbiamo già detto, la capacità cranica è pressoché identica, l'*Homo sapiens sapiens* differisce per molti caratteri scheletrici dall'uomo di Neanderthal: il cranio è più rotondo, la faccia più piatta, gli incisivi più piccoli e la base del cranio completamente curva, caratteristiche da cui si può dedurre uno sviluppo meno pronunciato delle masse muscolari. I ritrovamenti di resti umani attribuibili a *Homo sapiens sapiens* in continenti diversi dall'Africa sono più recenti e sono datati fra i 40-50.000 anni fa per quelli europei, forse 70.000 anni in Asia e in Australia. Le differenze temporali tuttavia non sono sufficientemente ampie da poter affermare con certezza, sulla base delle evidenze fossili, l'origine della specie. È probabile che l'uomo si sia originato in Africa e di là sia migrato in altri continenti. Si deve comunque ricordare che la probabilità di trovare un fossile in una certa area dipende da almeno due fattori fondamentali: l'intensità con cui in una determinata area sono state condotte le ricerche e la probabilità, legata a complessi fattori ecologici, che in quell'area il fossile si conservi. Stabilire quindi l'origine geografica di una specie sulla base dell'antichità dei ritrovamenti è estremamente difficile ed è necessaria molta cautela. Può anche essere messo in dubbio che gli uomini attuali derivino tutti da un singolo evento (ovunque esso si sia verificato), cioè - per così dire - che una singola Eva abbia dato origine a tutti gli uomini attuali.

Poiché è difficile che i reperti fossili possano dare una risposta definitiva a queste domande, i genetisti e gli antropologi cercano di risolvere il problema con altri strumenti di indagine. Ne è nata una discussione assai accesa che ha portato a formulare due ipotesi assai diverse fra loro. La prima sostiene che l'intero genere umano derivi da un'ipotetica Eva africana, i cui discendenti hanno poi popolato tutta la Terra soppiantando le altre specie (o razze?) di uomini. La seconda ipotesi sostiene l'origine multiregionale dell'uomo attuale: ovunque si sia formato il primo uomo simile a quello attuale (forse in Africa), i suoi discendenti migrando si sarebbero mescolati con i discendenti degli uomini preesistenti (*Homo erectus* e *Homo neanderthalensis*), che non costituivano quindi specie diverse, e ne avrebbero mantenute alcune caratteristiche. La prima ipotesi si basò inizialmente su analisi genetiche dei siti polimorfici del DNA mitocondriale ottenute da A.C. Wilson e R.L. Cann (1992). Il DNA mitocondriale nell'uomo è ereditato unicamente per via materna e può rivelarsi particolarmente utile nelle indagini antropologiche, in quanto ha la caratteristica di mutare molto più velocemente del DNA nucleare, peculiarità che lo rende utile anche per analisi evoluzionistiche su tempi relativamente brevi. Wilson e Cann analizzarono il DNA mitocondriale di numerose popolazioni umane e trovarono che queste differivano fra loro per varie mutazioni: in base all'analisi dei siti polimorfici, costruirono un albero genealogico delle popolazioni umane da cui stabilirono che la popolazione più antica era quella africana. A loro parere, tale ricostruzione permetteva anche di stabilire l'età approssimativa dell'origine dell'uomo e le epoche in cui le varie popolazioni che si sono diffuse negli altri continenti avevano lasciato l'Africa. Lo studio inoltre dimostrava che fra le popolazioni africane si aveva la massima variabilità nel DNA mitocondriale, un dato compatibile con il fatto che la popolazione africana fosse la più antica del mondo. Tuttavia, gli stessi dati furono successivamente analizzati da altri statistici i quali conclusero che con essi era possibile costruire ben 8000 alberi genealogici equiprobabili e che di questi circa un quarto poneva l'origine dell'uomo al di fuori dell'Africa. I risultati dei genetisti erano quindi tutt'altro che inoppugnabili e occorre molte altre indagini prima di giungere a una conclusione. Veniva inoltre messa in discussione la possibilità di datare con sufficiente esattezza un qualsiasi evento della filogenesi umana sulla base di dati molecolari del tipo di quelli utilizzati.

Nello stesso tempo alcuni antropologi (Thorne-Wolpoff 1992) notavano che l'ipotesi di un'Eva africana era in contrasto con i dati della paleontologia. Secondo questi studiosi, alcuni caratteri peculiari e distintivi di molte popolazioni attuali, caratteri che erano già presenti nell'*Homo erectus* e assenti nelle popolazioni africane (per es., la struttura del canale che ospita il nervo mandibolare, la struttura delle arcate sopraorbitarie), si sono mantenuti inalterati in loco per centinaia di migliaia di anni, derivando quindi probabilmente dalle popolazioni preesistenti, mentre se tutte le popolazioni attuali fossero derivate da un unico capostipite africano la morfologia sarebbe dovuta essere quella degli immigrati africani. Unica alternativa, difficile da accettare, è che lo stesso carattere sia mutato e la mutazione si sia fissata indipendentemente per due volte consecutive nella stessa località. Un'altra seria difficoltà sollevata dagli antropologi è la seguente: se l'*Homo sapiens sapiens*, in un tempo relativamente breve (100-200.000 anni), è riuscito a dominare e a provocare l'estinzione di tutte le popolazioni che lo hanno preceduto, esso doveva avere un qualche forte vantaggio selettivo e verosimilmente una cultura superiore a quella delle altre popolazioni umane. Gli uomini provenienti dall'Africa dovevano dunque portare con sé la propria cultura, poiché non si è mai visto che un essere culturalmente superiore migrando accetti la cultura di quello inferiore senza lasciare traccia della propria. La conclusione degli antropologi culturali è che l'uomo attuale non ha una derivazione recente dall'Africa (o da qualsiasi altro luogo), ma deriva da una serie di incroci fra le popolazioni evolutesi localmente dagli stanziamenti di *Homo erectus* e dell'uomo di Neanderthal e altre popolazioni umane migranti. È probabilmente troppo presto per decidere quale di queste teorie sia vera; una teoria organica dell'evoluzione dell'uomo deve tuttavia prendere in considerazione i dati che provengono da ogni disciplina, dalla genetica come dalla paleontologia.

7. Evoluzione biologica ed evoluzione culturale

Fra tutte le specie animali quella umana è l'unica ad aver sostituito, completamente o quasi, l'evoluzione culturale all'evoluzione biologica come fattore di progresso. I rapidissimi cambiamenti della società dell'uomo nelle ultime decine di migliaia di anni sono dovuti in nulla, o in minima parte, all'evoluzione biologica (sia le potenzialità intellettive sia la struttura corporea non sono in questo periodo apprezzabilmente cambiate) e lo sono invece al perpetuarsi e accumularsi delle conquiste culturali. Nell'evoluzione culturale le invenzioni, cioè i prodotti dell'ingegno umano, giocano il ruolo che nell'evoluzione biologica hanno le mutazioni. Il risultato è tuttavia completamente diverso: le invenzioni si susseguono con ritmo assai più accelerato che le mutazioni, per cui i cambiamenti causati dall'evoluzione culturale sono assai più rapidi di quelli dovuti all'evoluzione biologica. Inoltre, l'evoluzione culturale ha un andamento 'infettivo', o se preferiamo una trasmissione orizzontale, in quanto la cultura si trasmette ad altri uomini non correlati e non soltanto ai discendenti genetici di chi ha fatto l'invenzione. L'evoluzione culturale, quindi, influenza la fitness (adattività) dell'intera società e non solo quella di chi ha fatto l'invenzione e dei suoi discendenti (in genetica si definisce fitness la probabilità che ha ciascun individuo di lasciare figli fecondi). Il risultato finale dell'evoluzione culturale è la tendenza ad abolire l'evoluzione genetica e quindi a equiparare la fitness genetica di ogni membro della popolazione, a meno che questi non sia portatore di difetti genetici molto gravi. Tuttavia, l'abolizione o la forte riduzione dei processi selettivi non lascia la popolazione inalterata, ma porta al contrario al suo progressivo deterioramento genetico. Si deve infatti ricordare che le mutazioni sono quasi sempre deleterie: in assenza di selezione tendono quindi ad accumularsi mutazioni che influenzano in maniera negativa il funzionamento di ogni parte del nostro corpo (compreso il cervello). Non si tratta di un ragionamento teorico, ma della descrizione di un processo che è in realtà sotto gli occhi di tutti: per es. l'enorme frequenza di individui con difetti della vista (miopia, astigmatismo ecc.) è in parte dovuta a difetti genetici ed esistono dati che ci mostrano come la frequenza dei difetti sia maggiore nelle popolazioni di più antica civilizzazione, nelle quali il rilassamento della selezione è durato più a lungo ed è quindi maggiore il numero di difetti genetici

che si sono accumulati. Identiche correlazioni si possono stabilire per molti altri difetti in cui si dia una forte componente genetica. Questo andamento è chiarissimo per un carattere molto comune e geneticamente ben caratterizzato quale il daltonismo. Considerando l'ipotesi di un'ulteriore evoluzione dell'uomo, il problema principale consiste nel capire quale possa essere il futuro di una specie che ha abolito quasi completamente l'evoluzione biologica sostituendola con l'evoluzione culturale, processo estremamente veloce e privo di sistemi automatici di controllo. Si tratta nella storia della vita, vecchia di quasi 4 miliardi di anni, di qualcosa di assolutamente nuovo ed è difficile prevedere i risultati di questo esperimento, che dipendono in larga parte dalle capacità dell'uomo di saper amministrare saggiamente i prodotti dell'evoluzione culturale.

Evoluzione ed evoluzionismo di Vincenzo Cappelletti

Di evoluzione ed evoluzionismo parleremo nella cornice di un largo, e selettivo, frammento di storia della scienza biologica. Un termine della concezione scientifica della vita e un concetto, più precisamente una nozione o idea della scienza, giungono a correlarsi molto tempo dopo che il termine era entrato nell'uso con un significato diverso e virtualmente opposto, e dopo tempo non breve dall'entrata dell'idea nel vivo del dibattito scientifico: il termine è 'evoluzione', l'idea è la trasformazione delle specie viventi. Il secolo della rivoluzione scientifica, il Seicento, aveva avviato l'osservazione microscopica delle minime forme di vita. Ma ancor prima che l'"occhiale" galileiano si mutasse nell'"occhialino" e il bisogno di sapere visivo abbracciasse la prossimità insieme alla lontananza delle cose osservabili, negli anni del Galilei anziano e del giovane Cartesio era ripresa la ricerca conoscitiva su un affascinante problema della natura.

Da che cosa trae origine un individuo vivente? Agli epigenisti, convinti che la generazione sia l'effettivo costituirsi di un'entità prima inesistente per l'azione di un principio sottile o immateriale sulla materia, si contrappongono negli anni della rivoluzione scientifica i preformisti, poco dopo chiamati anche evoluzionisti, per i quali la forma dell'individuo preesisterebbe miniaturizzata nell'uovo. I teorici della preformazione non tarderanno a dover postulare un organo primario della linea germinale umana, l'ovaio di Eva, nel quale si sarebbe potuto osservare miniaturizzato, inscatolato - emboîté, emboîtement sono termini che appartengono al lessico settecentesco del preformismo di lingua francese - l'intera umanità discesa dalla coppia primitiva. Guardiamoci dall'ironizzare: L'ovaio di Eva s'intitola un recente saggio (Pinto-Correia 1997) che attualizza il problema dal punto di vista del genoma umano. Si parla con tutta serietà di una 'Eva africana' e di una 'Eva mitocondriale'. Per tornare al punto di partenza, ricorderemo che sui due versanti, epigenistico e preformistico, di una biologia che ancora non si chiama così - il termine entrerà nell'uso a fine Settecento per unificare la morfologia e una fisiologia di recente nascita - troviamo due esemplari figure di osservatori e teorici della vita: W. [Harvey](#) e M. [Malpighi](#).

Nel campo epigenistico il fisiologo Harvey, attivo tra Londra e Oxford, medico di Giacomo I, pagava il proprio tributo intellettuale alla filosofia aristotelica della natura nella scoperta della circolazione del sangue, attraverso il concetto di circolo e circolarità, e al secolo meccanico, adottandone l'ancora germinale intuizione di grandezze fisiche conservative. Più che lo Harvey fisiologo interessa qui l'embriologo, convinto che la forma venga da una forma preesistente, ma convertitasi in 'agente efficiente', sulla materia, e rimasta identica a sé stessa, sebbene inosservabile, durante tale conversione. L'Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus esce nel 1628, le Exercitationes de generatione animalium vengono pubblicate nel 1651.

Non è eccessivo avvicinare ed equiparare a I. Newton, più precisamente al Newton ottico, geniale ma problematico, la personalità dell'embriologo preformista Malpighi. La forma deriva da una forma sempre osservabile come tale. All'occhio vengono in aiuto le lenti. Malpighi è compreso nella sua grandezza e paragonato dai contemporanei a Colombo: "alter microcosmi Columbus". La Royal

society lo elegge tra i propri soci e i saggi embriologici malpighiani escono a Londra, non sappiamo se per opportunità o per prudenza. Negli anni Sessanta del 17° secolo, con Malpighi e i naturalisti olandesi, si afferma la microscopia nelle scienze della vita. Gli infiniti sono due, come aveva sostenuto B. Pascal, e vi conducono due diverse strade: quella verso la dimensione vivente minima parte dall'uovo e dagli insetti. Attorno agli insetti nasceranno una 'Bibbia della natura' e una vera e propria teologia, la *théologie des insectes*. Ma la matrice del nuovo organismo è cercata nell'uovo. Nel 1677, nella cerchia dell'olandese A. van Leeuwenhoek, viene scoperto lo spermatozoo, e tuttavia personalità del peso scientifico di L. Spallanzani, A. Haller, C. Bonnet escluderanno che esso partecipi alla produzione di un nuovo organismo. I preformisti ovisti prevalgono nettamente per numero e autorità sui preformisti animalculisti. La generazione, si noti, non è ancora una fecondazione, nel senso dell'unione di due germi: lo diventerà in pieno Ottocento, con le ricerche dell'embriologo O. Hertwig sulle uova del riccio di mare. Il maschio esercita per il momento una funzione stimolante attraverso un'aura', una delle entità sottili al confine tra il materiale e l'immateriale che la scienza del secolo meccanico postulava, non potendo appagarsi di materia soggetta all'attrazione e alla repulsione newtoniane e non osando appoggiarsi su una realtà inestesa e imponderabile. Dietro i preformisti e la loro ricerca della forma miniaturizzata c'era molto materialismo atomistico di stampo democriteo e stoico. Malpighi ne era stato contagiato durante il giovanile insegnamento a Pisa dal galileiano G.A. Borelli. Ma c'era un materialismo diverso, di stampo epicureo e dunque naturalistico. I due materialismi erano affini e solidali nella riluttanza a compiere quel passo dall'osservabile all'inosservabile, dalla fisicità percepibile al concetto intellegibile di causa, che nel secondo libro della Fisica Aristotele aveva indicato come la svolta avvenuta nell'iniziale indagine speculativa sulla natura. Nel preformismo c'era anche l'opposto di ciò, per es. tra i seguaci della citata 'teologia degli insetti': un atteggiamento devoto che ritroveremo in C. Linneo e che per il momento aveva interesse a svuotare la natura di qualsiasi causalità diversa da quella meccanica dell'urto tra corpi mobili. Ma il meccanico Newton nello Scolio generale alla seconda edizione (1713) dei Principia avrebbe raffigurato un Dio ovunque presente e senziente, associandosi di fatto all'esigenza più profonda della filosofia spinoziana e alla prospettiva di stretta inerenza della natura al divino, sostenuta dal cartesiano N. de Malebranche.

Mettiamo un punto fermo. L'evoluzione nasce come parola all'interno del problema della generazione, durante la rivoluzione scientifica moderna, sullo sfondo di filosofie le quali disputano non su problemi marginali, ma sull'essenza dell'essere. Esiste un saldo nesso tra teoria scientifica e teoria filosofica, anche se quest'ultima è spesso implicita. Rispetto al termine evoluzione, il processo generativo rappresenta il referente reale. Ma il referente generativo presenta affinità sostanziali con il futuro referente evolutivo nel senso postdarwiniano e posthaeckeliano. Ontogenesi e filogenesi non sono tanto diverse da non rappresentare distinte proiezioni di uno stesso problema: come l'entità vivente - individuo, varietà, specie - prima non sia e poi sia. Si consideri che il problema è tale da far prevedere il coinvolgimento della razionalità scientifica. Se A diventa B senza contenerne le premesse, la teoria scientifica può essere colpita nella sua possibilità di compiere affermazioni invariante rispetto alla variabile temporale. Perché mai, se l'entità biologica cambia senza presupposti virtuali del cambiamento, non potrebbe allo stesso modo cambiare quel momento più profondo e sostanziale della realtà, per cui teoria dell'evoluzione ed evolucionismo - ben distinti l'una dall'altro, come accenneremo - si presumono veri? Che senso avrebbe dunque invocare una verità e difenderla da chi non la condivide?

"Majus enim, et divinius inest in generatione animalium mysterium, quam simplex congregatio, alteratio, et totius ex partibus compositio: quippe totum, suis partibus prius constituitur, et decernitur; mistum prius, quam elementa". Queste parole di Harvey suggellano la prospettiva della rivoluzione scientifica moderna sul problema della generazione riproduttiva. È un arduo problema che finisce nell'inosservabile, mentre il preformismo s'illudeva di semplificarlo riportandolo a entità

geometriche. L'altro problema, la generazione evolutiva, tenuto in serbo per il secolo successivo, accentuerà la portata problematica della vita nella vicenda terrestre e cosmica. Ma la razionalità scientifica rimarrà il terreno sul quale riportare, ordinare e interpretare i protocolli sempre lacunosi delle osservazioni. La gallina alle spalle dell'uovo aveva costituito un argine alle inquietudini della ricerca: ma proprio essa entrerà in discussione, la prima gallina progenitrice di tutte le altre. G.-L. Buffon s'interrogherà sul primo cavallo, naturalmente senza dare risposta. Secolo di sostanziali conquiste conoscitive - nella meccanica razionale, nell'astronomia, nell'elettrologia, nella chimica: fondamentale, quest'ultima -, il Settecento irrigidisce la contrapposizione tra preformismo ed epigenismo, fino a permettere che il secondo, l'epigenismo, ponga al primo, il preformismo, un'opzione estrema: ridefinirsi o scomparire. Le date sembrano contraddire ciò che affermiamo: il gran testo del preformismo ovista, le *Considérations sur les corps organisés* del ginevrino Bonnet esce nel 1762 e riceve un'accoglienza trionfale. Ma tre anni prima, nel 1759, K.F. Wolff, un laureando dell'università prussiana di Halle, ha inferto un colpo mortale al preformismo, associandolo alla sua dissimulata premessa meccanicistica e, dunque, cartesiana. Nulla di osservabile corrisponde alla preformazione nello sviluppo embrionale. Come premessa dello sviluppo, come sua causa, occorre postulare una 'vis essentialis', noi diremmo un fattore fondamentale energetico. Dietro l'osservabile c'è una forza inosservabile, che assume su di sé la funzione di presidio allo sviluppo, rappresentato fino a ieri dalla gallina malpighiana rispetto all'uovo. Dopo più di un secolo dall'abbozzo del saggio cartesiano sull'uomo, *De l'homme* (1633), con lo schema di un'embriologia meccanica, e a pochi anni da *L'homme machine* (1747) del disinvolto J.O. de La Mettrie, medico mediocre ma pur sempre allievo del sommo iatromeccanico H. Boerhaave nell'università di Leida, con la *Theoria generationis* di Wolff affiora in guisa di un clamoroso fallimento il limite intrinseco alla geometrizzazione della natura e della vita: limite, anche, dell'anatomia priva dell'integrazione fisiologica. L'organismo-macchina è una finzione senza passato e senza futuro. La vita è processuale e funzionale. È da notare che proprio nell'edizione tedesca della memoria wolffiana, la *Theorie von der Generation* del 1764, ampliata e meglio organizzata, il termine evoluzione tende a uscire dal significato preformistico di 'dispiegamento di qualcosa che era involupato', per avvicinarsi a quello epigenetico e osservativo di 'sviluppo'. Per l'esattezza, *Evolution* si lega a *Entwicklung*. È una svolta, il segno di una concezione della vita che è giunta al termine del proprio corso. Ormai il destino del preformismo è interno all'epigenismo: chiamando 'essentialis' la sua 'vis', è come se Wolff aprisse la porta all'istanza opposta alla sua. Che cosa sia la fecondazione, da cui prende l'avvio il processo generativo, non è ancora chiaro. Per Wolff il seme maschile procura il nutrimento di quello femminile: mentre si muove una personalità di prestigio europeo come Spallanzani per dare addosso ai 'vermicellai' che attribuivano un ruolo comprimario nella generazione ai 'vermicelli', cioè allo spermatozoo. Anche il sesso maschile ha subito i suoi torti nel corso della storia. L'epigenismo ha assorbito il preformismo, accettando il parametro della razionalità inosservabile, ma collegandosi con l'esperienza attraverso gli strumenti ottici che servono per ampliarla: Wolff è anche lui voce autorevole della rivoluzione scientifica moderna. Un epigenismo siffatto può esprimere da sé la teoria fecondativa della generazione e sperare d'impostare la teoria evolutiva della discendenza. La seconda si anteporrà alla prima per ragioni d'ordine processuale.

Qui cade cronologicamente e concettualmente il caso Linneo, che dobbiamo ricordare per l'ampiezza immensa del suo orizzonte conoscitivo e per la sagacia della sua attività classificatoria. Mentre una biologia, che diamo ormai per nota, sta rizzando un argine al corso cieco del materialismo meccanico, imputandogli aporia dopo aporia, e positivamente allineando idea dopo idea, Linneo s'illude di ripristinare l'atteggiamento devoto nello spazio euristico e dialettico della vita. Ha ventotto anni quando esce a Leida, nel 1735, la prima edizione, dodici pagine in folio, del suo *Systema naturae*, con l'appoggio di persone che contavano e tra queste del già citato Boerhaave. Forse agli epigoni del meccanicismo l'atteggiamento devozionale di Linneo dispiaceva assai meno del pugnace epigenismo

di Wolff: l'importante era che il mondo, creato da Dio ed esistito da sempre, funzionasse alla maniera cartesiana. Aperto da un 'introito' di sapore biblico, il Systema linneano si basa sull'assunto che le specie oggi riconoscibili e numerabili sono quelle inizialmente create da Dio. È un postulato ricco di ambiguità, centrato su un'asserzione di carattere empirico: la specie concepita come entità immodificabile, vero invariante della vita. Momento, dunque, di quel passaggio dall'identico al diverso che, assieme ad altre istanze provenienti dalle assiomatiche del pensiero scientifico moderno, poteva confluire in un ritrovato e atteso concetto di creazione. Specie immutabili in una natura ordinata, finalistica, rasserenante, cominciata ieri e destinata forse a finire domani: la prospettiva del naturalista Linneo può essere compendiata in tal modo. Del resto, l'età del mondo risulta di poche migliaia di anni secondo la tavola cronologica annessa alla Scienza nuova di G. Vico, contemporaneo di Linneo.

Le idee che stanno per affermarsi prima che il 18° secolo finisca sono opposte a quelle che avevano sorretto la costruzione naturalistica linneana. E la biologia devota del grande svedese, diversamente da quel che era avvenuto con il naturalismo filosoficamente consapevole di uno Harvey, rappresenterà un'ipoteca grave sulla teoria biologica. Non meno grave è l'ipoteca posta negli stessi anni, sempre sulla teoria biologica, da G.E. Stahl, medico e chimico dell'Università di Halle. Ci sono gli incontri mancati, nella storia, e qui ne registriamo uno, tra il vitalista Stahl e l'epigenista Wolff nell'ancor giovane università della Prussia, alla quale appartenevano entrambi: Stahl muore nel 1734, la lezione di Wolff sulla teoria della generazione è, come abbiamo ricordato, del 1759. La chimica in quegli anni apparteneva ancora alla medicina nella ripartizione delle competenze accademiche. Linneo scivola sul concetto di specie, Stahl su quello di combustione. La rivoluzione chimica di A.-L. Lavoisier, per cui la combustione non è separazione del flogisto, ma aggiunta dell'ossigeno al corpo che brucia, è diretta contro la teoria dei fluidi imponderabili, strettamente legata in Stahl a una teoria della vita di stampo animistico. E così il meccanicismo trionfa o crede di trionfare, tra Sette e Ottocento, tenendo una mano sui trattati di meccanica analitica - d'Alembert, Lagrange, Laplace -, e con l'altra mano indicando la bilancia, capace di pesare la materia con la pretesa di determinare oggettivamente l'essere, il reale. Biologia devota e vitalismo animistico finiscono con l'infliggere insieme una gran ferita a un movimento di idee partito da Harvey, assestatosi con Wolff in piena coerenza con la metodologia della rivoluzione scientifica, e culminato nella Critica del giudizio (1790) di I. Kant attraverso una profonda riflessione sul finalismo della natura vivente.

Il bisogno di epigenismo, che è bisogno di riflessione filosofica sul pensiero e sulla natura, sta per diventare acutissimo con G.L. Buffon e J.-B. Lamarck. Buffon è l'anti-Linneo: la sua lunga vita attraversa quasi tutto il secolo e i quarantaquattro volumi della Histoire naturelle, générale et particulière lo scavalcano, concludendosi dopo la morte dell'autore. Buffon ha il merito storico di aver trasformato il parigino Jardin des Plantes nel Musée d'histoire naturelle, un punto di riferimento dell'Europa scientifica. Scrive da saggista geniale e da intellettuale rangé, allineato o inquadrato, ovviamente tra i philosophes. È convinto che l'età della Terra sia molto maggiore di quanto ritenevano i contemporanei, e che il tempo funga da 'grande operaio della natura'. Le specie si modificano per influenza dell'ambiente e di ogni specie si modifica in tal modo il 'prototipo generale', che Buffon non ha difficoltà a riconoscere, pur non sapendo precisarne l'origine. Riceve così spiegazione l'antifinalismo di tante strutture: una per tutte, l'enorme e fragile becco del tucano. Lamarck è invece un grande e originale naturalista: la sua Histoire naturelle des animaux sans vertèbres è un classico della zoologia e appartiene al nuovo secolo. Si vuole ed è 'naturalista filosofo', ma come filosofo è ragionatore confuso, incoerente, spesso contraddittorio. Tutti i corpi organizzati del globo sono produzioni successive della natura 'con l'aiuto di un tempo sufficiente'. La natura ha piani di sviluppo e piani di degradazione, anzi di annientamento delle singole strutture. Ma anche l'ambiente agisce sugli organismi, modificandoli: non direttamente bensì attraverso il 'sentimento interno' che promuove l'uso degli organi. I piani della natura sono un piano solo, dal quale hanno

tratto origine tutti gl'individui viventi. Con Buffon e Lamarck la vita si dà un parametro nuovo e illuminante: la storicità. Ma l'espulsione dell'epigenesi e del concetto che più le è proprio, la virtualità reale, ma non spaziotemporale e dunque inosservabile, non riesce né all'uno né all'altro autore. Il trasformismo lamarckiano, anzi, ha anche una dichiarata radice epigenetica.

Sarà G. Cuvier a restituire alla teoria dell'epigenesi il diritto di emettere affermazioni prescrittive. Cuvier abbandona le specie di Linneo e le sostituisce con gli embranchements, i tipi zoologici. Lo segue K.E. von Baer, che riesce a isolare nel follicolo di Graaf l'ovocellula dei Mammiferi. Un tipo non si trasforma in un altro: ogni tipo è una struttura, structure, cioè un'unità correlata da una molteplicità di parti. Tra Le règne animal di Cuvier (1817), l'Embriologia comparata (1828) di von Baer, la prima edizione del darwiniano l'Origine delle specie (1859), edizione non ancora inquinata dall'influenza del delirante profeta di Jena, E. Haeckel, su Ch. Darwin, e l'Introduction à l'étude de la médecine expérimentale di C. Bernard (1865), si costituisce l'abbozzo di una teoria della vita, che in Bernard non esita a darsi il termine che finora era mancato: création, "creazione". La creazione di Bernard scavalca a ritroso il tipo di Cuvier, si apre all'attrattiva profonda delle proprietà e funzioni della vita, riscopre l'individuo dentro la classe ed esprime l'esigenza di un passaggio causale da ogni entità che sia un A - una proprietà o funzione rispetto a un'altra, un insieme classificatorio rispetto a un altro, un questo rispetto a un quello - a ogni entità che sia un B, diversa dalla precedente. Quale sia la causa del passaggio da A a B, se risieda nell'essere o nella natura, Bernard non dice.

Dopo Bernard si affievolisce la filosofia della vita, con le eccezioni dell'embriologo H. Driesch nell'area della ricerca biologica e, fuori di esse, del filosofo H. Bergson e dell'antropologo P. Teilhard de Chardin. La teoria dell'evoluzione si trasforma in evoluzionismo e quest'ultimo in monismo nell'opera di Haeckel, che assorbe la sottile riflessione evolutiva del primo Darwin - lo splendido capitolo dell'Origine delle specie sulla variazione correlata degli organi - nel programma dichiaratamente antilinneano di una natura che non ha bisogno del Dio creatore, perché crea direttamente da sé tutte le diversità che contiene. La biologia devota, dopo un secolo e mezzo, ha prodotto la propria antitesi. Il fisico E. Schrödinger potrebbe aver aperto una fase della biologia teorica, meglio forse teoretica, con la riflessione sul rapporto tra frequenze della meccanica statistica e ordine codificato della genetica, contenute nelle lezioni dublinesi del 1943, confluite nel saggio Che cos'è la vita? (1945), più volte ripubblicato. A questa fase vigilata, ma non reticente di riflessione, si ricollega la presente analisi. Veniamo ai concetti. La vita solleva quattro problemi sostanziali. Il primo è la sua esistenza. L'Universo è un 'Universo che comprende la vita' e, attraverso essa, comprende la corporeità umana e giunge al pensiero. La scienza odierna è diventata conoscenza alternativa: di tutto c'è il diverso. La prima, inattesa scoperta di diversità alternativa ha riguardato, nel 19° secolo, lo spazio euclideo e si è poi generalizzata. Anche la vita potrebbe non esserci stata, nel patrimonio dell'esistenza. Ma la vita fa da ponte con il pensiero, che rifiuta la casualità di sé stesso perché il caso non lo limita, non riuscendo a intaccare l'universalità prospettica e l'incondizionato movimento del pensare. È oggetto di analisi e di giudizio, il caso: e non sfugge alla cruda legge di un'alternativa possibile e pensabile. La vita umana è natura giunta a pensare, abbiamo detto. Formulare un'alternativa razionale alla casualità della vita è decisione che si ripercuote sull'Universo, sull'esistenza. Il secondo problema sollevato dalla vita è l'unità del molteplice. All'accanto della geometria, al dopo della meccanica, si aggiunge la correlazione, in forma di struttura o di programma, e dunque la simultaneità della morfofisiologia. Questo problema ha subito un brusco arricchimento di evidenza. Quando il vecchio J.S. Bach improvvisò al fortepiano una fuga a cinque voci per Federico II, fu - commenta l'informatico D. Hofstadter (1979) - come se giocasse a occhi bendati sessanta partite di scacchi, vincendole tutte. Eppure la situazione accennata è poca cosa rispetto al genoma umano: un pianoforte con 100.000 geni e 3000 megabasi, ciascuna composta di un milione di basi elementari. Tre miliardi di tasti in uno strumento che, dopo aver posto in essere le correlazioni spaziali dello sviluppo e della forma consolidata, deve provvedere ai ritmi periodici della funzionalità organica,

disseminati in entità cellulari innumerevoli. In quale iperspazio di simultaneità va inserito un insieme cosiffatto, e quale fattore ne coordina l'azione? Ancora, la vita è funzionale e ogni funzione dipende da un'altissima complessità di mediazioni, di passaggi. Ma, all'inizio e al termine dell'analisi, il quesito sulla funzionalità è il seguente: si geometrizza o no la funzione, è sufficiente o no il modello dell'uomo-macchina? E nel caso che sia insufficiente, come spiegare una funzione, se non partendo da una 'proprietà' - termine di Bernard - della vita? E se la proprietà supera la spazialità, qual è la dimensione della natura alla quale appartiene? Estensione e temporalità ci dicono che la natura è 'accanto', 'dopo' e 'insieme'. Che cos'altro ci dice la funzionalità della vita sulla costituzione dell'Universo nel quale viviamo?

Infine, c'è la vita come storia, l'evoluzione. Un primo fatto: la vita che è, non sempre è stata, e la vita che è stata, non sempre è. E un secondo fatto: la variabilità della vita in tutti i raggruppamenti tassonomici. La differenza con la macchina, persistente, soggetta a logorio ma non a cambiamento, diventa radicale. E dire che la macchina ha dietro di sé la potenza del pensiero umano, la vita sembra non aver alcunché. È lecito, ha fondamento pensare l'evoluzione come macroepigenesi? È plausibile porre un grumo denso e ricchissimo di possibilità, per l'appunto evolutive, all'inizio del viaggio della vita, sulla Terra e forse altrove? Quest'evoluzione è pensabile: il pensiero si trova a ragionare sull'ieri e sul domani come sull'oggi, conservando la propria invarianza rispetto al tempo e interrogandosi sul rapporto fra permanenza e trasformazione, in questo caso evoluzione, cioè fra essere e mondo.

Un altro scenario si delinea, se non si ammette il postulato di una macroepigenesi: l'evoluzionismo sopravviene a spiegare l'evoluzione. Il grumo iniziale di virtualità, per l'evoluzionismo, non c'è mai stato. Di volta in volta la vita si è fatta senza premesse, e qualcosa di diverso a sua volta prodotto dal caso - l'ambiente, la competizione per la sopravvivenza - ha scelto tra le offerte casuali della vita. Ma l'evoluzionismo così concepito non è pensabile, perché il pensiero continuerebbe a supporre che l'accaduto qui e ora sarebbe comunque potuto esistere ovunque e sempre. Una natura priva di precondizioni sarebbe da pensare tutta quanta all'opposto di quel che fa il pensiero, quando progetta e quando ragiona. E non basta. Il caso e il cambiamento casuale diventerebbero leggi, invarianti, in quanto affermazioni razionali. Il caso come evento si trasformerebbe o tenterebbe di trasformarsi nel caso come principio, rinunciando alla temporalità e occasionalità che gli sono connaturate. Il dilemma della razionalità scientifica, che abbia affrontato il problema dell'evoluzione, è ormai palese. Una via porta dal fatto evolutivo alla legalità che lo condiziona, anzi lo innerva. Legalità che si accorda con una causalità non temporale: di tutte le diversità interne alla vita, ma anche di un Universo che contiene una vita la quale, nell'uomo, fa da tramite al pensiero. L'altra via porta dal fatto evolutivo a eventi circoscritti, temporali e solo fortuitamente ripetibili. La legge che tende a identificarsi con la creazione; l'evento che non può non assimilarsi al caso. L'opzione dilemmatica del pensiero, tra evoluzionismo e creazione, acquista l'irrecusabilità delle premesse razionali da cui deriva.

La creazione che è giunta anche storicamente ad affiancarsi al termine evoluzione, quando si è parlato da parte di filosofi e scienziati di 'evoluzione creatrice', per quanto s'è detto dev'essere considerata un momento costitutivo, strutturale del processo evolutivo. La sua traccia dev'essere cercata nel grumo iniziale della vita. Inoltre, per la genesi che non può essere casuale di una vita che pensa, deve trovarsi traccia dell'atto creativo anche nel grumo iniziale del mondo. Postavi da quella realtà atemporale, l'essere, con cui continuamente dialoga il pensiero. E che, per stare all'origine dell'Universo delle esistenze, per averlo presumibilmente concepito, voluto e orientato, mostra di avere in sé tutta la ricchezza dell'evoluzione e altra ancora di tanto maggiore, la ricchezza del possibile non esistente, in aggiunta alla forza di un creare originario e incondizionato.

Evoluzione

di **Ernst Mayr**

Evoluzione

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) fu il primo a sviluppare, all'inizio del XIX sec., una teoria concreta dell'evoluzione graduale, basata sull'eredità dei caratteri acquisiti e sulla tendenza naturale degli organismi ad andare verso una maggiore complessità. Il concetto di 'evoluzione' si impose però solo dopo la pubblicazione nel 1859 dell'opera *On the origin of species* di Charles Darwin (1809-1882), in cui lo scienziato teorizzò il meccanismo della 'selezione naturale'. La teoria dell'evoluzione ha finalmente consentito di sviluppare una concezione unitaria di tutti gli organismi viventi e più di ogni altro concetto scientifico ha contribuito alla comprensione dell'uomo. Il termine evoluzione implica un mutamento graduale, generalmente orientato in una determinata direzione. Più precisamente, l'evoluzione biologica si definisce come 'mutamento nella diversità e adattamento di popolazioni di organismi'. Essa riguarda tutti gli aspetti degli organismi, ossia strutture, percorsi di sviluppo, funzioni, specie ed ecosistemi interagenti.

Quando Lamarck e Darwin proposero le loro idee, si parlava di 'teoria' dell'evoluzione percepita, dunque, nel suo carattere ancora ipotetico. Oggi l'evoluzione è invece un dato assolutamente certo, quanto il fatto che la Terra gira intorno al Sole o che la Terra è sferica e non piatta. Le prove a favore dell'evoluzione sono varie e tutte schiaccianti: tra queste, per esempio, le serie di fossili incluse in strati geologici accuratamente datati mediante precisi metodi di misurazione della radioattività. L'evoluzione è anche comprovata dallo studio del fenomeno dell'ereditarietà, che ci ha insegnato che a ogni generazione si forma un nuovo assortimento di genotipi, e dalle ricerche di biologia molecolare, che hanno consentito la ricostruzione di mutamenti succedutisi nel tempo in determinate molecole, mutamenti cui hanno fatto riscontro quelli di certe caratteristiche strutturali, scoperti da anatomisti e tassonomisti. Vi sono comunque alcuni specifici problemi evolutivi che devono ancora essere risolti e generano controversie anche aspre; tuttavia queste controversie non mettono assolutamente in discussione l'evoluzione come dato di fatto.

È stato a partire dagli anni Quaranta del XX sec. che le posizioni, precedentemente avversate, dei biologi evolutivi hanno ricevuto un ampio consenso, confluendo in quella che Julian Huxley ha chiamato la 'sintesi evolutiva', che costituisce ancora oggi il quadro concettuale della biologia evuzionista. L'evoluzione, secondo la teoria sintetica, è provocata dalla produzione incessante di variazione genetica, attraverso processi casuali, e dal diverso grado di sopravvivenza e di riproduzione dei nuovi individui, geneticamente unici, prodotti da questo processo. Il successo riproduttivo differenziale degli individui è ciò che Darwin ha chiamato 'selezione naturale'.

Il processo di selezione ha comunque limiti, che derivano soprattutto dalla precedente storia evolutiva degli organismi. Questi infatti sono, a ogni livello, dal genotipo al fenotipo, sistemi altamente integrati, per cui ogni cambiamento si riflette su tutte le parti del sistema. Cambiamenti drastici sono quindi esclusi dal consueto corso dell'evoluzione, che sulla normale scala temporale della microevoluzione sarà lento e graduale.

sommario

1. Aspetti dell'evoluzione biologica. 2. Limiti all'efficacia della selezione naturale. 3. Estinzione. 4. Selezione sessuale e altruismo. 5. Macroevoluzione. 6. L'origine evolutiva di nuove strutture. 7. Il futuro della ricerca nel campo dell'evoluzione. □ Bibliografia.

1. Aspetti dell'evoluzione biologica

I due principali problemi dell'evoluzione sono la spiegazione dell'origine della grande varietà di organismi sulla Terra e la spiegazione degli adattamenti reciproci fra organismi e dell'adattamento degli organismi al mondo in cui vivono. Tutti gli altri aspetti dell'evoluzione rientrano nell'ambito di queste due problematiche.

Diversità

Prima di Darwin, la grande varietà degli organismi veniva spiegata come prodotto della creazione divina o come risultato dell'origine istantanea e spontanea di nuovi tipi. Secondo questa concezione saltazionista, le specie si moltiplicherebbero attraverso l'improvvisa comparsa di singoli individui che rappresenterebbero una nuova specie, un nuovo genere o una nuova categoria superiore.

La spiegazione fornita da Darwin per la moltiplicazione delle specie era fundamentalmente diversa. Secondo Darwin le specie erano prodotte attraverso la modificazione graduale di popolazioni. Anche se questo processo graduale è di gran lunga il più comune processo di speciazione, notiamo che casi di speciazione istantanea esistono, in particolare fra le piante, e sono prodotti da duplicazione cromosomica in specie ibride (allopoliploidia) e da altri processi cromosomici. Il verificarsi di questa speciazione istantanea, comunque, non sembra avere un gran significato evolutivo.

Una condizione imprescindibile per comprendere la speciazione è aver capito la natura delle specie biologiche. Darwin introdusse il concetto di 'specie di popolazioni', secondo cui le specie sono aggregati di popolazioni, isolati dal punto di vista riproduttivo da altri aggregati consimili.

L'isolamento riproduttivo è attuato dai cosiddetti 'meccanismi di isolamento' (come le barriere di sterilità o le incompatibilità comportamentali); tali meccanismi sono responsabili della discontinuità fra specie che condividono le stesse aree geografiche. Il problema della speciazione è come possa una tale discontinuità evolvere gradualmente. Nella maggioranza dei casi, questo processo si verifica a causa dell'isolamento geografico delle popolazioni e della loro conseguente divergenza genetica.

Questo processo si chiama 'speciazione geografica' o 'allopatica' e può avvenire in due modi. Nel primo caso, le popolazioni che originariamente vivevano in contatto reciproco vengono separate da una barriera sorta in un secondo tempo (un braccio di mare o una discontinuità nella vegetazione). Mutazioni, processi stocastici e fattori di selezione saranno diversi nei due tronconi separati della specie originaria (essendo ogni scambio di geni fra di essi impedito dalla barriera geografica) e a tempo debito le due popolazioni figlie saranno sufficientemente diverse da comportarsi, l'una nei confronti dell'altra, come fossero due specie distinte. Nel secondo caso, una popolazione fondatrice si stabilisce oltre i confini del territorio originario della specie. Questa nuova popolazione, fondata da una singola femmina fecondata oppure da pochi individui, conterrà soltanto poche e spesso insolite combinazioni dei geni della popolazione madre e sarà esposta a un nuovo insieme di pressioni di selezione. Una tale popolazione, quindi, viene modificata geneticamente in maniera alquanto drastica e può speciare rapidamente. Per di più una siffatta popolazione fondatrice, a causa della sua limitata base genetica e della drastica ristrutturazione genetica che subisce, risulta particolarmente adatta a dare origine a nuove linee evolutive.

La teoria della discendenza comune possiede uno straordinario potere esplicativo ed è quindi stata adottata da botanici e zoologi con grande entusiasmo. Essa spiega le ragioni dell'esistenza della **gerarchia linneana**, le somiglianze anatomiche fra organismi appartenenti allo stesso tipo morfologico e la natura delle somiglianze fra le strutture molecolari di organismi più o meno strettamente imparentati. In base a questa teoria ci si aspetterebbe una completa continuità fra tutti i taxa di organismi. L'evoluzionista, a dire il vero, è convinto che ci sia stata una tale continuità, e che le piccole e grandi lacune che ora si riscontrano fra molti taxa siano dovute al fatto che diverse specie si sono estinte. Che una tale estinzione abbia effettivamente avuto luogo è documentato nei più recenti strati geologici, che contengono probanti reperti fossili. Tuttavia non è sempre possibile trovare anelli

mancanti tra i taxa: l'evoluzione avviene spesso in modo rapido e su popolazioni piccole e isolate, così che è estremamente difficile ritrovare tracce fossili del processo. Tuttavia, non ogni filogenesi è stata divergente. Per esempio, nelle piante l'ibridazione può talvolta portare a nuove specie e attualmente si dispone di molte prove del fatto che gli eucarioti abbiano avuto origine da una simbiosi fra linee di procarioti preesistenti.

Adattamento e selezione naturale

La teoria della selezione naturale di Darwin aveva come obiettivo una spiegazione in termini naturali dell'adattamento e dell'armonia complessiva del mondo vivente. Il procedimento logico di Darwin era il seguente: esiste una grande sovrapproduzione di individui a ogni generazione, ma, dal momento che le risorse naturali sono limitate, soltanto una piccolissima percentuale dei membri di ogni generazione può sopravvivere. In secondo luogo, tutti i nati si distinguono l'uno dall'altro per quel che riguarda il patrimonio genetico e quindi, almeno in linea di principio, differiscono per quel che riguarda il rispettivo adattamento all'ambiente comune e l'abilità di competere con i propri simili. In terzo luogo, le cause delle differenze nelle capacità di adattamento sono in parte ereditarie. Ne consegue che gli individui dotati delle maggiori capacità di adattamento hanno maggiori possibilità di sopravvivere e di riprodursi. In virtù di questa sopravvivenza non casuale vi sarà un mutamento continuo nel mondo vivente, in altre parole vi sarà evoluzione.

La selezione naturale avviene in due stadi: nel primo si verificano i processi attraverso cui si genera la moltitudine di individui che nel secondo stadio saranno esposti alla selezione naturale. Dato che ognuno di questi individui è unico dal punto di vista genetico, si può anche dire che il primo passo della selezione naturale consiste nella produzione di variazione genetica, attraverso i diversi meccanismi di **ricombinazione genica** casuale che avvengono durante la riproduzione sessuale. In questo modo la variazione prodotta è pressoché illimitata. Con la produzione di uno zigote – un uovo fecondato – comincia il secondo stadio del processo di selezione naturale. Da questo momento in poi la buona qualità del nuovo individuo è costantemente messa alla prova, dallo stadio di larva (o di embrione) fino all'età adulta e al periodo riproduttivo. Solo gli individui più efficienti nel far fronte alle avversità dell'ambiente e agli scontri con gli altri membri della stessa specie sopravvivranno fino all'età della riproduzione e si riprodurranno con successo, in relazione al patrimonio genetico di ogni individuo.

La differenza fondamentale fra il primo e il secondo stadio della selezione naturale dovrebbe ora essere chiara: nel primo, quello della produzione di variazione genetica, ogni evento è casuale; nel secondo, quello della sopravvivenza e della riproduzione differenziali, il caso svolge un ruolo di gran lunga minore e il successo dell'individuo è in larga misura determinato dalle sue caratteristiche genetiche. Ciò rende anche evidente come il bersaglio della selezione sia l'individuo. È l'individuo che sopravvive o meno, che si riproduce con successo oppure no. Può darsi che un singolo gene sia responsabile della superiorità o dell'inferiorità di un individuo, ma ciò non toglie che sia l'individuo nel suo insieme, o, più correttamente, il suo **fenotipo**, il bersaglio effettivo della selezione.

Evidentemente nessun individuo può contribuire al pool genetico della generazione successiva se non sopravvive fino all'età della riproduzione; il tasso di mortalità fra il momento della fecondazione dello zigote e l'età riproduttiva è molto alto. Dato che ogni individuo, nelle specie che si riproducono sessualmente, è diverso da tutti gli altri membri della popolazione cui appartiene, in media differirà dagli altri per numerose proprietà. Gran parte della mortalità fra il momento della fecondazione e l'età adulta è dovuta all'eliminazione di individui (zigoti) che difettano dell'una o dell'altra capacità adattativa o le posseggono in misura non adeguata. Non tutta la selezione è di questo tipo negativo: la selezione naturale non solo colpisce **genotipi** inferiori, ma favorisce anche la sopravvivenza e la riproduzione di genotipi superiori. Poiché questi individui favoriti sono il risultato di una ricombinazione genica che si verifica durante la meiosi, la selezione naturale è un processo creativo

che dà come risultato l'adattabilità degli individui.

L'adattamento non è un fatto accidentale, ma il risultato di un processo di selezione che ha ulteriormente perfezionato le primitive versioni dei tratti adattativi presenti nell'organismo attualmente vivente. Dal momento che il bersaglio della selezione è l'individuo nel suo complesso, esso è considerato ben adattato se riesce ad affermarsi nel corso del processo di selezione. Ciascuna componente del fenotipo non viene sottoposta alla selezione separatamente, ma solo in quanto parte dell'intero fenotipo; per questo motivo non è necessario che singoli aspetti del fenotipo siano perfetti, fintantoché il fenotipo nel suo insieme risulti ben adattato.

Gli eventi evolutivi più importanti che intervengono nel processo di adattamento sono gli spostamenti di certi organismi in nuove nicchie o in nuove zone adattative. Quando gli antenati dei primi Anfibi emersero dall'acqua, non erano affatto perfettamente adattati alla vita sulla terraferma, ma possedevano certe strutture, come i polmoni, uno scheletro interno, estremità che consentivano loro di camminare ecc., che costituivano preadattamenti alla vita sulla terraferma. Ciò dimostra che alcune strutture o altre caratteristiche di un organismo, oltre a costituire adattamenti al particolare ambiente in cui l'organismo vive in quel momento, possono anche assumere il ruolo di preadattamenti quando l'organismo in questione si sposta in una zona adattativa diversa.

Malgrado la casualità del processo di selezione naturale, gli organismi che vivono in un ambiente più o meno stabile sono, in genere, ragionevolmente ben adattati. Quando l'evoluzionista studia un organismo, cerca di ricostruire le forze selettive che hanno portato alla formazione delle sue diverse caratteristiche. Questa strategia di ricerca ha conseguito straordinari successi e ha permesso di capire molte caratteristiche che prima non si riuscivano a spiegare. Tuttavia, dal momento che il bersaglio della selezione è l'organismo nel suo insieme, sarebbe un errore insistere sul fatto che ogni singola caratteristica di un organismo debba possedere un proprio valore adattativo.

Di fronte alla varietà possibile degli adattamenti, come definirne con certezza il valore in termini di selezione? Il contributo relativo dell'individuo (in termini di prole) alla generazione successiva fornisce in molti casi una misura adeguata, ma esistono eventi casuali (un fulmine che colpisce un individuo e non il fratello) che nulla hanno a che fare con l'adattamento. L'adattamento è stato quindi ridefinito in termini di 'tendenza' a sopravvivere e a riprodursi con successo. È la 'speranza' (intesa in senso statistico) in questo successo, fatti salvi tutti gli incidenti e le evenienze improbabili, che misura il grado di adattamento.

2. Limiti all'efficacia della selezione naturale

Esistono limiti severi all'efficacia della selezione, che le impediscono di produrre adattamenti 'perfetti'. Le ragioni di questa limitazione sono diverse. La prima è il potenziale del genotipo, cioè le possibilità concesse dall'effettiva organizzazione genetica di un organismo. Per esempio, nei Mammiferi le dimensioni non possono scendere al di sotto di un certo limite e la selezione, per quanto forte, non è riuscita a produrre Mammiferi più piccoli del toporagno nano. Si verificano poi alcuni processi casuali da cui dipende gran parte della sopravvivenza e della riproduzione differenziali in una popolazione. Le combinazioni genetiche casuali prodotte nei processi riproduttivi, anche se potenzialmente favorevoli, sono spesso distrutte da forze ambientali che agiscono indiscriminatamente, come alluvioni, terremoti, eruzioni vulcaniche, senza che la selezione naturale abbia l'opportunità di favorire questi genotipi.

La selezione, inoltre, non può agire frequentemente sulle diverse risposte che gli organismi possono dare ai problemi posti dall'ambiente, perché è l'effettiva struttura dell'organismo che spesso determina la soluzione adottata. Ogni evoluzione rappresenta un diverso compromesso fra i requisiti necessari per la sopravvivenza e la struttura preesistente, che restringe notevolmente le possibilità di evoluzione futura. Se l'evoluzione ha prodotto un organismo molto flessibile nei comportamenti

fenotipici (come l'uomo, capace di adattamenti fisiologici a diversi ambienti), ciò riduce la forza di una pressione selettiva avversa. La selezione naturale, ovviamente, interviene anche in questo fenomeno, dal momento che la capacità di adattamento non genetico è sotto stretto controllo genetico. Può anche succedere che una popolazione che si sposti in un nuovo ambiente con caratteristiche specifiche acquisisca, con la selezione, geni che rinforzano e alla fine rimpiazzano in larga misura la capacità di adattamento non genetico.

La selezione è inoltre vincolata alle interazioni tra le diverse componenti del morfotipo, le quali non sono indipendenti l'una dall'altra. In particolare, il processo di sviluppo individuale è limitato da queste interazioni e gli organismi rappresentano compromessi fra richieste contrastanti. Ogni cambiamento di zona adattativa lascia un residuo di caratteristiche morfologiche che costituiscono, in effetti, un impedimento. Per questo il processo di sviluppo sembra tortuoso e non ottimale: l'alta integrazione del sistema non permette scorciatoie. Anche l'organizzazione del genoma costituisce un limite al potere della selezione. Esistono infatti diverse classi funzionali di geni, e molti di essi sono organizzati in sistemi funzionali, che per molti versi agiscono all'unisono. Tuttavia, questo è forse il settore più controverso della biologia evolutiva, poiché sussiste ancora incertezza a proposito dell'effettiva organizzazione del genotipo. Tutto ciò che si apprenderà sulla struttura del genotipo darà informazioni fondamentali sul modo in cui opera l'evoluzione; nessun altro tipo di ricerca può fare altrettanto.

3. Estinzione

Alla moltiplicazione delle specie (speciazione) si contrappone l'estinzione. I problemi più importanti riguardo a questo fenomeno concernono in primo luogo le sue cause; in secondo luogo, ci si interroga se l'estinzione sia un processo continuo o se invece si verifichi in brevi periodi caratterizzati da eventi catastrofici.

Rispetto alla seconda questione, sappiamo che l'estinzione si registra in tutte le epoche, a causa della competizione fra specie diverse e dei lenti cambiamenti nelle faune e nelle flore, cui alcune specie sono incapaci di far fronte. Ci sono stati però alcuni periodi di estinzione catastrofici, il meglio documentato tra questi è il periodo di transizione dal Cretaceo al Terziario, circa 75 milioni di anni fa. Possediamo validi indizi del fatto che la Terra, in quell'epoca, fu colpita da un asteroide, che probabilmente produsse una nuvola di polvere così densa da dar luogo a un temporaneo oscuramento dell'atmosfera e a un letale raffreddamento della superficie terrestre. Molti gruppi di organismi, come, per esempio, i dinosauri, soccomberono a questo evento, mentre altri, come i Mammiferi, sopravvissero e, per un certo periodo, furono sottoposti a una notevole quantità di radiazioni nel nuovo ambiente.

4. Selezione sessuale e altruismo

La selezione potrebbe portare a una maggiore probabilità di sopravvivenza, determinata dal migliore adattamento all'ambiente. Questo miglior adattamento comprenderebbe tutti gli aspetti di una maggiore efficienza fisiologica, come la capacità di affrontare con successo predatori e rivali o una particolare flessibilità comportamentale in situazioni di emergenza. Tuttavia non sempre la selezione porta a un miglior adattamento: può darsi che un individuo fornisca un maggior contributo di geni alla generazione successiva semplicemente perché ha più successo nel riprodursi. Darwin chiamò questo tipo di selezione 'selezione sessuale': qualsiasi carattere maschile che porti a un maggior successo riproduttivo, per esempio la capacità di fecondare più femmine, sarà automaticamente favorito dalla selezione, a meno che non sia contrastato da un qualche attributo avverso. Certi caratteri sessuali secondari maschili, come le penne degli uccelli del paradiso (*Paradisea raggiana*),

sono esempi di fattori di selezione sessuale, ma anche molti aspetti del comportamento riproduttivo, in particolar modo dei maschi, rientrano in questa categoria. Al processo di selezione sessuale contribuisce la tendenza delle femmine a non accettare indiscriminatamente qualsiasi maschio come partner sessuale e mostrare ben definite preferenze.

Nel caso del comportamento sessuale è particolarmente facile constatare che la selezione è egoista, il che rappresenta una necessità quasi inevitabile, considerato che il bersaglio della selezione è l'individuo. Si pone dunque la questione della spiegazione dei comportamenti altruistici alla luce della selezione naturale: perché un individuo dovrebbe fare dei sacrifici o correre dei rischi per procurare un vantaggio riproduttivo a un altro? È stato mostrato che l'aiuto a parenti stretti è in effetti favorito dalla selezione naturale, perché gli individui strettamente imparentati hanno, in parte, lo stesso genotipo: se un individuo contribuisce alla sopravvivenza dei propri congiunti, in effetti egli favorisce la sopravvivenza del proprio genotipo ('selezione di parentela'). Che un tale altruismo fra parenti esista risulta evidente dal comportamento di molti individui nei confronti dei coniugi e dei figli; spesso però anche nei confronti di parenti più lontani viene adottato un comportamento altruista, per esempio emettendo segnali d'allarme. Ancor più interessanti sono i casi di altruismo reciproco, come quelli osservati, per esempio, fra i babbuini: un individuo ne aiuta un altro, il quale, a sua volta, ricambia il favore in una diversa occasione. Il progresso fondamentale nell'etica umana deve essersi verificato quando, per la prima volta, un individuo ha dimostrato altruismo nei confronti di persone non legate a lui da vincoli di parentela.

Alcuni autori hanno anche sostenuto che esista una 'selezione di specie', quando le specie appartenenti a una linea filetica speciano più rapidamente di quelle di un'altra linea. Di fronte all'estinzione la linea più ricca di specie avrebbe una maggiore probabilità di sopravvivere dell'altra linea. In media questo può, effettivamente, essere vero, anche se per indicare questo processo potrebbe essere più adatta l'espressione 'selezione di speciazione'; inoltre, tutte le caratteristiche che favoriscono una rapida speciazione (capacità di diffusione e di colonizzazione, tendenza all'acquisizione di meccanismi di isolamento, ecc.) sono basate sulle proprietà genetiche degli individui. Pertanto anche questo tipo di selezione di specie si fonda sulla selezione individuale.

5. Macroevoluzione

I fenomeni evolutivi possono essere divisi in due categorie: la microevoluzione e la macroevoluzione. La microevoluzione concerne la variazione nelle popolazioni e la speciazione: in breve tutti i fenomeni e i processi che avvengono al livello e al di sotto del livello della specie. La macroevoluzione riguarda i processi che si verificano al di sopra del livello della specie, in particolare l'origine di nuovi taxa superiori, l'invasione di nuove zone adattative e l'acquisizione di nuove caratteristiche evolutive. La relazione fra micro- e macroevoluzione è stata oggetto di notevoli discussioni e controversie. Le incertezze al riguardo possono essere in buona misura chiarite tenendo presente il fatto che tutti gli eventi macroevolutivi hanno luogo all'interno di popolazioni e nel genotipo di singoli individui e quindi sono sempre, contemporaneamente, processi microevolutivi. Tuttavia, esiste una netta differenza fra macro- e microevoluzione a livello fenotipico e quindi i fenomeni macroevolutivi richiedono ipotesi e modelli specifici. Gli eventi macroevolutivi non possono essere semplicemente ricondotti nell'ambito della microevoluzione e sono state elaborate valide generalizzazioni riguardanti la macroevoluzione, senza dover analizzare mutamenti correlati nelle frequenze geniche. Questo atteggiamento è coerente con la definizione moderna di evoluzione, secondo cui essa consiste in un mutamento di caratteristiche adattative e in una diversificazione, piuttosto che in un mutamento di frequenze geniche.

La macroevoluzione è un campo di ricerca autonomo nell'ambito degli studi sull'evoluzione, frutto del lavoro dei paleontologi e dei tassonomisti. Le ricerche dei genetisti, effettuate all'interno delle

popolazioni, consentono solo deboli inferenze circa i processi macroevolutivi, o per lo meno così è stato finora. Si spera che le analisi della struttura del DNA del genotipo, fatte dai biologi molecolari, portino verso una comprensione della macroevoluzione più approfondita di quella raggiunta attraverso gli studi dei paleontologi e dei tassonomisti.

6. L'origine evolutiva di nuove strutture

Una delle obiezioni principali alla teoria darwiniana riguarda l'acquisizione di nuove caratteristiche evolutive attraverso un processo graduale. Negli stadi iniziali, infatti, le nuove strutture (come per es., le ali degli Uccelli) non danno alcun vantaggio selettivo. Darwin faceva notare che l'acquisizione di nuove caratteristiche evolutive poteva dipendere da due distinti processi. Il primo consiste in una 'intensificazione di funzione', come nel caso della trasformazione delle estremità anteriori dei Mammiferi in ali (pipistrelli), pale (talpe), pinne (Cetacei), zampe (antilopi) o braccia (Primati). L'altro processo in cui possono avere origine nuove strutture evolutive è attraverso un mutamento di funzione. In base a questo principio un tale percorso per l'acquisizione di una nuova caratteristica evolutiva è disponibile quando un organo o una struttura possono svolgere simultaneamente due funzioni. Ciò è vero per quel che riguarda le estremità anteriori dell'antenato degli Uccelli, che servivano sia per la locomozione sia per planare, o per quel che riguarda le antenne dei Crostacei Cladoceri, che funzionano sia come organi sensori sia come 'pagaie'. Nel caso di un mutamento di funzione di questo tipo, una struttura già completamente formata può mettersi al servizio di una nuova funzione.

7. Il futuro della ricerca nel campo dell'evoluzione

Malgrado le conoscenze raggiunte a partire da Darwin in poi, sarebbe prematuro pensare che ogni aspetto dell'evoluzione sia stato chiarito. Benché l'impalcatura teorica fondamentale del darwinismo sia ragionevolmente sicura, permangono enormi vuoti nella comprensione di singoli fenomeni: non sappiamo ancora quanto siano importanti alcune forme di speciazione diverse da quella geografica (allopatrica) e da quella per **poliploidia**; gli esatti dettagli riguardo all'origine della vita restano inspiegati; le affinità tra alcuni importanti gruppi principali di animali e piante non sono stati a oggi identificati; le ragioni della stasi evolutiva di tante specie continuano a costituire un problema. L'aspetto di gran lunga meno compreso del processo evolutivo è il ruolo svolto dalla struttura del genotipo: quale funzione svolgono i mutamenti del genotipo durante la speciazione peripatrica rapida? Qual è il corrispettivo genotipico dei vincoli nello sviluppo? Qual è l'esatta natura dei cosiddetti 'geni regolatori' e quanti tipi ne esistono? In che modo il comportamento agisce come forza selettiva? Quale relazione esiste fra speciazione e struttura di una popolazione, in particolare per quel che riguarda la tendenza a diffondersi? Questa è solo una piccola parte dei numerosi problemi non ancora risolti. L'impostazione in termini evolutivi ha arricchito molto tutte le branche della biologia, dato che nessuna struttura, nessun comportamento, nessuna forma di adattamento, nessun tipo di distribuzione si possono pienamente comprendere finché la relativa storia evolutiva non sia stata chiarita. È questo stato di cose che sancisce la validità dell'affermazione di Theodosius G. Dobzhansky: nulla ha senso in biologia se non alla luce dell'evoluzione.

Selezione

Enciclopedia del Novecento (1982)

di John M. Thoday

SOMMARIO: 1. Introduzione. □ 2. Tipi di selezione. □ 3. Selezione naturale e artificiale e idoneità biologica. □ 4. Selezione in un singolo locus genico. □ 5. Polimorfismo: a) esempi di polimorfismi transeunti; b) esempi di polimorfismi che dipendono dalla frequenza. □ 6. La selezione in condizioni multigeniche: a) selezione direttiva e variabili continue; b) selezione stabilizzante; c) selezione diversificante. □ Bibliografia.

1. Introduzione.

Il concetto di selezione comparve per la prima volta con Empedocle di Agrigento: nel tentativo di spiegare sia la genesi della vita, sia l'organizzazione e l'adattamento degli organismi, questi postulò che la vita si fosse originata nel fango per sviluppo spontaneo di tutti i diversi possibili tipi di arti, tronchi e teste. Successivamente arti, tronchi e teste si sarebbero uniti a caso costituendo una gran varietà di organismi, alcuni vitali e altri no: quelli vitali sarebbero stati in grado di sopravvivere mentre gli altri sarebbero stati eliminati. Empedocle spiegava così l'organizzazione dei sopravvissuti attraverso la selezione naturale e l'incapacità di riprodursi di quelli male organizzati, nonché, incidentalmente, l'origine di alcuni mostri mitologici.

Il concetto di selezione naturale divenne importante solo quando, verso la metà del XIX secolo, Ch. Darwin e A. R. Wallace pubblicarono le loro opere fondamentali sull'evoluzione (v. evoluzione). La teoria dell'evoluzione però esisteva già da tempo: il nonno di Darwin, E. Darwin, e in seguito J.-B. de Lamarck avevano con chiarezza ipotizzato che le specie si fossero originate attraverso la discendenza per modificazioni successive, ma non era stata avanzata alcuna ipotesi, tranne quella di Lamarck e altre a essa collegate, sul meccanismo che poteva determinare tali modificazioni. Darwin e Wallace compresero entrambi che, se esistevano variazioni ereditabili, queste dovevano influenzare le probabilità dei vari organismi di contribuire alle future generazioni. Questo processo, per mezzo del quale la riproduzione differenziale di organismi con patrimonio genetico diverso porta a una modificazione delle caratteristiche genetiche di una popolazione, è fondamentalmente ciò che noi chiamiamo selezione.

Nè Darwin nè Wallace proposero una spiegazione per l'insorgere delle variazioni sulle quali dovrebbe operare la selezione; capirono però che dal momento che gli organismi sono in grado di riprodursi in numero maggiore di quanto può essere tollerato dalle risorse ambientali, deve esistere una qualche forma di eliminazione. Da ciò deriva che, se esiste una variazione genetica di ciò che noi chiamiamo idoneità biologica (fitness), allora la riproduzione differenziale può condurre a una modificazione delle caratteristiche genetiche di una popolazione.

Lo stesso Darwin, incapace di scoprire l'origine delle variazioni sulle quali la selezione può operare, divenne in seguito sostanzialmente un lamarckiano e suppose che una delle cause delle variazioni ereditabili fosse da ricercarsi nelle conseguenze dell'uso o del disuso delle capacità dell'organismo, conseguenze che, se sono ereditabili, possono determinare la comparsa di una progenie meglio adattata rispetto ai genitori. Darwin però suppose anche che negli organismi vi fossero fonti di modificazioni delle caratteristiche ereditabili che "nella nostra ignoranza chiamiamo spontanee", modificazioni che oggi indichiamo con il termine di mutazioni. Darwin propose quindi i due principi fondamentali della moderna teoria dell'evoluzione che, negando la possibilità di ereditare gli effetti dell'uso e del disuso, ma ammettendo la variazione per mutazione e la riproduzione differenziale delle

varie forme originate per mutazione, spiega appunto come la selezione naturale sia in grado di determinare quali forme mutanti sopravviveranno con maggiore frequenza. Da allora molte ricerche sono state condotte sulla selezione e sui suoi effetti oltre che sulla mutazione, sulla sua frequenza e sui vari suoi tipi. In alcuni casi si è trattato di analisi teoriche e matematiche, in altri di esperimenti di laboratorio o di esami di popolazioni naturali; ma oltre a ciò una grande massa di informazioni si è ottenuta dalla genetica applicata all'allevamento delle piante e degli animali, settori nei quali viene estesamente impiegata la selezione artificiale invece di quella naturale.

2. Tipi di selezione.

Lo stesso Darwin aveva già identificato una selezione naturale, una artificiale e un terzo tipo, intermedio fra i due precedenti, attuato inconsapevolmente dall'uomo, il quale, anche quando non sta deliberatamente selezionando in vista di un certo fine, può, senza rendersene conto, influire, favorevolmente o sfavorevolmente, sui suoi raccolti coltivando campioni non casuali. Un esempio di selezione inconsapevole e sfavorevole si è verificato nel passato nelle foreste, quando i boscaioli abbattevano gli alberi che fornivano il migliore legname lasciando che la foresta si riproducesse naturalmente con quegli alberi che essi avevano di fatto rifiutati; un procedimento di questo tipo, ripetuto per varie generazioni, può provocare lo scadimento della qualità del legname. Un altro esempio di selezione inconsapevole e sfavorevole è fornito dalle conseguenze del trattamento delle erbe da pascolo da parte di coloro che le coltivano per raccogliere i semi da mettere in commercio per la semina di nuovi pascoli. Gli agricoltori richiedono erbe con molte foglie e una lunga stagione di produzione, mentre i produttori di semi trattano le erbe da pascolo come piante da raccolto e quindi selezionano piante con breve stagione di produzione e periodo di maturazione uniforme, il che è corretto per il grano e l'orzo, ma del tutto errato per le erbe da pascolo. Un esempio di selezione inconsapevole, ma favorevole, potrebbe essere quello rappresentato dall'origine delle nostre piante di cereali giganti: infatti piante che crescono molto producono una quantità maggiore di semi, e l'agricoltura sviluppandosi può aver operato una selezione inconsapevole a favore di quelle piante che per costituzione genetica presentavano un buon adattamento e un'alta produttività nelle condizioni di coltivazione dei popoli primitivi.

Secondo altri criteri di classificazione la selezione, oltre che in naturale e artificiale, può essere distinta in direttiva, stabilizzante e diversificante, come vedremo successivamente. La selezione, inoltre, può dipendere dalle frequenze geniche e dalla densità di popolazione. Ancora, v'è un tipo di selezione, preso in considerazione da Darwin e frequentemente designato come selezione sessuale, in cui genotipi diversi hanno probabilità diverse di realizzare l'accoppiamento più adatto.

3. Selezione naturale e artificiale e idoneità biologica.

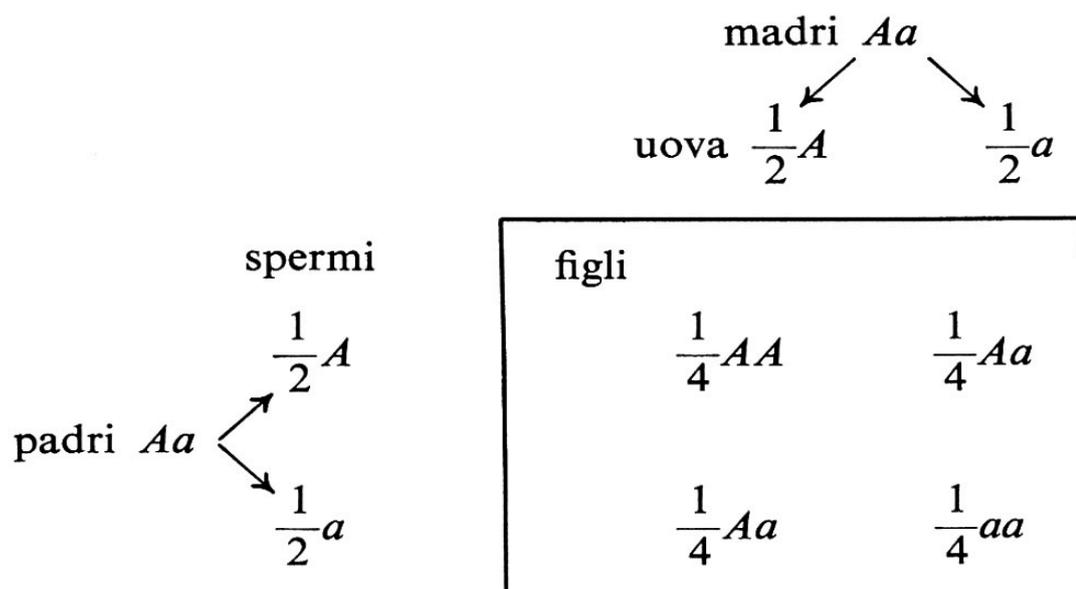
La distinzione fra selezione naturale e artificiale dipende dai fattori che sono determinanti per l'idoneità biologica: con tale termine ci riferiamo al differente contributo che genotipi diversi danno alle generazioni successive; è infatti solamente tramite questa diversa partecipazione di differenti genotipi che può aver luogo l'evoluzione genetica.

La selezione naturale è ovviamente implicata nell'evoluzione naturale, e in questo caso ciò che determina le varie idoneità biologiche sono i differenti livelli di adattamento dei diversi genotipi di una popolazione alle circostanze ambientali presenti in quel momento. Nella selezione artificiale invece è lo sperimentatore o l'allevatore di piante o animali che impone idoneità biologiche diverse ai diversi genotipi. Così in una popolazione in cui alcuni individui sono più alti di altri e in cui le

differenze di altezza sono, almeno in parte, determinate geneticamente, lo sperimentatore può allevare solo gli individui più alti della media oppure quelli estremamente alti; in questo caso egli impone un'adattabilità biologica vantaggiosa agli individui più alti, poiché accresce la loro probabilità di fornire prole alle generazioni successive. La selezione naturale può ovviamente continuare a operare anche negli esperimenti di selezione artificiale, poiché i diversi genotipi presenti negli individui che il ricercatore sceglie come genitori o riscontrabili nella prole che ne discende possono possedere adattabilità biologiche diverse nelle condizioni ambientali adottate per allevare gli animali e le piante. Ciò che però le due forme di selezione hanno in comune è che le modificazioni nel corso delle generazioni saranno determinate dal grado di varietà genetica e dalla differente probabilità dei diversi genotipi di una popolazione di fornire prole alle generazioni successive. In ambedue i casi le ineguali adattabilità biologiche di geni o di combinazioni di geni diversi determinano la direzione e l'entità della variazione che avverrà per effetto della selezione naturale o artificiale.

4. Selezione in un singolo locus genico.

In una popolazione di animali o di piante comuni vi possono essere una o più forme di un gene per ogni posizione sui cromosomi; se in una popolazione vi sono due forme (alleli) di un gene, vi possono essere tre genotipi. Per esempio, nell'uomo vi è un locus genico per il quale vi sono due alleli di un gene, che possono essere denominati A e a, i quali influenzano lo sviluppo di pigmento nella pelle: se vi è pigmento nella cute deve essere presente l'allele A, mentre la presenza del solo allele a è caratteristica di un soggetto privo di pigmento nella pelle, nei peli e nelle iridi, denominato albino. Quando avviene la riproduzione, i due alleli, che occupano posizioni corrispondenti in una coppia di cromosomi, si separano durante la formazione di uova o spermatozoi, cosicché l'uovo e lo spermatozoo che si uniscono per dare luogo a un uovo fecondato contengono, ognuno, solo un rappresentante della coppia di geni A e a, dal momento che uova e spermatozoi possono contenere o A o a, ma non ambedue. Al momento della fecondazione si formano uova fecondate che ovviamente contengono due geni, uno proveniente dall'uovo, l'altro dallo spermatozoo: se ambedue contenevano A, l'individuo cui l'uovo fecondato darà origine sarà AA e avrà pigmentazione normale; se invece sia l'uovo sia lo spermatozoo contenevano a, l'individuo avrà costituzione aa e sarà albino; se infine l'uovo conteneva A e lo spermatozoo a, o viceversa, l'individuo sarà Aa, e avrà normale pigmentazione dal momento che possiede A, ma sarà in grado di produrre gameti contenenti a. Sono gli individui di questo tipo, detti 'eterozigoti', che di solito, accoppiandosi fra loro, hanno figli albini. Infatti se due eterozigoti si uniscono, ci si attende che 1/4 dei loro figli sia albino e che i rimanenti 3/4 siano normali, come è indicato nello schema seguente ove è riportata la tipologia della discendenza dei matrimoni fra eterozigoti:



Quindi le uova fecondate saranno per $1/4$ AA, per $1/2$ Aa e per $1/4$ aa e pertanto si svilupperanno da esse individui per $3/4$ non albinici e per $1/4$ albinici. Estendiamo ora questo schema all'intera popolazione: di tutte le uova in essa presenti una quota, che indichiamo con p, sarà A, mentre il restante, che chiamiamo q, sarà a; analogamente accade per gli spermatozoi. In questo modello semplice p e q costituiscono tutti i geni presi in considerazione nella popolazione e quindi $p + q = 1$. Quindi, quando le p uova, che sono A, si combinano con gli spermatozoi A avremo p^2 uova fecondate AA, e pq uova fecondate Aa; d'altro canto, quando le q uova, che sono a, si combinano con gli spermatozoi, avremo qp uova fecondate Aa e q^2 uova fecondate aa. In una popolazione sono quindi prevedibili p^2 individui AA, $2pq$ (cioè $pq + qp$) individui Aa e q^2 individui aa. Tali individui a loro volta daranno origine, nel formare la generazione successiva, a p uova A e a q uova a, e analogamente a p spermatozoi A e a q spermatozoi a, come era nella generazione precedente. Quindi, se nulla viene a disturbare le frequenze geniche della popolazione, le frequenze degli individui AA, Aa e aa rimarranno inalterate nel corso delle generazioni. Si determina invece una selezione se uno dei tre genotipi di fatto si riproduce meno efficacemente degli altri. L'albinismo, come si è detto, è un carattere 'recessivo': ciò vuol dire che non riusciamo a distinguere gli individui AA da quelli Aa, osservando il pigmento presente nella loro pelle. Ora, gli individui albinici (aa) si riproducono un po' meno degli altri: da una parte sono soggetti a cancro cutaneo, dall'altra hanno difficoltà sociali, ad esempio nella ricerca del coniuge, che possono determinare uno svantaggio nella riproduzione. L'idoneità biologica degli individui aa sarà quindi inferiore a quella degli individui AA e Aa: in altri termini a ogni bambino generato da individui AA o Aa corrisponde, in media, meno di uno generato dagli albinici. Quindi l'idoneità biologica dei tre genotipi può essere definita 1 per gli individui AA e per quelli Aa e $1-s$ per gli individui aa, dove s è lo svantaggio selettivo che colpisce i genotipi aa. Nella teoria della selezione s è detto coefficiente di selezione.

È ora facile vedere che in questa situazione, dal momento che gli individui aa contribuiscono alla generazione successiva un po' meno degli altri, vi sarà una perdita relativa di geni a; quindi, se la frequenza dei geni a in una certa generazione è q, in quella successiva sarà un po' meno di q: in realtà è possibile dimostrare che la perdita di geni corrisponde a $(q^2s)^2$, dal momento che vi sono q^2 individui aa e ognuno di essi possiede 2 geni a. Se ciò accade, la frequenza dei geni a, cioè q, diminuirà con il passare delle generazioni con una velocità che può essere calcolata, se è noto s, fino al momento in cui tutti i geni presenti nella popolazione saranno A. È questo un esempio di selezione naturale che agisce sulla frequenza dei geni di un singolo locus: un esempio di popolazione che sta

perdendo un gene secondo questa modalità è illustrato nella fig. 1.

Il modello sopra descritto è ovviamente molto semplice: bisogna perciò prendere in considerazione qualche piccola complicazione. Se infatti le cose fossero così semplici come nel nostro esempio, il gene svantaggiato dovrebbe con il tempo scomparire completamente, così che alla fine nella nostra popolazione non sarebbe più possibile trovare albini. Vi è però un altro fenomeno, che noi chiamiamo 'mutazione', che può modificare le frequenze geniche in una popolazione. Si dice che vi è stata una mutazione quando un gene A diviene improvvisamente un gene a e questo si replica nelle divisioni cellulari fedelmente, come accadeva quando era A. La mutazione, almeno in parte, è un processo reversibile, così che in una popolazione in cui siano contemporaneamente presenti geni A e a, avviene regolarmente che una piccolissima parte di geni A diventa a, mentre una piccola quota di geni a diventa A. Nella popolazione vi è perciò da un lato un aumento di geni a che corrisponde alla quota del gene A moltiplicata per la frequenza con cui i geni A diventano a, frequenza che chiamiamo u , e pertanto la velocità di perdita di geni A da parte della popolazione è pu ; d'altro canto, sempre a opera della mutazione, vi è un aumento di geni A, o perdita di geni a, che corrisponde a qv , dove v è la frequenza con cui i geni a diventano A. In conclusione, se non vi è selezione, se cioè gli individui AA, Aa e aa hanno tutti la medesima idoneità biologica, è prevedibile che con il tempo la popolazione raggiunga una situazione bilanciata o (equilibrio di Hardy-Weinberg) quando la velocità di perdita di geni A (incremento di geni a) corrisponde esattamente alla velocità di perdita di geni a (incremento di geni A), quindi quando $pu = qv$. Se invece la selezione è operante, l'equilibrio è più complesso, perché in questo caso abbiamo sia la perdita di geni A per mutazione, sia la perdita di geni a per selezione. Quindi per selezione e mutazione operanti contemporaneamente, l'equilibrio sarà raggiunto quando pu , la velocità dell'aumento di geni a, sarà uguale a $qv + 2sq^2$, cioè alla velocità di perdita di geni a a opera della mutazione e della selezione.

Possiamo capire meglio il significato di tutto ciò facendo un esempio numerico. Sperimentalmente si è visto che circa ogni centomila uova o spermatozoi possiamo trovare un gene mutato spontaneamente in un dato locus: adottiamo quindi questo valore come frequenza di mutazione. Supponiamo poi che s sia realmente molto piccolo, dell'ordine di $1/100$ o $0,01$; ciò significa che ogni 100 figli generati da individui AA e ogni 100 figli generati da individui Aa ne nascono, in media, solo 99 da individui aa: una differenza nell'idoneità biologica molto difficile, se non impossibile, da misurare. Sostituendo questi valori nell'equazione dell'equilibrio, si trova che q corrisponde all'incirca a $0,04$ o 4% , e quindi $q^2 = 0,0016$ o circa 2 su 10.000. È possibile quindi verificare che una popolazione con questa frequenza di mutazione e sottoposta a una pressione selettiva così piccola all'equilibrio conterrà alcuni mutanti, ma ben pochi, qualunque sia stata la loro frequenza in origine. Ciò serve a dimostrare che è la selezione e non la mutazione a determinare fundamentalmente le frequenze geniche di una popolazione; e del resto, poiché la teoria che abbiamo descritto implica che una popolazione ad alta frequenza di geni sfavorevoli tende gradualmente a perderli per opera della selezione, possiamo dire che proprio quest'ultima determina fundamentalmente la direzione dell'evoluzione. La mutazione è ovviamente la fonte della differenza genetica su cui la selezione può operare, ma non è la frequenza di mutazione verso una qualche particolare direzione che determina sostanzialmente le caratteristiche future di una popolazione. La mutazione sarà un fattore determinante delle frequenze geniche solo nel caso che le diverse forme di un gene in un particolare locus cromosomico abbiano in realtà trascurabili effetti differenziali sull'idoneità biologica.

Tale dimostrata impossibilità della frequenza di mutazione a determinare la direzione dell'evoluzione può indurre il lettore a chiedersi da dove questa in sostanza derivi, dal momento che è ovvio che la selezione può operare solo se vi sono geni diversi tra i quali effettuare una 'scelta'. Nei riguardi dell'evoluzione, il ruolo della mutazione è di importanza pari a quello svolto dalla selezione, in quanto fonte dei geni nuovi sui quali può operare la selezione stessa. Ma l'evoluzione continua di una specie non dev'essere considerata dipendente sostanzialmente dall'insorgere in qualsiasi momento di

variazioni mutazionali mai avvenute in precedenza e in grado di fornire geni migliori di quelli già esistenti; dobbiamo piuttosto ritenere che essa dipenda da modificazioni delle condizioni ambientali di vita per cui geni, comparsi per precedenti mutazioni e che non avevano fornito un vantaggio selettivo, vengono a trovarsi in circostanze tali da risultare vantaggiosi e da potersi perciò diffondere.

5. Polimorfismo.

Le condizioni teoriche elementari esaminate finora, che appartengono alla genetica delle popolazioni sviluppata intorno al 1930 da R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e S. Wright, implicano che, per quanto riguarda singoli loci genici, una popolazione dovrebbe essere omogenea a meno che due alleli diversi di un locus genico siano veramente neutri per quel che riguarda la loro idoneità biologica. Al contrario, ricerche su popolazioni naturali hanno spesso dimostrato, e in alcuni casi ciò è noto da molto tempo, che possono esistere contemporaneamente più forme geniche. Quando due geni per lo stesso locus coesistono in una popolazione e il più raro dei due ha una frequenza troppo alta per essere spiegata in base alla pressione di mutazione, una frequenza il cui limite massimo è spesso considerato pari al 10%, si dice che la popolazione in questione è polimorfica. Tale concetto è stato ampiamente discusso da E. B. Ford, il quale ha distinto due grandi categorie: il 'polimorfismo transeunte' e il 'polimorfismo bilanciato'. Il polimorfismo è detto transeunte se la popolazione è considerata nel suo processo di evoluzione, quando cioè un gene in precedenza anormale per la popolazione è divenuto vantaggioso e la sua frequenza sta quindi progressivamente crescendo, mentre quella del gene in precedenza normale si riduce. Tali polimorfismi non presentano problemi particolari: sono semplicemente esempi di evoluzione in corso. Se invece il polimorfismo è stabile, cioè se due geni alternativi per lo stesso locus sono mantenuti a un certo livello di equilibrio per periodi di tempo abbastanza lunghi, ci troviamo chiaramente in una situazione non prevista dalle condizioni di equilibrio tra selezione e mutazione, illustrate prima. Esistono due diverse ipotesi per spiegare l'esistenza dei polimorfismi di questo tipo: alcuni ritengono che i geni rilevanti siano neutri e che quindi il polimorfismo non abbia alcun significato per l'organismo; altri pensano invece che il polimorfismo sia attivamente mantenuto dalla selezione.

La selezione può in linea di principio mantenere i polimorfismi, ed effettivamente in qualche caso ciò è stato dimostrato. La selezione raggiunge questo risultato con due diversi meccanismi: nel primo l'eterozigote, con costituzione Aa, come abbiamo già visto nel caso dell'albinismo, può essere più idoneo di ambedue gli omozigoti (AA o aa) e, quando ciò accade, la selezione opera attivamente mantenendo ambedue i geni nella popolazione. Il secondo meccanismo comporta in qualche modo una 'selezione dipendente dalle frequenze', in cui cioè le idoneità biologiche relative dei geni alternativi dipendono dalla loro frequenza di modo che se A è comune e a è raro, a è il più idoneo dei due geni e, viceversa, se A è raro e a è comune, A è il più idoneo. Vi è poi una terza situazione nella quale può essere mantenuto il polimorfismo bilanciato di un locus: ciò accade quando l'ambiente è eterogeneo per ciò che riguarda lo spazio o il tempo. Per esempio, un gene può essere avvantaggiato in una stagione dell'anno e l'altro in un'altra stagione e, se l'organismo presenta molte generazioni nel corso dell'anno, si può verificare una 'selezione ciclica': ambedue i geni saranno presenti in ogni momento, ma uno è più frequente d'inverno, l'altro in primavera. Casi di selezione di questo tipo sono stati studiati da N. W. Timoféeff-Ressovsky nelle coccinelle che presentano forme differenti, con macchie più o meno numerose, a frequenza diversa nelle varie stagioni. Un altro esempio molto conosciuto è fornito dalle forme alternative di cromosomi in *Drosophila pseudo-obscura*, studiate da Th. Dobzhansky, alcune delle quali variano la loro frequenza relativa in modo ciclico durante l'anno (v. fig. 2). Peraltro non è certo che la situazione di selezione ciclica mantenga necessariamente un polimorfismo permanente, poiché una popolazione potrebbe perdere uno dei geni nella stagione in

cui esso è svantaggioso: per evitare quest'eventualità, sarebbe necessaria un'idoneità superiore degli eterozigoti.

Anche condizioni ambientali eterogenee per ciò che riguarda lo spazio possono determinare in una popolazione una situazione in cui in una particolare zona è favorito un gene mentre in un'altra è favorito un gene alternativo. Generalmente in situazioni di questo tipo si parla di selezione diversificante. Talvolta è denominata selezione da nicchia ecologica quella in cui geni diversi sono favoriti in nicchie ecologiche diverse. La possibilità, peraltro dubbia, che condizioni di questo tipo mantengano un polimorfismo senza che sia implicato anche il fattore frequenza, è comunque verosimile: infatti le dimensioni delle diverse nicchie ecologiche, espresse come numero di membri delle specie rilevanti che la nicchia è in grado di ospitare, possono determinare una situazione in cui, se diviene troppo frequente il genotipo favorito per una data nicchia, non è più possibile che questa venga occupata da tutti gli individui di quel genotipo, che devono quindi tentare di vivere in una nicchia diversa, nella quale sono svantaggiati. Quindi, se un gene è troppo frequente rispetto alle dimensioni relative della nicchia, diviene svantaggiato; se invece è meno frequente di quanto sia compatibile con le dimensioni della nicchia, è favorito. Tutte le situazioni di questo tipo saranno prese in considerazione nel paragrafo che riguarda la selezione diversificante, quando passeremo in rassegna casi reali di selezione naturale o artificiale.

a) Esempi di polimorfismi transeunti.

L'esempio più classico di polimorfismo transeunte, l'osservazione cioè, in natura, della modificazione di una frequenza genica per un singolo locus, è fornito dal fenomeno noto come melanismo industriale. Dalla metà del secolo scorso in poi, nei paesi industrializzati, numerose popolazioni di Insetti sono cambiate notevolmente: infatti le forme a colorazione scura, di solito estremamente rare, sono divenute sempre più comuni, così che in alcune aree, per esempio le zone industriali dell'Inghilterra centrale, le popolazioni di Insetti sono ora costituite praticamente solo da individui a colorazione scura. H. B. D. Kettlewell (v. mimetismo) ha studiato attentamente una di queste specie, *Biston betularia*, una falena le cui forme melaniche o scure si sono diffuse rapidamente nelle regioni industriali inglesi a partire dal 1848. Cinquant'anni dopo, in alcune zone industriali avevano raggiunto il 90 e persino il 95%. Sostanzialmente, la forma melanica differisce dalla 'tipica' per una singola sostituzione genica, ed è stata formulata l'ipotesi che il principale fattore determinante l'idoneità biologica relativa delle due forme fosse la predazione da parte di uccelli nelle zone non inquinate, poiché le forme originali delle falene erano molto ben mimetizzate. Infatti, quando l'inquinamento industriale eliminò i licheni dagli alberi dove le falene riposano durante il giorno, il mimetismo divenne insufficiente, e la forma tipica, risultando facilmente identificabile, fu predata dagli uccelli; al contrario, le rare forme nere si mimetizzarono meglio nel nuovo ambiente e acquisirono quindi un'idoneità biologica relativa migliore di quella della forma originaria (v. fig. 3, A e B). Gli ornitologi rifiutarono questa ipotesi, poiché nessuno aveva mai visto uccelli predare le falene sui tronchi degli alberi durante il riposo diurno. N. Tinbergen, lavorando con Kettlewell, riuscì a dimostrare, con riprese cinematografiche al rallentatore, che gli uccelli si muovevano troppo in fretta perché il fenomeno potesse essere osservato a occhio nudo (v. fig. 3 C). Kettlewell poi, ponendo un numero uguale di falene tipiche e melaniche su tronchi d'albero in una zona industriale inquinata e in una non inquinata e osservando quanti insetti di ciascuna delle due forme venivano catturati dagli uccelli, dimostrò elegantemente una predazione differenziale molto rilevante, poiché la forma melanica è catturata più spesso nei boschi indenni, mentre quella tipica è predata di più sugli alberi delle zone inquinate (v. tab. I; v. Kettlewell, 1955 e 1956).

TABELLA II. – DIPENDENZA DELLA VARIAZIONE DEL SUCCESSO DI ACCOPPIAMENTO DI MASCHI DI *Drosophila* A OCCHI BIANCHI, IN COMPETIZIONE CON MASCHI DI TIPO SELVATICO A OCCHI ROSSI, DALLA FREQUENZA DI MASCHI A OCCHI BIANCHI.

Percentuale di maschi con occhi bianchi	Coefficiente del successo di accoppiamento
16%	1,55
25%	1,29
36%	1,17
41%	0,97
45%	0,87
49%	0,70

Quando il coefficiente del successo di accoppiamento è inferiore a 1 i maschi a occhi rossi si accoppiano più facilmente, quando invece è maggiore di 1 sono i maschi con occhi bianchi che si accoppiano più facilmente.

(Da Petit ed Ehrman, 1969).

Inoltre, dopo aver allevato moltissime falene di entrambi i tipi e dopo averle opportunamente marcate, Kettlewell le liberò nei boschi, ricatturandole poi con trappole: riuscì così a confermare una notevole differenza di sopravvivenza e al tempo stesso dimostrò che, in condizioni naturali, notevoli pressioni selettive venivano esercitate in favore delle falene chiare nei boschi non inquinati e in favore di quelle scure nei boschi inquinati. Quest'esempio di polimorfismo transeunte viene poi ulteriormente complicato dal fatto che le forme scure sono un po' più vigorose di quelle chiare, ma tale superiorità non riesce a compensare il loro svantaggio nel mimetismo quando i tronchi degli alberi, in zone non inquinate, sono ricoperti da licheni. La fig. 4 mostra come variano in Inghilterra le frequenze delle forme melaniche.

Sono state compiute numerose ricerche sperimentali che dimostrano come la selezione modifichi le frequenze geniche in popolazioni allevate in laboratorio. Nella fig. 5, desunta dalle indagini di Ph. L'Héritier e G. Teissier (v., 1937), sono illustrati i due primi esperimenti di laboratorio sulla selezione naturale: si tratta di studi ormai classici, condotti su *Drosophila*, che dimostrano gli effetti della selezione su una singola differenza genica. Nel primo esperimento il gene anormale Bar scompare progressivamente; nel secondo il gene ebony, sebbene per effetto della selezione presenti una frequenza progressivamente ridotta a un valore piuttosto basso, raggiunge alla fine un livello stabile al quale è ancora presente, così che nella popolazione si determina un polimorfismo stabile. Ciò deriva probabilmente da un certo vantaggio posseduto dall'eterozigote, ma anche in questo esempio, comunque, nel periodo durante il quale il gene ebony continua a essere ampiamente soppiantato dal suo allele normale, si può dire che la popolazione è in una situazione di polimorfismo transeunte.

b) Esempi di polimorfismi che dipendono dalla frequenza.

Si conoscono numerosi casi in cui le idoneità biologiche relative di geni allelici dipendono dalla

frequenza. Una dipendenza dalla frequenza è quasi certamente presente in situazioni di selezione diversificante, che prenderemo in esame in seguito. Un caso singolare di dipendenza dalla frequenza è quello denominato 'effetto del tipo raro', scoperto in Francia da Cl. Petit e studiato successivamente da L. Ehrman in America, riguardante il successo relativo dell'accoppiamento di moscerini con genotipi diversi: per alcune differenze geniche è stato chiaramente dimostrato che l'allele più raro è preferito nell'accoppiamento, come risulta dalla tab. II. Come abbiamo già accennato, si vede chiaramente che un effetto di questo tipo dovrebbe contribuire a mantenere un equilibrio intermedio stabile delle frequenze geniche per i loci interessati.

6. La selezione in condizioni multigeniche.

Possiamo definire un organismo come un insieme di parti correlate tra loro, i cui attributi sono interdipendenti: è un modo diverso per dire che gli organismi sono organizzati. Proprio in considerazione di tale organizzazione si deve ritenere poco probabile che le differenze che si riscontrano in natura possano essere ricondotte a una singola coppia di geni, i cui effetti sull'idoneità biologica siano completamente indipendenti da ciò che accade in tutti gli altri loci genici. La vera situazione in natura dev'essere perciò estremamente complessa. I modelli teorici che prendono in esame e studiano le conseguenze prevedibili nell'attribuire idoneità biologiche diverse a determinate coppie di geni sono estremamente utili, ma non possono sostituire l'osservazione di situazioni reali, in cui molti geni interagiscono nei loro effetti sull'idoneità biologica. Inoltre molte variabili che è possibile studiare, come l'abilità nell'eseguire test di intelligenza, nell'uomo, o la statura, sempre nell'uomo, il numero di setole in una zona particolare della superficie esterna, in *Drosophila*, la quantità nei raccolti, la fertilità nelle piante o negli animali, sono caratteri che possono essere influenzati da molti geni. Caratteri di questo tipo possono essere ovviamente di notevole importanza per determinare l'idoneità biologica di un individuo o per l'applicazione pratica negli allevamenti. Tutti questi caratteri presentano ciò che noi chiamiamo variazione continua: sono molto importanti nella genetica applicata e devono essere di grande rilievo nell'evoluzione, dal momento che la teoria dell'evoluzione, così come è stata elaborata da Darwin, sostiene di necessità che la maggior parte delle modificazioni evolutive sono relativamente lente e comportano variazioni minime delle caratteristiche degli organismi piuttosto che cambiamenti drastici. Ciò è ovvio, poiché l'organismo è così integrato che un improvviso e drastico cambiamento di una qualsiasi delle sue caratteristiche dovrebbe necessariamente rompere tale integrazione e determinare una riduzione di idoneità biologica. D'altro canto è possibile che piccole modificazioni di un carattere determinino un piccolo aumento dell'idoneità biologica e questo può andare ad aggiungersi ad altri caratteri, o determinarne modificazioni, così che, per esempio, un organo come l'occhio può evolversi come una unità funzionante. Invece una modificazione considerevole di qualsiasi parte dell'occhio sarebbe chiaramente causa di difficoltà: per esempio un grosso cambiamento nel solo cristallino renderebbe impossibile mettere a fuoco un'immagine sulla retina, mentre piccoli cambiamenti del cristallino possono migliorare l'occhio e successivi piccoli cambiamenti della forma della retina, in rapporto alla nuova forma del cristallino, possono ulteriormente perfezionarlo. Quindi cambiamenti minimi ma costanti di tutte le diverse parti, se i geni le cui frequenze stanno cambiando hanno effetti molti piccoli, possono contribuire all'evoluzione di un organo o di un organismo in modo integrato. È perciò ovvio, come è stato detto prima, che i vari stadi evolutivi attraversati da un organismo dall'inizio della sua esistenza devono aver corrisposto ad altrettanti organismi così ben organizzati da potersi riprodurre e lasciare una discendenza.

Prima di esaminare le modalità dell'azione della selezione sui diversi caratteri degli organismi, dobbiamo precisare in che modo descriverli. La descrizione è fatta statisticamente e può essere

illustrata con una distribuzione di frequenze, come nella fig. 6. Se ora prendiamo in considerazione una curva di distribuzione come quella della figura, possiamo vedere che la selezione può agire in vari modi: tutti comunque implicano idoneità biologiche diverse per le diverse zone della curva di distribuzione. In effetti prenderemo in considerazione tre tipi di selezione in relazione a caratteri con variabilità continua: selezione direttiva, selezione stabilizzante e selezione diversificante.

Selezione direttiva. Questo tipo di selezione si manifesta se gli individui che nel grafico occupano una delle zone laterali sono più adatti degli individui della zona opposta, cioè contribuiscono più di questi alla generazione successiva. A determinare la selezione direttiva possono concorrere vari tipi di relazione tra il valore del carattere e l'idoneità biologica: può ad esempio accadere che l'idoneità cresca regolarmente con il valore del carattere; o invece che solo gli individui che sono al di sopra di un particolare valore della distribuzione siano del tutto idonei, nel qual caso si parla di selezione troncante. Il troncamento è comune negli esperimenti di selezione artificiale, quando lo sperimentatore decide di allevare solo, ad esempio, il 50% o il 100% della parte superiore della distribuzione, imponendo così una forte selezione in favore di un cambiamento della media. La fig. 6 si riferisce a un esempio di selezione di questo tipo e dimostra come la distribuzione del carattere nella popolazione vada modificandosi con il passare delle generazioni.

Selezione stabilizzante. Si ha selezione stabilizzante quando in vicinanza della media della popolazione vi è il massimo di idoneità biologica, che si riduce invece con l'allontanamento da questo valore medio, in ambedue le direzioni. Nella fig. 7 è riportato come esempio un esperimento di selezione stabilizzante condotto su una popolazione di *Drosophila*.

Selezione diversificante. Si dice infine che vi è selezione diversificante quando i massimi di idoneità biologica sono più di uno e il valore medio non coincide con un carattere ottimale; in questo modo ambedue le estremità della distribuzione contengono individui più idonei di quelli che si trovano nella zona centrale. Questa situazione è analoga a quella della selezione da nicchia che abbiamo esaminato in precedenza, in cui più di un genotipo è favorito perché vi è più di un ambiente e i genotipi intermedi non si adattano bene a nessun ambiente. La fig. 8 mostra i risultati di una selezione diversificante condotta per due generazioni; è opportuno confrontarla con le figure che illustrano gli effetti della selezione stabilizzante e della selezione direttiva.

a) Selezione direttiva e variabili continue.

Sono stati eseguiti numerosissimi esperimenti di selezione artificiale per modificare le caratteristiche di popolazioni sia per fini applicativi, sia per ricerca pura; quest'ultima è stata in gran parte condotta su *Drosophila melanogaster* e ha consentito di trarre alcune conclusioni di valore generale.

Innanzitutto, se imponiamo una selezione direttiva, in genere le popolazioni rispondono positivamente, e ciò significa che vi è di solito una variabilità genetica nell'ambito della quale la selezione può operare le sue scelte. In secondo luogo è raro che la risposta sia tale che la progenie degli individui estremi selezionati sia anch'essa lontana dalla media allo stesso grado dei genitori. Ciò accade perché parte della varietà della popolazione deriva da una variazione dei fattori ambientali e non da una variazione genetica, onde è possibile stabilire il concetto dell'ereditabilità di una tale variabile continua, corrispondente a una misura che indica quale quota della varietà presentata da una popolazione consegue a varietà genetica. Gli stessi esperimenti di selezione consentono di calcolare l'ereditabilità, della quale sono state proposte anche numerose altre modalità di misurazione, più elaborate, ma ognuna con i propri punti deboli. Un'analisi completa di questi e di altri problemi analoghi è stata compiuta da Falconer (v., 1960), cui si rimanda per maggiori dettagli. Vari tipi di risposta alla selezione direttiva sono presentati nella fig. 9: a rappresenta una risposta costante che diminuisce di velocità fino a che la popolazione raggiunge un livello al quale la risposta cessa; b rappresenta una risposta con un inizio analogo cui segue un periodo di rapida accelerazione e

quindi un plateau; in c si ha un risultato piuttosto comune: il tentativo di mantenere la risposta di partenza determina l'estinzione della popolazione. Quest'ultima risposta è una forma particolare di una conseguenza pressoché generale della selezione artificiale: nel rispondere alla selezione la popolazione diviene sempre meno vitale, sempre meno fertile e trova sempre maggiore difficoltà a conservarsi. Alcune popolazioni si riprendono da questa riduzione di vitalità, altre invece non vi riescono. Vi sono state molte discussioni sulle ragioni di tale riduzione di vitalità: essa può essere conseguenza degli effetti dannosi degli stessi geni responsabili della modificazione del carattere sottoposto a selezione, oppure dei cambiamenti della frequenza di altri geni legati a quelli direttamente sottoposti a selezione per associazione genetica a livello cromosomico. Ambedue le spiegazioni sono probabilmente vere, anche se è stato chiaramente dimostrato che quella basata sull'associazione è in alcuni casi la più valida. Ovviamente questa non è comunque la sola ragione per cui una linea dovrebbe cessare di rispondere alla selezione: le linee possono trovarsi in tale condizione senza aver raggiunto un basso livello di vitalità. Ciò accadrebbe se tutti i geni le cui frequenze possono essere aumentate dalla selezione fossero 'giunti alla fissazione', cioè fossero divenuti omozigoti, dopo l'eliminazione dalla popolazione di geni allelici che operano in senso opposto. Che questa sia talvolta la spiegazione è chiaramente dimostrato dall'incrocio di linee selezionate diverse (v. fig. 9, d): si ottengono in questo modo linee ibride che rispondono alla selezione meglio di quanto facevano ambedue le linee parentali.

L'associazione tra geni che influenzano direttamente il carattere sottoposto a selezione è un altro elemento importante: in tal modo infatti è spesso possibile spiegare le apparenti novità prodotte dalla selezione e i casi di risposte accelerate alla selezione stessa (v. fig. 10).

Sono stati effettuati numerosi tentativi per dimostrare con esperimenti di selezione l'ipotesi genetica-quantitativa, con qualche limitato successo. In generale le misure di ereditabilità e le previsioni sulla risposta che daranno una, due o tre generazioni di selezione si accordano abbastanza bene con i risultati, ma la teoria ha i suoi limiti in quanto, per renderla matematicamente trattabile, si sono dovute prefissare alcune condizioni, il che ha senza dubbio dato origine a qualche difficoltà. In particolare si assume di solito che i geni che influenzano il carattere da selezionare non siano associati sullo stesso cromosoma, onde a lungo andare le previsioni possono risultarne viziate.

Un risultato consueto, anche se non universale, fornito da esperimenti di selezione artificiale, mostra la tendenza di un determinato carattere, spinto dalla selezione in una certa direzione, a tornare verso i suoi valori originali se la spinta selettiva viene rimossa; esso indica che la selezione naturale sta agendo sul carattere stesso in modo opposto alla selezione artificiale. Queste osservazioni, se appaiono in accordo con quelle concernenti gli effetti della selezione sulla vitalità e la fertilità degli organismi, sono anche indicative della tendenza manifestata dalla selezione naturale a mantenere la media dei caratteri in questione al valore osservato nella popolazione di partenza. Quanto finora è stato detto ci induce a prendere in esame la selezione stabilizzante.

b) Selezione stabilizzante.

In generale è stato dimostrato che la selezione stabilizzante, con il passare delle generazioni, riduce la varietà della popolazione. Ciò può accadere in due modi, ed è naturalmente possibile che ambedue siano contemporaneamente attivi nella popolazione: nel primo caso la selezione può ridurre la quota di varietà genetica di una popolazione; nel secondo possiamo immaginare che la selezione stabilizzante operi in modo che gli individui di una popolazione giungano a possedere meccanismi di sviluppo talmente organizzati da essere sottoposti all'influenza delle variabili ambientali in misura minore rispetto alla popolazione originaria.

È noto che la selezione stabilizzante agisce in natura in vari casi: uno dei più rilevanti è quello illustrato nella fig. 11, ricavata dai risultati di M. N. Karn e L.S. Penrose (v., 1952), la quale mostra che

la selezione stabilizzante agisce nell'uomo in funzione del peso alla nascita.

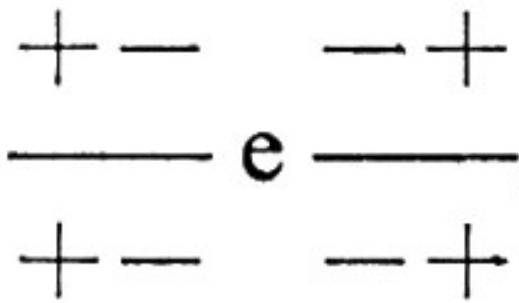
Il concetto di selezione stabilizzante è molto importante: le prime ipotesi sulla selezione, nell'ambito della teoria dell'evoluzione, prendevano per lo più in considerazione modificazioni nel tempo e quindi la teoria della selezione naturale e quella dell'evoluzione per selezione naturale erano discusse prevalentemente in termini che noi oggi definiremmo di selezione direttiva. Tuttavia l'acquisizione che la mutazione è costantemente in grado di cambiare le caratteristiche dei geni di una popolazione, consentì di comprendere che la selezione non ha come solo scopo quello di modificare le caratteristiche di una popolazione, ma anche quello di mantenere costanti tali caratteristiche, se non è richiesto un cambiamento. Secondo K. Mather la selezione stabilizzante in una situazione multigenica può determinare in una popolazione un'organizzazione genetica particolare, che presenta vantaggi notevoli. Un esempio di questo tipo di organizzazione si può avere considerando due loci genici di uno stesso cromosoma, ciascuno dei quali abbia due geni alternativi che possiamo denominare + e -, indicando con tali segni la direzione in cui i due geni tendono a spingere il carattere sottoposto a selezione stabilizzante. Se consideriamo ad esempio la statura umana, possiamo supporre che per un locus si possano avere tre genotipi, +/+, +/-, -/-, ai quali corrispondono tre diverse stature, + una unità, zero, - una unità, e che anche per l'altro locus si possano avere due geni con effetti identici. In complesso esistono i seguenti genotipi diversi:

++	+-	-+	+-	-+	++
—— 2	—— 1	—— 1	—— 0	—— 0	—— 0
++	++	++	+-	-+	--
+-	--	--	--	--	
—— 0	—— - 1	—— - 1	—— - 2		
-+	+-	-+	--		

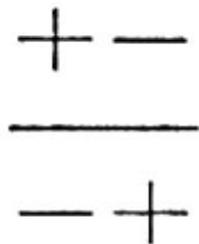
Le cifre accanto ai genotipi indicano le deviazioni della statura dei vari genotipi dalla statura ottimale della popolazione, che viene indicata con 0. Perciò i genotipi con deviazioni negative danno origine a individui più bassi, quelli con deviazioni positive a individui più alti del valore ottimale. È evidente che vi sono vari genotipi che determinano una statura ottimale:

+-	-+	+-	++
——	——	——	——
+-	-+	-+	--

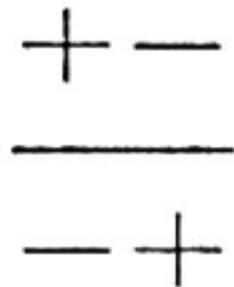
Se i vari genotipi presenti nella popolazione si accoppiano a caso, potranno talvolta accoppiarsi fra loro anche i genotipi



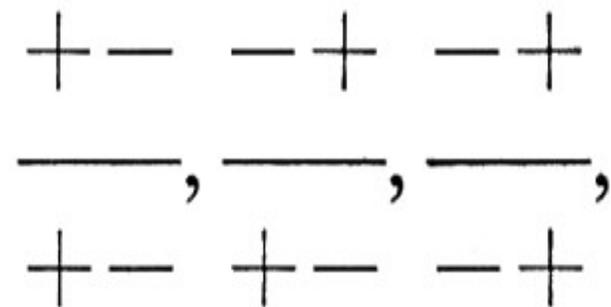
, dando origine a una progenie con genotipo



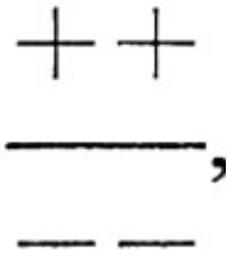
. Questo particolare tipo di eterozigote,



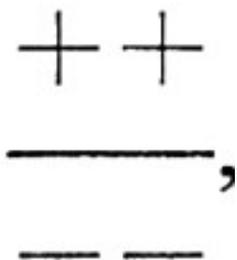
, se i due loci sono situati in stretta vicinanza nello stesso cromosoma, produrrà uova o spermatozoi i cui genotipi saranno nella grande maggioranza dei casi + - o - +; questi, accoppiati con spermatozoi e uova simili provenienti da altri individui, daranno ovviamente luogo a genotipi



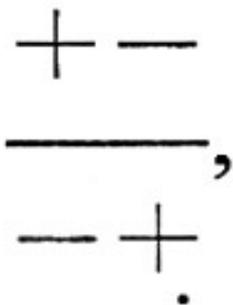
i quali sono tutti del tipo ottimale. Si prenda ora in considerazione un altro genotipo,



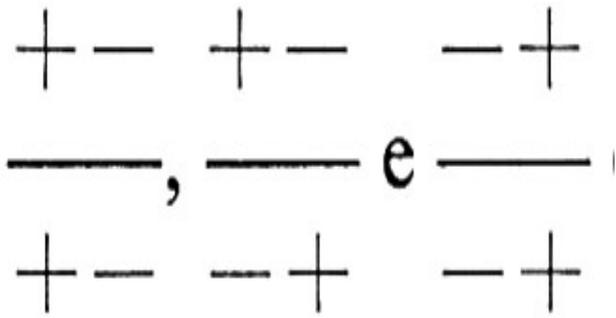
il quale determina anch'esso un fenotipo ottimale: questo produce gameti che sono per metà ++ e per metà --, i quali accoppiati con uova e spermatozoi +- o -+ danno luogo a individui che deviano dalla statura ottimale. Quindi il genotipo



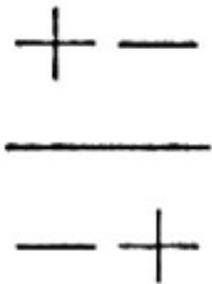
sebbene presenti un fenotipo ottimale, genera una progenie che non è ottimale, mentre il genotipo



sebbene contenga i medesimi geni, genera una progenie per la maggior parte ottimale. In sostanza il fatto che i geni siano associati sui cromosomi può influire sul grado di stabilizzazione di una popolazione, se è in azione una selezione stabilizzante; in realtà si può ipotizzare che tale selezione elimini praticamente tutti i cromosomi ++ e --, lasciando solo i tre genotipi



come caratteristici della popolazione. Tale popolazione tenderà comunque a generare una certa varietà genetica, perché, durante la formazione di uova e spermatozoi, un individuo con genotipo



, mediante il fenomeno del crossing-over, produrrà una piccola frazione di uova e spermatozoi che sono + + o - -. L'entità di questa frazione è determinata dal grado di associazione dei due geni, di quanto cioè sono collocati vicini sul cromosoma: se lo sono molto, tale frazione è piccola. Il mantenimento di un tale sistema genetico bilanciato consente alla popolazione di conservare una certa flessibilità genetica, nonostante questo costi la produzione per crossing-over di una piccola frazione di rari genotipi che sono relativamente poco idonei biologicamente. Ciò garantisce, comunque, che qualora in tempi successivi le circostanze ambientali cambino tanto che la statura precedentemente ottimale cessi di essere tale, la popolazione è ancora in grado di evolvere verso un nuovo optimum. Questi sistemi poligenici bilanciati, come li ha chiamati Mather, costituiscono quindi un compromesso fra la necessità immediata o a breve termine di mantenere stabile l'eredità e quella a lungo termine di conservare la capacità di attuare cambiamenti. La nostra convinzione che sistemi di questo tipo siano effettivamente operanti nelle popolazioni naturali è confortata dall'osservazione generale che campioni di popolazioni in condizioni di laboratorio rimangono abbastanza stabili se non sono esposti a selezione, ma sono, ciò nonostante, molto sensibili alla selezione artificiale. È stato poi dimostrato, esaminando le popolazioni che si ottengono dopo selezione, che la ricombinazione del tipo descritto nella fig. 10 si determina in risposta alla selezione. Test specifici dimostrano poi che la ricombinazione anche quando avvenga tra coppie di cromosomi presi dalla medesima popolazione naturale può generare varietà. Tutto ciò sta in sostanza a dimostrare che combinazioni bilanciate di cromosomi eterozigoti devono essere molto comuni nelle popolazioni naturali. Si ritiene che una delle cause di questa situazione sia la selezione stabilizzante, sebbene si discuta molto su quanta parte della eterozigosi naturale debba esserle attribuita.

c) Selezione diversificante.

Un esempio delle conseguenze immediate dell'esposizione di una popolazione a selezione

diversificante è già stato fornito nella fig. 8. Numerosi esperimenti di selezione diversificante, condotti utilizzando come carattere per lo più il numero di setole in *Drosophila* o, talvolta, caratteristiche comportamentali, o la stagione della fioritura nelle piante, hanno dimostrato che la selezione diversificante può: 1) aumentare la variabilità di una popolazione (v. fig. 7); 2) mantenere stabili i polimorfismi (v. fig. 12); 3) produrre e mantenere differenze fra due popolazioni fra le quali vi sia un alto livello di scambio di geni (v. fig. 13); 4) dividere una popolazione in due parti fra le quali vi sia un notevole isolamento riproduttivo (v. fig. 14).

Tre di questi effetti sono risultati di notevole interesse teorico. Innanzitutto, la scoperta che la selezione diversificante può mantenere stabile un polimorfismo ha reso ancora più complessa la teoria sui polimorfismi, anche se in realtà ha reso più facile, in linea di principio, spiegare molte situazioni polimorfiche naturali. Infatti in precedenza si riteneva che il mantenimento di un polimorfismo stabile dovesse dipendere dal vantaggio dell'eterozigote, cioè dal fatto che questo avesse un'idoneità biologica maggiore di ambedue gli omozigoti. La selezione diversificante, con la sua capacità di creare e mantenere un polimorfismo, ha chiaramente dimostrato che questo non è l'unico meccanismo possibile.

La seconda conseguenza importante degli esperimenti di selezione diversificante è stata la dimostrazione che due sottogruppi di una popolazione possono divergere l'uno dall'altro, se sottoposti a selezione in direzioni diverse, anche se in ogni generazione essi si scambiano una buona parte dei loro geni. In precedenza si riteneva invece generalmente che un intenso scambio reciproco di geni impedisse a due sottopopolazioni di diversificarsi, perché la migrazione genica riusciva a vanificare la divergenza eventualmente prodotta dalla selezione. Ora ovviamente dobbiamo considerare non solo il grado di migrazione genica tra le due sottopopolazioni, ma anche l'intensità della selezione che tende a far divergere le popolazioni: vi dev'essere un punto di equilibrio da un lato del quale la selezione è, rispetto alla migrazione, più efficace, dall'altro meno. Nel primo caso le due popolazioni tendono a divergere, mentre nel secondo tendono a convergere. In questo contesto va considerato anche che la migrazione di geni da una popolazione a un'altra non è necessariamente casuale. Possiamo ad esempio immaginare una situazione nella quale una popolazione può perdere per migrazione una forma allelica più dell'altra, ad esempio più A che a, mentre un'altra popolazione, adiacente alla prima, può perdere più a che A in quanto le condizioni in cui si trovano le due popolazioni sono tali che, mentre gli individui con genotipo AA della prima popolazione trovano congeniale una componente ambientale, gli individui con genotipo aa della seconda trovano invece adatta una diversa zona dell'ambiente. È quindi ovvio che una popolazione perde geni A per guadagnare a con la migrazione, mentre l'opposto accade nell'altra popolazione; vi sarà quindi 'migrazione selettiva'. Questa non interessa necessariamente qualsiasi selezione naturale che agisca contemporaneamente su due popolazioni, ma può comunque essere in linea di principio una potente sorgente di divergenza genetica fra due popolazioni. Thoday e Gibson (v., *Environmental ...*, 1970, p. 990) hanno dimostrato sperimentalmente in una situazione campione che questa migrazione selettiva può far divergere due sottopopolazioni e hanno sottolineato come il loro esperimento ricordi un aspetto delle popolazioni umane. Possiamo infatti considerare le classi sociali come sottopopolazioni distinte per quanto riguarda qualsiasi caratteristica geneticamente determinata che promuova la mobilità sociale: è noto che coloro che posseggono un quoziente di intelligenza maggiore tendono a salire lungo la scala sociale, mentre coloro che l'hanno più basso tendono a discendere. Dal momento che le variazioni del quoziente intellettivo sono in gran parte determinate geneticamente, i geni implicati mostreranno una migrazione selettiva tra le classi: quindi, secondo una certa previsione teorica, le classi possono divergere come risultato della migrazione selettiva.

La dimostrazione che la selezione diversificante può far divergere sottopopolazioni nonostante vi sia fra loro un notevole scambio di geni ha contribuito a chiarire alcuni problemi che riguardano popolazioni naturali e che sono stati oggetto di studio da parte di genetisti ecologi. A. D. Bradshaw ad

esempio ha dimostrato che l'erba *Agrostis tenuis*, a impollinazione anemofila, ha selezionato genotipi resistenti al piombo sulla superficie di miniere di piombo abbandonate. Finché non vennero compiuti esperimenti di selezione diversificante la teoria esistente non consentiva di spiegare questo fenomeno, poiché l'impollinazione anemofila e le estesissime popolazioni lontane dalle miniere e sensibili al piombo avrebbero dovuto provocare una notevole migrazione di geni entro l'area delle miniere stesse impedendo, secondo le possibili previsioni, a genotipi speciali di stabilirsi nelle aree minerarie. Si è ora dimostrato chiaramente che in questo fenomeno è implicata un'intensissima selezione diversificante.

Il terzo e più controverso risultato degli esperimenti di selezione diversificante riguarda la divisione di una popolazione in due sottopopolazioni tra le quali lo scambio di geni sia limitato o addirittura assente: questa situazione corrisponde in natura a quella descritta come l'origine delle specie. Classicamente (v. Mayr, 1940) l'unica ipotesi che si riteneva valida sull'evoluzione delle specie era la seguente: due popolazioni della stessa specie, isolate da qualche barriera geografica quale una catena montagnosa o un gran fiume o una barriera di ghiacci durante le glaciazioni, davano origine a due popolazioni fra le quali non vi era alcuno scambio di geni. In queste condizioni di isolamento le due popolazioni avrebbero dovuto divergere perché esposte alla selezione in ambienti diversi, e tale divergenza poteva proseguire fintanto che le loro costituzioni genetiche divenissero tali che, in caso di ibridazione, gli ibridi sarebbero risultati biologicamente poco idonei. Esse potevano addirittura giungere a uno stadio nel quale non era loro possibile riconoscersi per incrociarsi e dar luogo a ibridi. Perciò, anche se la barriera che le divideva fosse caduta, ad esempio alla fine della glaciazione, con il ritirarsi dei ghiacciai, le due popolazioni avrebbero potuto invadere le reciproche aree senza incrociarsi tra loro, dimostrando così di essere due specie chiaramente distinte. Le dimostrazioni che provengono dalla sistematica e dalla geografia delle piante e degli animali illustrano chiaramente che in gran parte l'origine delle specie è avvenuta in questo modo, vale a dire allopatricamente. È comunque rimasto a lungo controverso se la genesi di specie diverse possa avvenire anche con altre modalità.

Una di queste modalità, in realtà di tipo semiallopatrico, è stata proposta da Dobzhansky, il quale ha formulato l'ipotesi che talvolta, quando la barriera viene a cadere, le due popolazioni situate ai suoi due lati possano non aver raggiunto un grado di divergenza sufficiente a impedirne l'incrocio quando esse si incontrano nuovamente. Tuttavia queste popolazioni possono essere divenute sufficientemente divergenti perché gli ibridi che ne risultano siano meno biologicamente idonei dei non ibridi. La selezione può quindi intervenire guidando le scelte nell'accoppiamento, poiché gli individui che generano ibridi disperdono parte del loro sforzo riproduttivo nel produrre una progenie meno idonea e conseguentemente quelli che non formano ibridi contribuiscono alle generazioni successive con una progenie più numerosa. Perciò, se vi è una qualche variazione genetica che influenza la scelta nell'accoppiamento o il meccanismo di impollinazione delle piante, sarà utilizzata dalla selezione: in tal modo le due popolazioni, che erano divenute divergenti secondo una modalità allopatrica, dopo essersi nuovamente incontrate formeranno una barriera specifica simpatricamente. Il terzo possibile meccanismo di speciazione è invece simpatico. In questo caso si suppone che, in un ambiente eterogeneo, due parti di una popolazione simpatica divengano selezionate per nicchie ecologiche diverse all'interno della stessa regione e in tal modo divergano: tale divergenza perdura fino a quando gli ibridi nati da genitori appartenenti a nicchie diverse divengono scarsamente adatti ad ambedue le nicchie e quindi biologicamente meno idonei dei non ibridi. A questo punto, come ipotizzato dalla teoria di Dobzhansky, può iniziare a divenire efficace la selezione a favore di barriere fra gli accoppiamenti. La differenza fra questo ultimo meccanismo e quello della vera speciazione simpatica sta semplicemente nel fatto che nel meccanismo proposto da Dobzhansky la divergenza iniziale ha luogo in una condizione allopatrica.

È ovvio che gli esperimenti di selezione artificiale non sono in grado di dimostrare se in natura è stato

operante o no uno dei vari meccanismi, ma possono dimostrare che la selezione è in grado di produrre un certo tipo di conseguenze e inoltre che le popolazioni sottoposte a selezione posseggono la capacità genetica di rispondere in un certo modo. In particolare gli esperimenti di selezione artificiale, condotti con l'impiego della selezione diversificante, hanno chiaramente dimostrato che una popolazione può divergere anche se vi è un'intensa ibridazione tra le due sottopopolazioni: tali esperimenti dimostrano così che, mentre deve ritenersi senz'altro errata l'ipotesi originale che sosteneva l'impossibilità di una divergenza in assenza di isolamento, la speciazione simpatica è invece in linea di principio possibile, malgrado non si riesca in realtà a dimostrarne l'effettivo verificarsi in natura. L'esperimento di Thoday e Gibson (v. fig. 14) è stato compiuto proprio per verificare più a fondo questa possibilità: è diverso da precedenti esperimenti sulla selezione diversificante in quanto, dopo la selezione di due classi, ai moscerini è stata lasciata libertà di scelta nell'accoppiamento e nell'incrocio. Il risultato è stato una rapida divergenza con una rapida riduzione della frequenza di incroci ibridi, sebbene tutti i moscerini si accoppiassero in un piccolo ambiente. Numerose ripetizioni di questo esperimento, con l'impiego di altri ceppi, non hanno però dato gli stessi risultati, anche se diverse sono le ragioni di questa discrepanza (v. Thoday e Gibson, *The probability...*, 1970). Occorre qui mettere in rilievo che la dimostrazione che la selezione artificiale di un certo tipo può produrre un certo risultato, anche una sola volta, è una prova sufficiente che il risultato stesso è una possibile conseguenza di questo tipo di selezione. Non ci si può attendere che la medesima conseguenza si abbia con altre popolazioni, dal momento che queste possono non possedere la stessa varietà genetica di quelle usate negli esperimenti riusciti positivamente. Ciò che ignoriamo è quanto spesso potremmo ottenere tale risultato se potessimo ripetere numerosissime volte questo esperimento, utilizzando ogni volta popolazioni diverse. Comunque, Beardmore e Baldawi (v. Thoday, 1972) hanno ottenuto risultati assolutamente identici a quelli di Thoday e Gibson, utilizzando una popolazione diversa: essi hanno così confermato che la speciazione simpatica è una possibilità che non dev'essere trascurata da coloro che studiano l'evoluzione.

Uomo: origine ed evoluzione

Enciclopedia del Novecento (1984)

di Phillip V. Tobias

Uomo: origine ed evoluzione

sommario: 1. Definizione di uomo. 2. Le caratteristiche di Pongidae. 3. Le caratteristiche di Hominidae: a) caratteristiche morfologiche principali degli Ominidi; b) principali tratti comportamentali degli Ominidi; c) aspetti della biologia molecolare dell'uomo. 4. Strategie adottate nello studio dell'evoluzione umana: a) la strategia impiegata per la fase dell'emergenza degli Ominidi; b) strategie impiegate per la fase dell'evoluzione degli Ominidi; c) strategie impiegate per la fase dell'evoluzione dell'uomo moderno. 5. L'origine di Hominidae. 6. L'evoluzione di Hominidae: a) la scoperta del primo esemplare di Australopithecus; b) il progressivo chiarimento di Australopithecus; c) definizione di Australopithecus; d) le specie di Australopithecus; e) la datazione di Australopithecus; f) caratteri comportamentali di Australopithecus; g) il posto occupato da Australopithecus nella filogenesi degli Ominidi. 7. La comparsa del genere Homo: il più antico Homo, Homo habilis: a) la scoperta dei primitivi Homo in Africa; b) la datazione di Homo habilis; c) alcuni

caratteri morfologici distintivi di *Homo habilis*; d) caratteri comportamentali di *Homo habilis*; e) il posto di *Homo habilis* nella filogenesi ominide. 8. *Homo erectus*: a) la scoperta di *Homo erectus*; b) collocazione spazio-temporale di *Homo erectus*; c) alcune caratteristiche morfologiche di *Homo erectus*; d) caratteri comportamentali di *Homo erectus*; e) la collocazione di *Homo erectus* nella filogenesi ominide. 9. La fase della comparsa dell'uomo moderno: a) le forme di transizione *erectus-sapiens*; b) le più antiche forme identificate come *Homo sapiens*; c) Neandertal; d) l'uomo di Cro-Magnon; e) *Homo sapiens* afer; f) il moderno *Homo sapiens* in Asia; g) riepilogo. 10. Alcuni concetti relativi all'evoluzione degli Ominidi: a) modelli filogenetici; b) evoluzione a mosaico; c) gli ominidi che non hanno avuto successo; d) evoluzione culturale. □ Bibliografia.

1. Definizione di uomo

Il termine 'uomo', senza ulteriori qualificazioni, è decisamente vago e viene inteso nei modi più diversi. Senza una terminologia più precisa e senza stabilire delle regole per il suo uso, è facile che, in una discussione sull' 'uomo', scienziati, filosofi e non specialisti si fraintendano. Ci sembra perciò necessario, all'inizio di questo articolo, esaminare i diversi usi del termine e definire il senso in cui lo useremo in questo contesto.

Il significato più ampio del termine 'uomo' e quello più comunemente usato quando si discute l'origine e l'evoluzione dell'uomo è quello impiegato per indicare i membri della famiglia zoologica dell'uomo, che, come suggerito da J. E. Gray (v., 1825 e 1827), è stata denominata Hominidae. Le specie e gli individui appartenenti a tale famiglia sono comunemente noti come Ominidi.

Secondo un altro uso, il termine 'uomo' è limitato ai membri del genere *Homo*, un termine latino molto generico che C. von Linné (o Linneo) usò nella decima edizione del *Systema naturae* (1758) per riferirsi ai vari individui che formano il consorzio degli uomini viventi. Successive ricerche svolte nel XIX e specialmente nel XX secolo hanno mostrato che in Hominidae è stato incluso almeno un altro genere oltre a *Homo*, per cui se adottiamo il termine 'uomo' solo per riferirci agli individui appartenenti al genere *Homo* lo usiamo in un senso più ristretto.

L'uso più restrittivo di questo termine è quello che fa riferimento esclusivamente agli appartenenti alla specie vivente chiamata da Linneo *Homo sapiens* (1758). In questa accezione il termine è in genere usato da coloro che si occupano delle differenze di comportamento e mentalità tra l'uomo moderno e le attuali scimmie antropomorfe, o di caratteristiche tipicamente umane, come la creatività o la creazione di sistemi etici e filosofici. Tuttavia il termine non viene usato in questa accezione restrittiva dagli studiosi di biologia umana, di paleoantropologia o di archeologia. Inoltre, in ognuna delle tre accezioni che abbiamo appena ricordato è possibile riscontrare la presenza di diverse sfumature di significato.

In questo articolo l'accezione più ampia del termine 'uomo' e quella più appropriata: infatti, ci dedicheremo a un gruppo di Primati superiori, i membri della famiglia Hominidae.

I membri di tre gruppi di Primati superiori, cioè l' 'uomo' nel suo significato più ampio, le grandi scimmie antropomorfe (scimpanzé, gorilla e orango) e le piccole scimmie antropomorfe (gibbone e siamango) hanno in comune una tal quantità di caratteristiche morfologiche da giustificare l'opinione, ormai largamente accettata, che appartengano a un unico raggruppamento nella classificazione dei Mammiferi e dei Primati. A questo raggruppamento principale il paleontologo e tassonomista americano G. G. Simpson attribuì la qualifica di 'superfamiglia', alla quale dette il nome di Hominoidea. Pertanto, il termine 'Ominoidi' include gibboni, scimmie antropomorfe e uomo, mentre il termine 'Ominidi' si riferisce soltanto all'uomo in senso lato.

Dal momento che in questo articolo ci occupiamo di Ominidi, è importante sottolineare il fatto che, come ci ha insegnato Linneo 250 anni fa, la classificazione di creature viventi dipende

fondamentalmente dalla loro morfologia o struttura corporea. Ciò nel regno animale implica tutti gli aspetti della struttura corporea, sia macroscopica che microscopica, comprende, cioè, non solo ossa e cervello, muscoli e organi, nervi e vasi sanguigni, ma anche tessuti e cellule coi loro minuscoli componenti, compresi i cromosomi. In tempi recenti, sempre nuovi aspetti del fenotipo, cioè i tratti veri e propri dell'organismo, come gruppi sanguigni e serici e una quantità di molecole identificabili, vengono usati come mezzi per una corretta classificazione delle forme viventi. Purtroppo, nello studio dei fossili non ci possiamo servire di quelle prove chiarificatrici che sono i cromosomi, i minuscoli depositari del materiale ereditario, di cui ogni membro di ogni specie vivente possiede un numero definito. Inoltre, lo studioso di evoluzione non si può servire di prove biochimiche dirette, come i gruppi sanguigni, tranne che nei reperti più recenti. Perciò, quando studiamo antichi reperti fossilizzati, siamo obbligati a utilizzare prove di tipo diverso rispetto a quelle impiegate nelle ricerche su forme di vita recenti e moderne. Una descrizione delle varie strategie di ricerca è fornita nel cap. 4. Per stabilire le affinità esistenti tra forme estinte di Primati superiori, e per individuare la direzione e le caratteristiche dei cambiamenti evolutivi avvenuti lungo periodi di tempo molto lunghi, è necessario avere un'idea precisa di che cosa è, e che cosa non è, un ominide. Pertanto, i paleoantropologi si basano su definizioni di Hominidae e di famiglie strettamente collegate, come quelle delle scimmie antropomorfe, sulle quali esiste un accordo generale. Cominceremo quindi esaminando brevemente la famiglia delle scimmie antropomorfe (Pongidae) perché, come ha notato Darwin in *The descent of man* (1871), lo scimpanzé e il gorilla sono i più stretti parenti dell'uomo.

2. Le caratteristiche di Pongidae

I Pongidae, o Pongidi, comprendono le grandi scimmie antropomorfe: il gorilla e lo scimpanzé africani, l'orango asiatico e altri antichi membri della famiglia ora estinti. Alcuni scienziati, come Simpson, includono tra i Pongidi anche le piccole scimmie antropomorfe (gibbone e siamango), che altri, come G. Heberer, considerano invece abbastanza diverse dalle grandi da giustificare una loro classificazione in una famiglia separata, Hylobatidae. Seguiremo Simpson e molti altri scienziati, e considereremo i gibboni come membri di una sottofamiglia dei Pongidi.

La più recente e più largamente accettata definizione dei Pongidi è stata proposta nel 1955 da sir W. E. Le Gros Clark nel libro *The fossil evidence for human evolution*. Piccole modifiche vennero apportate nella seconda edizione del libro (1964) e nella terza, curata da B. G. Campbell (1978). Tale definizione è troppo lunga per poter essere citata testualmente, ma va sottolineato il fatto che essa fu espressa in termini non di entità anatomiche apparentemente statiche, ma secondo le linee evolutive generali che distinguono la famiglia, che sono le seguenti: progressive modifiche dello scheletro che si adatta a un tipo particolare di locomozione arboricola detta 'brachiazione' e si manifesta specialmente nel proporzionale allungamento dell'arto anteriore sia nel suo insieme che nelle sue singole parti (mano, polso, avambraccio, braccio); sviluppo di un forte alluce opponibile alla superficie plantare delle altre dita del piede; relativa riduzione del pollice; mantenimento delle proporzioni del bacino, che sono quelle caratteristiche del bacino dei mammiferi quadrupedi; sviluppo, nei pongidi di maggiori dimensioni, di mandibole massicce associate con creste muscolari pronunziate sul cranio; mantenimento di una posizione arretrata o posteriore dei condili occipitali sulla base del cranio; limitato grado di flessione dell'asse della base del cranio che ne mantiene bassa la volta; ingrandimento degli incisivi e specialmente dei canini che divengono lunghi denti conici che si inseriscono negli spazi (diastemi) dell'opposto mascellare; accentuazione della capacità di taglio del primo premolare inferiore permanente.

Questa lista di caratteristiche non è certo completa; inoltre, paragonando gli antichi pongidi a quelli recenti, è possibile rendersi conto che non tutte le caratteristiche sono manifeste nello stesso grado a ogni stadio evolutivo: alcuni tratti sono comparsi prima di altri, certi si sono sviluppati più

rapidamente e altri meno. Tuttavia, da un reperto incompleto, qual è un fossile, è in genere possibile mettere in evidenza un numero di caratteristiche sufficiente a dare un'idea abbastanza chiara dell'appartenenza o meno dell'esemplare ai Pongidi.

Le prove attualmente disponibili indicano senz'altro che gli Ominidi e i Pongidi, specialmente i Pongidi africani, hanno avuto un antenato comune che, in un periodo di tempo compreso tra quattro e dieci milioni di anni fa, dette origine a due linee diverse, appunto gli Ominidi e i Pongidi.

3. Le caratteristiche di Hominidae

Nella ricerca dei criteri in base ai quali può essere caratterizzata la famiglia dell'uomo, possiamo individuare proprietà morfologiche (sulle quali si basano le classiche definizioni zoologiche di Hominidae), aspetti comportamentali e caratteri molecolari. Per lo studioso di paleontologia umana i reperti fossili forniscono scarse informazioni dirette sulla composizione molecolare propria degli Ominidi. Indicazioni un po' più precise sul comportamento dei primi Ominidi provengono dai reperti archeologici, considerati come una rappresentazione fossilizzata del comportamento. La maggior parte delle prove a nostra disposizione riguarda la morfologia degli Ominidi fossili ed è su questo aspetto che concentreremo principalmente la nostra attenzione.

a) Caratteristiche morfologiche principali degli Ominidi

I tratti caratteristici degli Ominidi sono stati enumerati per la prima volta da Gray (v., 1825), ma in seguito sono stati meglio precisati in numerose occasioni, via via che si venivano accumulando nuovi dati e che si procedeva all'analisi di campioni di maggiori dimensioni di Ominidi di tipo diverso.

Nella seconda metà del XX secolo Le Gros Clark (v., 1955) ha proposto una definizione più completa di ciò che si considera un ominide, definizione che è stata leggermente modificata nelle successive edizioni (1964² e 1978³) del suo libro *The fossil evidence for human evolution*. Anche la definizione di Hominidae, come quella di Pongidae, è basata sulle tendenze evolutive che contraddistinguono la famiglia. Le Gros Clark ha elencato 19 precise direzioni, processi o complessi che sono presenti in una parte o in un'altra dello scheletro. Perciò, la loro presenza o assenza, la loro forma o il grado in cui si manifestano possono essere verificati sui resti fossili dello scheletro.

Tra le 19 caratteristiche indicate da Le Gros Clark ricordiamo: modifiche dello scheletro dovute all'adattamento alla postura eretta e alla locomozione bipede; un crescente grado di flessione dell'asse della base del cranio, associato a una crescente altezza della volta cranica; relativo spostamento in avanti dei condili occipitali, cioè delle superfici articolari alla base del cranio tramite le quali il cranio si articola con la vertebra atlante e la colonna vertebrale; sostituzione del margine tagliente del primo premolare inferiore permanente con una struttura bicuspidata (con successiva riduzione secondaria della cuspidale linguale della bicuspidale); marcata tendenza, in stadi successivi dell'evoluzione, a una riduzione della grandezza dei molari; alterazione progressiva del rapporto tra premolari e molari da una parte, e incisivi e canini dall'altra: i primi si allargano per schiacciare e macinare grazie a un potente apparato masticatore che fornisce una maggiore potenza diretta ai molari, mentre i canini e gli incisivi si rimpiccoliscono; pronunciata e rapida espansione (in alcuni ominidi che si collocano nella fase finale della loro sequenza evolutiva) della capacità cranica, e quindi delle dimensioni del cervello che era contenuto nel cranio; riduzione, negli ominidi di stadi evolutivi più tardi, delle dimensioni della mandibola e dell'area di inserzione dei muscoli masticatori e comparsa di una protuberanza mentoniera o mento osseo.

Questa lista non è assolutamente completa, ma comprende alcune delle principali caratteristiche distintive della famiglia Hominidae. Sappiamo adesso che non tutte queste caratteristiche evolutive fecero la loro comparsa contemporaneamente né il processo evolutivo fu ugualmente veloce. Tuttavia, l'attento esame di fossili di Primati superiori, anche molto antichi e incompleti, in genere riesce a

mettere in evidenza la presenza o meno di queste caratteristiche e il riscontro di almeno alcuni di questi elementi distintivi dell'uomo può esser sufficiente a stabilire l'appartenenza del fossile agli Ominidi.

Tuttavia, bisogna ammettere che esistono casi limite la cui interpretazione è controversa. Fossili come *Ramapithecus*, *Oreopithecus* e *Gigantopithecus* mostrano ciascuno una o due o anche più caratteristiche che suggeriscono la presenza di tendenze ominidi, ma esse non sono abbastanza ben definite da permettere di fare una diagnosi relativamente sicura: i tratti rappresentati o sono troppo pochi, o sono espressi in grado minimo, così da rendere impossibile un accordo generale sull'interpretazione dei fossili. In alcuni casi i fossili sono così incompleti che lo studioso non è in grado di determinare se le caratteristiche ominidi avrebbero potuto essere presenti nelle parti mancanti. Ciò ci deve far ricordare che, nel caso che il materiale fossile sia scarso e specialmente quando si tratta di stadi precoci dell'evoluzione degli Ominidi, o quando si ha a che fare con rami ominoidi collaterali, non è possibile asserire in modo netto e inequivocabile che certe caratteristiche sono di natura ominide. In passato, alcuni campioni di questo tipo sono stati correttamente identificati solo dopo la scoperta di altri resti più completi. Così, pochi studiosi includono ancora i membri dei tre generi citati - *Ramapithecus*, *Oreopithecus* e *Gigantopithecus* - tra gli Ominidi, benché in un periodo o in un altro siano state individuate in ognuno di essi caratteristiche considerate proprie degli Ominidi. D'altra parte, l'affermazione che *Australopithecus* è in realtà un ominide è confermata dalle nuove scoperte e dai nuovi studi effettuati in seguito al rinvenimento del primo esemplare, a opera di R.A. Dart nel 1924.

Per dare al lettore una chiara idea di che cosa si intende per ominide, possiamo individuare sette aspetti principali del modello morfologico ominide (v. tab. I). L'acquisizione di questi sette complessi, in gradi e tempi diversi e attraverso cambiamenti verificatisi con velocità diverse, ha caratterizzato i Primati superiori che si sono diffusi nel corso di quella radiazione evolutiva che va sotto il nome di ominazione.

TABELLA I. - CARATTERISTICHE DELLA MORFOLOGIA OMINIDE.

- 1. Postura eretta e locomozione bipede.**
- 2. Ristrutturazione e riassetamento dell'arto anteriore.**
- 3. Cambiamenti nella dentatura.**
- 4. Accrescimento allometrico fortemente positivo del cervello e del neurocranio.**
- 5. Accrescimento differenziale di alcune aree ben definite del cervello.**
- 6. Rimodellamento del cranio, inclusa la mandibola.**
- 7. Sviluppo delle basi strutturali del linguaggio articolato.**

TABELLA II. – CAMBIAMENTI IMPLICATI NELL'ACQUISIZIONE DELLA LOCOMOZIONE BIPEDE.

1. Alterazioni della base del cranio.
2. Alterazione dell'allineamento cranio-vertebrale.
3. Meccanismi strutturali per la trasmissione del peso:
 - a) lungo la colonna vertebrale;
 - b) attraverso la parte superiore del sacro;
 - c) attraverso l'ileo.
4. Grandi modificazioni del bacino.
5. Adattamento di:
 - a) testa e collo del femore;
 - b) lunghezza, curvatura e forma del femore;
 - c) struttura e meccanismo dell'articolazione del ginocchio;
 - d) caviglia, piede e dita del piede.

1. Acquisizione della stazione eretta, abituale o per tempi prolungati, e della locomozione bipede abituale, cioè capacità di stare in piedi, camminare e correre (v. tab. II). Lungi dal rappresentare un gruppo di cambiamenti di scarsa entità, ciò ha implicato: a) alterazioni nella struttura della base cranica e dell'allineamento cranio-vertebrale; b) sviluppo di meccanismi strutturali tali da permettere di scaricare il peso in basso lungo la colonna vertebrale attraverso la parte superiore del sacro fino alle ossa iliache; c) sostanziali modifiche del bacino in modo da rendere possibile il nuovo meccanismo di locomozione senza che ciò pregiudicasse l'espletamento continuo e adeguato dell'altra funzione fondamentale del bacino, cioè il suo uso come canale del parto; d) modifiche della testa e del collo del femore, della lunghezza, curvatura e forma del femore, del meccanismo articolare del ginocchio, della caviglia, del piede e delle dita del piede.

Tutti i resti fossili sembrano indicare che questi elementi vennero sviluppati in stadi molto precoci della storia dell'ominazione.

2. Riassetamento e ristrutturazione dell'arto anteriore, in modo che invece di rimanere un organo per sostenere pesi, per stare in piedi, camminare o correre come nell'andatura quadrupede, o nella brachiazione, o in ambedue, si libera, del tutto o quasi, dagli impegni della locomozione, e può dedicarsi alla manipolazione che diviene sempre più precisa; ciò comporta, fra l'altro, un accorciamento dell'arto nel suo insieme e un allungamento del pollice che sviluppa la proprietà anatomica e funzionale dell'opponibilità.

TABELLA III. – TIPI DI CAMBIAMENTI A CARICO DELLA DENTATURA DURANTE IL PROCESSO DI OMINAZIONE.

1. Riduzione relativa dei canini.
2. Cambiamenti relativi a:
 - a) forma della corona;
 - b) struttura della corona;
 - c) conformazione della corona;
 - d) spessore dello smalto;
 - e) dimensione assoluta e relativa della corona;
 - f) grandezza della cavità dentaria;
 - g) numero, forma e struttura delle radici;
 - h) schema di occlusione;
 - i) modalità di masticazione.

3. Modifiche della dentatura in senso ominide (v. tab. III). Si verifica una generale riduzione delle dimensioni dei denti, dei mascellari e di tutto l'apparato masticatore; una riduzione differenziale dei canini, che da lunghe zanne divengono denti relativamente piccoli con punte allineate quasi allo stesso livello dei denti vicini nell'arcata dentaria; trasformazioni degli altri denti, riguardanti la forma, struttura e spessore dello smalto della corona, la dimensione assoluta e relativa della corona (compresi cambiamenti nelle dimensioni di certi denti rispetto a quelle di altri), la grandezza della cavità dentaria, numero, forma e struttura delle radici; cambiamenti nello schema di occlusione e di masticazione.

4. Encefalizzazione complessiva. Accrescimento allometrico fortemente positivo del cervello nel suo insieme e contemporaneo aumento della capacità della scatola cranica; in altre parole, la velocità di accrescimento del cervello è di gran lunga maggiore di quella del corpo nel suo insieme.

5. Encefalizzazione selettiva. Sviluppo differenziale di alcune parti del cervello: certe aree aventi funzioni ben precise si ingrandiscono più di altre. In particolare ciò si riscontra nel caso dei lobi frontale e parietale, della parte posteriore della circonvoluzione frontale inferiore (cioè dell'area di Broca) e dell'area di Wernicke. Si riscontra anche lo sviluppo di una asimmetria, che può essere modesta o marcata, di parti speciali degli emisferi cerebrali, in concomitanza con un alto grado di asimmetria funzionale tra l'emisfero sinistro e quello destro.

**TABELLA IV. – CARATTERISTICHE DEL PROCESSO DI OMINAZIONE
RELATIVAMENTE AL CRANIO,**

**Rimodellamento del cranio in conformità con:
cambiamenti della base e dell'equilibrio del cranio;
cambiamenti della dentatura e del modo e della potenza
di masticazione;
accrescimento e rimodellamento del cervello.**

6. Rimodellamento della particolareggiata morfologia del cranio, inclusa la mandibola (v. tab. IV). Tali cambiamenti avvengono in accordo con: a) la posizione della testa su una colonna vertebrale diritta, il che comporta delle modifiche della base e dell'equilibrio del cranio; b) cambiamenti delle dimensioni della dentatura e del modo e della potenza della masticazione; c) accrescimento e rimodellamento del cervello.

7. Sviluppo del linguaggio articolato. È questo un carattere sia funzionale sia comportamentale la cui base strutturale richiede: a) lo sviluppo delle aree del linguaggio nel sistema nervoso centrale; b) cambiamenti periferici riguardanti i canali respiratorio e alimentare in modo da formare il canale vocale.

**TABELLA V. – MODIFICHE AFFERENTI ALLE BASI STRUTTURALI DEL
LINGUAGGIO.**

1. Centrali:

**espansione di specifiche aree dell'encefalo:
area di Broca;
area di Wernicke;
area motoria supplementare II (Ms II).**

2. Periferiche:

**modifiche nel canale respiratorio superiore in modo
che diventi un canale vocale;
perdita dell'intimo contatto tra epiglottide e palato
molle;
l'adito della laringe viene a trovarsi posteriormente;
la continuità tra cavità nasali e laringe è interrotta
dal canale alimentare;
un canale respiratorio orale si aggiunge a quello nasale;
comparsa ed espansione della nasofaringe;
'discesa' della laringe.**

Non abbiamo detto praticamente niente dei tessuti molli del corpo, come i visceri, i muscoli e i vasi

sanguigni. I segni che alcuni muscoli lasciano sulle ossa possono fornire utili informazioni ausiliarie sullo stato e l'anatomia funzionale dei fossili: per esempio i muscoli masticatori e quelli delle mani e dei piedi.

Anche il cervello, come i muscoli, lascia il suo segno sulle ossa. Durante la vita embrionale, fetale e postnatale la forma della scatola cranica si modella accuratamente sulla superficie del cervello in espansione. La parte esterna del cervello, così, lascia la sua impronta sulla parte interna della scatola cranica; in alcune parti, perfino le circonvoluzioni, o giri, e le fessure, o solchi, che le separano lasciano una chiara impronta nell'interno della calotta cranica. Tali impressiones gyrorum, a loro volta, caratterizzano un calco endocranico, artificiale o naturale che sia. È pertanto possibile, se si opera con sufficiente attenzione, leggere alcuni dei segni che originariamente si trovavano sulla superficie del cervello.

Molti studi hanno dimostrato che il calco endocranico riproduce molto fedelmente la forma del cervello. Paragonando i calchi endocranici con i cervelli corrispondenti, Connolly (v., 1950) ha mostrato che i segni delle fessure sono chiaramente visibili in alcune parti dei calchi, specialmente nelle zone più basse; egli, avendo riscontrato anche che tali impronte sull'osso scompaiono in età avanzata, ne deduce che probabilmente l'impronta delle fessure raggiunge il massimo grado di evidenza, sia nelle scimmie antropomorfe sia nell'uomo, in adulti giovani. Questo fatto risulta vantaggioso per lo studio dei reperti fossili, in quanto una larga percentuale delle ossa di ominidi primitivi a nostra disposizione appartiene a individui anatomicamente immaturi. Per esempio, dei circa 160-170 esemplari di australopitecine del Sudafrica a cui possiamo attribuire individualmente un'età, il 48 o 49% sono di individui immaturi, e il 52 o 51% di individui maturi; pertanto una buona percentuale di essi morì in età tale da poter essere ragionevolmente sicuri che avessero crani con impronte ben marcate delle fessure cerebrali, sempre ammettendo che la situazione in relazione a questi primi ominidi fosse la stessa di quella delle attuali scimmie antropomorfe e dell'uomo. Grazie all'attento studio di tali impronte sull'interno della volta cranica o sulla superficie del calco endocranico, i neurologi sono riusciti a identificare quali parti del cervello dei primitivi ominidi fossero molto sviluppate e quali fossero appena rappresentate.

Un carattere morfologico che è impossibile studiare nei fossili è l'assetto cromosomico, il microscopico depositario dei materiali ereditari presente nella maggioranza delle cellule del corpo. Sappiamo che le moderne scimmie antropomorfe, sia africane sia asiatiche, possiedono 48 cromosomi in ogni cellula normale del corpo, mentre l'uomo moderno ne ha 46. Le nuove tecniche per lo studio dei cromosomi hanno messo in evidenza uno schema intricato e caratteristico di bande disposte secondo un modello costante lungo ogni cromosoma, per cui è stato addirittura possibile stabilire quali cromosomi umani sono omologhi a quelli dello scimpanzé e del gorilla e determinare per quali aspetti i cromosomi dell'uomo moderno differiscono da quelli delle scimmie antropomorfe. Purtroppo non abbiamo alcun metodo in base al quale stabilire con esattezza quando si originarono tali differenze, compresa la diversità di numero. Così, per esempio, non siamo in grado di stabilire se *Australopithecus* possedesse 46 cromosomi come l'uomo moderno o 48 come le attuali grandi scimmie antropomorfe.

Tuttavia, tenendo presenti le sette caratteristiche proprie degli Ominidi che abbiamo ricordato, ci è più facile esaminare e interpretare i reperti fossili; possiamo così delineare quando e come fecero la loro prima comparsa le caratteristiche anatomiche degli Ominidi e come si svilupparono in seguito.

b) Principali tratti comportamentali degli Ominidi

Nell'ambito comportamentale i tratti che distinguono gli Ominidi dai Pongidi sono moltissimi. I traguardi raggiunti dagli Ominidi comprendono tutte le attività complesse, abituali, volontarie e pianificate e il grado di dipendenza da esse ai fini della sopravvivenza quali: raccolta di cibo e caccia; perdita del periodo di estro, sostituito da recettività sessuale durante tutto l'anno; tabù dell'incesto;

graduale sviluppo, accanto alla bergsoniana intelligenza concreta, dell'intelligenza razionale, o, secondo un altro tipo di analisi, sviluppo dell'intelligenza operativa accanto all'intelligenza sensomotoria e preoperazionale di Piaget; acquisizione del linguaggio articolato e della parola; grande sviluppo della capacità di risolvere problemi; simbolizzazione e organizzazione dei simboli in entità culturali coerenti; sviluppo di una cultura sia materiale sia non materiale; flessibilità comportamentale e trasmissione della cultura. La funzionalità e il comportamento ominidi sono contraddistinti da una immaturità molto accentuata alla nascita e per un tempo notevole dopo di essa; infatti c'è un prolungato periodo di infanzia e adolescenza, con ritardata comparsa del menarca (inizio delle mestruazioni), dell'eruzione dei denti e del completamento del processo di crescita e di ossificazione; l'età media si allunga e compare la menopausa; le femmine sviluppano mammelle con caratteri umani.

Scorrendo questa lista, è chiaro che alcuni dei segni distintivi del comportamento ominide possono essere ricavati dallo studio dei reperti paleoantropologici: per esempio, la presenza di segni di cultura materiale, come utensili di pietra e osso, la costruzione di ripari, la raccolta di ocre rosse e di altre terre minerali. La natura dell'intelligenza può essere determinata sulla base di concetti impliciti nei reperti della cultura materiale. Dall'anatomia dei fossili e dalla complessità delle indicazioni di vita culturale possiamo addirittura presumere l'esistenza del linguaggio articolato.

c) Aspetti della biologia molecolare dell'uomo

Un tempo, lo studio dell'anatomia degli ominidi fossili, coadiuvato dalle conoscenze ricavabili dall'anatomia comparata di creature viventi correlate, era in pratica l'unica base su cui poggiavano tutte le nozioni relative all'evoluzione biologica degli Ominidi.

All'inizio degli anni sessanta, un diverso gruppo di studiosi, i biologi molecolari, ha contribuito con nuove conoscenze allo studio del problema delle origini degli Ominidi. Infatti la sistematica e l'evoluzione molecolare si avvalgono di tre approcci diversi: a) la valutazione della 'distanza immunologica' tra specie e popolazioni diverse; b) la 'sequenza delle proteine', cioè l'individuazione, resa possibile da nuove e raffinate tecniche biochimiche, della sequenza degli amminoacidi che costituiscono ciascuna proteina presente negli individui di una specie moderna; in certo senso ciascuna proteina ha le sue 'impronte digitali', ed è così possibile paragonare le proteine corrispondenti in specie diverse, come ad esempio uomo moderno (*Homo sapiens*) e scimpanzé (*Pan troglodytes*); c) la sequenza del DNA (acido desossiribonucleico, il depositario delle caratteristiche ereditarie che è la componente autoriproducibile dei cromosomi e di molti virus) e lo studio del DNA dopo ibridazione tra cellule di specie diverse. Applicando tali metodologie agli ominidi viventi e basandosi su presupposti teorici è stato possibile durante gli ultimi vent'anni calcolare quando avvenne la divergenza dall'ultimo antenato comune alle scimmie antropomorfe africane e agli Ominidi. Infatti, la maggior parte degli studiosi di evoluzione umana ritiene che sia stata proprio una divergenza verificatasi nella linea evolutiva dell'ominoide africano a dar origine a *Hominidae*. Sulla base delle più recenti prove molecolari, questa divergenza pare sia avvenuta tra 4 e 7 milioni di anni fa.

Nonostante che alcuni dei presupposti su cui si sono basati gli evoluzionisti molecolari siano stati criticati fin da quando fu proposto per la prima volta il concetto di un 'orologio molecolare' o strumento per la datazione dell'evoluzione (1962), le ricerche successive, basate su dati ottenuti in indagini molto più ampie di quanto non fosse stato originariamente suggerito per l' 'orologio dell'albumina', hanno progressivamente eliminato le obiezioni e hanno grandemente aumentato la fiducia nei confronti dell'approccio molecolare.

Una delle difficoltà che erano originariamente sorte, in seguito alle ipotesi avanzate in base alla biologia molecolare, era il fatto che la data di origine degli Ominidi risultava essere relativamente tarda (4-7 milioni di anni), mentre l'interpretazione che veniva allora data dei fossili indicava una

genesi ominide molto più precoce (15 milioni di anni). Nuove scoperte di fossili e un più attento esame degli esemplari di ominidi più antichi hanno portato, tra il 1975 e il 1982, a modificare l'interpretazione dei fossili. I fossili più antichi, risalenti a 10-20 milioni di anni fa, non sono più considerati Ominidi, mentre fossili di circa 4 milioni di anni, scoperti recentemente, sembrano indicare con sufficiente sicurezza che l'origine degli Ominidi sia più recente.

Pertanto, attualmente si ritiene che le prove ricavabili sia dai fossili sia su base molecolare concordino nell'indicare un'origine relativamente recente (4-7 milioni di anni) di Hominidae. Le difficoltà sorte in un primo tempo con l'approccio molecolare hanno determinato un progressivo raffinamento della biologia molecolare e hanno inoltre portato a riconsiderare la candidatura dei fossili più antichi (per es. *Ramapithecus*) al titolo di ominide ancestrale.

La maggior parte degli studiosi di evoluzione oggi riconosce il valore del contributo fornito dallo studio delle molecole a quello delle origini degli Ominidi, che è consistito nella possibilità di stabilire il momento in cui gli Ominidi si sono separati dall'antenato che avevano in comune con le scimmie africane.

4. Strategie adottate nello studio dell'evoluzione umana

a) La strategia impiegata per la fase dell'emergenza degli Ominidi

L'emergenza di Hominidae da predecessori non ominidi e la divergenza di Ominidi e Pongidi è stata chiarita grazie a una triplice strategia: lo studio dei reperti fossili e archeologici, la morfologia comparata (compresa la morfologia cromosomica) degli Ominidi e la biologia molecolare comparata. La controversia tra sostenitori dello studio dei fossili e sostenitori dell'approccio molecolare si è in gran parte risolta nella considerazione che i dati ricavabili dai fossili e le prove basate sulle somiglianze molecolari tra Pongidi viventi e *Homo sapiens* sono conciliabili. I biologi molecolari hanno attentamente rivisto i loro concetti, le loro supposizioni e i loro dati, mentre i paleontologi hanno sottoposto i fossili a esami più critici. Il risultato è stato una buona sintesi degli approcci paleontologico e molecolare e delle loro conclusioni. Tale sintesi era stata prevista nel simposio Wenner Gren intitolato *The role of natural selection in human evolution* tenutosi a Burg Wartenstein in Austria nel 1974 (v. Salzano, 1975); fu annunciata in un simposio intitolato *Miocene hominoids and new interpretations of ape and human ancestry*, organizzato da R. L. Ciochon e R. S. Corruccini nell'ambito dell'VIII congresso della International Primatological Society, tenutosi a Firenze nel luglio del 1980; ed è stata definitivamente sancita a un congresso tenuto alla Pontificia Accademia delle Scienze da dodici studiosi nel maggio 1982, intitolato *Recent advances in our knowledge of Primate evolution* e presieduto dal prof. C. Chagas, presidente dell'Accademia.

Pertanto, è stata ormai accettata l'idea che fossili, molecole e anatomia comparata possono insieme fornire le basi per lo studio della natura degli Ominidi e per datare le loro origini.

b) Strategie impiegate per la fase dell'evoluzione degli Ominidi

Dopo che gli Ominidi si furono separati dai Pongidi costituendosi a buon diritto come una famiglia, Hominidae, lo studio della loro evoluzione biologica successiva, da circa 4 milioni di anni fa fino a tempi relativamente recenti, è divenuto fondamentalmente uno studio di paleoanatomia. I dati di biologia molecolare comparata servono pochissimo o non servono affatto a sbrogliare la matassa dei modelli evolutivi presenti all'interno dei primi appartenenti a questa famiglia (4-1 milioni di anni fa), mentre assumono un ruolo sempre crescente i dati archeologici ed etologici (comportamentali). I mutamenti biologici che avvennero durante questo periodo, tuttavia, possono in gran parte essere desunti dall'attento studio paleoanatomico dei fossili; tale studio è arricchito dalle testimonianze della cultura materiale che ci illuminano su alcuni importanti aspetti quali dimensione, distribuzione, abitudini alimentari del gruppo, intelligenza tecnica e razionale, capacità di usare un linguaggio,

insomma ci illuminano su quello che era il mondo delle idee degli Ominidi durante la loro evoluzione.

c) Strategie impiegate per la fase dell'evoluzione dell'uomo moderno

La storia dell'origine dell'uomo biologicamente moderno e della sua varietà si basa quasi esclusivamente sui dati anatomici o fisici desunti dall'antropologia e sulle variazioni genetiche riscontrabili nelle popolazioni moderne. Lo studio anatomico, in questa terza fase, si basa sulle somiglianze esistenti tra comunità umane viventi e reperti fossili datati con sicurezza, che divengono sempre più numerosi, mentre lo studioso di genetica delle popolazioni umane può usare la frequenza genica per sondare il passato, in quanto può chiarire le interrelazioni genetiche di popolazioni umane recenti. Anche in questa fase, come nella seconda, il ruolo dell'archeologo nel mettere in luce la nascita di schemi comportamentali moderni è importantissimo, mentre le fasi più recenti si possono avvalere degli studi di antropologia sociale, etologia, linguistica ed etnologia.

In definitiva, possiamo individuare tre fasi nell'evoluzione biologica degli Ominidi, per il cui studio è necessario ricorrere a diversi tipi di strategia: 1) per la fase dell'origine ominide (cioè per il periodo che risale a oltre 4 milioni di anni fa): paleoanatomia dei fossili, morfologia comparata (compresa la morfologia cromosomica) e biologia molecolare di Ominidi e non Ominidi viventi; 2) per la fase dell'evoluzione degli Ominidi (da 4 a 1 milione di anni fa): paleoanatomia dei fossili e approccio archeologico; 3) per la fase dell'evoluzione dell'uomo moderno (da 1 milione di anni fa al presente): studio anatomico dei fossili e delle popolazioni umane moderne, studi di biologia molecolare delle popolazioni moderne e utilizzazione delle informazioni ricavabili da archeologia, antropologia sociale, etnologia, linguistica ed etologia.

5. L'origine di Hominidae

Siamo in possesso di un certo numero di fossili ominoidi, risalenti all'Era Terziaria e provenienti da Africa, Europa meridionale e Asia, che secondo diversi studiosi vanno considerati candidati al titolo di Ominidi, o almeno a quello di antenati degli Ominidi. In tre importanti ominoidi del Terziario inferiore, e cioè *Gigantopithecus*, *Oreopithecus* e *Ramapithecus*, sono state riscontrate caratteristiche considerate proprie degli Ominidi; i loro resti risalgono a un periodo compreso tra 14 e 8 milioni di anni fa (tranne *Gigantopithecus blacki* cinese, al quale è stata assegnata un'età inferiore, cioè compresa nell'ultimo milione di anni). Ciascuno di questi tre generi è stato considerato, in un periodo o in un altro, come facente parte a pieno titolo della famiglia ominide. Ma il ritrovamento di nuovi esemplari, un esame più critico dei fossili precedenti e approfonditi studi di anatomia comparata effettuati su esemplari di grandi dimensioni di scheletri sicuramente appartenenti a Pongidi od Ominidi hanno progressivamente inficiato la validità di tale supposizione, tanto che negli anni ottanta quasi nessuno degli studiosi delle origini degli Ominidi ritiene che questi generi appartengano agli Ominidi secondo la definizione che ne abbiamo data.

È probabile che durante l'Era Terziaria inferiore vi sia stata nel Vecchio Mondo una ricca fauna di Primati superiori, e che molte di queste linee ominoidi stessero sperimentando nuovi modelli morfologici e comportamentali, divenendo, per qualche aspetto e in grado modesto, 'ominizzate'. Per esempio, qualche tratto più o meno ominide è manifesto in ognuno di questi tre ominoidi: *Oreopithecus* (i cui esemplari migliori provengono dai depositi di lignite della Toscana), *Gigantopithecus* dell'India e *Ramapithecus*. Praticamente, l'unica modifica in senso ominide comune a tutti e tre, pur con delle differenze, era una riduzione dei canini. Infatti, i canini di *Gigantopithecus*, pur essendo piccoli e non sporgenti, erano denti conici e appuntiti, mentre quelli ominidi non lo sono. *Oreopithecus* aveva canini relativamente piccoli, ma premolari e molari molto particolari e diversissimi da quelli di Ominidi e Pongidi. *Gigantopithecus* aveva rami mandibolari divergenti posteriormente (un carattere pongide), primo premolare inferiore adatto al taglio (tratto pongide), e

una combinazione di molari e premolari grandi con incisivi piccoli (un tratto presente in alcuni dei primi ominidi).

Questi e altri esempi mostrano che durante il Terziario era in atto in diversi ominoidi un processo di ominazione, seppure in grado diverso, relativo ad alcune caratteristiche del complesso ominide. In *Oreopithecus*, ad esempio, il bacino aveva un ileo (parte del bacino) basso e largo come quello degli Ominidi, non alto e stretto come quello dei Pongidi. Tuttavia, un esame più attento ha mostrato che in *Oreopithecus* l'allargamento dell'osso era dovuto a un'espansione della parte anteriore dell'ileo, non di quella posteriore, come negli Ominidi. Pertanto, questa particolare somiglianza alla struttura ominide era superficiale e dovuta a una causa diversa; le due forme di ileo allargato dovevano corrispondere a modi di locomozione molto diversi, e dobbiamo pertanto escludere che si trattasse di un processo di ominazione dello stesso tipo.

Ulteriori difficoltà sono determinate dall'incompletezza della documentazione fossile. Di *Ramapithecus* e *Gigantopithecus* possediamo quasi esclusivamente denti e mandibole, per cui non possiamo sapere niente sulla loro postura e sul modo di locomozione, o sulla dimensione e le caratteristiche del cervello. Tuttavia, anche gli scarsi dati ricavabili sulla loro anatomia mostrano i segni di una 'evoluzione a mosaico', dato che alcune caratteristiche sono più evolute in senso ominide rispetto ad altre e sembrano rappresentare degli esempi di evoluzione parallela. È ormai opinione generale che nessuno di loro abbia raggiunto il livello orinide; essi, pertanto, non annunciano la nascita della famiglia ominide come tale, anche se devono essere stati strettamente imparentati con quel gruppo ominide che dette origine agli Ominidi. Attualmente, però, relativamente pochi scienziati ritengono che questi tre generi, o uno di essi, debba essere classificato nella famiglia Hominidae.

I dubbi maggiori sull'eventuale appartenenza agli Orinidi sono stati sollevati a proposito di *Ramapithecus*; è stata proprio la sua età così antica a scatenare la controversia sulla precocità o tardività della divergenza che ha originato gli Ominidi. Ma dopo ulteriori e attente analisi critiche, al congresso di Firenze del 1980 e a quello Vaticano del 1982 si è concordato che non era più sostenibile considerare *Ramapithecus* un ominide, mentre era probabile che facesse parte della linea evolutiva che va dai primi ominoidi all'orango.

I due tentativi più recenti di stabilire la data della divergenza Pongidi-Ominidi hanno portato a valutazioni in parte coincidenti, e cioè 4-7 e 4,5-5,5 milioni di anni fa. Attualmente si ritiene pertanto che l'emergenza degli Ominidi debba esser fatta risalire al periodo tra Miocene e Pliocene. La documentazione fossile mette a nostra disposizione un rilevante numero di esemplari che risalgono a questo periodo cruciale (v. tab. VI, nella quale sono elencate alcune delle scoperte, fatte in Africa orientale, di età compresa tra 4 e 10 milioni di anni fa). Tutti gli esemplari sono stati identificati come ominoidi, e alcuni mostrano una particolare somiglianza con gli Ominidi. I resti provenienti da Lukeino, Lothagam e Kanapoi erano così incompleti e mal distinguibili da rivelare assai poco della natura degli ominoidi a cui appartenevano. Uno o alcuni di loro avrebbero potuto appartenere ai primissimi Ominidi, o alla popolazione degli ultimi antenati comuni ai Pongidi e agli Ominidi. Si sa ancora molto poco delle scoperte, annunciate agli inizi degli anni ottanta, avvenute nella Middle Awash River Valley in Etiopia e nelle Samburu Hills nel Kenya settentrionale. Dalle descrizioni preliminari dei fossili di Middle Awash, risulta che il femore era adatto al bipedalismo, mentre è stato valutato che i frammenti del cranio appartenessero a una calotta avente una capacità di circa 400 cc, valore che è vicino a quelli più bassi di *Australopithecus africanus* del Transvaal. Questi esemplari di Middle Awash provengono da un'area i cui sedimenti, secondo J. Desmond Clark, risalgono ad almeno 6 milioni di anni fa.

Nonostante la loro frammentarietà, alcuni dei fossili citati nella tab. VI potrebbero appartenere a membri della prima popolazione sicuramente ominide, mentre altri all'ultima popolazione di antenati comuni a Pongidi africani e Ominidi. Le scoperte paleontologiche stanno gettando luce proprio sul

periodo indicato dalle ricerche biomolecolari.

TABELLA VI. – ALCUNI FOSSILI DEI PRIMI OMINOIDI DELL'AFRICA

Milioni di anni dal presente	Esemplare	Affinità
4,0	5 frammenti cranici e parte di un femore	ominide
4,0 o meno	osso temporale	ominide
4,0-5,0	frammento distale di omero	ominide (<i>Australopithecine?</i>)
5,0-6,0	frammento di mandibola con un molare	ominide? (<i>Australopithecus?</i>)
circa 6,5	molare inferiore	ominide?
circa 8,0	mascellare superiore con 5 molari	ominoide
circa 10,0 (> 9,6-9,8)	molare superiore	ominoide

Sulla base delle prove disponibili, sembrerebbe che la famiglia Hominidae abbia avuto origine nel tardo Miocene o all'inizio del Pliocene, cioè non prima di 7 e non dopo 4 milioni di anni dal presente, molto probabilmente nelle fasce equatoriale e tropicale dell'Africa.

6. L'evoluzione di Hominidae

Nel corso del XX secolo sono state scoperte molte centinaia di ominidi fossili. Mentre alla fine del XIX secolo era disponibile solo un'esigua quantità di esemplari di una certa importanza in relazione al problema del "posto dell'uomo nella natura" (per usare la felice espressione di Th. H. Huxley), oggi i fossili rilevanti per il chiarimento dell'evoluzione umana sono così numerosi che la sola elencazione dei dettagli di primaria importanza di ogni esemplare riempie un catalogo di molti volumi pubblicato dal British Museum of Natural History nel corso di molti anni a partire dal 1967. Per dare un esempio dello spettacolare ritmo assunto dalle scoperte, specie nella seconda metà del XX secolo, possiamo ricordare il fatto che, mentre il volume relativo all'Africa, pubblicato nel 1967, contava 128 pagine (v. Oakley e Campbell, 1967), già dieci anni dopo si era resa necessaria una seconda edizione del volume che questa volta contava 223 pagine.

Nonostante che in Europa e in Asia siano state fatte molte importanti scoperte, e alcune anche in Australia e in America, il maggior numero di fossili importanti in relazione all'evoluzione della

famiglia Hominidae nel periodo tra 4 e 1 milione di anni fa è stato scoperto in Africa. Elenchiamo qui di seguito i nomi dei luoghi in Africa dove sono avvenuti i principali ritrovamenti di ominidi fossili del periodo Plio-pleistocenico con le date delle prime scoperte di ominidi primordiali (per completezza abbiamo incluso anche luoghi come Samburu Hills, Lukeino, Ngorora, anche se gli ominoidi ivi rinvenuti non sono stati ancora identificati con sicurezza).

- 1924 - Taung, Sudafrica.
- 1932 - Kanam, Kenya.
- 1936 - Sterkfontein, Sudafrica.
- 1938 - Kromdraai, Sudafrica.
- 1939 - Garusi (poi Laetoli), Tanzania.
- 1947 - Makapansgat, Sudafrica.
- 1948 - Swartkrans, Sudafrica.
- 1955 - Olduvai Gorge, Tanzania.
- 1961 - Yayo (Koro-Toro), Ciad.
- 1964 - Peninj, Lago Natron, Kenya.
- 1965 - Chemeron, Lago Baringo, Kenya.
- 1965 - Kanapoi, Lago Turkana, Kenya.
- 1967 - Lothagam, Lago Turkana, Kenya.
- 1967 - Omo, Etiopia.
- 1968 - Ngorora, Kenya.
- 1968 - Ileret e Koobi Fora, East Turkana, Kenya.
- 1970 - Chesowanja, Lago Baringo, Kenya.
- 1973 - Lukeino, Kenya.
- 1973 - Hadar, Afar Depression, Etiopia.
- 1974 - Laetoli, Tanzania.
- 1981 - Middle Awash Valley, Etiopia.
- 1982 - Samburu Hills, Kenya.

In breve, dall'unica località del 1924 siamo passati alle 22 del 1984. Il 'decennio d'oro' è stato quello compreso tra il 1965 e il 1974, durante il quale sono state scoperte ben dieci località, sette delle quali in Kenya, due in Etiopia e una in Tanzania. Le località africane nelle quali sono avvenute le scoperte si trovano principalmente in due regioni: in Sudafrica e nella Great Rift Valley, a nord e a sud dell'equatore. Nel primo caso i ritrovamenti sono avvenuti in depositi di calcare dolomitico, nel secondo, principalmente, in depositi sedimentari lacustri e fluviali aperti. Ancor più notevole che non il numero delle località è il numero di individui fossili che tali scoperte hanno portato alla luce. Nel 1957 i resti fossili identificati come ominidi primordiali provenienti da queste località africane appartenevano a non meno di 126 individui, forse addirittura 163. Anche considerando il valore medio, nel 1957 avevamo a disposizione i resti di circa 145 ominidi fossili.

Venticinque anni dopo erano stati portati alla luce da 19 località africane numerosi resti identificati come certamente o molto probabilmente appartenenti a ominidi. I paleoantropologi che studiavano gli ominidi primordiali africani potevano così disporre di ossa fossili provenienti da un numero di individui compreso tra 405 e 617, con un valore medio di 511.

Pertanto, tra il 1957 e il 1982, il numero di individui identificati come ominidi primordiali sulla base dei fossili africani si è più che triplicato, passando da 145 a 511. Queste cifre non comprendono gli esemplari di ominidi fossili provenienti da altre importanti località africane che risalgono a meno di un milione di anni fa, cioè i fossili di Ternifine in Algeria, di Rabat e Sidi Abderrahman in Marocco,

Melka Kontouré in Etiopia, Kanjera in Kenya, Ndotu in Tanzania, Kabwe (Broken Hill) in Zambia, Hopefield e Florisbad in Sudafrica.

Benché il ritmo delle scoperte sia stato altrove meno rapido che in Africa, tuttavia anche in Asia e in Europa sono venuti alla luce nel XX secolo importanti e numerosi ominidi fossili. Nessuno degli esemplari rinvenuti fuori dell'Africa e identificati sicuramente come ominidi, tranne forse uno o due ominidi fossili indonesiani, risale al periodo compreso tra 4 e 1 milioni di anni fa.

Pertanto, il problema delle origini dell'uomo e della sua evoluzione fino a circa un milione di anni fa è risultato essere un problema in larga misura africano, ed è dall'Africa che deve venire la risposta all'antico problema delle origini e dei progenitori dell'uomo. Ciò ha rappresentato una sorpresa per molti studiosi della prima metà del nostro secolo, in quanto l'attenzione generale era rivolta all'Asia sin da quando un chirurgo militare olandese, Eugene Dubois, scoprì a Giava nel 1891-1892 un antico ominide dall'aspetto primitivo, *Pithecanthropus erectus*. Questo reperto giavanese, che presentava fronte bassa e stretta, arcata sopraccigliare estremamente prominente e modesta capacità cranica, aveva, alla fine del XIX secolo, spostato indietro la storia umana a un grado di ominazione addirittura precedente a quello di Neandertal, i cui resti erano stati scoperti in Europa fin dal 1848. Ai fossili indonesiani venne in seguito attribuito il nome di *Homo erectus*. Le scoperte di Dubois avevano focalizzato l'attenzione sull'Asia come possibile culla dell'umanità e avevano creato, nel primo quarto del XX secolo, una situazione tale per cui tutti si aspettavano che l' 'anello mancante' dovesse essere ritrovato in Asia, a est dell'Eden!

Coloro che si aspettavano di trovare in Asia i più antichi progenitori dell'uomo avevano trascurato un passo molto interessante di *The descent of man*, che Darwin aveva pubblicato nel 1871. È un'osservazione la cui importanza ai fini della nostra storia è immediata e diretta, e che suona come una profezia: "In ogni grande regione del mondo i mammiferi esistenti sono intimamente affini alle specie estinte della stessa regione. È quindi probabile che l'Africa fosse abitata primieramente da scimmie estinte strettamente affini al gorilla e allo scimpanzé; e siccome queste due specie sono ora i più prossimi affini dell'uomo, è in certo modo più probabile che i nostri primi progenitori vivessero nel continente africano che non altrove" (v. Darwin, 1875²; tr. it., p. 181). Tuttavia nella frase successiva egli aggiunge: "Ma è inutile speculare intorno a ciò".

Era passato più di mezzo secolo quando nel 1925 R. A. Dart portò la prova che confermava la profezia di Darwin.

a) La scoperta del primo esemplare di *Australopithecus*

Dall'Africa è venuta la più grande sorpresa per il mondo dell'antropologia, allorché, nel 1925, R. A. Dart, professore di anatomia alla appena fondata scuola medica dell'Università di Witwatersrand in Johannesburg, pubblicò il primo resoconto sul cranio fossile di un bambino. Era stato scoperto alla fine del 1924 vicino al villaggio Tswane di Taung (' il posto del leone') nella Cape Province settentrionale. La romantica storia del ritrovamento di quel cranio è stata raccontata da Dart stesso nella sua autobiografia, *Adventures with the missing link* (v. Dart e Craig, 1959), e da R. Broom (v., 1950) nel libro *Finding the missing link*.

La nuova scoperta, come abbiamo già detto, provocò un terremoto, in quanto la sua localizzazione geografica era del tutto inaspettata: il mondo stava appena abituandosi all'idea che la culla dell'umanità fosse stata l'Asia, quando il bambino di Taung reclamò tale ruolo per l'Africa. Ma la caratteristica più sorprendente della nuova scoperta non era tanto la sua provenienza quanto la sua morfologia. Infatti il cranio aveva canini piccoli come quelli degli Ominidi e molto diversi da quelli dei Pongidi; inoltre la base cranica mostrava chiaramente che i condili occipitali che formano l'articolazione con la colonna vertebrale erano situati molto più anteriormente che nei crani delle scimmie antropomorfe, dal che Dart dedusse che la testa doveva essere stata abbastanza ben

bilanciata su una colonna vertebrale praticamente eretta, a differenza di ciò che accade nelle scimmie, la cui testa pende in avanti in quanto la colonna ha una posizione inclinata. Dart aveva quindi messo in evidenza due importanti caratteristiche, la riduzione dei canini e la stazione eretta, che fungono da criteri in base a cui si determina l'appartenenza agli Ominidi. Tuttavia, in un primo momento erano state le caratteristiche del calco endocranico a colpire l'attenzione di Dart; infatti, il cranio di Taung era stato trovato completo di un calco dell'interno della scatola cranica perfettamente conservato che mostrava sulla superficie una quantità di dettagli sulle circonvoluzioni e sui vasi sanguigni. Dart si era in precedenza dedicato a studi sul cervello, per cui fu in grado di individuare sul calco dei segni che interpretò come dovuti alla posizione di una delle scissure cerebrali, il solco lunato, che è tipicamente ominide. Pertanto Dart si convinse che anche da questo punto di vista il bambino di Taung fosse più affine agli Ominidi che ai Pongidi.

Sembrò allora che Dart avesse trovato i resti fossili di un ominide primitivo strettamente correlato alla famiglia dell'uomo. Quando egli pubblicò il primo resoconto su questo esemplare e la sua morfologia, non osò classificarlo come membro della famiglia Hominidae; invece, egli inizialmente ritenne che rappresentasse una nuova famiglia, situata in una posizione intermedia tra le due famiglie ominoidi note, i Pongidi e gli Ominidi, e suggerì di chiamare questa nuova famiglia col nome di Homo-simiadae. Ma i colleghi di Dart non accettarono la proposta di stabilire una nuova famiglia, e in seguito si convenne che il bambino di Taung e altri esemplari di aspetto simile rinvenuti nel Transvaal in Sudafrica dovevano essere considerati membri della famiglia Hominidae. In altre parole, Dart aveva trovato un membro molto primitivo della famiglia dell'uomo.

Che cosa c'era, allora, di così inaspettato nella sua morfologia? La risposta, in breve, è che quello di Taung era il primo ominide con cervello piccolo che veniva scoperto.

Quando consideriamo i tratti anatomici che separano l'uomo attuale dalle grandi scimmie antropomorfe attuali, la principale caratteristica tipicamente umana è la straordinaria ampiezza del cervello. Sia per peso che per volume, il cervello dell'uomo moderno è circa tre volte più grande di quello di maggiori dimensioni riscontrabile nelle grandi scimmie, cioè nel gorilla, nonostante che il peso dell'uomo sia molto inferiore a quello del gorilla (circa la metà). Pertanto, anatomisti e antropologi si erano abituati all'idea che l'uomo fosse un primate superiore con un cervello eccezionalmente grande. I crani fossili umani che erano stati scoperti prima del 1925 avevano confermato tale punto di vista. Tutti i crani neandertaliani trovati in Europa contenevano cervelli grandi, come quelli dell'uomo moderno. Anche l'esemplare di Homo erectus trovato a Giava da Dubois aveva una grande scatola cranica, benché la sua capacità fosse solo doppia (e non tripla) di quella media di un gorilla moderno.

Pertanto fu decisamente una sorpresa constatare che, nonostante le sue molte caratteristiche ominidi, il cranio di Taung aveva una capacità tale da adattarsi a un cervello non più grande di quello delle scimmie antropomorfe. In base all'eruzione dei denti, sappiamo che il bambino di Taung morì a un'età non superiore ai 5 o 6 anni (secondo gli standard attuali); è pertanto ragionevole supporre che cervello e scatola cranica sarebbero cresciuti ancora se fosse vissuto più a lungo. Ma si sa che, sia nell'uomo che nella scimmia antropomorfa, all'età dentale raggiunta dal bambino di Taung, il cervello, che si sviluppa precocemente, ha già raggiunto una dimensione che è il 90-94% di quella dell'età adulta. Anche calcolando la presunta capacità 'adulta' del cranio di Taung, le dimensioni rimanevano quelle di una scimmia antropomorfa.

Dart, però, era convinto che l'esemplare di Taung non appartenesse alla famiglia delle scimmie antropomorfe, e lo aveva incluso in una nuova specie e genere che chiamò Australopithecus africanus (la scimmia antropomorfa dell'Africa meridionale). La sua affermazione che la creatura non era uno scimpanzè aberrante, come sostenevano alcuni dei suoi denigratori, determinò una furiosa controversia nella letteratura scientifica, tanto che per più di 25 anni non fu raggiunto un accordo sul tipo di specie rappresentato dal piccolo fossile. La discussione verteva essenzialmente su questi punti:

quel piccolo cervello doveva esser considerato un tratto così importante da impedire che *Australopithecus* fosse qualificato come ominide, nonostante la preponderanza delle altre caratteristiche ominidi? O l'appartenenza a tale specie doveva fondarsi sulla maggioranza delle caratteristiche - che erano ominidi - anche in assenza della tendenza umana verso un ingrandimento sproporzionato del cervello?

L'accesa discussione si trascinò per decenni, e il problema non si risolse finché la scoperta di molti nuovi fossili e lo studio dettagliato condotto sia su fossili sia su un gran numero di crani e cervelli di scimmie antropomorfe moderne e sull'uomo non dette un'idea più chiara del genere *Australopithecus*. Alla fine fu riconosciuto che, come aveva supposto Dart, il bambino di Taung differiva per così numerosi aspetti dalle scimmie antropomorfe da rendere impossibile non considerarlo un membro della famiglia degli Ominidi.

Retrospectivamente, possiamo affermare che il grande contributo di Dart è stato quello di forzare il mondo dei paleoantropologi a considerare possibile che un tempo fossero esistiti alcuni membri della famiglia dell'uomo con cervello piccolo, e che questo carattere di per sé non era sufficiente a escludere l'appartenenza di un individuo alla famiglia Hominidae. Inoltre, egli costrinse gli scienziati ad accettare il fatto che non tutte le parti del corpo degli ominidi ancestrali avevano subito il processo di ominazione nello stesso grado o nello stesso tempo; così, mentre *Australopithecus africanus* poteva esser considerato ominide per i denti, il modo in cui il cranio poggiava sulla colonna vertebrale, la forma del cervello, la presunta postura e andatura, non aveva ancora iniziato il processo di ominazione per ciò che riguardava l'ingrandimento sproporzionato del cervello. Tale schema evolutivo è chiamato 'evoluzione a mosaico'.

Va detto che anche il tipo di evoluzione a mosaico mostrato dal fossile di Taung era fuori dell'ordinario. Nel primo quarto del XX secolo era diffusa l'idea che l'ingrandimento del cervello doveva aver rappresentato uno dei primi, se non il primo carattere, precedente ai denti o alla postura, a subire il processo di ominazione, e tale punto di vista era stato strenuamente sostenuto dal maestro di Dart, sir Grafton Elliot Smith. Invece, il cranio di Taung mostrava una tendenza del tutto opposta, cioè era ominide per ciò che riguardava denti e postura, ma non aveva ancora un cervello molto sviluppato. Secondo i preconcetti del tempo, la creatura di Taung non rappresentava il giusto tipo di progenitore degli Ominidi; sappiamo ora che non era il cranio di Taung a essere sbagliato, ma quei preconcetti. Lo sviluppo del cervello si è verificato in un punto successivo, e non precedente, della strada che porta all'uomo.

Non è forse esagerato asserire che la scoperta del cranio di Taung e la precisa identificazione del suo stadio evolutivo effettuata da Dart rappresentarono uno dei progressi più significativi e rivoluzionari nell'ambito della ricerca e della comprensione delle origini dell'uomo. Forse bisognerebbe includerla tra le maggiori scoperte scientifiche del nostro secolo. L'opera di scienziati quali R. Broom, J. Robinson, la famiglia Leakey, Ph. V. Tobias, C. Arambourg, Y. Coppens, D. Johanson e dei molti altri che si dedicarono allo studio dell'evoluzione dell'uomo in Africa, potrebbe in certo senso essere considerata come un lavoro di chiarimento di dettagli. La scoperta è di Dart: egli fu l'uomo giusto al momento giusto e nel posto giusto, col necessario bagaglio di conoscenze, perspicacia, fantasia e buona fortuna.

Ma il mondo scientifico fu purtroppo lento a riconoscere l'importanza del contributo di Dart: egli raccolse molte più calunnie che riconoscimenti, per anni dopo la comparsa del suo primo articolo su *Australopithecus* (v. Dart, 1925). Molte furono le circostanze che giocarono a suo sfavore: il fatto di risiedere a Johannesburg, il nome da lui scelto per la specie, le prevalenti aspettative riguardo sia alla localizzazione geografica sia alla forma anatomica del progenitore putativo, l'incertezza dei metodi di datazione dell'epoca, prima che ne venissero introdotti di più precisi (come i metodi radiometrico e paleomagnetico). Un altro fattore che giocava contro l'accettazione dell'ipotesi di Dart era la giovane età dell'esemplare di Taung; infatti, è ben noto che le caratteristiche di una specie divengono

pienamente evidenti in individui che abbiano superato l'adolescenza. Da un bambino di soli 5 o 6 anni non si potevano dedurre con sicurezza le caratteristiche di un individuo adulto e neppure, pertanto, quelle della popolazione a cui apparteneva. Ciò di cui il mondo aveva bisogno per convincersi della propria affinità con quello strano bambino fossile, era un esemplare adulto dello stesso tipo. Ma dovette aspettare ancora quasi una dozzina d'anni prima che ne venisse trovato uno.

b) Il progressivo chiarimento di *Australopithecus*

Circa cinque anni prima che l'australopitecino di Taung venisse scoperto, erano stati trovati in quella stessa località dei babbuini fossili di un genere estinto, *Parapapio*. T. R. Jones, nel 1935, e G. W. H. Schepers e W. H. Le Riche, nel 1936, tutti ricercatori nel Dipartimento di Anatomia di Dart, recuperarono in una caverna dolomitica a Sterkfontein vicino a Krugersdorp, non lontano da Johannesburg nel Transvaal, dei babbuini fossili. Schepers e Le Riche informarono Broom della loro scoperta e lo portarono a Sterkfontein; entro otto giorni Broom trovò il primo *Australopithecus* adulto!

Broom era un medico e paleontologo scozzese che aveva lavorato in Australia alla fine del XIX secolo; all'inizio del XX secolo aveva scoperto a Karoo in Sudafrica molti fossili di rettili simili a mammiferi che avevano chiarito parecchi aspetti dell'origine dei mammiferi a sangue caldo dai loro predecessori rettili. Dopo l'annuncio della scoperta di Dart nel 1925, Broom era stato uno dei suoi pochissimi sostenitori ben informati; anzi, aveva deciso di scoprire un australopitecino adulto. Nel libro *The coming of man: was it accident or design?*, da lui pubblicato nel 1933, Broom aveva affermato il suo convincimento che "Australopithecus è molto vicino al progenitore dell'uomo, e se non un membro dello stesso genere da cui [l'uomo] ha avuto origine, almeno un membro della famiglia". Pertanto, Broom fu uno dei primissimi a classificare la specie rappresentata dal bambino di Taung non come appartenente ai Pongidi, e neppure all'*Homo-simiadae* di Dart ma alla famiglia *Hominidae*. In quello stesso libro Broom aveva pubblicato una ricostruzione che prevedeva la morfologia di un cranio adulto di *Australopithecus africanus*, che risultò estremamente somigliante agli esemplari adulti da lui scoperti a Sterkfontein dal 1936 in poi.

La scoperta del 1936 fornì la prima prova di quale doveva essere stato l'aspetto dell'uomo-scimmia adulto, confermando in sostanza nell'adulto quelle tendenze morfologiche che Dart aveva individuato nel bambino.

Lo strato del deposito di Sterkfontein dal quale era stato estratto il cranio del 1936 risultò molto ricco di fossili, e Broom dedicò ogni sua energia agli scavi e allo studio. Allo scoppio della seconda guerra mondiale, nel 1939, aveva recuperato da questo strato circa 19 frammenti di *Australopithecus*, che comprendevano crani, mandibole, denti e ossa postcraniali; tale livello fu da T. C. Partridge denominato in seguito *Membro 4* della formazione di Sterkfontein, in quanto risultò che sotto di esso si trovavano altri tre Membri che erano perciò più antichi di quello in cui erano stati rinvenuti i frammenti di *Australopithecus*.

Lo studio di questi fossili convinse Broom che l'uomoscimmia di Sterkfontein era diverso da quello di Taung, e lo chiamò *Plesianthropus transvaalensis* per sottolineare tale differenza. In seguito, la maggior parte degli studiosi concordò nel considerare i fossili di Sterkfontein come appartenenti alla stessa specie, *A. africanus*, ma a una sottospecie diversa da quella di Taung. Su queste basi, il nome scientifico completo attribuito alla sottospecie di Taung fu *A. africanus africanus*, mentre la sottospecie di Sterkfontein fu denominata *A. africanus transvaalensis*. La denominazione dei fossili determinò una lunga controversia tra i paleoantropologi, ma l'accordo degli studiosi fu maggiore di quanto questa controversia potesse far credere.

Gli anni 1936-1939 rappresentano la prima fase delle scoperte degli Ominidi di Sterkfontein, durante la quale fu scoperto anche, nella vicina Kromdraai, il primo uomoscimmia cosiddetto 'robusto'. Era evidente che si trattava di un tipo di uomo-scimmia diverso da quello di Sterkfontein: aveva in

comune con le altre australopithecine il fatto di avere una piccola scatola cranica, ma ossa e muscoli erano più robusti, e molari e premolari avevano dimensioni maggiori, specie in larghezza. Inoltre, esisteva una marcata discordanza tra la larghezza di molari e premolari e le ridotte dimensioni di canini e incisivi, mentre l'arcata dentaria dei campioni di Sterkfontein mostrava proporzioni relativamente armoniche. Broom chiamò questo nuovo tipo di uomo-scimmia *Paranthropus robustus*, ma oggi è noto col nome di *Australopithecus robustus*, cioè viene classificato nello stesso genere ma in una specie differente rispetto ai reperti di Sterkfontein e Taung.

Alcuni anni più tardi, Broom riportò alla luce altri frammenti di uomo-scimmia robusto da una vicina località nota come Swartkrans, e con l'aiuto di J. T. Robinson riuscì a estrarre da quel piccolo deposito un numero maggiore di frammenti di ominidi primordiali di quanti ne siano stati trovati in qualunque altra località sulla Terra.

Mentre non fu difficile ravvisare nell'*A. africanus* di Sterkfontein il probabile progenitore di *Homo*, il caso di *A. robustus* risultò più difficile, in quanto mostrava troppe di quelle caratteristiche che i paleontologi chiamano specializzate o acquisite (o apomorfiche) per poterlo includere nella linea evolutiva di *Homo*. Questi tratti specializzati o apomorfici facevano pensare a una divergenza rispetto al percorso principale dell'ominazione. Inoltre, tutti i reperti faunistici rinvenuti nei due depositi nei quali furono trovati esemplari di *A. robustus*, in Transvaal, avevano un'età geologica più recente di quelli da cui provengono i resti del più slanciato *A. africanus*. Tuttavia, sulla base di criteri morfologici, *A. robustus* doveva esser considerato un ominide tanto quanto *A. africanus*: ambedue erano infatti bipedi con cervello e canini piccoli.

Pertanto, tramite Broom, l'Africa aveva introdotto un altro concetto paleoantropologico rivoluzionario, e cioè che non tutti i più antichi ominidi erano antenati di quelli venuti più tardi. Questo era un concetto diffuso in paleontologia in relazione ad altri animali, ma negli studi antropologici non si era mai - o quasi mai - creduto che i più antichi ominidi avessero subito un processo di diversificazione e speciazione ramificato, e neppure che alcune di queste ramificazioni - pure legittimamente ominidi - potessero non aver rappresentato gli antenati di uomini appartenenti al genere *Homo*. L'accettazione di questo concetto risultò un'amara pillola da inghiottire, e per molti anni ancora vi furono studiosi che includevano in un'unica linea evolutiva che portava all'uomo tutti gli ominidi fossili. Per la maggioranza, tuttavia, i fossili di Kromdraai e Swartkrans erano la prova inequivocabile che i primitivi ominidi si erano divisi, nel loro successivo sviluppo, in almeno due linee evolutive.

Dopo la seconda guerra mondiale, su richiesta del generale J. C. Smuts, Broom riprese a lavorare a Sterkfontein. In questa seconda fase di scavi, dal 1947 al 1949, Broom fu assistito da J. T. Robinson. Furono fatte molte nuove scoperte, compresa quella dello splendido cranio Sts 5 ('Mrs. Ples'), tratto alla luce nel 1947. Questa fase ebbe termine nel 1949, quando Broom e Robinson rivolsero la loro attenzione al deposito di Swartkrans.

Una terza fase di scavi ebbe inizio a Sterkfontein nel 1956, quando C. K. Brain scoprì degli artefatti litici nella breccia superiore del deposito di Sterkfontein; l'anno seguente anche Robinson tornò a scavare in questa breccia, scoprendo, tra il 1957 e il 1958, oltre ad altri artefatti alcuni resti frammentari di ominidi nella parte superiore del deposito.

La quarta fase di scavi a Sterkfontein iniziò nel 1966 (nel centenario della nascita di Broom), quando Ph. V. Tobias e A. R. Hughes intrapresero uno scavo su larga scala del deposito, cercando di stabilirne la datazione e la stratigrafia e di individuare altri resti ominidi e la loro ecologia. Questo progetto a lungo termine ha prodotto nel 1983 almeno 185 nuovi campioni di ominidi, molti dei quali appartenenti ad *A. africanus* e provenienti dal Membro 4, ma alcuni anche dal Membro 5, appartenenti a quella che fu poi riconosciuta come una primitiva specie di *Homo* e associati a utensili litici. Sterkfontein non è l'unica località del Transvaal nella quale è stato trovato *A. africanus*. Da Makapansgat, circa 320 km a nord di Johannesburg, è stata estratta nel settembre del 1947 la prima

serie di campioni di *A. africanus transvaalensis*. Questi fossili sono stati scoperti da J. Kitching e dai suoi due fratelli, del Bernard Price Institute of the University of the Witwatersrand, e da A. Hughes, del Dart's Anatomy Department. Questi ominidi di Makapansgat erano molto simili a quelli di Sterkfontein, anche se vi erano prove che essi fossero un po' più antichi; anzi, le australopithecine fossili di Makapansgat, fatte risalire a circa 3 milioni di anni fa, sono senz'altro i più antichi fossili ominidi scoperti in Sudafrica fino al 1980.

Swartkrans si trova al di là della valle di Sterkfontein, e là, poco prima della morte di Broom, avvenuta nel 1951, Robinson fece un'altra scoperta storica (1949); infatti, egli dimostrò che in questa caverna, insieme a frammenti di *A. robustus*, si trovavano frammenti di un tipo più avanzato di ominide, al quale Broom e Robinson dettero il nome di *Telanthropus capensis*. Alcuni dei frammenti considerati come facenti parte di questo gruppo furono trovati nello stesso livello stratigrafico di *A. robustus*. In seguito questo ominide più avanzato fu classificato nel genere *Homo*, e fu studiato in maggior dettaglio da R. J. Clarke che mise in evidenza caratteristiche in certo modo intermedie tra quelle di *Homo habilis* e *Homo erectus*.

Così, alla metà del XX secolo, erano state trovate in Sudafrica cinque località, da ciascuna delle quali erano stati estratti fossili attribuiti a un nuovo genere, *Australopithecus*. Grazie all'accumularsi delle nuove scoperte, ai resoconti pubblicati da Broom, Dart e Robinson, e agli attenti studi comparativi di Le Gros Clark, cominciava a essere accettata l'idea che questo nuovo genere, pur rappresentando una varietà di creature aventi un cervello le cui dimensioni assolute non superavano quelle delle moderne scimmie antropomorfe, doveva essere incluso nella famiglia zoologica Hominidae. Fino a quel momento, la fase australopithecina attraversata dall'umanità nel corso della sua evoluzione era considerata essenzialmente un fenomeno sudafricano. Solo pochi sostenevano che alcuni degli ominoidi fossili trovati in Cina e a Giava fossero correlati ad *Australopithecus*, ma non si avevano prove convincenti della loro reale appartenenza a questo genere.

Dopo la metà del XX secolo, una serie di scoperte in Africa orientale rivelò la presenza di un'altra forma ancora di australopithecine. Broom aveva ormai fatto accettare l'idea dell'esistenza di un tipo robusto di *Australopithecus* africano grazie alle sue scoperte a Kromdraai e a Swartkrans, queste ultime effettuate insieme a Robinson. Non era perciò irragionevole aspettarsi che analoghi tipi di uomoscimmia potessero essere trovati in Africa orientale. Ma nessun antropologo era preparato alla scoperta, fatta nel luglio 1959 da Mary Leakey nella gola di Olduvai in Tanzania settentrionale, di un australopiteco con enormi denti e muscolatura potente. Si trattava del cranio di un uomo-scimmia così robusto da far apparire insignificanti quelli di Swartkrans. La sua scoperta era stata prevista nel 1955, quando a Olduvai un assistente della Leakey aveva trovato un gigantesco molare deciduo. La Leakey riscontrò nell'esemplare di Olduvai un altro tipo ancora di australopithecine con cervello piccolo cui fu dato nome di *Zinjanthropus boisei* (Zinj è un antico nome dell'Africa orientale, e Charles Boise era il finanziatore delle ricerche dei Leakey). Più tardi, lo studio dettagliato effettuato su questo cranio indusse Tobias a includere questa forma dell'Africa orientale nello stesso genere *Australopithecus*, anche se in una specie separata, *Australopithecus boisei*. Nonostante la sua evidente somiglianza con *A. robustus* del Transvaal, per numerosi aspetti risultava più vicino ad *A. africanus* e per altri differiva da ambedue le specie transvaaliane.

Successivamente, furono trovate a Peninj, vicino al lago Natron in Tanzania settentrionale (1964), e a Omo, verso la parte settentrionale del lago Turkana (allora chiamato lago Rodolfo) in Etiopia (1967), delle mandibole appartenenti ad *A. boisei*. Crani dello stesso tipo vennero rinvenuti da R. Leakey e dai suoi collaboratori a Ileret e Koobi Fora, a est del lago Turkana, dal 1968 in poi. Inoltre, denti isolati, sempre appartenenti a questa specie, furono trovati in vari strati della Shungura Formation nella Omo Valley, e un cranio fu rinvenuto a Chesowanja, vicino al lago Baringo in Kenya (1970). Questa 'popolazione' fossile dell'Africa orientale mostrava che la diversità esistente tra gli ominidi con cervello piccolo era stata ancor più accentuata di quanto fosse risultato dai fossili del Transvaal.

La linea evolutiva degli Ominidi avrebbe potuto divergere originando non due ma tre diramazioni, dato che il ramo iper-robusto dell'Africa orientale sembrava diverso da quello robusto del Sudafrica. Inoltre, sia *A. robustus* del Transvaal, sia *A. boisei* dell'Africa orientale erano apparsi in tempi relativamente recenti, dato che la maggior parte degli esemplari appartenenti a queste specie aveva un'età compresa tra 2 e 1 milione di anni.

Si comprese così che la fase australopitecina della vita ominide era stata rappresentata non solo in Africa meridionale ma anche in quella orientale. Mentre la specie 'robusta' del Transvaal aveva dimostrato di avere un corrispettivo in Africa orientale, l'altra forma di australopitecina del Sudafrica - cioè *A. africanus*, talvolta indicato col nome di australopitecina 'gracile' - per lungo tempo non fu individuata al di fuori del subcontinente sudafricano. La fase 'gracile' di ominidi con cervello di piccole dimensioni rimase una sorta di curiosa lacuna nella discendenza rappresentata dai fossili dell'Africa orientale, il cui numero, peraltro, andava rapidamente crescendo.

Dalla fine degli anni sessanta, tuttavia, si cominciò a ritenere che alcuni dei numerosi denti isolati rinvenuti nei membri più antichi della formazione Omo in Etiopia meridionale fossero molto simili a quelli di *A. africanus transvaalensis*; tali denti sembravano decisamente indicare che anche le australopitecine dell'Africa orientale erano passate attraverso una fase 'gracile'.

Dal 1973 in poi fu effettuata una serie di spettacolari ritrovamenti a Hadar, nella depressione Afar dell'Etiopia nordorientale. Questo gruppo di reperti di Hadar comprendeva crani e denti, ossa degli arti e una gran quantità di ossa appartenenti a un unico scheletro (denominato 'Lucy'), e fu portato alla luce dallo statunitense D. C. Johanson e dai suoi collaboratori. Tuttavia, esemplari di ominidi ancora più antichi furono rinvenuti a Laetoli in Tanzania da un gruppo guidato da Mary Leakey. I reperti di Hadar rappresentavano una popolazione molto simile ad *A. africanus* del Transvaal e furono da alcuni considerati, insieme ai nuovi reperti di Laetoli, come rappresentanti di una nuova specie di *Australopithecus* primitivo, per la quale venne proposto il nome di *A. afarensis* (dalla depressione Afar nella quale erano stati rinvenuti); tuttavia Tobias e altri scienziati ritennero che i fossili di Hadar appartenessero alla stessa specie di *A. africanus* che era stata scoperta in Sudafrica, pur ammettendo che forse potevano far parte di una sottospecie geografica locale. Gli ominidi di Laetoli appartenevano sicuramente a un periodo geologico più antico di quelli di Hadar, e avrebbero potuto rappresentare una fase ancora precedente rispetto ad *A. africanus* (secondo alcuni) o ad *A. afarensis* (secondo altri). Ominidi di poco più antichi, datati circa 4 milioni di anni, sono stati estratti all'inizio degli anni ottanta dalla Middle Awash Valley in Etiopia a opera di J. D. Clark e T. D. White. Così, tra il 1924 e il 1984, l'Africa tropicale e subtropicale ha fornito un gran numero di fossili di creature dalla postura eretta e cervello di piccole dimensioni, con canini ridotti e parecchi caratteri di tipo umano. Questo tipo di primati microencefalici è stato considerato come facente parte della famiglia Hominidae e del genere, ora estinto, *Australopithecus*.

c) Definizione di *Australopithecus*

Il termine *Australopithecus* è stato usato in modi diversi e per definire cose diverse, a seconda delle opinioni dei vari ricercatori. Nella sua accezione più comune, nell'ultimo quarto di questo secolo, *Australopithecus* comprende tutti quei fossili che in un momento o in un altro sono stati designati come *Australopithecus*, *Plesianthropus*, *Paranthropus*, *Praeanthropus*, *Zinjanthropus* e *Paraustralopithecus*. Nella letteratura scientifica si trovano diverse descrizioni di tale genere, come quella di Robinson (v., 1961) e quella di Le Gros Clark (v., 1964²); le ultime sono quelle pubblicate contemporaneamente e indipendentemente da Howell (v., 1978) e da Tobias (v., 1978). Dato che in queste definizioni compare una quantità di dettagli anatomici estremamente tecnici, non vengono qui riportate. I tratti cruciali, tuttavia, dimostrano come *Australopithecus* si conformi allo schema morfologico ominide che abbiamo definito in precedenza.

Nei frammenti fossili di australopitecine a nostra disposizione erano chiaramente evidenti cinque

delle sette caratteristiche morfologiche che abbiamo considerato distintive degli Ominidi (v. cap. 3, § a) e precisamente: 1) basi morfologiche per la postura eretta e la locomozione bipede; 2) segni di una ristrutturazione dell'arto superiore; 3) particolarità dei denti, come canini ridotti e primi premolari inferiori bicuspidati; 4) ingrandimento differenziale dei lobi parietale e temporale degli emisferi cerebrali; 5) pronunciato rimodellamento del cranio in conformità coi cambiamenti della forma del cervello, della dentizione e dell'articolazione cranio-vertebrale. Inoltre, alcuni dati suggeriscono che, nonostante l'assenza della tendenza verso un accrescimento allometrico decisamente positivo delle dimensioni assolute del cervello, il grado di encefalizzazione, o sviluppo cerebrale, in rapporto alle presunte dimensioni corporee era maggiore di quello riscontrato nei Pongidi. Quanto alla settima caratteristica (v. tab. I) che riguarda le basi strutturali del linguaggio articolato, risulta con evidenza uno sviluppo dell'area di Broca (anche se non di quella di Wernicke) ben maggiore che nei Pongidi. Pertanto, in *Australopithecus* sono presenti tutte le sette principali caratteristiche ominidi, anche se in gradi diversi. Sulla base di questi dati, *Australopithecus* è stato a buon diritto classificato tra i membri di *Hominidae*.

d) Le specie di *Australopithecus*

Pochi sono stati gli argomenti paleontologici che hanno sollevato più controversie dei nomi dati ai fossili. Tanto per cominciare, le prime analisi dei reperti fossili non ammettevano l'idea dell'esistenza di variazioni; quando il numero dei fossili disponibili era ancora limitato, non era naturalmente possibile apprezzare l'ambito delle variazioni esistenti all'interno di una specie. La difficoltà era dovuta anche al fatto che fino alla metà del secolo erano stati fatti ben pochi studi comparati sulla variabilità delle ossa dei Primati superiori viventi, eccettuato l'uomo; si sapeva poco delle variazioni di caratteri osservabili e misurabili in gorilla e scimpanzé viventi. Perciò, due fossili erano facilmente classificati come membri di due specie, o addirittura di due generi diversi sulla base di differenze relativamente piccole. Fu così che i fossili africani aventi un grado di organizzazione strutturale cosiddetta australopitecina vennero classificati in non meno di sette generi diversi, *Australopithecus*, *Plesianthropus*, *Paranthropus*, *Meganthropus*, *Praeanthropus*, *Zinjanthropus* e *Paraustralopithecus*. In un certo periodo Broom arrivò a classificare le sole australopitecine africane in tre diverse sottofamiglie.

Ma con la scoperta di un numero sempre maggiore di esemplari, si riuscì a determinare meglio la natura e la portata di differenze dovute al sesso, all'età, a variazioni individuali o regionali o temporali. L'analisi di tali 'popolazioni fossili' si giovò grandemente dei contemporanei studi sulle variazioni riscontrabili all'interno di popolazioni viventi di Primati superiori. Inoltre i metodi statistici divenivano sempre più raffinati, in particolare l'analisi multivariata. Tutto ciò portò a porre l'accento sulla biologia delle popolazioni di ominidi fossili e a semplificare i metodi di classificazione. Si arrivò quindi a concludere che, come detto in precedenza, tutti i primitivi ominidi caratterizzati dal limitato sviluppo del cervello, prima classificati in sette generi diversi, dovevano rientrare in un genere unico, *Australopithecus*. Solo un numero limitato di scienziati ritenne di dover continuare a considerare due i generi delle australopitecine. Molte delle discussioni sulla tassonomia dei vari fossili africani erano solo la conseguenza dei diversi punti di vista dei paleoantropologi che dibattevano se la morfologia e le dimensioni di un nuovo esemplare fossero tali da poterlo includere in una specie già esistente e definita. Lo studio più dettagliato dei campioni, un attento paragone con i fossili già noti e la scoperta di un maggior numero di fossili hanno in genere portato a comprendere e spiegare tali differenze. Per un certo periodo, tuttavia, le controversie a questo livello sembravano aver monopolizzato tutte le energie intellettuali ed emotive dei protagonisti. È importante, però, che si sia riusciti a mantenere il senso delle proporzioni riguardo all'importanza relativa, o alla mancanza di importanza, di queste differenze di opinioni. Le principali divergenze, infatti, in genere non erano dovute a differenze dei fossili, ma alla diversa capacità interpretativa di scopritori e descrittori,

all'accuratezza delle loro misure, alla loro familiarità con altri fossili coi quali si potevano stabilire dei paragoni e alla loro perspicacia in relazione alla morfologia.

Di conseguenza, si è determinata la tendenza, durata per un lungo periodo e spesso criticata, per cui gli scopritori di fossili esageravano le differenze tra i nuovi campioni che venivano scoperti e quelli trovati in precedenza, e creavano con troppa disinvoltura nuove specie. La storia della paleoantropologia è piena di nomi proposti per queste supposte nuove specie, la maggior parte delle quali, peraltro, venne rapidamente scartata e ne rimane una traccia solo nelle cronache, spesso romantiche e fantasiose, della materia. Talvolta, tali nomi riflettono più la natura e la personalità dello scopritore che non le affinità dei campioni a cui si riferiscono. Questa tendenza a introdurre nuovi nomi potrebbe essere considerata solo un particolare curioso della storia della paleoantropologia, se non avesse troppo spesso creato confusione, mascherato le correlazioni e forse anche ritardato la giusta valutazione delle affinità tra i campioni, rendendo impossibile la vita del più volenteroso studioso della materia.

Naturalmente, poiché i paleontologi si stanno avventurando in età in cui fino a poco tempo fa i campioni erano molto scarsi, per esempio il periodo tra 3,5 e 6 milioni di anni fa, è probabile che verranno individuate nuove specie o addirittura nuovi generi; ma il giudizio finale su come classificare un campione fossile deve basarsi sulla valutazione anatomica, indipendentemente dalla sua età. È certo comunque che lo studio degli ominidi fossili è prima di tutto un problema paleoanatomico; la valutazione della localizzazione e dell'importanza degli ominidi fossili in essa ritrovati necessita inoltre di una buona conoscenza di tafonomia, geocronologia, zoogeografia, paleoecologia, etologia, tassonomia, e, nei casi in cui sia applicabile, anche archeologia.

Dopo questa digressione sulla situazione culturale e storica esistente all'epoca in cui vennero riconosciuti e denominati gli ominidi fossili, possiamo affermare che le specie di *Australopithecus* riconosciute tali dalla maggior parte degli studiosi fino agli anni ottanta erano comprese tra tre e cinque. Lo schema successivo riassume la situazione e mette in evidenza gli equivalenti.

A. africanus $\left\{ \begin{array}{l} \textit{A. africanus} \\ \textit{A. afarensis} \end{array} \right.$

A. robustus $\left\{ \begin{array}{l} \textit{A. robustus} \\ \textit{A. crassidens} \end{array} \right.$

A. boisei — *A. boisei*

Il metodo di classificazione adottato dipende in larga misura dalle preferenze e dalla comodità, e ora l'uno ora l'altro dei due diviene il più usato a seconda delle circostanze e via via che si scoprono nuovi fossili, vengono pubblicati studi più meticolosi della loro morfologia, e i concetti e gli schemi relativi alla filogenesi si precisano e vengono confermati.

e) La datazione di *Australopithecus*

Tra le 'popolazioni' australopithecine ben definite, i fossili di Laetoli vennero considerati fino all'inizio degli anni ottanta i più antichi fossili sicuramente ominidi. La loro età era compresa tra 3,77 e 3,59 milioni di anni dal presente. Ma all'inizio degli anni ottanta, le scoperte effettuate da J. Desmond Clark e T. D. White nella Middle Awash Valley in Etiopia spostarono indietro l'inizio della storia degli ominidi primitivi, presumibilmente australopithecine, e cioè a 4 milioni di anni fa.

Esclusi questi, i fossili più antichi erano quelli di Hadar, risalenti a un periodo compreso tra 3,3 e 2,8 milioni di anni, secondo le stime più recenti, e quelli di Makapansgat, i cui fossili identificati come *A. africanus transvaalensis* furono datati, sulla base di dati sia paleomagnetici che faunistici, tra 3,32 e 2,90 milioni di anni fa. Un pochino più giovane era la 'popolazione' australopithecina di Sterkfontein, datata tra 3,0 e 2,5 milioni di anni sulla base di dati relativi alla fauna. Gli ominidi appartenenti ad *A. robustus* e *A. boisei* provenienti dall'Africa orientale e meridionale erano chiaramente più giovani (avevano cioè un'età geologica più recente) di quelli di Middle Awash, Laetoli, Hadar, Makapansgat e Sterkfontein. Il progressivo miglioramento dei metodi di datazione ha rivelato che sia *A. robustus* di Kromdraai e Swartkrans, sia *A. boisei* dell'Africa orientale comparvero relativamente tardi. La maggior parte degli esemplari di queste specie risale alla prima metà del Pleistocene, cioè a un'epoca compresa tra 2 e 1 milione di anni fa, e i più antichi al tardo Pliocene, poco più di 2 milioni di anni fa.

f) Caratteri comportamentali di *Australopithecus*

Accanto alla ricerca di resti fossili di ominidi primitivi, si è svolta una ricerca parallela dei segni di 'comportamento fossilizzato', cioè di resti della cultura materiale, utensili di pietra o d'osso, e altri reperti archeologici. Dart aveva cercato di individuare i documenti di quella che propose di chiamare 'cultura osteodontocheratica', che egli riteneva creata da *A. africanus*. La sua ipotesi che gli ominidi primitivi avessero usato ossa, denti e corna come strumenti era basata in gran parte sulle caratteristiche dei mucchi di ossa trovati nella caverna australopithecina di Makapansgat, nel Transvaal settentrionale. Ma nonostante il suo tentativo energico e vivace di diffondere questo punto di vista, tale ipotesi fu oggetto di sempre maggiori controversie a partire dalla fine degli anni sessanta. C. K. Brain (v., 1981) dimostrò invece che era estremamente probabile che i tratti più distintivi delle montagne d'ossa di Makapansgat fossero opera in gran parte di carnivori, in parte minore di porcospini e altri animali, e forse solo in minima parte di Ominidi.

Così, all'inizio degli anni settanta, era ormai appurato che nonostante vi fossero molte prove che *Australopithecus* avesse postura eretta, i dati a favore del fatto che possedesse una cultura materiale, o almeno una cultura che utilizzasse strumenti fatti di materiali non deperibili, erano molto scarsi. Tuttavia, specialmente nel terzo quarto del secolo, si era riusciti a stabilire che le grandi scimmie antropomorfe attuali, nonostante i loro piccoli cervelli, erano in grado di elaborare schemi di comportamento più complessi di quanto non si fosse fino allora ritenuto. Tenendo presenti questi dati, come pure l'apparente mancanza di strumenti non deteriorabili nei depositi australopithecini, si ritenne probabile che *Australopithecus* potesse aver presentato comportamenti almeno altrettanto complessi quanto quelli delle attuali scimmie antropomorfe e che quindi queste creature usassero strumenti fatti per la maggior parte di materiali deperibili che non avevano perciò lasciato alcuna traccia.

g) Il posto occupato da *Australopithecus* nella filogenesi degli Ominidi

Per determinare la posizione tassonomica e filogenetica di fossili quali quelli rappresentati dai vari campioni di *Australopithecus*, debbono essere tenuti presenti due caratteri principali, la morfologia e la datazione dei fossili, la cui localizzazione geografica può fornire un utile terzo criterio di valutazione.

I più antichi esemplari di *Australopithecus* rappresentati nella documentazione fossile risalgono

all'ultima parte del Terziario, più precisamente alla seconda metà del Pliocene, cioè a 4-3 milioni di anni fa. Dato che sono noti diversi depositi fossiliferi risalenti a questo periodo, è probabile che durante l'ultimo ventennio di questo secolo troveremo che le radici del genere *Australopithecus* - forse addirittura della stessa famiglia *Hominidae* - risalgono alla prima parte del Pliocene (da 5 a 4 milioni di anni fa) o perfino agli ultimi eoni dell'era precedente, il Miocene (oltre 5 milioni di anni dal presente).

Dei fossili australopitecini trovati nell'ultimo quarto del secolo - e come abbiamo visto si tratta di alcune centinaia di individui - quelli più antichi (risalenti al periodo tra 4 e 2,5 milioni di anni fa) sono essenzialmente di tipo gracile, molto simili ad *Australopithecus africanus*. Possiamo pertanto concludere che *A. africanus* (e *A. afarensis*, se questa è una specie diversa) rappresenta il genere *Australopithecus* quale si esprime nel Pliocene.

I fossili più tardi, del periodo a cavallo tra Pliocene e Pleistocene e della prima metà del Pleistocene, cioè quelli risalenti al periodo che va da un po' più di 2 a circa 1 milione di anni fa, appartengono fondamentalmente alle specie a struttura corporea più massiccia, robusta (in Transvaal) e iper-robusta (in Africa orientale).

Nel gruppo più antico sono incluse popolazioni i cui rappresentanti possono a buon diritto essere ritenuti i progenitori sia delle posteriori australopitecine robuste e iper-robuste, sia di altre forme di Ominidi, anch'esse posteriori, classificate nel genere *Homo*. D'altra parte, le specie più tarde, *A. robustus* e *A. boisei*, sembra siano state super-specializzate e non aver avuto alcun ruolo quali antenati di *Homo*. In realtà, queste australopitecine più tarde non si ritrovano nella documentazione fossile risalente al periodo posteriore a circa un milione di anni fa, e probabilmente si estinsero. Nell'ultimo quarto del secolo i paleoantropologi hanno cominciato a concordare nel ritenere che una popolazione primitiva di australopitecine gracili, come *A. africanus* del Transvaal e il suo equivalente dell'Africa orientale, da alcuni ritenuto appartenente alla diversa specie *A. afarensis*, sia stata probabilmente la più antica specie di Ominidi conosciuta, progenitrice di tutti, o quasi tutti, i successivi Ominidi. Una divergenza (dadogenesi) nelle linee evolutive di queste australopitecine gracili, verificatasi 2,5-2,25 milioni di anni fa, dette origine a due o forse tre ramificazioni; da una di queste derivò la prima specie di *Homo*, *Homo habilis*, mentre l'altra, o le altre, svilupparono i caratteri tipici di *A. robustus* e *A. boisei*. Secondo questa interpretazione della documentazione fossile, quest'ultima linea evolutiva sopravvisse in Africa per circa un milione e mezzo di anni ancora, e fu perciò contemporanea della linea *Homo* che si stava sviluppando. Perciò, per tutta la prima metà del Pleistocene coesistettero due o tre specie di Ominidi; il ramo robusto scomparve circa un milione di anni fa, mentre il ramo *Homo* è durato fino a oggi.

In conclusione, la morfologia di *Australopithecus* ha per molti versi colmato lo iato morfologico tra l'uomo del genere *Homo* e le attuali grandi scimmie antropomorfe dell'Africa. Può pertanto esser considerato l' 'anello mancante' ipotizzato nel XIX secolo, confermando la profezia fatta da Darwin nel 1871: "E in certo modo più probabile che i nostri primi progenitori vivessero nel continente africano che non altrove".

7. La comparsa del genere *Homo*: il più antico *Homo*, *Homo habilis*

L'Africa ha provocato per due volte una rivoluzione nel nostro modo di pensare riguardo all'evoluzione umana: la prima fu determinata dalla scoperta, a partire dal 1925, della fase di ominazione nota col nome di *Australopithecus*. Come abbiamo già detto, la morfologia di questo genere abituò il mondo della paleoantropologia all'idea che l'appartenenza alla famiglia *Hominidae* era compatibile col fatto di possedere un cervello non più grande di quello degli attuali Pongidi. La seconda rivoluzione fu determinata dalla scoperta che alcuni ominidi, la cui morfologia era tale da includerli a buon diritto nel genere *Homo*, erano vissuti in Africa in un periodo molto più antico di

quanto non si pensasse. Anzi, le prove indicavano che alcuni di questi primitivi membri del genere Homo erano stati contemporanei di alcune forme di Australopithecus sopravvissute più a lungo, cioè A. robustus in Sudafrica e A. boisei in Africa orientale.

Nonostante che molti studiosi fossero propensi a individuare nei fossili di Olduvai i più antichi membri di Homo, la scoperta della presenza di un vero uomo in Africa risale ai ritrovamenti fatti da Broom e Robinson a Swartkrans nel Transvaal verso la metà del secolo.

Fino ad allora, anzi, fino al 1961, era quasi universalmente accettato che i più antichi rappresentanti del genere Homo fossero da individuare nei fossili trovati in Asia e nell'Africa nordoccidentale e orientale, considerati appartenenti alla specie Homo erectus. Essi comprendevano fossili in precedenza designati coi nomi di Pithecanthropus, Sinanthropus e Atlanthropus.

Si determinò pertanto una sorta di rivoluzione quando si cominciarono a scoprire in Africa fossili risalenti a un periodo anteriore a quello di Homo erectus, che mostravano pochi dei tratti caratteristici di questa specie e tuttavia erano identificabili come membri del genere Homo.

a) La scoperta dei primitivi Homo in Africa

Le prime indicazioni dell'esistenza di un esemplare di Homo in un deposito di fossili di Australopithecus si ebbero due anni prima della morte di Broom. Il 29 aprile del 1949, mentre Broom si trovava negli Stati Uniti, il suo assistente Robinson portò alla luce, a Swartkrans, una mandibola che fu catalogata come SK 15. Broom e Robinson (v., 1949) si limitarono a dire che questa apparteneva "a quello che evidentemente è un nuovo tipo di uomo", che proposero di chiamare Telanthropus capensis. In seguito, A. Simonetta (v., 1957) e Robinson (v., 1961) proposero di considerare questa mandibola, un'altra catalogata come SK45 e pochi altri frammenti, trovati a Swartkrans, come appartenenti a Homo erectus. Così, questa fu la prima scoperta fatta in Africa di un primitivo membro del genere Homo. In seguito, si riuscì a dimostrare che la mandibola SK 45 (ma non la SK 15) e alcune altre ossa di Swartkrans erano contemporanee degli esemplari di Australopithecus robustus trovati nella stessa caverna. Successivamente, al Membro 1 della formazione di Swartkrans, nel quale erano stati trovati i due ominidi contemporanei, fu attribuita un'età compresa tra 2 e 1,5 milioni di anni.

Un secondo gruppo di frammenti di Homo primitivo provenne dal Membro 5 della formazione di Sterkfontein. Gli scavi del 1957 e del 1958 avevano portato alla luce degli utensili litici, proprio come a Swartkrans, e anche alcuni frammenti ominidi di denti e mandibole. Nonostante che Robinson li considerasse frammenti di australopitecine, Tobias ritenne che per alcuni versi potessero appartenere a Homo. I successivi ritrovamenti nel Membro 5 di Sterkfontein, effettuati da A. R. Hughes e Tobias, confermarono la presenza in questo strato di un primitivo appartenente al genere Homo (mentre resti di A. africanus transvaalensis erano stati rinvenuti nel sottostante e più antico Membro 4 di Sterkfontein).

Il terzo gruppo di prove della presenza di un primitivo Homo in Africa venne dalle scoperte effettuate dai Leakey a partire dal 1959. Dai livelli I e II della sequenza stratigrafica di Olduvai cominciarono a esser portati alla luce dei frammenti la cui classificazione risultò difficile. Il primo gruppo di questi frammenti, l'ominide 4 di Olduvai, comprendeva uno stretto molare inserito in un frammento di mandibola e un esile premolare, forse associato al precedente. Ciò avvenne prima della scoperta del famoso cranio di A. boisei ('Zinjanthropus') effettuata da Mary Leakey nel luglio del 1959. La frammentarietà dell'ominide 4 di Olduvai era tale che nell'eccitazione determinata dal rinvenimento dell'esemplare di A. boisei, OH 5, si sottovalutò l'importanza di quei frammenti. Tuttavia, in un secondo tempo, un secondo gruppo di esili denti (OH 6) venne ad aggiungersi a quegli enigmatici frammenti. Si trattava chiaramente di un contemporaneo di A. boisei con molari e premolari più piccoli e relativamente più stretti; ma la natura esatta della popolazione di cui OH 4 e OH 6 erano rappresentanti fu per un certo tempo incerta.

Nel 1960 fu trovato a Olduvai OH 7, che in seguito fu considerato l'esemplare tipo di *Homo habilis*. Esso comprendeva una serie di ossa giovanili, cioè una mandibola, un paio di ossa parietali e alcune ossa della mano. Fu subito chiaro che le ossa parietali avevano dimensioni maggiori in tutti i sensi (tranne lo spessore) rispetto a qualunque osso parietale di *Australopithecus* rinvenuto nell'Africa meridionale e orientale. Tobias, a cui i Leakey avevano affidato il compito di descrivere *A. boisei* trovato a Olduvai, fu convocato da Johannesburg a Nairobi, dove, coadiuvato dai Leakey stessi e da Shirley Coryndon, effettuò la prima ricostruzione del diametro biparietale del cranio. Le sue dimensioni erano sorprendenti. Le misurazioni effettuate su tutti i parietali australopitecini disponibili in Sudafrica mostravano che quelli di OH 7 erano più grandi di quelli appartenenti a tutti gli ominidi primitivi africani trovati fino a quel momento. Sembrava pertanto ragionevole supporre che anche il cervello una volta contenuto in quei parietali avesse dimensioni maggiori di quelli dei tre tipi di *Australopithecus* rappresentati fino ad allora nelle collezioni.

Le differenze con *A. africanus* messe in evidenza in seguito ad accurate misurazioni riguardavano le grandi dimensioni dei parietali, e quindi la capacità complessiva del cranio, e il relativo restringimento dei premolari e del primo molare permanente; tali differenze rendevano la sua struttura più simile a quella dei moderni ominidi. Per quattro anni non fu presa alcuna decisione definitiva su quali fossero gli affini di questo nuovo ominide di Olduvai; durante questo periodo vennero eseguite accurate misurazioni comparate, e Tobias mise a punto un metodo per calcolare la presunta capacità cranica totale. Fu così ottenuto lo sbalorditivo valore di 674 cc, che rappresentava un aumento del 50% rispetto alla capacità media degli esemplari sudafricani di *A. africanus*. Non si trattava di un semplice spostamento verso i valori più alti della gamma di variabilità, ma di un aumento della capacità cranica tale da farlo collocare in un diverso ordine di grandezza. Numerosi altri fossili di Olduvai, compresi tre begli esemplari chiamati fantasiosamente Cenerentola (OH 13), George (OH 16) e Twiggv (OH 24), confermarono la presenza di questa combinazione di caratteristiche e di parecchi altri aspetti di fine morfologia che avevano caratterizzato una intera popolazione di ominidi primitivi. Anche a East Turkana e a Omo vennero trovati in seguito frammenti dello stesso tipo.

Nel frattempo, gli studi condotti a Londra da J. R. Napier, P. Davis e M. Day avevano messo in evidenza numerose caratteristiche del genere *Homo* nelle ossa di arti trovate a Olduvai, specialmente nelle giovanili ossa della mano che erano strettamente correlate ai parietali e alla mandibola di OH 7. Le evidenti differenze presenti nei denti e nelle ossa degli arti e lo sbalorditivo aumento del 50% nelle dimensioni cerebrali indussero alla fine L. S. B. Leakey, Tobias e Napier (v., 1964) a concludere che il gruppo di frammenti ritrovati nel livello I e nel livello II inferiore della gola di Olduvai appartenevano a un'unica specie di *Homo* e non ad *Australopithecus*. Inoltre, questa specie era chiaramente diversa dalle due specie di *Homo* note in precedenza, e cioè *Homo erectus* e *Homo sapiens*. Su suggerimento di Dart, gli autori denominarono questa nuova specie *Homo habilis*, non tanto a causa del cervello più grande e della mano più ominizzata, quanto perché i frammenti scheletrici erano stati trovati insieme ad artefatti dell'industria olduviana.

L'inserimento della nuova specie nel genere *Homo* implicava solo una lieve modifica della definizione di *Homo* proposta da Le Gros Clark (v., 1964²), si doveva solo, cioè, allargare l'ambito delle capacità craniche che si considerava potessero essere presenti all'interno di questo genere.

Altri esemplari di primitivi *Homo* furono identificati quando R. J. Clarke stabilì una connessione anatomica tra un mascellare e una parte cranio-facciale di Swartkrans, riuscendo a formare un cranio composito identificato come SK 847, che Clarke e Howell (v., 1972) riconobbero appartenere a *Homo*. Lo studio estremamente dettagliato effettuato da Clarke (v., 1977) su questo cranio, pur confermando la sua affinità con *Homo*, non riuscì a determinare a quale specie esso appartenesse, se dovesse cioè essere classificato come *H. habilis*, *H. erectus* o come una forma di transizione tra i due.

La scoperta, sempre in Sudafrica, di un quarto probabile membro del genere *Homo*, molto simile a

Homo habilis dell'Africa orientale, fu effettuata da A. R. Hughes a Sterkfontein nell'agosto del 1976. Questo esemplare, catalogato come Stw 53, proveniva da quello stesso strato, detto Membro 5, dal quale C. K. Brain e Robinson avevano estratto alcuni utensili litici.

Così, alla fine del terzo quarto del secolo, si era entrati in possesso di importanti dati che provavano che nell'Africa sia meridionale che orientale erano vissute già alla fine del Pliocene (circa 2 milioni di anni fa) delle creature appartenenti al genere *Homo*, e che queste erano state contemporanee di altre popolazioni di *Australopithecus* sopravvissute più a lungo.

Nonostante che inizialmente vi fosse una certa riluttanza a includere questi fossili primitivi di *Homo* nella nuova specie *Homo habilis*, all'inizio dell'ultimo quarto del secolo questa ipotesi era stata largamente accettata.

b) La datazione di *Homo habilis*

Via via che venivano reperiti nuovi esemplari considerati appartenenti alla specie *Homo habilis*, divenne chiaro come questi dovessero essere cercati tra i resti fossili di Olduvai (livello I e livello II inferiore), in alcuni strati di Koobi Fora e Ileret, a est del lago Turkana, e nei livelli superiori della sequenza di Omo Valley, oltre che nel Membro 5 di Sterkfontein e forse nel Membro 1 di Swartkrans. A tutti questi resti di *H. habilis* fu assegnata un'età compresa tra 2,3 e 1,6 milioni di anni; in altre parole, sembravano più antichi anche dei più antichi fossili considerati appartenenti a *H. erectus*, la cui presenza era documentata da un milione e mezzo di anni fa in poi. Per tale ragione alcuni studiosi indicano colloquialmente questi primi resti di *Homo* col nome di *Homo pre-erectus*. Come gruppo, questo taxon fece la sua comparsa poco prima della fine del Pliocene, si diffuse nel periodo a cavallo tra Pliocene e Pleistocene e perdurò per diverse centinaia di migliaia di anni durante il Pleistocene.

c) Alcuni caratteri morfologici distintivi di *Homo habilis*

Il dato fondamentale su cui si basò l'identificazione di *Homo habilis* con una creatura più ominizzata che non *A. africanus* fu la dimostrazione, fornita da Tobias, della maggiore capacità cranica - e quindi del maggior volume cerebrale - dell'esemplare OH 7, che presentava ossa parietali allargate. Da allora, la validità del criterio che si basa sulla capacità cranica per attribuire un esemplare a *H. habilis* è stata verificata da R. Holloway, D. Pilbeam e Tobias su questo e su molti altri campioni. Holloway ha nuovamente valutato la capacità cranica dei fossili di *A. africanus* del Transvaal, e sulla base dei risultati ottenuti su 6 crani è stato possibile calcolare una capacità media di 442 cc; la capacità media ottenuta per 6 campioni di *H. habilis* dell'Africa orientale è stata di 645 cc, con un aumento del 46% rispetto alla media ottenuta per *A. africanus*.

Il volume cerebrale è ovviamente correlato alle dimensioni corporee. Lo studioso di anatomia comparata francese G. Cuvier fu il primo, all'inizio del XIX secolo, a introdurre il concetto di 'peso cerebrale relativo', cioè a esprimere il peso del cervello come una frazione del peso corporeo. Studi più recenti, condotti da O. Snell, E. Dubois, R. Bauchot, H. Stephan e E. Thenius, hanno dimostrato che una specie i cui membri sono in media più pesanti ha in genere volume cerebrale maggiore rispetto a una con peso corporeo inferiore. Il volume cerebrale di *A. africanus*, in termini assoluti, non era molto maggiore di quello delle attuali scimmie antropomorfe. Sulla base dei dati ottenuti sulle ossa degli arti e sulla colonna vertebrale degli ominidi fossili, è probabile che le dimensioni corporee di *A. africanus* fossero inferiori a quelle delle attuali scimmie antropomorfe; in questo caso, il loro volume cerebrale relativo risulterebbe un po' inferiore a quello di *Australopithecus*.

Tuttavia, la decisa tendenza ominide a un aumento cerebrale, sia assoluto che relativo, non era ancora evidente allo stadio di *Australopithecus*. Un apprezzabile ingrandimento delle dimensioni assolute e relative del cervello si manifestò più tardi, con l'avvento del genere *Homo*; infatti le ossa postcraniali di *H. habilis* rivelano che i membri di questa specie erano piccoli, praticamente pigmoidi, e tuttavia il loro cervello aveva un volume del 46% maggiore rispetto a quello di *A. africanus*. Questo è certo uno

dei tratti paleoanatomici più appariscenti di *Homo habilis*. Naturalmente, all'interno di questa specie, come di qualunque altra specie, estinta o attuale, esiste un certo margine di variabilità individuale, ed è noto che il volume cerebrale si modifica anche a seconda dell'età e del sesso. Così la capacità cranica dei sei crani attribuiti a *H. habilis* (quattro di Olduvai e due di East Turkana) variava, nei valori 'adulti', tra 513 e 770-775 cc; la media calcolata da Tobias per tre presunti maschi di *H. habilis* è stata di 695 cc, e per tre presunte femmine di 594 cc. L'indice di differenza dovuta al sesso tra questi due piccoli gruppi di campioni è risultato paragonabile a quello degli ominoidi moderni.

Un secondo gruppo di tratti principali che contraddistingue *H. habilis* comprende la forma del calco endocranico e gli ingrandimenti selettivi di certe aree degli emisferi cerebrali in confronto ad altre. È stato dimostrato che le parti inferiori dei lobi frontali e parietali avevano subito un aumento selettivo in *H. habilis* rispetto ai calchi endocranici di *A. africanus* e ai cervelli delle grandi scimmie antropomorfe attuali. Queste due regioni sono le sedi dell'area di Broca e dell'area di Wernicke, rispettivamente, e sono preposte al linguaggio articolato. Questo dato, insieme alle testimonianze della cultura, ha suggerito a Tobias l'ipotesi che *H. habilis* possedesse non solo le basi neurologiche del linguaggio articolato, ma anche, vista la sua cultura materiale relativamente complessa, che utilizzasse una rudimentale forma di linguaggio. Dati di questo tipo, cioè neuroanatomici e culturali, non sono stati trovati per *A. africanus*.

Un terzo gruppo di caratteri tipici di *H. habilis* è quello relativo ai denti. Nell'insieme, essi avevano dimensioni assolute più ridotte di quelli di *A. africanus*; i premolari e i primi molari permanenti erano più stretti, così che la corona aveva una forma più allungata di quella, più massiccia, riscontrabile nelle australopithecine. La riduzione differenziale dei denti lungo l'arcata dentaria riscontrata in *H. habilis* deve probabilmente esser messa in relazione con un diverso schema di occlusione e di attrito tra denti inferiori e superiori rispetto a quello osservabile in scimmie antropomorfe e *Australopithecus*. Sono state messe in evidenza anche molte altre differenze relative ai denti.

Differenze sono state notate anche in relazione alle ossa della mano e forse a quelle del piede, che risultano più ornizzate in *H. habilis* che in *Australopithecus*. I dati a questo proposito sono rimasti a lungo incerti a causa della difficoltà di associare delle ossa isolate di arti con crani e denti ben identificati (l'identificazione delle specie fossili, infatti, si basa principalmente sulle caratteristiche del cranio, della mandibola e dei denti); tuttavia, la base cranica di *H. habilis* dimostra che in questa specie la testa poggia con miglior equilibrio su una colonna vertebrale più eretta che non in *A. africanus*, il che significa che l'adattamento anatomico alla postura eretta e alla locomozione bipede era più avanzato nella direzione degli adattamenti scheletrici presenti nell'uomo moderno. In breve, *H. habilis* era più simile all'uomo moderno di *A. africanus*, specie per quanto riguarda le dimensioni e la forma del cervello, i denti e l'adattamento alla postura eretta.

d) Caratteri comportamentali di *Homo habilis*

In tutti i siti nei quali sono stati scoperti resti di *Homo habilis*, sia nell'Africa orientale che in quella meridionale, sono stati trovati anche strumenti litici. Nella sequenza della gola di Olduvai, strumenti litici e resti fossili di *H. habilis* erano presenti negli stessi strati fertili, cioè nei membri inferiori, e anche a Sterkfontein, dove sono stati riscontrati nel Membro 5; invece nello strato immediatamente sottostante, il Membro 4, contenente resti di *A. africanus*, non è stata riscontrata alcuna traccia di *H. habilis* né di artefatti litici. La presenza di strumenti litici è chiaramente associata a resti di *H. habilis*. Mary D. Leakey, che è stata la più importante scienziata che ha condotto degli scavi nella gola di Olduvai e un'autorità per ciò che riguarda la sua sequenza archeologica, ha fornito prove inequivocabili a favore dell'ipotesi che sia stato proprio *H. habilis* l'artefice dell'antichissima e primitiva cultura che va sotto il nome di industria olduviana. Questa scienziata ha portato alla luce resti di *H. habilis* direttamente associati a strumenti olduviani da almeno 6 località di Olduvai, 5

situate nello strato I, e una nella parte inferiore dello strato II medio. La sua opera ha decisamente confermato l'ipotesi che coloro che produssero strumenti in modo sistematico a Olduvai appartenevano alla specie *H. habilis*.

Inoltre, la data della prima comparsa di *H. habilis* nella documentazione paleontologica (circa 2,3 milioni di anni fa) corrisponde quasi esattamente a quella della prima comparsa di strumenti litici nella documentazione archeologica africana.

All'inizio dell'ultimo quarto del secolo *H. habilis* era ormai concordemente ritenuto l'artefice di strumenti litici costruiti secondo schemi intenzionali e regolari e che, inoltre, si evolvevano col tempo. Comportamenti analoghi caratterizzavano anche le altre specie di *Homo*, cioè *H. erectus* e *H. sapiens*. Questi supposti tratti comportamentali, insieme ai criteri morfologici, fornivano un forte sostegno all'ipotesi che le popolazioni *habilis* fossero affini a *Homo* piuttosto che ad *Australopithecus*.

e) Il posto di *Homo habilis* nella filogenesi ominide

Tutti i caratteri morfologici di *H. habilis* suggerivano una situazione quale ci si sarebbe potuti aspettare in membri successivi, più ominizzati, appartenenti alla stessa linea evolutiva dei fossili di Laetoli e di Hadar, e nella quale rientravano gli esemplari di *A. africanus* di Makapansgat e Sterkfontein. Anche la collocazione temporale di *H. habilis*, da 2,3 a 1,6 milioni di anni, era in buon accordo col concetto che questa specie fosse derivata da *A. africanus transvaalensis* o dai suoi equivalenti dell'Africa orientale.

Quando L. S. B. Leakey, Tobias e Napier annunciarono che i fossili di Olduvai, diversi da *A. boisei*, appartenevano a una nuova specie di *Homo*, cioè *H. habilis*, due furono i fatti che risultarono più sorprendenti: il primo fu l'età dei fossili di Olduvai, e il secondo fu la loro stessa esistenza come popolazione separata. Infatti fino agli anni sessanta, e per alcuni studiosi anche in seguito, coloro che avevano accettato l'idea che *A. africanus* rappresentasse il più probabile progenitore di *Homo* ritenevano che i confini di popolazione della specie *A. africanus* fossero largamente sovrapposti a quelli della specie *H. erectus*. Se questo dato fosse risultato vero, vi sarebbe stato tra questi due taxa ancestrali uno 'spazio morfologico' insufficiente all'inserimento di un'altra specie. Tuttavia, non appena venne analizzata la 'distanza biologica' tra *A. africanus* e *H. erectus* risultò che per taluni aspetti critici, quali la capacità cranica e le dimensioni dei denti, il mutamento era relativamente grande e significativo. Fu quindi possibile dimostrare, sulla base di dati paleoanatomici, che tra le due specie vi era in effetti spazio sufficiente per inserire un'altra specie sulla stessa linea evolutiva. Anche gli studi del fattore tempo mostrarono che l'intervallo tra l'esemplare più recente di *A. africanus* del Transvaal e quello più antico di *H. erectus* era sufficiente, dato che corrispondeva a un periodo di almeno un milione di anni. L'eminente studioso americano di evoluzione G. G. Simpson calcolò che l'intervallo di tempo minimo necessario allo stabilirsi di una nuova specie era di 500.000 anni; fu perciò possibile sostenere che non solo la distanza biologica, ma anche la distanza temporale era sufficiente a farvi rientrare *H. habilis* come specie separata, situata nella parte iniziale della linea evolutiva di *Homo*.

L'altro aspetto sorprendente delle scoperte dei Leakey fu che gli esemplari che potevano essere attribuiti a *Homo* avessero potuto esistere addirittura 1,8 milioni di anni fa, che è la data alla quale possono esser fatti risalire i più antichi fossili di *H. habilis* trovati nella sequenza di Olduvai. Arrotondando un po' le cifre, possiamo dire che i più antichi fossili di *H. habilis* trovati a Omo, East Turkana, Olduvai e Sterkfontein hanno un'età di 2 milioni di anni. La scoperta dell'antichità del genere *Homo* fu uno dei meriti più rilevanti della famiglia Leakey. A ciò bisognerebbe aggiungere il fatto che il genere non ebbe inizio con *H. erectus*, il quale aveva un cervello relativamente grande, bensì col più modesto *H. habilis*, il quale peraltro riuscì vincitore nella competizione con le contemporanee australopithecine robuste, sopravvissute per lungo tempo.

All'inizio degli anni ottanta *H. habilis* è riuscito a conquistarsi un posto sicuro nella filogenesi

ominide. La specie è stata considerata come uno dei derivati delle australopithecine gracili, che ebbero origine quando la linea evolutiva ominide subì una divisione cladogenetica, poco dopo 2,5 milioni di anni fa. La comparsa di *H. habilis* ha segnato l'inizio di una nuova fase dell'evoluzione degli Ominidi, caratterizzata dallo sviluppo di un cervello di maggiori dimensioni, dall'uso di strumenti e dalla dipendenza dalla cultura. Il processo di ominazione, divenuto evidente per la prima volta con *Australopithecus*, fa un salto in avanti nella direzione dell'uomo moderno; ha così origine la linea evolutiva del genere *Homo*. Se è vero che il progenitore di *H. habilis* fu *A. africanus* (col suo equivalente dell'Africa orientale) è altrettanto vero che la specie da esso derivata fu quella di *H. erectus*.

8. *Homo erectus*

Una delle specie estinte appartenenti alla famiglia Hominidae è *Homo erectus* (chiamato in precedenza *Pithecanthropus*). I membri di questa specie differivano da parecchi punti di vista dall'uomo moderno, che è stato classificato come una specie diversa di Primati, *Homo sapiens*. La storia di *Homo sapiens* risale a 100-200.000 anni fa, al massimo 300.000, a seconda della definizione di *H. sapiens* che viene adottata e a seconda che i vari fossili risalenti a questo periodo siano considerati gli ultimi rappresentanti di *H. erectus* o i primi di *H. sapiens*.

La documentazione fossile, tuttavia, ha prodotto resti di un altro tipo ancora di uomo, precedente a questo periodo e classificato come *H. erectus*. Questi resti sono stati trovati in estese zone del Vecchio Mondo, dove si può ritenere che questa specie abbia vissuto per più di un milione di anni (da circa 1,5 a circa 0,3 o 0,2 milioni di anni fa). La posizione spaziale e temporale di *H. erectus* è tale da farlo configurare come il diretto progenitore di *H. sapiens*. Proprio questa è la ragione dell'importanza particolare che gli viene attribuita nell'evoluzione generale degli Ominidi, in quanto sembra il più probabile predecessore immediato dell'uomo moderno. All'inizio di questo periodo, circa 1,5 milioni di anni fa, *H. erectus* si sarebbe evoluto dal poco anteriore *H. habilis*, come è confermato dai molti fossili provenienti dall'Africa meridionale e orientale, che mostra no caratteristiche di transizione tra *H. habilis* e *H. erectus*.

a) La scoperta di *Homo erectus*

E. H. Haeckel è stato uno dei grandi sostenitori di Darwin in Germania, tanto che Darwin stesso riteneva che il successo della teoria dell'evoluzione in Germania fosse dovuto in gran parte all'entusiastico appoggio di Haeckel. Nei suoi scritti Haeckel ipotizzò l'esistenza di una creatura ancestrale più antica e dall'aspetto più arcaico dell'uomo di Neandertal, i cui resti avevano cominciato a essere portati alla luce in Europa dal 1848 in poi. A questo ipotetico ominide ancestrale egli dette il nome di *Pithecanthropus* ancor prima che venisse scoperto, considerandolo una sorta di anello mancante che avrebbe dovuto colmare il vuoto presente nella catena evolutiva tra scimmia antropomorfa e uomo.

Anni dopo, tra il 1891 e il 1892, un giovane chirurgo militare olandese, E. Dubois, scoprì i resti di una creatura simile a quella descritta da Haeckel: si trattava di una calotta cranica, di un femore e di alcuni denti rinvenuti a Trinil, Giava. Egli rimase colpito dalla bassa volta cranica, con fronte stretta e sfuggente, arcate sopraorbitane prominenti e un deciso restringimento retro-orbitario del cranio: per queste caratteristiche, concluse Dubois, il nuovo cranio si trovava in una posizione intermedia tra quella dell'uomo e quella delle scimmie antropomorfe attuali. Egli riesumò il vecchio termine di Haeckel e dette a questo reperto il nome di *Pithecanthropus* (letteralmente uomo-scimmia). Vicino al cranio, Dubois trovò un femore chiaramente ominide, lungo e diritto, e così simile a un moderno femore umano che egli ritenne che il suo possessore doveva aver camminato in posizione eretta. Egli suppose che il femore fosse appartenuto allo stesso individuo, o almeno a un ominide dello stesso tipo

di quello del cranio, facendo di questi pochi resti giavanesi il prototipo di una nuova specie, *Pithecanthropus erectus*. Le caratteristiche primitive del suo cranio e la capacità cranica relativamente modesta facevano arretrare la storia umana a un grado di ominazione più antico di qualunque altro noto fino ad allora.

Oggi, questa creatura viene chiamata *Homo erectus*. Resti di questa specie sono stati trovati in Indonesia, Cina, parte dell'Europa e Africa settentrionale e orientale. È stata proprio la scoperta di Dubois a far concentrare l'attenzione del mondo accademico sull'Asia, ritenuta la culla dell'umanità, e per un certo tempo la previsione di Darwin relativa all'Africa fu dimenticata. Tuttavia, nonostante che a quel tempo l'Africa non venisse considerata come possibile luogo di origine dell'umanità, la scoperta di Dubois aprì un nuovo capitolo nella storia degli Ominidi; infatti aveva messo in luce una fase della storia umana più antica e dall'aspetto più arcaico di qualunque altra nota fino allora. Questa scoperta costrinse gli antropologi a trovare un posto nella famiglia Hominidae anche al *Pithecanthropus*.

b) Collocazione spazio-temporale di *Homo erectus*

Le scoperte di fossili umani effettuate in seguito resero necessario stabilire una nuova e diversa specie. In un primo periodo le scoperte furono fatte principalmente in Asia; fossili simili a quelli di Dubois vennero trovati a Trinil, Kedung Brubus, Mojokerto, Sangiran e Sambungmachan in Indonesia. Un'altra serie di scoperte avvenne in Cina, specialmente nella famosa caverna chiamata Chukut'ien vicino a Pechino, ma sfortunatamente tutti i resti rinvenuti in questa località andarono persi durante la guerra cino-giapponese, nel 1941. Nel periodo successivo alla seconda guerra mondiale nuovi resti di *H. erectus* vennero scoperti nella stessa caverna, e anche in altre due località del distretto di Lantian, nella provincia di Shanhsi, e nel distretto di Hsik'ang, provincia di Anbwei. Alla fine della seconda guerra mondiale la bizzarra localizzazione delle prime scoperte sembrava suggerire che *H. erectus* (ancora chiamato *Pithecanthropus*) fosse una particolare espressione asiatica di uomo primitivo; poi, le nuove scoperte africane cominciarono a modificare questo punto di vista, e iniziò a farsi strada l'idea che *H. erectus* avrebbe potuto esistere anche in Europa.

Le scoperte africane di esemplari considerati appartenenti a *H. erectus* furono fatte a Ternifine, a est di Mascara in Algeria, a Sidi'abd ar-Rahman, Thomas Quarry, Salé e Rabat in Marocco, forse a Yayo (Koro Toro) nella Repubblica del Ciad, a Omo e Melka Kontouré in Etiopia, a East Turkana e forse Baringo in Kenya, a Olduvai in Tanzania e probabilmente a Swartkrans (Membro 2) in Sudafrica. Parecchi fossili europei furono da molti scienziati considerati appartenenti a *H. erectus*, anche se altri studiosi, e specialmente F. C. Howell, ritenevano che facessero parte di *H. sapiens*, in una sua fase iniziale (sottospecie indeterminata) (v. Howell, 1978). Questi esemplari includevano la mandibola di Mauer, in Germania, l'osso occipitale e alcuni denti isolati di Vértesszöllös, in Ungheria, il cranio di Petralona, in Grecia nordorientale, i fossili di Arago, di Montmaurin e forse Lazaret (in Francia) e i frammenti di cranio di Bilzingsleben in Germania. Howell richiamò l'attenzione sul fatto che questi fossili europei si scostavano in parte dalla caratteristica morfologia di *H. erectus*, e li considerò come espressioni molto primitive di *H. sapiens*. Se questa ipotesi risultasse corretta, dovremo probabilmente ammettere che *H. sapiens* abbia avuto origine molto prima di 100 o 200.000 anni fa, e che esso sia esistito in Europa e forse nell'Africa settentrionale quando in alcune parti dell'Africa e dell'Asia si trovava ancora *H. erectus*. Secondo questa ipotesi, la fase *H. erectus* non è rappresentata tra i numerosi fossili di ominidi europei. Questi stessi fossili europei potrebbero anche essere considerati rappresentanti di una variante geografica, o sottospecie, di *H. erectus*. E già stata ammessa l'esistenza di numerose di tali sottospecie, come quella di Giava, quella cinese, quella dell'Africa nordoccidentale e quella dell'Africa orientale.

Così, all'inizio degli anni ottanta non era ancora stata raggiunta una opinione unanime su come e quando fosse avvenuta la transizione da *H. erectus* a *H. sapiens*. Quasi tutti gli studiosi di questo campo ritenevano che *H. erectus* fosse stato il predecessore di *H. sapiens*, ma c'era qualche

divergenza di opinione riguardo alla classificazione di certi fossili, specie quelli europei. Tali differenze erano in genere dovute alla diversità delle definizioni date delle due specie, alle differenti opinioni riguardo alle implicazioni della morfologia e ai diversi concetti di variabilità intraspecifica. Era difficile stabilire se i fossili avessero caratteristiche intermedie o di transizione tra le due specie, perché spesso, a seconda di come veniva interpretata la loro evoluzione, alcune popolazioni della specie più antica potevano divenire i primi membri della specie successiva. Se c'era stata continuità tra i due successivi gruppi di popolazioni, dove si doveva tracciare la linea di demarcazione tra le due specie? Il problema divenne ancor più complesso da un punto di vista metodologico, via via che la documentazione fossile si faceva più ricca. Tanto più numerosi erano i fossili disponibili, tanto più probabile era che vi fossero delle forme intermedie. Proprio questa osservazione fornì la conferma che vi era stato un processo evolutivo da una forma nell'altra, e allo stesso tempo rese più difficile la classificazione e la sistematizzazione. Il problema è molto meno arduo per le specie viventi e contemporanee, tra le quali i confini sono in genere ben definiti. Nelle specie estinte, invece, specialmente quando vi sia la prova che esse si siano succedute l'una dopo l'altra, come è il caso di *H. habilis*, *H. erectus* e *H. sapiens*, questi confini sono molto meno netti. Non ci si deve meravigliare, pertanto, se in una sequenza come questa si sono trovati esemplari con caratteristiche intermedie tra *H. habilis* e *H. erectus* (come il fossile SK 847 di Swartkrans) e altri che appaiono come forme di transizione tra *H. erectus* e *H. sapiens* (come i fossili di Petralona e Arago). Ai fossili generalmente considerati appartenenti a *H. erectus* viene attribuita un'età compresa tra un milione e mezzo e almeno 500.000 o forse 300.000 o anche 200.000 anni.

c) Alcune caratteristiche morfologiche di *Homo erectus*

La maggior parte delle caratteristiche più appariscenti che distinguono *H. erectus* riguardano crani e denti. La capacità cranica media di *H. erectus* era maggiore di quella di *A. africanus* e di *H. habilis*, ma inferiore a quella di *H. sapiens*. Abbiamo visto che era di 442 cc nel caso di *A. africanus*, e 645 cc per *H. habilis*. La capacità cranica media di *H. erectus*, senza tener conto di differenze geografiche o cronologiche, era di 941 cc, con un aumento di circa il 46% rispetto a *H. habilis*. L'ambito di valori riscontrato nei fossili disponibili di *H. erectus* va da circa 725 a 1.225 cc, e da alcune valutazioni risulta che vi fosse una differenza di capacità media tra gli esemplari giavanesi e quelli cinesi; infatti, per *H. erectus* di Giava è stato calcolato un valore medio di circa 883 cc, mentre era di circa 1.043 per gli esemplari cinesi trovati a Chukut'ien. In teoria, le diverse dimensioni cerebrali tra i due esemplari asiatici di *H. erectus* potrebbero esser state la conseguenza di un ulteriore incremento evolutivo verificatosi in popolazioni di *H. erectus* successive, come quelle cinesi. Altrimenti, potrebbero essere interpretate come una differenza nelle caratteristiche medie presenti in due diverse razze o sottospecie di *H. erectus*. La capacità cranica media dell'uomo moderno, appartenente alla specie *H. sapiens*, è 1.350 cc, cioè circa il 43% in più rispetto alla media relativa a *H. erectus*. Secondo G. P. Rightmire, in genere i più antichi membri di *H. erectus* avevano una inferiore capacità media (826 cc gli esemplari risalenti a 1,5 milioni di anni), quelli successivi maggiore (924 cc quelli di 800.000 anni fa, e 1.012 cc quelli di 600.000 anni fa); questi valori sono stati ottenuti senza considerare l'origine geografica dei fossili.

Vi sono dati che indicano che le dimensioni corporee di *H. erectus* erano superiori a quelle di *H. habilis* e circa uguali a quelle dell'uomo moderno. Pertanto, l'aumento della capacità cranica media dovrebbe, almeno in parte, essere considerato una conseguenza delle maggiori dimensioni corporee di *H. erectus* rispetto a *H. habilis*, e in parte della progressiva encefalizzazione verificatasi durante l'evoluzione di *Homo*.

La scatola cranica di *H. erectus* era bassa, con pareti restringentisi verso l'alto, e le ossa della volta erano estremamente ispessite; il rilievo sopraorbitario (torus) era molto pronunciato, e vi era una sporgenza ossea molto spessa nella parte posteriore del cranio. La fronte era sfuggente, e la parte

anteriore del cranio, immediatamente dietro al torus supraorbitario, presentava un restringimento da lato a lato. Il naso era largo, i mascellari e il palato erano ampi e piuttosto prominenti. I denti erano nell'insieme più larghi di quelli di *H. sapiens*, ma più piccoli di quelli di *Australopithecus* e *H. habilis*; gli incisivi e i canini erano particolarmente larghi per un ominide, alcuni addirittura più grandi di quelli di *Australopithecus*. Alcuni dei canini più grandi trovati in alcuni crani di *H. erectus* presentavano apici moderatamente sporgenti oltre la corona dei denti adiacenti. Le ossa degli arti e il bacino di *H. erectus*, pur se abbastanza simili a quelli di *H. sapiens*, mostrano alcune differenze anatomiche. Ciò nonostante, nell'insieme indicano che la postura e il tipo di locomozione degli ominidi a cui appartenevano non erano funzionalmente molto diversi da quelli dell'uomo moderno. Sarebbe tuttavia errato ritenere che la transizione da *H. habilis* a *H. erectus* e *H. sapiens* sia stata graduale, continua. Vi è infatti un gruppo di caratteristiche che mostra come *H. erectus* si sia specializzato seguendo una linea di sviluppo diversa da quella che va dal suo presunto predecessore (*H. habilis*) al suo successore (*H. sapiens*); si tratta dell'ispessimento delle ossa del cranio e del particolare sviluppo delle arcate supraorbitarie e del torus occipitale. Tali caratteristiche non si riscontrano nelle attuali scimmie antropomorfe, australopitecine o *H. habilis*, né nell'attuale *H. sapiens*. Questa combinazione di caratteristiche, che sono considerate 'specializzate', ha suggerito ad alcuni scienziati l'ipotesi che *H. erectus* abbia rappresentato un ramo evolutivo che non può essere considerato quello da cui ha avuto origine *H. sapiens*. Contro questo punto di vista bisogna considerare: primo, che i fossili disponibili ci dicono relativamente poco della variabilità di queste caratteristiche; secondo, che nessun dato o ipotesi ragionevole è riuscito a spiegare in modo soddisfacente le condizioni fisiologiche, ecologiche o climatiche che possono aver determinato questo ispessimento del cranio, o l'effetto che l'incremento cerebrale, che è stato una caratteristica così rilevante agli effetti dell'avanzamento evolutivo degli individui all'inizio del Pleistocene medio, può aver avuto sullo sviluppo del cranio; e, terzo, il fatto stesso che le caratteristiche intermedie presenti in diversi dei crani più tardi, tanto che alcuni li considerano appartenenti a *H. erectus* e altri a *H. sapiens* avvalorano l'ipotesi che alcune popolazioni di *H. erectus* si siano evolute nelle più antiche popolazioni di *H. sapiens*. In effetti, i primi tipi di *H. sapiens*, appartenenti alle cosiddette sottospecie Neandertal e Rodesiana, presentano ancora caratteristiche simili a quelle di *H. erectus*. Pertanto, questi tratti 'specializzati' acquisiti di per sé non sono sufficienti a escludere che *H. erectus* sia stato il progenitore dei primi *H. sapiens*, anche se rimane da spiegare perché l'ispessimento delle ossa craniche e lo sviluppo di creste localizzate sul davanti e sul retro del cranio siano divenuti tratti tanto caratteristici di *H. erectus*. Per molti altri rispetti (denti, encefalizzazione e tipo di locomozione) la struttura corporea di *H. erectus* corrisponde perfettamente a ciò che si sarebbe potuto prevedere per una forma intermedia tra *Australopithecus* e *H. habilis* da un lato, e i primi *H. sapiens* dall'altro.

d) Caratteri comportamentali di *Homo erectus*

I siti in cui sono state effettuate le scoperte ci hanno aiutato a chiarire quali avrebbero potuto essere i tratti comportamentali di *H. erectus*. A Chukut'ien i resti di *H. erectus* sono stati rinvenuti in una caverna, ma di per sé questo fatto non indica che questa fosse una popolazione di cavernicoli. Tuttavia, la presenza di ossa animali carbonizzate, di semi, di focolari e carbone, di strumenti d'osso e di pietra, indicano che *H. erectus* ha vissuto a lungo a Chukut'ien come troglodita o cavernicolo. I resti di Lantian, Trinil, Sangiran, Mojokerto, come pure quelli di Ternifine e Olduvai, sono stati trovati tutti in località aperte, talvolta in ghiaie o argille fluviali, talvolta in arenarie fluviali o in conglomerati e rocce vulcaniche, o nell'invaso di laghi. Tali siti suggeriscono che *H. erectus* abbia vissuto anche in accampamenti all'aperto lungo le rive di corsi d'acqua o di laghi; anzi, la vicinanza all'acqua dev'essere stata decisiva per la sopravvivenza dell'uomo. I resti dell'uomo di Vértesszöllös mostrano come egli visse in terreni bassi e fangosi che si erano depositati insieme a minerali intorno alle sorgenti di un affluente del Danubio. Questi presunti accampamenti all'aperto

contenevano una quantità di strumenti e schegge di pietra, ossa spezzate e in parte bruciate di animali probabilmente cacciati per procurarsi cibo, e tracce di qualcosa che appare essere stato un focolare.

Così, sia Chukut'ien sia Vértesszöllös indicano che i primi individui del Pleistocene medio erano in grado di utilizzare il fuoco, il che probabilmente facilitò la loro vita come cavernicoli e il loro trasferimento in climi più freddi. Anzi, proprio questo fattore avrebbe potuto favorire le migrazioni degli antichi uomini dai caldi tropici e subtropici (dove sembra abbiano avuto origine) verso le regioni fredde, spesso ghiacciate, dell'Europa e dell'Asia preistoriche.

I segni della cultura di *H. erectus* comprendono gli strumenti trovati negli stessi depositi in cui sono state rinvenute le sue ossa. In alcune aree, come Chukut'ien e Vértesszöllös, tali artefatti comprendevano strumenti per tagliare, ricavati da ciottoli di pietra, e anche schegge litiche e artefatti ossei. In altre aree, per esempio a Ternifine, sono state trovate asce bifacciali a mano e raschiatoi di un tipo che gli archeologi associano con la primitiva industria acheuleana. Insomma, in aree diverse del mondo, popolazioni della stessa specie di Ominidi sono state trovate insieme a materiale culturale in pietra molto differente. Questo fatto ci fa ricordare che gli aspetti ereditari o razziali della struttura corporea non sono inestricabilmente connessi con manifestazioni di tipo culturale come le tradizioni relative alla costruzione di strumenti; sarebbe stato avventato e sbagliato il tentativo di risalire all'aspetto fisico di una popolazione dagli strumenti litici che era in grado di fabbricare.

Insieme ai frammenti di *H. erectus* sono state trovate numerose ossa di animali non ominidi, molte delle quali sembrano rotte di proposito, cotte e anche lavorate. Ciò sembra confermare che *H. erectus* era un cacciatore e si cibava di carne fresca. La sua dieta era composta, oltre che dalla carne, da vegetali, come foglie carnose, frutta, bacche e radici; per esempio, nella caverna di Chukut'ien è stata trovata una raccolta di semi di *Celtis*.

Sembra non possano esserci dubbi sul fatto che *H. erectus* fosse onnivoro (come lo è oggi *H. sapiens*). Questa è la dieta più opportuna e *H. erectus* è stato probabilmente il primo dei grandi opportunisti: proprio questa caratteristica lo ha dotato della sua grande flessibilità e adattabilità evolutiva.

Tra le popolazioni di *H. erectus* non troviamo segni evidenti di sepoltura rituale dei morti. Non sono state trovate sepolture complete né tombe o corredi funebri insieme o vicino alle ossa. Quanto ad altri segni di cerimonie magiche o religiose, è probabile che venisse praticato il cannibalismo rituale. Le ossa umane di Chukut'ien risultavano spezzate nello stesso modo di quelle animali. Tuttavia, nonostante che tra le migliaia di frammenti di ossa non ominidi trovati nella caverna fossero rappresentate tutte le parti dello scheletro, la stragrande maggioranza dei resti dei più di 40 ominidi trovati nella caverna era composta di crani, e solo in piccola parte da ossa degli arti. Sembra pertanto che le teste siano state deliberatamente prescelte, come accade ancor oggi tra i cacciatori di teste. Ciò fa pensare all'esistenza di un culto di questo tipo tra gli abitanti di Chukut'ien.

In praticamente tutti i crani di *H. erectus*, la base risultava spezzata nella regione vicino al foramen magnum (l'apertura attraverso la quale il cervello si prolunga nel midollo spinale). Anche ominidi più tardi, come i neandertaliani del Monte Circeo, alcune popolazioni dell'Età del Bronzo in Germania e alcune popolazioni moderne del Pacifico, praticavano intenzionalmente una mutilazione della base cranica. Sulla base di questa analogia, alcuni scienziati, come A. C. Blanc, hanno ritenuto non solo che la frattura della base cranica fosse praticata da *H. erectus* intenzionalmente, ma che si trattasse di una mutilazione rituale, probabilmente connessa con la manducazione rituale del cervello. Se questa interpretazione è giusta, la caccia di teste, la mutilazione rituale della base cranica e forse il cannibalismo rituale rappresenterebbero le prime espressioni di riti non solo di *H. erectus*, ma dell'intera storia dell'evoluzione ominide.

È indubbio, comunque, che *H. erectus* fosse in possesso di una cultura complessa, ben superiore a qualunque altra evidenziabile nei depositi fossiliferi dei più antichi ominidi.

e) La collocazione di *Homo erectus* nella filogenesi ominide

Secondo l'opinione della maggior parte degli studiosi di fossili umani, *Homo erectus* è stato l'immediato progenitore di *H. sapiens*. Taluni hanno ritenuto le relazioni tra i due taxa così strette da suggerire che *H. erectus* debba essere incluso nella specie *H. sapiens* in qualità di sottospecie primitiva, *H. sapiens erectus*, contrapposta alla successiva specie *H. sapiens sapiens*. All'inizio degli anni ottanta, tuttavia, secondo l'opinione prevalente le basi morfologiche erano sufficienti a mantenere separate le specie dei due gruppi di Ominidi.

Molti ritenevano estremamente probabile anche il fatto che *H. habilis* si fosse evoluto in *H. erectus*, e pertanto *H. habilis*, *H. erectus* e *H. sapiens* venivano considerate tre specie successive (o cronospecie) della stessa linea evolutiva. Vi era buon accordo anche circa il periodo durante il quale era avvenuta la transizione tra le prime due (1,6-1,5 milioni di anni fa), mentre le valutazioni del periodo di transizione fra le altre due, cioè *H. erectus* e *H. sapiens*, davano risultati compresi tra 500.000 e 100.000 anni fa, a seconda di come i vari paleoantropologi interpretavano la morfologia di certi fossili, e delle definizioni date delle due specie.

Nonostante le diverse opinioni degli studiosi riguardo a questi dettagli, in genere tutti concordavano su quale fosse il posto occupato da *H. erectus* nella linea evolutiva che porta all'uomo moderno.

9. La fase della comparsa dell'uomo moderno

Appartengono a questa fase numerosi esemplari considerati di transizione tra *H. erectus* e le prime sottospecie di *H. sapiens*; tre importanti sottospecie, note col nome di *Homo sapiens soloensis*, *Homo sapiens rhodesiensis* e *Homo sapiens neanderthalensis*; alcune sottospecie più tarde di *H. sapiens*, gli immediati precursori dell'attuale uomo. In relazione a certi periodi di tempo, la documentazione fossile è così ricca che abbiamo l'imbarazzo della scelta. Durante gli stadi più tardi di questo periodo, due fattori hanno grandemente aumentato le probabilità che i fossili si preservassero, e cioè la diffusa abitudine di vivere in caverne e quella di seppellire i morti. Abbiamo perciò centinaia di fossili che risalgono a questa fase durante la quale fece la sua prima comparsa l'uomo moderno; gli esemplari sono così numerosi che sarebbe non solo inutile, ma addirittura controproducente ai fini della chiarezza enumerarli singolarmente.

Possiamo dire che all'inizio dell'ultimo quarto del secolo era ormai generalmente accettata l'idea che *H. sapiens* si fosse evoluto da *H. erectus*, anche se bisognava ancora trovare una definizione di *H. sapiens* chiara e di soddisfazione per tutti, e stabilire dove e quando fosse avvenuta la differenziazione della specie. Tuttavia, la documentazione fossile comprende alcuni resti di ominidi provenienti da Africa, Europa e Asia che sembrano chiarire le origini di *H. sapiens*.

Nel cercare una definizione di *H. sapiens* siamo portati a far riferimento alle popolazioni viventi. Infatti, quando il grande naturalista e sistematico svedese C. von Linné stabilì la prima classificazione degli esseri umani viventi, per descrivere le caratteristiche del genere *Homo* nel quale li aveva inclusi scrisse semplicemente "Nosce te ipsum" (*Systema Naturae*, 1735).

Nella seconda metà del XX secolo apparvero due utili definizioni di *H. sapiens*: la prima fu quella di Le Gros Clark (v., 1964²) e comprendeva una lista di tratti distintivi essenziali. Alla luce di successivi studi effettuati sui primi *H. sapiens*, come ha giustamente fatto rilevare Howell (v., 1978, p. 201), tale definizione risultava così restrittiva da escludere "le precedenti popolazioni del Pleistocene superiore, che tuttavia presentano alcune caratteristiche che ricordano quelle della specie".

La seconda definizione è stata quella di Howell, anche se preceduta dall'affermazione che "non si cerca di dare una definizione onnicomprensiva della specie *sapiens*" (ibid.). Howell fece un lungo elenco di tratti evolutivi e caratteristiche derivate, sia comportamentali che morfologiche, evidenti nelle popolazioni di *H. sapiens sapiens* risalenti all'epoca a cavallo tra Pleistocene superiore e

Recente, paragonandoli con quelli di *H. erectus*. Questa definizione è troppo lunga e troppo tecnica per essere riportata in questo articolo; rimandiamo perciò il lettore interessato alla pubblicazione originale.

a) Le forme di transizione *erectus-sapiens*

Alcuni fossili del Vecchio Mondo sono risultati per lungo tempo difficili da interpretare, e sono stati da qualcuno considerati membri di *H. erectus*, da altri di *H. sapiens*. In effetti presentano caratteristiche che possono essere considerate di transizione tra le due specie.

I fossili europei comprendevano i crani di Swanscombe e di Steinheim, e molti di quelli compresi nella definizione di ' *H. erectus* europeo' (come la mandibola di Mauer in Germania, il cranio di Petralona in Grecia, i resti di Vértesszöllös in Ungheria, i fossili di La Chaise in Francia). In genere, presentavano cervelli più grandi e denti più piccoli di quelli di *H. erectus*, e tratti specializzati di *erectus* (come ispessimento delle ossa craniche e torus sopraorbitario e occipitale) meno pronunciati. La maggior parte di questi esemplari risale al Pleistocene medio, a un periodo, cioè, compreso tra 300.000 e 100.000 anni fa.

Molti degli esemplari rivenuti nel Maghreb, in Africa nordoccidentale, presentano caratteristiche di transizione *erectus-sapiens*: tra questi comprendiamo il cranio di Sālē, e, secondo Howell, il secondo ominide della Thomas Quarry. Anche questi fossili, pur se con qualche incertezza, sono stati fatti risalire al Pleistocene medio. Le caratteristiche della mandibola di Baringo e del cranio di Ndotu, in Africa orientale, sono state giudicate intermedie; si è ritenuto che la prima risalga al Pleistocene medio, e il secondo forse a 500.000 anni fa.

Questa grande quantità di fossili africani ed europei, oltre ai numerosi esemplari di forme intermedie trovati in Cina, ha fatto ritenere che all'inizio del Pleistocene medio o alla fine del Pleistocene inferiore abbiano cominciato a manifestarsi numerose divergenze dalla morfologia tipicamente *erectus* in popolazioni per altri aspetti *erectus*. Questi differenziamenti anatomici avvennero generalmente in direzione *sapiens*. La combinazione di caratteristiche *erectus* e *sapiens* in queste popolazioni potrebbe essere considerata come la prima manifestazione della differenziazione in senso *sapiens* di una popolazione fondamentalmente *erectus*.

b) Le più antiche forme identificate come *Homo sapiens*

Oltre alle popolazioni di transizione appena ricordate, quattro sono state le sottospecie in cui si è individuata la piena espressione della specie *H. sapiens* nelle sue forme più antiche: *H. sapiens rhodesiensis*, dell'Africa meridionale, *H. sapiens soloensis*, di Giava, *H. sapiens neanderthalensis*, di Europa, Africa e area litoranea del Mediterraneo, e *H. sapiens afer*, dell'Africa subsahariana. Le prime tre possedevano crani con pesante torus sopraorbitario, torus occipitale massiccio, e spessore della calotta variabile da modesto a pronunciato; queste caratteristiche sono considerate di derivazione *H. erectus*. La capacità cranica media di *H. rhodesiensis* (oltre 1.250 cc) e di *H. soloensis* (1.151 cc) era maggiore di quella riscontrata negli esemplari di *H. erectus*, ma non così grande come quella del moderno *H. sapiens*. Oltre alla maggiore espansione cerebrale rispetto a *H. erectus*, i crani di queste tre sottospecie mostrano un minor grado di assottigliamento verso l'alto delle pareti della scatola cranica, specie se guardati dal di dietro, e un minor grado di appiattimento della parte superiore del cranio.

Per ciò che riguarda il taxon *rhodesiensis*, siamo in possesso di due crani molto ben conservati, provenienti uno da Kabwe (già Broken Hill, Zambia) e l'altro da Hopefield, Saldanha Bay (Sudafrica). Un frammento di mandibola, trovato nella Caverna di Hearths, Makapansgat (Transvaal settentrionale), è stato considerato della stessa sottospecie e anche alcuni frammenti cranici provenienti dal lago Eyasi in Tanzania potrebbero essere appartenuti a *rhodesiensis*. Appartengono alla sottospecie *soloensis* alcuni crani rinvenuti a Ngandong (Giava).

c) Neandertal

Appartengono a questo gruppo più di 100 fossili provenienti da Europa, Asia occidentale e area litorale del Mediterraneo. Il nome significa 'Valle del Neander' e si deve al fatto che il primo esemplare descritto è stato trovato nella valle del fiume Neander, in Germania, nel 1856. In un primo tempo si pensò che questi resti appartenessero a un genere diverso, in quanto si ritennero 'estremamente primitivi' e ben diversi dagli odierni esseri umani. A quel tempo non erano ancora stati trovati resti di ominidi più antichi e più primitivi. In un secondo momento vennero considerati come una specie diversa del genere Homo, e finalmente, nell'ultimo quarto del XX secolo, furono ritenuti una sottospecie estinta della specie *H. sapiens*, alla quale venne dato il nome di *H. sapiens neanderthalensis*, che divenne la meglio conosciuta delle tre più antiche sottospecie di *H. sapiens*. Questa popolazione aveva cervello di grande dimensione (diversi esemplari avevano una capacità cranica addirittura superiore a quella media del moderno *H. sapiens*); tuttavia, i crani avevano mantenuto una serie di caratteristiche arcaiche che sembravano derivare da un progenitore *erectus*, come fronte sfuggente, arcata sopracciliare prominente, calotta cranica con sommità piuttosto appiattita, torus occipitale, spessore delle ossa craniche maggiore di quello del moderno *H. sapiens*, mento osseo scarsamente sviluppato, palato e mascellare superiore allargati, e un certo rigonfiamento di quest'ultimo osso. Lo scheletro postcraniale, nonostante la struttura tozza e massiccia e le larghe superfici articolari delle ossa degli arti, era in pratica molto simile a quello dell'uomo moderno. I fossili considerati *neanderthalensis* sono particolarmente numerosi in Europa; ne sono infatti stati trovati in Francia, Belgio, Germania, Gibilterra, Jugoslavia, Italia, Portogallo, Spagna, Unione Sovietica, Israele e Iraq. Una mezza dozzina di esemplari che alcuni studiosi ritengono appartenere a questa sottospecie sono stati trovati nel litorale mediterraneo meridionale, per esempio a Haua Fteah, in Cirenaica, e Jebel Irhoud, in Marocco, anche se quest'ultimo cranio mostra dei tratti più sviluppati o più simili a quelli dell'uomo moderno di quelli riscontrabili nella forma classica. Essi vissero nel periodo compreso all'incirca tra 100.000 e 40.000 anni fa.

Questa sottospecie è caratterizzata da una vita culturale ricca e complessa, comprendente abitudini quali vivere in caverne, uso del fuoco, tecniche culturali e industrie litiche progredite, sepoltura dei morti e pratiche rituali a essa associata.

Howell ha messo in relazione lo sviluppo e la piena espressione delle caratteristiche neandertaliane con l'ecologia glaciale o periglaciale dell'Europa occidentale: secondo la sua opinione, in questo ambiente difficile si svilupparono le caratteristiche neandertaliane classiche, non altrettanto evidenti al di fuori dell'area glaciale dell'emisfero settentrionale.

Alla pari delle altre tre più antiche sottospecie di *H. sapiens*, la *neanderthalensis* pare si sia sviluppata da un progenitore *erectus*. Numerosi esemplari con caratteristiche intermedie dimostrano che in Europa e in Medio Oriente almeno una parte dell'eredità genetica neandertaliana si continua nel successivo *H. sapiens sapiens*. Esemplari di tipo intermedio sono stati trovati nell'Europa centrale (Cecoslovacchia) e sul monte Carmelo, in Israele. Mentre nell'Europa occidentale sembra che la forma più avanzata di uomo neandertaliano sia stata sostituita dall'attuale forma di uomo (*H. sapiens sapiens*) in modo piuttosto improvviso, in Europa centrale si è verificata una transizione più graduale da forme di tipo neandertaliano a forme più moderne.

L'uomo di Neandertal è essenzialmente limitato al periodo tra la fine del Pleistocene medio e il Pleistocene superiore, ed è stato sostituito, circa 40.000 anni fa, dalle prime forme europee di uomo moderno.

d) L'uomo di Cro-Magnon

La prima popolazione *sapiens* moderna comparsa in Europa e nel litorale Mediterraneo è spesso indicata col nome di 'razza di Cro-Magnon': Cro-Magnon è infatti il nome di un riparo roccioso nel

villaggio di Les Eyzies de Tayac, in Dordogna (Francia), dove nel 1868 furono trovati i resti fossili di un 'antico uomo' insieme a quelli di altri individui. Il deposito dal quale questi vennero estratti si ritiene risalga alla terza fase (o stadio) dell'ultima delle grandi glaciazioni dell'emisfero settentrionale, detta Würm III; la fase interglaciale che la precedette è chiamata Eem, e il periodo a cavallo tra le due (Eem-Würm) risale con tutta probabilità a 75.000 anni fa. Questa data corrisponde all'acme evolutivo dei neandertaliani. La fase Würm III risale a un periodo più tardo del Pleistocene e l'ambito di tempo al quale può esser fatta risalire la popolazione Cro-Magnon di *H. sapiens sapiens* è compreso tra circa 35.000 e 10.000 anni fa.

Dal 1868 sono stati scoperti numerosi altri esemplari di uomini di questo tipo, che sembrano i diretti progenitori del moderno ramo caucasico dell'umanità. Dove esattamente abbiano fatto la loro comparsa non è noto, anche se alcuni hanno avanzato l'ipotesi che avrebbe senz'altro potuto trattarsi dell'Europa sudorientale e del litorale mediterraneo orientale. La struttura scheletrica dell'uomo di Cro-Magnon era quasi identica a quella dell'uomo moderno, e non presentava alcuna di quelle specializzazioni ossee tipiche dei neandertaliani, quali platicefalia, torus occipitale, torus sopraorbitario, 'rigonfiamento' del mascellare superiore, ossa degli arti con estremità molto allargate. La mancanza di questi tratti caratteristici e la presenza di un mento osseo inserito sulla mandibola, la fronte prominente e quasi verticale, ecc., dimostrano che la morfologia dell'uomo di Cro-Magnon era decisamente evoluta nella direzione dell'uomo moderno.

Anche il progresso culturale era estremamente evidente. La documentazione archeologica è ricca di strumenti di pietra, osso e legno differenziati e di complessità molto maggiore. Uno sviluppo notevolissimo è testimoniato dalla comparsa di espressioni artistiche. Anche se risulta che già da lungo tempo gli ominidi del Pleistocene raccoglievano terre colorate, specie l'ocra rossa, solo con l'uomo di Cro-Magnon si hanno le prime e copiose manifestazioni di espressioni artistiche quali pitture, graffiti e sculture; naturalmente, anche le pratiche rituali come la sepoltura dei morti, presenti già fra i neandertaliani, vengono mantenute.

Per gran parte del XX secolo si è ritenuto che quella di Cro-Magnon fosse la più antica popolazione di *Homo sapiens* anatomicamente moderna; tuttavia, a partire dall'ultimo quarto del secolo si sono venuti accumulando dati che sembrano indicare la presenza in Africa di una forma ancora più antica di uomo moderno.

e) *Homo sapiens afer*

Benché Linneo abbia dato una definizione del genere *Homo* nella prima edizione del *Systema naturae* (1735), solo nelle edizioni successive dette il nome di *Homo sapiens* all'uomo moderno, dando anche una classificazione dell'uomo attuale. La sua quadripartizione dell'umanità in varietà diverse nei quattro quarti del globo a seconda del colore della pelle (quella americana, rossa; quella europea, bianca; quella asiatica, bruna; quella africana, nera), non ha tuttavia resistito alla prova del tempo. È comunque interessante notare che una delle categorie da lui proposte, *Homo sapiens afer*, è stata fatta rivivere da L. H. Wells (v., 1969 e 1972) quale sottospecie comprendente tutti i resti umani provenienti dal Sudafrica, risalenti al tardo Pleistocene. Questa sottospecie avrebbe dovuto comprendere quelle popolazioni ritenute il comune progenitore delle popolazioni Khoisan e Negra dell'attuale Africa subsahariana; Tobias indica questa popolazione ancestrale comune col nome 'proto-negriforme'.

Si ritiene che diversi resti umani appartengano a questa popolazione africana ancestrale: tra questi sono compresi quelli di Border Cave, nel Natal, di Tuinplaas, Springbok Flats, in Transvaal, di Fish Hoek, Matjes River e Klasies River Mouth Cave, sulla costa meridionale del Capo. Anche il cranio di Florisbad, vicino a Bloemfontein (Orange Free State), potrebbe appartenere a questa stessa sottospecie, pur mantenendo alcuni tratti morfologici che ricordano *H. sapiens rhodesiensis*. Altri resti riferibili a questa sottospecie sono stati scoperti in Zambia, Kenya ed Etiopia meridionale (v.

Howell, 1978). La morfologia di questi fossili subsahariani appare essenzialmente moderna. All'inizio dell'ultimo quarto del secolo, alcuni studiosi hanno sostenuto che parecchi esemplari di questi ominidi africani, in particolare quelli di Border Cave e di Klasies River Mouth Cave, avessero un'età superiore ai 100.000 anni; se ciò risultasse vero, significherebbe che proprio in Africa hanno avuto origine i più antichi Homo sapiens di tipo moderno, che risalirebbero a decine di migliaia di anni prima dei fossili anatomicamente moderni trovati in Europa o in Asia. La modernità anatomica di questi esemplari è fuori di dubbio, ma permane qualche incertezza circa la loro datazione. È innegabile tuttavia che da diversi siti dell'Africa meridionale siano emerse prove che dimostrerebbero come alcune forme moderne di uomo risalgano addirittura al Pleistocene superiore o perfino al Pleistocene medio.

Un'altra di queste forme apparentemente moderne di Homo sapiens è stata rinvenuta nella formazione Kibish del Bacino del fiume Omo, in Etiopia sudoccidentale. Anche se le affinità morfologiche di questi resti sono state interpretate in maniera contrastante, l'analisi effettuata da C. Stringer (v., 1974) proverebbe che i crani di Kibish, nonostante siano molto dissimili fra loro, sarebbero decisamente diversi da H. sapiens soloensis e H. sapiens rhodesiensis e senz'altro più simili a rappresentanti di H. sapiens di un periodo più tardo del Pleistocene (v. Howell, 1978). È possibile che la variazione intraspecifica sia sufficiente a comprenderli nella sottospecie H. sapiens afer, oppure potrebbero rappresentare un'altra sottospecie di H. sapiens non ancora identificata. Anche per i crani di Kibish è stata proposta una datazione di oltre 100.000 anni, che non è stata, però, ancora confermata.

Altri resti di possibili ominidi africani, antichi ma simili al moderno H. sapiens, sono stati trovati a Kanjera nel Kenya occidentale; la loro datazione non è tuttavia sicura, benché K. P. Oakley (v., 1974) abbia messo in evidenza come tali frammenti cranici umani siano notevolmente più giovani della fauna presente a Kanjera nel Pleistocene medio.

All'inizio degli anni ottanta, quindi, il mondo della paleoantropologia non aveva ancora trovato un accordo sulla datazione da attribuire ai più antichi reperti africani di uomo anatomicamente moderno, né l'idea di una possibile origine africana dell'uomo anatomicamente moderno aveva trovato posto nelle teorie relative alla comparsa del moderno H. sapiens. Analogamente, devono ancora essere chiariti i rapporti genetici e filogenetici tra H. sapiens afer e H. sapiens sapiens. Possiamo solo dire che le più recenti scoperte africane potrebbero rimettere in discussione l'ipotesi eurocentrica e mediterraneocentrica dell'origine del moderno H. sapiens.

f) Il moderno Homo sapiens in Asia

Abbiamo già ricordato la presenza di resti neandertaliani in Iraq e in Israele. Oltre a questi, sono stati scoperti due gruppi di forme essenzialmente moderne di uomo, la cui età può esser fatta risalire a quella delle più antiche forme di H. sapiens sapiens europee. Dalla caverna di Skhul, sul monte Carmelo in Israele, sono stati portati alla luce dei crani estremamente simili alle forme europee moderne, e a essi è stata attribuita un'età di 35-40.000 anni; sarebbero perciò un po' più antichi dei più antichi esemplari Cro-Magnon dell'Europa occidentale.

Anche il cranio della caverna di Niah, a Sarawak nel Borneo settentrionale, avrebbe pressappoco la stessa età. Anch'esso ha una forma simile al moderno sapiens e vi si possono riscontrare delle somiglianze con le popolazioni australiane, specie quelle abitanti un tempo in Tasmania.

Queste forme moderne scoperte in Israele e nel Borneo hanno comunque un'età di 40.000 anni, risalgono cioè al Pleistocene superiore; è stato sostenuto, invece, che in Cina sono stati trovati degli esemplari di Homo sapiens risalenti addirittura al Pleistocene medio. Il meglio conservato di questi fossili è il cranio di Dali, e un altro buon esemplare è quello del distretto Maba. Tuttavia questi fossili possono essere considerati gli equivalenti morfologici di forme primitive di H. sapiens, quali soloensis, rhodesiensis o neanderthalensis, e non una primitiva espressione di H. sapiens

anatomicamente moderno.

g) Riepilogo

La comparsa, circa 35-40.000 anni fa, di una forma moderna di *H. sapiens* è stata dimostrata in tutte e tre le grandi regioni del Vecchio Mondo, cioè Europa, Africa e Asia. Inoltre, un piccolo ma crescente numero di dati provenienti dall'Africa subsahariana sembra indicare che una forma essenzialmente moderna di *H. sapiens* avrebbe potuto aver origine in Africa ancora prima di 40.000 anni fa, forse addirittura 100.000 (data ritenuta il confine tra Pleistocene medio e superiore). La datazione, peraltro non ancora confermata, attribuita ai fossili di Kibish, Border Cave e Klasies River Mouth ha fatto avanzare l'ipotesi che forme anatomicamente moderne di *H. sapiens* avrebbero potuto aver origine in Africa già nell'ultimo periodo del Pleistocene medio.

Molto rimane tuttavia da chiarire riguardo al tempo e al luogo della prima comparsa dell'uomo moderno. Le ricerche di genetica delle popolazioni, basate sulla frequenza di specifici marcatori genici in varie popolazioni, hanno mostrato che le popolazioni europee moderne (caucasiformi) e africane (negri-formi) hanno una maggiore affinità genetica di quanto sia le une che le altre presentino rispetto a quelle asiatiche (mongoliformi). Ciò potrebbe voler dire che l'uomo africano e quello europeo hanno avuto un comune progenitore in tempi più recenti che non le popolazioni afro-europee e asiatiche. È senz'altro sorprendente, come ha fatto rilevare Wu Rukang (v., 1982), che gli ominidi fossili cinesi, dai più antichi esemplari di *H. erectus* all'attuale *Homo sapiens* - come gli esemplari di Chukut'ien -, mostrino tutti delle caratteristiche decisamente mongoliformi, come incisivi superiori a forma di pala, zigomi sporgenti, ossa nasali orientate in senso più perpendicolare al massiccio facciale, 'cresta' sagittale dell'osso frontale e presenza di ossa wormiane. Ciò sembrerebbe indicare che buona parte dell'eredità genetica dei popoli mongoliformi deriva da popolazioni ancestrali situate nelle stesse zone geografiche, anche se i movimenti di popolazioni e il flusso genetico devono aver giocato un ruolo importante, come è dimostrato dal fatto che anche tra i caucasiformi e i negri-formi si rileva la presenza di incisivi superiori a forma di pala, seppure con una frequenza inferiore a quella riscontrabile tra i mongoliformi.

Sulla base dei dati disponibili attualmente, gli Ominidi sono considerati come un gruppo di Primati fondamentalmente africano, la cui età è compresa tra circa 5 e circa 1,5 milioni di anni dal presente (che sono le età di *Australopithecus* e *Homo habilis*). In un periodo di tempo compreso tra 1,5 e 0,5 milioni di anni fa essi si diffusero dall'Africa, in cui presumiamo abbiano avuto origine, in vaste zone dell'Europa e dell'Asia (stadi evolutivi *Homo erectus* e prime forme di *Homo sapiens*); infine, durante gli ultimi 100.000 anni, l'uomo è comparso anche nelle due ultime grandi aree abitabili della terra, America e Australia (stadio evolutivo *Homo sapiens*).

Il passaggio dell'uomo in America avvenne attraverso una striscia di terra, la Beringia, situata tra la Siberia e l'Alaska (dove attualmente si trova lo stretto di Bering), in un periodo durante il quale il livello del mare era più basso di quanto non sia adesso. La popolazione che migrava era mongoliforme ed è probabile che tale attraversamento sia avvenuto più volte. Sono stati trovati diversi fossili che rappresentano questi primi abitanti del Nuovo Mondo. Per entrare in Australia dall'Asia sudorientale e dal grande arcipelago Indonesiano, invece, l'uomo (e molti altri mammiferi terrestri) doveva attraversare una grande estensione di acque profonde nota come 'linea di Wallace' (dal nome di A. R. Wallace, che è considerato, insieme a Darwin, il co-scopritore della teoria della selezione naturale). Quando il livello del mare era più basso, la linea di Wallace separava due grandi estensioni di terra, l'altopiano sottomarino della Sonda, che univa le Filippine, Borneo, Giava e Sumatra al continente asiatico, e l'altopiano sottomarino di Sahul, che connetteva la Nuova Guinea e l'Australia. Oggi questa linea corre tra Bali e Lombok, Borneo e Celebes, Mindanao e le isole di Sangi e Tahuna. Per attraversare questa linea e raggiungere l'Australia, l'uomo deve aver in qualche modo passato il mare; del resto era sufficiente un numero relativamente piccolo di individui e poche

traversate per fondare la popolazione degli aborigeni australiani. Rappresentanti fossili di questi antichi immigrati australiani sono stati trovati a Talgai, Cohuna, Keilor, Kow Swamp e Lake Mungo.

10. Alcuni concetti relativi all'evoluzione degli Ominidi

Molti dei concetti applicabili all'evoluzione degli esseri viventi sono stati usati con successo nell'analisi dell'evoluzione degli Ominidi.

a) Modelli filogenetici

La scoperta di un sempre maggior numero di fossili di Ominidi e la loro datazione, effettuata con metodi di crescente accuratezza, hanno rivelato l'esistenza di almeno due modelli filogenetici nell'evoluzione umana. Il primo è chiamato evoluzione filetica, e indica il progressivo differenziamento che si produce lungo una determinata genealogia (la specie A dà origine alla specie B, e questa alla specie C). E questo il modello che sembra riscontrabile nella genealogia di Homo: Homo habilis → Homo erectus → Homo sapiens. Questo stesso modello potrebbe essere stato operante anche nella genealogia dell'antico Australopithecus gracile (sia che consideriamo questo taxon fossile un'antica sottospecie di A. africanus, sia che lo consideriamo una specie diversa, A. afarensis) dalla quale si sarebbe originato il successivo A. africanus.

Il secondo modello filogenetico è chiamato cladistico, o evoluzione ramificata. È esemplificato dalla grande divergenza (o cladogenesi) verificatasi circa 2,5-2,0 milioni di anni fa nella genealogia degli Ominidi, che ha dato origine alle due o tre linee evolutive delle australopithecine robuste e di Homo. Secondo alcuni scienziati, questa particolare divergenza avrebbe potuto essere più complessa, avrebbe potuto, cioè, dare origine non a due, ma a tre o anche quattro linee evolutive: A. robustus in Africa meridionale, A. boisei, in Africa orientale, A. africanus in una forma immutata o scarsamente mutata perdurante fino a una data molto posteriore (come quella suggerita da T. C. Partridge e K. Butzer per il cranio di Taung), e Homo habilis.

Secondo una teoria in auge negli anni settanta, i principali mutamenti evolutivi capaci di originare nuove specie sono avvenuti ai punti di cladogenesi (chiamati in questa teoria interpunzioni). Però, gli intervalli compresi tra due successive interpunzioni erano caratterizzati da periodi di equilibrio durante i quali si verificavano pochi o nessuno di quei mutamenti evolutivi che determinavano la speciazione (cioè la formazione di nuove specie). Pertanto questa teoria, che è in genere associata ai nomi di S. J. Gould e N. Eldredge (v., 1977; v. Eldredge e Gould, 1972), è nota col nome di punctuated equilibrium (equilibrio con interpunzioni). È interessante rilevare che Darwin stesso nella quarta edizione di *The origin of species* (1866) e nelle successive ammetteva la possibilità che nel corso dell'evoluzione lunghi periodi di equilibrio precedessero e seguissero periodi di cambiamenti più rapidi. Egli affermava di non ritenere che il processo di cambiamento "proceda continuamente; è molto più probabile che ogni forma permanga inalterata per lunghi periodi e che poi nuovamente si modifichi" (v. Darwin, 18726; tr. it., p. 128).

Tuttavia, una differenza importante tra la teoria darwiniana e quella dell'equilibrio con interpunzioni è che secondo Darwin le interpunzioni erano punti di rapida modificazione della specie, ma tali modificazioni potevano assumere la forma (per usare dei termini moderni) di speciazione sia filetica (graduata) sia cladistica (ramificata). A seconda delle circostanze, poteva venir adottato l'uno o l'altro dei due modelli evolutivi. Per Eldredge e Gould, invece, le interpunzioni sono fasi di modificazioni accentuate, necessariamente associate a eventi cladistici o di ramificazione, cioè alla divergenza evolutiva di una specie in due o più specie. L'interpretazione data da Darwin degli eventi evolutivi ammetteva un maggior numero di possibili modelli di modificazione; la teoria di Eldredge e Gould limita il numero dei modelli filogenetici e, in particolare, praticamente esclude la possibilità che nella speciazione intervengano modificazioni graduali o di tipo filetico.

Coloro che hanno criticato la teoria di Eldredge e Gould hanno richiamato l'attenzione sul fatto che tale modello, specialmente se riferito ai mammiferi terrestri e agli Ominidi, non sembra caratterizzarne per intero la storia, per cui bisogna ritenere che anche il gradualismo filetico abbia avuto luogo. In particolare, per ciò che riguarda gli Ominidi, la ricostruzione della loro filogenesi che ha incontrato maggior favore alla fine degli anni settanta ha messo in evidenza una importante interpunzione verificatasi circa 2,5-2,0 milioni di anni fa. Questa fu seguita, nella linea evolutiva che porta a *Homo sapiens*, da una lunga fase di gradualismo filetico che ha portato questa linea a passare attraverso tre stadi successivi (*habilis*, *erectus*, *sapiens*) senza che si sia potuta rilevare la presenza di ramificazioni. D'altra parte, nel periodo precedente ai 2,5 milioni di anni fa avrebbe benissimo potuto esserci stata una lunga fase di equilibrio evolutivo, con relativamente pochi cambiamenti biologici significativi degli antichi ominidi australopitecini. Pertanto, nella storia della filogenesi ominide, quale è stata ricostruita, sembra siano intervenuti sia modelli di evoluzione con interpunzioni, sia di gradualismo filetico.

b) Evoluzione a mosaico

Abbiamo dunque mostrato come i cambiamenti evolutivi nella linea ominide siano avvenuti con velocità diverse e in tempi diversi; lo stesso si può dire riguardo alle diverse parti del corpo e ai diversi complessi strutturali-funzionali. Così, la postura eretta e il sistema di locomozione si sono evoluti durante uno stadio molto precoce della storia ominide, mentre il cervello ha raggiunto tardi le attuali dimensioni assolute. A questo concetto, al fatto cioè che le varie parti del corpo si siano evolute in tempi diversi e con diversa velocità, viene dato il nome di 'evoluzione a mosaico'.

c) Gli ominidi che non hanno avuto successo

Dato che si è verificata una ramificazione della linea evolutiva ominide verso la fine del Pliocene, è chiaro che non tutti gli ominidi più antichi sono stati progenitori dei successivi e dell'uomo moderno. Per esempio, *Australopithecus robustus* e *A. boisei* si trovano su rami collaterali dell'albero che rappresenta la famiglia dell'uomo e non sono stati progenitori di *Homo*.

d) Evoluzione culturale

Una importante caratteristica della documentazione paleoantropologica è che i cambiamenti anatomici e i presunti cambiamenti funzionali hanno proceduto di pari passo, specie durante il Pleistocene, con comportamenti e modi di vita di crescente complessità. Importanti traguardi nella storia della cultura sono: l'acquisizione di abitudini venatorie (invece che di sola raccolta); l'uso della pietra come materiale da cui ricavare utensili; l'uso del fuoco e il suo controllo; lo sviluppo dell'arte e della rappresentazione simbolica; la nascita di pratiche rituali; l'acquisizione del linguaggio articolato e la sua evoluzione. L'uomo è divenuto l'animale culturale per eccellenza.

(L'Autore desidera ringraziare per la collaborazione prestata il prof. B. Merry, e inoltre K. V. Tangney, K. Copley, M. Haldan, A. R. Hughes, P. Faugust, C. Richards, A. Webb e J. Bunning).

Uomo: origine ed evoluzione

Enciclopedia del Novecento III Supplemento (2004)

di **Phillip V. Tobias**

Uomo: origine ed evoluzione

sommario: 1. Introduzione. 2. Il cambiamento del concetto di 'ominide'. 3. Nuove prospettive sulla datazione della comparsa dell'uomo sulla Terra. 4. Le recenti scoperte di Ominidi fossili in Africa: a) Sudafrica; b) Africa orientale, nordorientale e centrale. 5. Considerazioni generali sugli Ominidi mio-pleistocenici in Africa. 6. I primi Ominidi al di fuori del continente africano. 7. Le origini del linguaggio. 8. Le origini dell'uomo moderno. □ Bibliografia.

1. Introduzione

Nell'ultimo quarto del XX secolo i nuovi metodi di datazione e i risultati che questi hanno prodotto, i nuovi criteri di analisi filogenetica, in particolare la cladistica, e le nuove valutazioni su base molecolare hanno rivoluzionato l'approccio e la metodologia della paleoantropologia. Hanno acquistato maggiore importanza le indagini relative all'ecologia e alla demografia del passato, come pure gli studi che mirano a chiarire i processi di trasformazione ai quali vanno incontro le ossa dopo la morte (tafonomia) e come queste si accumulino in depositi sedimentari fluviali e lacustri o all'interno di caverne; sono state intraprese inoltre più sofisticate analisi statistiche e multivariate dei caratteri metrici delle ossa fossili. I reperti ossei sono stati sottoposti a nuovi metodi d'indagine, quali la scansione tomografica computerizzata e la creazione di immagini virtuali di fossili incompleti e imperfetti, nonché, in rari casi, l'estrazione dell'acido desossiribonucleico (DNA). Anche i reperti ossei più antichi sono stati sottoposti a nuove analisi con i più avanzati strumenti e tecnologie biomedici o fisico-chimici; è stato così possibile studiare i fossili con il microscopio elettronico a scansione, e non più solo con l'ausilio di una semplice lente d'ingrandimento o di un microscopio bioculare.

Nello stesso tempo, è continuata senza sosta la ricerca di altri fossili di Ominidi, nella speranza di trovare campioni più numerosi e più rappresentativi così da confrontare e contrapporre la variabilità intraspecifica con quella interspecifica. È proseguita anche la ricerca di reperti sempre più antichi che potessero portare gli studiosi più vicini al magico punto di divergenza degli ultimi antenati comuni di scimpanzé e Ominidi, separatisi nella linea (o linee) evolutiva che ha condotto all'uomo e in quella (o quelle) che hanno originato gli scimpanzé e i bonobo (una volta chiamati scimpanzé pigmei). La ricerca di ulteriori fossili simili all'uomo ha portato a una vera e propria caccia a nuovi siti e nell'ultimo decennio è stata scoperta una dozzina di nuovi giacimenti di fossili umani nella sola Africa.

2. Il cambiamento del concetto di 'ominide'

Fino alla seconda metà del XX secolo era prassi comune classificare gli attuali esseri umani, i loro antenati e collaterali nella famiglia Hominidae, da cui è derivato il termine colloquiale 'ominide', e raggruppare invece nella famiglia Pongidae (Pongidi) le grandi scimmie antropomorfe attualmente viventi (scimpanzé e gorilla in Africa, oranghi in Asia). Benché Harris H. Wilder (intorno al 1926) avesse fatto la radicale proposta di includere nella famiglia Hominidae le scimmie senza coda (nonché alcune specie fossili tra cui *Homo erectus* e *Australopithecus africanus*), solo nella seconda metà del Novecento, quando i biologi molecolari hanno dimostrato lo straordinario grado di somiglianza tra il DNA dell'uomo moderno e quello delle attuali scimmie antropomorfe, ha acquistato legittimità l'idea di includere tra gli Ominidi le grandi scimmie antropomorfe africane e asiatiche.

Esiste una gerarchia delle categorie di classificazione: superfamiglia (Hominoidea), famiglia (Hominidae), sottofamiglia (Homininae), tribù (Hominini), genere (ad esempio *Australopithecus*, *Homo*), sottogenere (ad esempio *Paranthropus*) e specie (ad esempio *Homo habilis*, *H. ergaster*, *H.*

erectus, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*). Nell'ultimo decennio è stata proposta una classificazione ampiamente accettata, ma non ancora completamente condivisa, che colloca l'uomo e i suoi antenati e collaterali non soltanto nella stessa sottofamiglia (Homininae), ma addirittura nella stessa tribù (Hominini) degli Ominidi. Il termine colloquiale per designare un membro della sottofamiglia Hominini è 'ominine', termine divenuto d'uso frequente, soprattutto tra gli scienziati anglofoni, in sostituzione di 'ominide'. Alcuni fautori di una radicale revisione della tassonomia vorrebbero addirittura includere *Australopithecus* e altri generi umanoidi arcaici, così come le grandi scimmie antropomorfe dell'Africa e dell'Asia, nel genere *Homo*!

Si è prodotta una molteplicità di usi tassonomici senza che si sia riusciti a raggiungere alcun accordo internazionale o interlinguistico. E tuttavia un gruppo di scienziati, tra cui spicca la figura dello spagnolo Camilo Cela-Conde di Maiorca, sostiene che, dal momento che migliaia di libri, monografie e articoli hanno usato i termini Hominidae e Ominidi, si dovrebbe fare il possibile per continuare a utilizzare questi termini per designare le linee evolutive della specie umana (senza includere le scimmie antropomorfe). Essi affermano che sostituendo il termine 'ominide' con 'ominine' o 'Homo' si provocherebbe una gran confusione, e poiché la classificazione è uno strumento che deve risultare utile agli studiosi della materia, tale sovvertimento non farebbe né chiarezza, né comodo, anche se le prove molecolari della stretta parentela tra esseri umani e scimmie antropomorfe sono schiaccianti (v. Cela-Conde e Ayala, 1998; v. Cela-Conde e Altaba, 2002).

Alla fine del XX secolo questo problema di classificazione non era ancora stato risolto. Molti studiosi hanno optato per una linea di compromesso, decidendo di continuare a utilizzare 'ominide' in senso tradizionale almeno finché non si sarà raggiunto un ampio consenso internazionale su quale sistemica alternativa utilizzare. In questo articolo viene quindi impiegata questa nomenclatura temporanea. Tuttavia, è stato universalmente riconosciuto, sulla base delle evidenze genetiche, che la famiglia Pongidae in cui in passato erano incluse tutte le grandi scimmie antropomorfe di Asia e Africa, non ha più ragione d'essere e per tale motivo questo termine non verrà utilizzato in questo articolo.

Le continue controversie sulle denominazioni da utilizzare per i nuovi fossili di Ominidi inducono a chiedersi se il sistema di Linneo sia ancora il modo più utile e più sensato dal punto di vista biologico per classificare le forme di vita. Il sistema di Linneo fu creato per classificare le piante e gli animali viventi in un periodo (1735) nel quale la nomenclatura e la sistemica delle forme di vita fossili non rappresentavano ancora un problema, ma lo sarebbero divenute di lì a poco. Alcuni studiosi hanno proposto persino di sostituire il sistema di Linneo con un sistema di tassonomia numerica, ma tale approccio non ha trovato grandi consensi. Non sorprende, dunque, che uno dei primi congressi paleoantropologici del 2000 sia stato dedicato alla tassonomia degli Ominidi. Osservatori e studiosi della storia dei fossili spesso hanno fatto riferimento alla straordinaria quantità di tempo che gli esperti sembrano dedicare (o sprecare) in discussioni sulla nomenclatura e sulla sistemica dei fossili, e in effetti questa disciplina non è certo esente da questa debolezza!

3. Nuove prospettive sulla datazione della comparsa dell'uomo sulla Terra

Fino a poco tempo fa l'ipotesi di un antenato comune a Ominidi e scimpanzé sembrava trovare un concorde riscontro nelle analisi di biologia molecolare, le quali parevano anche confermare che la separazione dei presunti ultimi antenati comuni in due grandi linee evolutive, quella degli Ominidi e quella degli scimpanzé, si fosse verificata nel tardo Cenozoico, tra 7 e 5 milioni di anni fa. Nell'ultimo quarto del XX secolo, questa stima dell'epoca in cui si era verificata la separazione degli ultimi antenati comuni era diventata una sorta di dogma, che sarebbe rimasto indiscusso fino a quando non si fossero trovati fossili di Ominidi o di proto-scimpanzé databili entro quel periodo di tempo. Sino alla fine del secolo fossili di Ominidi così antichi non erano stati scoperti, né resi noti.

L'intervallo di tempo compreso tra 7 e 5 milioni di anni dal presente era stimato in base al cosiddetto 'orologio molecolare', calibrato su divergenze evolutive molto più antiche di gruppi di animali fossili, come quella tra scimmie Catarrine e Placotrine, o quella tra Cercopithecoidea (scimmie del Vecchio Mondo) e Hominoidea (Ominidi e scimmie antropomorfe). In altri termini, l'orologio molecolare era a sua volta calibrato sui reperti fossili. Tale calibratura era accettabile fintantoché i punti di calibrazione stessi fossero stati validi.

Fino agli anni novanta né i paleontologi, né i biologi molecolari avevano messo in discussione la validità di quell'intervallo di tempo (7-5 milioni di anni), ma nel periodo a cavallo tra il XX e il XXI secolo si sono verificati in entrambi i campi alcuni sviluppi talmente eccezionali che molti paleoantropologi hanno avuto difficoltà ad assimilare le nuove informazioni e le loro implicazioni. In primo luogo, nuovi ritrovamenti in Etiopia, Kenya e Repubblica del Ciad hanno portato alla luce una serie di presunti fossili di Ominidi, risalenti a un periodo compreso tra oltre 5 milioni e quasi 7 milioni di anni fa. Se questi fossili recentemente scoperti fossero effettivamente di Ominidi, e se la loro pretesa datazione fosse corretta, si dovrebbe assumere che la comparsa degli Ominidi è anteriore al periodo di 7-5 milioni di anni per lungo tempo accettato come loro data di origine.

Sempre all'inizio del XXI secolo, e indipendentemente dai ritrovamenti fossili, alcuni studiosi di evoluzione a livello molecolare, in particolare lo svedese Ulfur Arnason e i suoi colleghi dell'Università di Lund hanno messo in discussione i punti di calibratura dell'orologio molecolare. Alla luce delle evidenze più recenti sulla datazione di questi punti, essi hanno sostenuto che l'orologio molecolare era stato calibrato in modo erroneo. Questi studiosi hanno utilizzato tre punti di calibrazione riferiti ai Mammiferi per i quali vi era un solido sostegno paleontologico: 1) la divergenza tra i Ruminanti artiodattili e i Cetacei, che risale a circa 60 milioni di anni fa; 2) la divergenza tra la famiglia degli Equidi (Equidae) e quella dei Rinocerontidi (Rinocerotidae), databile a circa 50 milioni di anni fa; 3) la divergenza tra i Cetacei Odontoceti (provvisi di dentatura) e Mysticeti (le balene), avvenuta circa 33 milioni di anni fa. Servendosi di questi tre punti di calibrazione, Arnason (v. Arnason e altri, 2000) colloca la divergenza tra grandi scimmie antropomorfe e Ominidi a una distanza temporale dal presente circa doppia rispetto a quella tradizionalmente accettata: 13,0-10,5 milioni di anni fa anziché 7-5 milioni.

La nuova 'datazione molecolare' proposta è coerente con l'esistenza di Ominidi tra i 7 e i 5 milioni di anni fa, quali quelli recentemente scoperti in Etiopia, Kenya e Ciad. In realtà, se l'orologio molecolare ricalibrato sulla base dei nuovi criteri fosse corretto, gli studiosi non dovrebbero stupirsi di trovare fossili identificabili come Ominidi risalenti a un periodo compreso tra i 7 e i 10 milioni di anni fa. Secondo l'attuale punto di vista, le linee evolutive di Ominidi e scimpanzé, dopo la separazione dell'ultima popolazione di loro antenati comuni, si sarebbero progressivamente diversificate l'una dall'altra fino a raggiungere il grado di differenziazione presentato dai loro attuali discendenti. Di conseguenza, se verranno scoperti fossili risalenti a 7-10 milioni di anni fa, quanto più questi saranno antichi, tanto più difficile sarà distinguere tra i primi Ominidi, i primi proto-scimpanzé e i loro ultimi antenati comuni.

4. Le recenti scoperte di Ominidi fossili in Africa

Tutte le scoperte di Ominidi fossili effettuate nell'ultimo decennio confermano l'indicazione che gli Ominidi sono 'figli' dell'Africa. Per i primi 8 milioni di anni (secondo la nuova datazione di Arnason) dalla loro comparsa sulla Terra, essi rimasero confinati in questo continente, mentre solo a partire da circa 2 milioni di anni fa si cominciano a trovare alcuni riscontri della loro presenza al di fuori dell'Africa.

a) Sudafrica

Sino al 1992 i siti sudafricani di ritrovamenti di Ominidi fossili del Plio-Pleistocene erano i seguenti: Taung (dove, nel 1924, venne scoperto il primo esemplare di *Australopithecus africanus*), Sterkfontein, Kromdraai, Makapansgat, Cooper's Cave e Swartkrans; quattro di questi sei siti sono concentrati nella provincia sudafricana di Gauteng. Nell'ultimo decennio del XX secolo a questa lista si sono aggiunte altre tre località: Gladysvale, Drimolen e Gondolin, tutte e tre nei pressi di Sterkfontein, sempre nella provincia di Gauteng. Taung rimane il sito storicamente più importante, perché ha avuto il merito di dirigere l'attenzione verso l'Africa, piuttosto che verso l'Asia, come culla dell'umanità.

Per abbondanza di reperti (tra cui quattro o cinque scheletri incompleti) primeggia Sterkfontein, con un elenco di oltre 700 esemplari di Ominidi. Lo scavo di questa immensa e profondissima caverna è continuato nel corso dell'ultimo decennio. Fino al 1994, tutti gli esemplari di Ominidi erano stati ritrovati nei Membri 4 e 5 dei sei complessivi che costituiscono la formazione di Sterkfontein. Il Membro 4 era il più ricco di fossili di *A. africanus* ed è stato la fonte più importante di reperti di questa specie, datati all'incirca tra i 3,1 e i 2,1 milioni di anni fa. Fra i reperti del Membro 4 vi sono due scheletri incompleti e diversi altri gruppi di ossa associate. Il Membro 5 è risultato eterogeneo: oltre a breccie contenenti artefatti litici rispettivamente dell'Olduvaiano e dell'Acheuleano, esso ha fornito un cranio con alcuni denti di *Homo* che presentava alcune affinità con *H. habilis* e un certo numero di denti e mandibole di *Australopithecus* (*Paranthropus*) *robustus*. Studi recenti non hanno avallato i dubbi avanzati sull'appartenenza di questo cranio a un esemplare di *Homo* e sulla sua collocazione stratigrafica.

Il Membro 2 di Sterkfontein, uno dei più antichi di tale formazione, è stato esplorato sin dal 1978, ma solo nel 1994 Ronald J. Clarke, esaminando le scatole contenenti le ossa scoperte nel 1980, individuò quattro piccole ossa di un piede sinistro la cui appartenenza a un ominide in precedenza non era stata riconosciuta. Clarke e Phillip V. Tobias hanno dimostrato che queste ossa erano sostanzialmente quelle di un bipede eretto, dotato però di un alluce mobile e divergente che indicava il permanere di un adattamento alla vita arborea (v. Clarke e Tobias, 1995). Clarke, coadiuvato da Nkwane Molefe e da Stephen Motsumi, scoprì poi uno scheletro quasi completo che giaceva prono nel Membro 2, databile a 3,3 milioni di anni fa (v. Clarke, 1998 e 1999). Non solo era il più antico ominide mai trovato in Sudafrica, ma anche il più antico scheletro di ominide le cui ossa avevano mantenuto la loro posizione anatomica. Questo individuo, caratterizzato da un cervello di dimensioni ridotte e da un cresta ossea sulla parte superiore del cranio, sembrava essere un membro del genere *Australopithecus*, ma ancora nel 2002 la sua specie non era stata identificata. Studi più recenti, che hanno utilizzato come metodo di datazione anche lo studio dei nuclidi cosmogenici, hanno dimostrato che queste e altre ossa di ominidi fossili nel complesso di Sterkfontein risalgono a circa 4,1 milioni di anni fa.

Swartkrans, una caverna di calcare dolomitico di epoca più recente rispetto ai Membri 2-4 di Sterkfontein, è seconda solo a quest'ultima per ricchezza di fossili di Ominidi che vi sono stati rinvenuti (v. Brain, 1993). Per la maggior parte i resti portati alla luce appartengono ad *Australopithecus* (*Paranthropus*) *robustus*, caratterizzato da un cervello di dimensioni ridotte, da una cresta sulla parte superiore del cranio e da grossi denti. Un piccolo numero di fossili contemporanei a questi appartengono al genere *Homo*, anche se ci sono state notevoli divergenze d'opinione sulla specie a cui assegnare i reperti. Swartkrans è uno dei numerosi siti in cui sono stati trovati resti di australopitecine e di *Homo* coevi e simpatrici; gli altri sono il Membro 5 di Sterkfontein, Drimolen, i livelli I e II di Olduvai e diversi siti nel nord del Kenya e nel sud dell'Etiopia. Se questa 'coesistenza pacifica' è stata una sorpresa quando cinquant'anni fa venne dimostrata per la prima volta da John T. Robinson, è divenuto ben presto chiaro che, a partire da circa 2,4 milioni fino a 1,5-1,0 milioni di anni fa, gli ultimi rappresentanti di *A. robustus* sopravvissuti erano contemporanei a una o più specie dei primi appartenenti a *Homo*. Alla fine del Novecento era noto che in Africa ogni deposito con fossili di

Ominidi risalenti a quel periodo poteva fornire reperti di entrambi i generi.

Makapansgat, circa 300 km a nord di Johannesburg, si segnala per aver fornito i fossili più antichi della specie *A. africanus*. Nel 1995 Jeffrey K. McKee, basandosi su un'analisi approfondita della fauna di una serie di depositi plio-pleistocenici, confermò che il Membro 3 era il più antico deposito sudafricano contenente fossili di *A. africanus* (v. McKee, 2000). Egli scoprì inoltre che i resti di *A. africanus* trovati nel Membro 4 appartenevano a un esemplare di cui esisteva solo un altro reperto di questa specie altrettanto antico. Le analisi della fauna fossile effettuate da Elisabeth S. Vrba hanno confermato i risultati di McKee. Sulla base di una calibratura aggiornata dei risultati paleomagnetici, il Membro 3 è stato datato tra i 3,2 e i 3,1 milioni di anni fa. Si trattava della datazione più antica attribuibile a *A. africanus* (lo scheletro di 'Little Foot' risalente a 3,3 o forse addirittura a 4,1 milioni di anni fa rinvenuto nel Membro 2 di Sterkfontein non era ancora stato assegnato ad alcuna specie). Negli anni novanta la maggior parte degli studiosi aveva ormai riconosciuto che *A. (Paranthropus) robustus* - come era stato denominato il primo esemplare scoperto nel 1938 a Kromdraai da Robert Broom - presentava caratteristiche derivate o specializzate che indicavano una divergenza dalla linea evolutiva che avrebbe portato al genere *Homo*. E tuttavia, curiosamente, l'accorciamento della base del cranio e diversi altri caratteri morfologici di *A. robustus* somigliavano ad analoghe caratteristiche di *Homo*. Secondo alcuni questi caratteri comuni costituivano esempi di omoplasia, ossia di evoluzione parallela di *A. robustus* e *Homo*. Secondo altri si trattava invece di sinapomorfie, ossia di caratteri comuni derivati dalla morfologia dell'ultimo antenato comune delle australopithecine robuste e di *Homo*, ritenuto da alcuni come una forma di *A. africanus* più modificata rispetto a quella di Sterkfontein e di Makapansgat.

Cooper's Cave, considerata la 'cenerentola' dei siti sudafricani, è venuta recentemente alla ribalta con l'identificazione, avvenuta nel 1989, di un incisivo superiore centrale di ominide rinvenuto probabilmente negli anni quaranta o cinquanta. Nel settembre del 1998 altri frammenti di Ominidi sono stati individuati da Christine Steininger nel Museo del Transvaal, determinando l'allestimento di un nuovo scavo nel sito.

Gladysvale, da tempo noto come un ricco sito paleontologico, nel 1992 è divenuto il primo nuovo sito di Ominidi fossili scoperto in Sudafrica dal 1948. I resti di Ominidi di Gladysvale erano scarsi, ma Lee R. Berger e i suoi collaboratori ne hanno riconosciute almeno due forme: una, rappresentata da due denti, mostrava affinità con *A. africanus*; l'altra, proveniente da una breccia apparentemente del Pleistocene medio, faceva pensare che si trattasse di un esemplare di *Homo*.

Un altro sito in cui sono stati portati alla luce nuovi fossili di Ominidi è Drimolen, nell'area di Sterkfontein-Kromdraai. Dal 1993 Andre Keyser, insieme a Rosalind Smith, Colin Menter, Dominique Gommery e José Braga, ha scoperto fossili di Ominidi in eccellente stato di conservazione attribuibili ad *A. (Paranthropus) robustus*, tra cui il primo cranio praticamente completo di un individuo di questa specie. A Gommery e Braga si deve il rinvenimento nel sito di due crani infantili, appartenenti, rispettivamente, a un bambino di circa 18 mesi e a uno di circa 8 mesi, i più giovani Ominidi primitivi mai rinvenuti. Questo sito ha fornito anche frammenti di *Homo* e alcuni manufatti di pietra e osso, rivelandosi un esteso e ricco deposito di Ominidi del primo Pleistocene e chiaramente il più importante dei tre nuovi siti sudafricani.

Infine, nel 1997 alcuni membri della squadra di Kevin Kuykendall hanno rinvenuto a Gondolin alcuni denti di ominide, uno dei quali era un secondo molare inferiore particolarmente grande. Le sue dimensioni superavano quelle di qualsiasi altro dente di *A. robustus* sudafricano, collocandosi tra i valori più alti della gamma di variabilità relativa agli esemplari della specie iper-robusta dell'Africa orientale, *A. boisei*. Questo campione potrebbe solo rappresentare un'estensione verso i valori più alti della gamma di variabilità per *A. robustus*, oppure costituire il primo esemplare di *A. boisei* in Sudafrica. Per stabilire quale di queste ipotesi sia corretta sarebbe necessario disporre di un maggior numero di campioni.

b) Africa orientale, nordorientale e centrale

Prima dell'ultima decade del XX secolo, erano stati rinvenuti Ominidi fossili plio-pleistocenici in Tanzania, Kenya ed Etiopia. Nel corso dell'ultimo decennio l'area geografica dei territori con depositi di Ominidi fossili si è ampliata grazie a una serie di scoperte fatte in Malawi, Ciad ed Eritrea. Il Malawi (ex Nyasaland), che si caratterizza per la presenza del Lago Malawi, si trova nella parte meridionale della Great Rift Valley africana. Lungo le sponde del lago sono stati trovati negli anni novanta resti di Ominidi in un'area più o meno a metà strada tra Olduvai Gorge, nel nord della Tanzania, e Makapansgat, nella Provincia settentrionale di Limpopo, in Sudafrica. A Uraha, nel 1991 e nel 1992, l'americano Timothy G. Bromage e il tedesco Friedeman Schrenk hanno trovato le due metà di una mandibola che essi hanno attribuito a una specie primitiva di Homo, *H. rudolfensis*, datata a circa 2,5 milioni di anni fa. Nel 1996 a Malema sono stati trovati resti di un australopiteco robusto identificato come *A. (Paranthropus) boisei*, anch'esso datato a circa 2,5 milioni di anni fa. Questi fossili hanno contribuito a individuare quello che Schrenk e Bromage hanno chiamato 'corridoio degli Ominidi', tra le regioni meridionali e orientali dell'Africa in cui sono concentrati i depositi di Ominidi fossili.

In Tanzania, Olduvai Gorge ha fornito alcuni nuovi frammenti che sono stati attribuiti a esemplari arcaici di Homo. Gli Ominidi che hanno abitato in questa zona sono stati generalmente classificati come appartenenti ad *A. (Paranthropus) boisei* e *H. habilis*, e questa classificazione ha superato la prova del tempo, benché talora sia stata riproposta la possibilità, avanzata quarant'anni fa, di collocare *H. habilis* nel genere *Australopithecus*. Questo punto di vista non ha trovato di recente molti sostenitori, anche perché al contempo vi è chi cerca di rilanciare un'altra proposta precedente, e cioè che *Australopithecus* vada collocato nel genere Homo.

Il famoso tracciato con le impronte scoperto a Laetoli da Mary Leakey è stato nuovamente ricoperto per lasciarlo ai posteri. È stata riproposta la tesi secondo cui tali impronte non avrebbero la stessa forma di quelle dell'uomo moderno: secondo Yvette Deloison, esse presentano un alluce divergente. Clarke e Tobias hanno invece sostenuto che anche le ossa dei piedi di 'Little Foot', trovato nel Membro 2 di Sterkfontein, presentavano un alluce divergente del tutto compatibile con una creatura in grado di produrre impronte simili a quelle di Laetoli.

Nel 1939, Ludwig Kohl-Larsen rinvenne a Garusi, vicino a Laetoli, alcuni scarsi resti fossili di Ominidi comprendenti un frammento di mascella destra con due denti premolari e un frammento occipitale (ora dato per perso). Herbert Ullrich aveva registrato tra i reperti provenienti da questo sito anche un incisivo laterale inferiore sinistro, il quale è rimasto non identificato per 45 anni nella collezione di Kohl-Larsen al Museum für Naturkunde di Berlino, finché nel 1986 Timothy D. White ne ha stabilito l'appartenenza a un ominide. Ullrich lo ha attribuito a un'australopitecina, probabilmente *A. afarensis*.

I fossili di Garusi furono in un primo tempo considerati appartenenti al genere *Praeanthropus*, nome proposto da Edwin Hennig, ma fu Muzaffer S. Senyürek a definirli più correttamente, dando loro un nome sia di genere sia di specie, cioè *Praeanthropus africanus*. Questa denominazione, a lungo trascurata, è stata preferita da Walter Ferguson e da altri a quella di *A. afarensis*, entrando così nell'attuale dibattito sui nomi dati ai taxa fossili.

Nel passato decennio sono state proposte tre nuove forme fossili: una nuova specie di *Australopithecus* e due nuovi generi. A Kanapoi e ad Allia Bay, vicino al Lago Turkana nel nord del Kenya, Meave Leakey e i suoi collaboratori nel 1995 hanno scoperto l'esemplare di una nuova specie di ominide, che hanno chiamato *Australopithecus anamensis* (anam significa 'lago' nella lingua dei Turkana). Secondo gli autori della scoperta, i quali ritengono che l'esemplare risalga a 4,2-3,9 milioni di anni fa, si tratterebbe del reperto fossile più antico del genere *Australopithecus* (v. Leakey e altri, 1995). Ominidi più antichi erano stati rinvenuti in Kenya, Etiopia e Ciad, ma era stato necessario

creare tre nuovi generi per classificarli. Nel 2001, Meave Leakey e i suoi collaboratori hanno identificato alcuni resti di ominidi con il viso appiattito che hanno datato a circa 3,5 milioni di anni fa e attribuito a un nuovo genere e a una nuova specie, *Kenyanthropus platyops*. Avendo ravvisato in questi resti alcuni caratteri che ricordavano (e sembravano anticipare) la specie che era stata chiamata *H. rudolfensis* e che altri avevano considerato come *H. habilis keniano*, hanno spostato la specie *rudolfensis* nel genere *Kenyanthropus*, da loro considerato progenitore di *H. ergaster* e *H. erectus* (v. Leakey e altri, 2001).

Una delle grandi sorprese del decennio scorso è stata la scoperta, alla fine del 2000, dei resti di un presunto ominide arcaico, risalente al tardo Miocene, in quattro diverse località presso la Lukeino Formation delle Tugen Hills in Kenya. Il ritrovamento si deve a un gruppo formato da studiosi del Collège de France di Parigi e dei Community Museums del Kenya, guidato da Brigitte Senut e Martin Pickford (v. Senut e altri, 2001). Ai depositi è stata attribuita un'età di circa 6 milioni di anni, e tale datazione è stata accettata dalla maggior parte degli studiosi. Più controversa è invece l'ipotesi, avanzata dagli autori della scoperta, secondo cui i fossili sarebbero attribuibili a un ominide ancora più antico dell'*Ardipithecus* rinvenuto in Etiopia e che essi hanno assegnato a nuovo genere e a una nuova specie, *Orrorin tugenensis*, soprannominandolo 'Uomo del Millennio', o 'Antenato del Millennio'. Con i suoi 6 milioni di anni, *Orrorin* sarebbe più vecchio di 1,5 milioni di anni rispetto ad *Ardipithecus ramidus*, considerato in precedenza il più antico ominide. L'ipotesi che questi resti appartenessero a un ominide arcaico si basava in gran parte sulla dentatura, piuttosto piccola e con uno spesso strato di smalto, e sui femori, che presentavano caratteri interpretati come adattativi alla locomozione bipede. Senut e Pickford si sono spinti ancora oltre, sostenendo che *Orrorin* potrebbe appartenere alla linea evolutiva diretta che, attraverso il genere *Praeanthropus*, ha condotto all'uomo moderno, mentre la maggior parte dei membri del genere *Australopithecus* non sarebbe collocabile in tale linea. Sia lo status di ominide di *Orrorin*, sia il posto attribuitogli dagli autori della scoperta nella filogenesi degli Ominidi, sono stati ben presto contestati. A priori, tuttavia, sulla base dell'orologio molecolare ricalibrato, non si può escludere che possano essere esistiti Ominidi già sei milioni di anni fa.

Due volte nel corso degli ultimi anni i fossili scoperti in Etiopia hanno spostato indietro nel tempo la data della comparsa dell'uomo sulla Terra. Questi fossili, come *Orrorin* in Kenya, sono stati fatti risalire all'ultimo milione di anni del Miocene e al primo milione di anni del Pliocene, un periodo all'inizio del quale il clima in Africa si fece più secco e più freddo. Secondo alcuni studiosi, come Elisabeth S. Vrba, tali cambiamenti climatici avrebbero causato dei mutamenti evolutivi, ma questo punto di vista è stato messo in discussione dalle analisi sulla fauna e dalle simulazioni al computer effettuate da McKee. Certamente in questo periodo si verificarono in Africa fenomeni di estinzione nella fauna e comparvero nuovi taxa, ma secondo McKee si deve stare attenti a non confondere le coincidenze con la causalità (v. Vrba e altri, 1995; v. McKee, 2000).

Nei pressi di Aramis, nel Central Awash Complex, in Etiopia, nel 1994 sono venuti alla luce i resti di un ominide risalente a 4,4 milioni di anni fa, più antico di diverse centinaia di migliaia di anni dell'*Australopithecus anamensis* di Meave Leakey. Gli autori della scoperta, Timothy D. White, Berhane Asfaw e Gen Suwa, inizialmente hanno chiamato la specie rappresentata da questi resti *Australopithecus ramidus* (v. White e altri, 1994), ma successivamente il ritrovamento di altri resti fossili li ha spinti a creare un nuovo genere, *Ardipithecus ramidus*, per quelli che sembravano essere i più antichi Ominidi finora scoperti. Nel luglio del 2001, l'etiopio Yohannes Haile-Selassie ha pubblicato un resoconto preliminare su alcuni fossili ancora più antichi da lui rinvenuti in cinque siti a ovest del fiume Awash in Etiopia. Per caratteri morfologici questo gruppo di campioni ricordava i fossili di Aramis, ma i nuovi reperti erano più antichi di circa un milione di anni (5,8-5,2 milioni di anni fa). Haile-Selassie (v., 2001) ha attribuito tali antichissimi fossili - a suo parere inequivocabilmente Ominidi, nonostante presentino caratteri tipici delle scimmie antropomorfe - alla

stessa specie, ma a una differente sottospecie, *Ardipithecus ramidus kadabba*, e i fossili di Aramis alla sottospecie *Ardipithecus ramidus ramidus*. Erano i primi Ominidi la cui età superava il limite di 5 milioni di anni in quell'intervallo temporale di 7-5 milioni di anni fissato per l'origine degli Ominidi in base all'orologio molecolare. Ma tale primato fu superato quasi immediatamente da *Orrorin* delle Tugen Hills del Kenya, che spostava il limite a 6 milioni di anni.

Un altro contributo fornito dall'Etiopia allo scioglimento del groviglio sempre più problematico degli alberi genealogici delle specie e delle famiglie di Ominidi è rappresentata dalla scoperta, da parte di Asfaw, White e collaboratori, di fossili molto simili per morfologia ed età a quelli dell'*Australopithecus africanus* del Sudafrica, ma che essi hanno assegnato a una nuova specie, *A. garhi*, risalente a circa 2,5 milioni di anni fa (la datazione di *A. africanus* in Sudafrica spaziava da circa 3,1 a 2,1 milioni di anni fa).

Dagli ultimi ritrovamenti effettuati in Etiopia e in Kenya era evidente già alla fine del XX secolo che il 'dogma', basato sull'analisi molecolare, secondo cui le linee evolutive di Ominidi e scimpanzé si erano separate tra i 7 e i 5 milioni di anni fa, non era più sostenibile.

Ma la Repubblica del Ciad aveva in serbo sorprese ancor più straordinarie. La prima è quella di un'australopitecina rinvenuta nel 1995 a Koro Toro da una spedizione franco-ciadiana guidata dal francese Michel Brunet. Il fossile venne datato a circa 3,5-3,0 milioni di anni fa e attribuito a una nuova specie, *Australopithecus bahrelghazali* (v. Brunet e altri, 1995). Il dato più significativo non era tanto l'età del fossile, quanto la sua collocazione geografica, in quanto il sito si trova circa 2.500 km a ovest della Great Rift Valley, dove in precedenza erano stati scoperti tutti i più antichi Ominidi africani (esclusi quelli del Sudafrica). Ed ecco un sito nel centro dell'Africa, migliaia di chilometri a ovest del Rift!

Ma nel luglio del 2002 la scoperta del 1995 è stata eclissata dal rinvenimento, sempre a opera della spedizione guidata da Brunet, di sei reperti di presunti Ominidi a Toros-Menalla, una località nel deserto del Djurab, nel Ciad settentrionale (v. Brunet e altri, 2002). Nel 2001 erano stati trovati un cranio, un frammento di mascella e alcuni denti, mentre nel 2002 sono venuti alla luce una mandibola e un altro dente isolato. I fossili presentavano una mescolanza unica di caratteri primitivi e derivati. Come ha sintetizzato efficacemente Bernard Wood, "il cranio da dietro assomiglia a quello di uno scimpanzé, mentre di fronte potrebbe passare per un'australopitecina progredita di 1,75 milioni di anni fa" (v. Wood, 2002, p. 134). Niente del genere era mai stato trovato in precedenza, ed è dunque ragionevole che Brunet e collaboratori abbiano classificato il gruppo di campioni in un nuovo genere e in una nuova specie, *Sahelanthropus tchadensis* (il Sahel è la regione dell'Africa che confina con la parte meridionale del deserto del Sahara in cui sono stati trovati i fossili). Non solo la morfologia era caratteristica, ma la datazione era assolutamente sorprendente: infatti, lo studio della ricca fauna associata a questi reperti e il confronto con i reperti faunistici datati con precisione di Lothagam e Lukeino in Kenya ha portato a concludere che il nuovo sito scoperto in Ciad doveva avere un'età compresa tra i 6 e i 7 milioni di anni. Questi fossili, perciò, erano anche più antichi dell'*Orrorin* del Kenya con i suoi 6 milioni di anni. Come era prevedibile, sono stati immediatamente espressi dubbi sul fatto che *Sahelanthropus* sia un ominide (nel senso in cui il termine viene usato in questo articolo). Benché l'età dei fossili sia assolutamente in accordo con la nuova datazione molecolare del tronco fondamentale degli Ominidi, ciò di per sé non costituisce una prova della loro appartenenza a questa famiglia. In ogni modo, le scoperte in Ciad stabiliscono che la presenza dei primi Ominidi non è confinata alla sola Africa orientale (e tanto meno al solo Sudafrica), ma è un fenomeno panafricano, come Tobias sostiene da tempo.

5. Considerazioni generali sugli Ominidi mio-pleistocenici in Africa

Nei cinque milioni di anni qui presi in considerazione, i fossili scoperti in Africa hanno fornito le

prove che la famiglia Hominidae probabilmente esisteva già in un'epoca compresa tra 7 e 6 milioni di anni fa. L'"orologio molecolare" recentemente ricalibrato indica che, sotto il profilo genetico, la famiglia degli Ominidi era comparsa alcuni milioni di anni prima, probabilmente in un'epoca compresa tra 10,0 e 13,5 milioni di anni fa. I fossili di presunti Ominidi risalenti al periodo compreso tra 7,0 e 4,5 milioni di anni fa sono stati classificati in tre generi, Sahelanthropus, Orrorin e Ardipithecus, ma ciascun genere è rappresentato da un numero esiguo di campioni estratti da un unico sito o, nel caso di Ardipithecus, da due siti. Inoltre, ciascuno di questi tre generi è monospecifico, anche se per Ardipithecus ramidus sono state individuate due sottospecie. Perciò è stata campionata solo una frazione minuscola della variabilità intragenerica e intraspecifica. Di conseguenza, ci si chiede se la proliferazione di presunti taxa di Ominidi in questo periodo sia un fenomeno biologico reale o piuttosto un artefatto dovuto ai metodi di campionamento e di analisi. In quest'ultimo caso, secondo alcuni un approccio di tipo più biodemografico e statistico probabilmente fornirebbe un quadro diverso, con un minor numero di specie e generi e una maggiore variabilità intraspecifica. Per ciò che riguarda la molteplicità dei taxa individuati, è chiaro che orientamenti diversi nella ricostruzione della filogenesi portano in direzioni opposte.

Nel periodo compreso tra 4,5 e 2,5 milioni di anni fa, gli Ominidi dominanti erano i membri del genere Australopithecus, che comprenderebbe cinque specie, *A. anamensis*, *A. bahrelghazali*, *A. afarensis*, *A. africanus* e *A. garhi*. Se si riuscisse a trovare campioni di dimensioni maggiori è probabile che alcune delle molte specie proposte risulterebbero invece costituire un'unica specie. Alla fine del XX secolo solo *A. africanus* e *A. afarensis* erano rappresentati da campioni di dimensioni abbastanza grandi da permettere una stima sufficientemente precisa della variabilità intraspecifica. La locomozione bipede era diffusa. I calchi endocranici, sia naturali che artificiali, dimostrano che gli encefali erano piccoli, in media poco più grandi rispetto a quelli dei moderni scimpanzé, ma più piccoli di quelli degli attuali gorilla. Lo schema delle circonvoluzioni cerebrali, nei casi in cui è identificabile, era essenzialmente del tipo di quello delle scimmie antropomorfe. Gli strumenti litici compaiono solo verso la fine di questo periodo. Benché alcuni studiosi sostengano la presenza di Australopithecus in Cina (in particolare nella forma di *Hemantropus peii*), la maggior parte dei paleoantropologi concorda sul fatto che resti di Australopithecus sono stati trovati soltanto in Africa. Per la prima volta nella storia dei reperti fossili africani, importanti resti di Ominidi fossili appartenenti a questo periodo fanno la loro comparsa al di fuori dell'Africa centrale e orientale, e precisamente in Sudafrica (risalenti a circa 4 milioni di anni fa). Sempre in questo periodo di tempo compare un possibile secondo genere, Kenyanthropus, considerato contemporaneo alle tre specie di Australopithecus. Secondo alcuni, *K. platyops* sarebbe il progenitore di Homo, ma la maggioranza degli studiosi non ha accettato questo schema filogenetico.

Nel periodo compreso tra 2,5 e 2,0 milioni di anni fa, fecero la loro comparsa due nuovi tipi di Ominidi: il primo, *Australopithecus robustus*, viene talvolta attribuito a un nuovo genere, *Paranthropus*, e talvolta considerato come una specie politipica di *Australopithecus*, di cui sono state individuate diverse forme: *A. (Paranthropus) robustus*, *A. (Paranthropus) aethiopicus* e *A. (Paranthropus) boisei*. I reperti fossili testimoniano la presenza in Africa di queste tre forme robuste per circa 1,5 milioni di anni a partire da circa 2,5 milioni di anni fa. Il secondo tipo comparso nell'arco di tempo considerato è quello dei primitivi Homo: la prima specie a essere riconosciuta tale è stata *H. habilis*, presente tipicamente nell'Olduvai Gorge, nel nord della Tanzania; un'altra specie primitiva di Homo è, secondo alcuni studiosi, *H. rudolfensis*, un contemporaneo di *H. habilis* individuato in Kenya, mentre secondo altri si tratta semplicemente di una variante keniana di *H. habilis*. Recentemente è stato proposto un ulteriore cambiamento della nomenclatura, per cui *H. rudolfensis* dovrebbe essere attribuito al nuovo genere *Kenyanthropus* (*K. rudolfensis*). Una terza specie di Homo primitivo, *H. ergaster*, ovvero l'*H. erectus* arcaico africano, fece la sua comparsa all'inizio del Pleistocene, circa 1,8 milioni di anni fa. In queste forme primitive di Homo, le dimensioni del cervello

- sia assolute che relative - presentano un primo incremento rispetto a quelle che avevano caratterizzato *Australopithecus*.

Nel periodo compreso tra 2 e 1 milioni di anni fa, i fossili rinvenuti appartengono alle ultime australopithecine robuste sopravvissute e a una molteplicità di specie di *Homo* - *H. habilis*/*K. rudolfensis*, i primi *H. erectus*/*H. ergaster* e in seguito *H. erectus*. È a partire da questo momento che nella documentazione fossile fanno la loro comparsa i primi Ominidi al di fuori dell'Africa.

6. I primi Ominidi al di fuori del continente africano

I primi fossili umani al di fuori dell'Africa sono stati individuati alla fine del XX secolo vicino a Orce nel sud-est della Spagna (risalenti a 1,5-1,0 milioni di anni fa), a La Sima de los Huesos e nella Sierra de Atapuerca nel nord della Spagna (1,0-0,3 milioni di anni fa), a Ceprano nell'Italia peninsulare (0,8 milioni di anni fa), a 'Ubeidiya in Israele (circa 1,4 milioni di anni fa); probabilmente sono umani anche i fossili rinvenuti a 'Erqel-Ahmar (circa 2,0 milioni di anni fa) in Israele, a Dmanisi nella Georgia orientale (1,8 milioni di anni fa), a Riwat in Pakistan (circa 2,0 milioni di anni fa), a Hat Pu Dai nel nord della Thailandia (datazione incerta), a Giava e Flores in Indonesia (rispettivamente da 1,8 e 0,8 milioni di anni fa), in Cina a Yuanmou (Provincia di Yunnan), a Xihoudi (Provincia di Shanxi) e nel sito di Gongwangling (Provincia di Shanxi), dove è stato rinvenuto l'uomo di Lantian (0,8-1,0 milioni di anni fa). Nella maggior parte di questi siti sono stati riportati alla luce resti ossei di Ominidi, ma in alcuni ('Erq-el-Ahmar, Riwat, Flores) è stato solo il ritrovamento di strumenti litici a indicarne la presenza. I rinvenimenti più antichi dimostrano che i primissimi spostamenti di popolazioni al di fuori dall'Africa si verificarono circa 2 milioni di anni fa.

Le scoperte di questi reperti fossili sono state rese note così di recente che non si è ancora riusciti a stabilire con certezza l'identità di questi primi emigranti dall'Africa, che potrebbero essere appartenuti ai primi *H. erectus* o *H. habilis*, oppure a un gruppo che mostra caratteristiche intermedie tra quelle di queste due specie (come a Dmanisi). Questo spostamento di Ominidi non si verificò al tempo degli *A. africanus* o degli *A. garhi*. Le australopithecine robuste non sono ancora state trovate nell'Africa meridionale e orientale, ma sulla base delle evidenze attuali non vi erano australopithecine tra i primi 'emigranti' dall'Africa.

Secondo alcuni ricercatori i primi spostamenti di esseri umani fuori dall'Africa potrebbero essere ricollegati alla comparsa degli strumenti litici dell'industria acheuleana, ma probabilmente questa è una visione semplicistica e parziale. Altri fenomeni importanti si erano verificati nel periodo precedente: un deterioramento del clima, cambiamenti nella flora e nella fauna, la comparsa di un tipo di ominide con un encefalo più grande e con circonvoluzioni cerebrali il cui schema, rispetto alle australopithecine, ricordava meno quello delle scimmie antropomorfe e si avvicinava di più a quello umano, e con denti superiori (premolari e molari) di dimensioni piuttosto ridotte. I cambiamenti climatici, modificando la flora e la fauna che costituivano la loro fonte di sostentamento, possono aver indotto lo spostamento di alcune popolazioni di *Homo* fuori dall'Africa.

È ormai chiaro che i movimenti delle popolazioni non erano migrazioni vere e proprie, ma piuttosto spostamenti di piccoli gruppi umani che risiedevano in aree periferiche, ad esempio nell'Africa nordorientale, o in Nordafrica, oppure ancora nell'Africa nordoccidentale. Probabilmente questi gruppi si spostarono poco per volta alla ricerca di nicchie più ricche di risorse alimentari o con un minor numero di competitori. La vicinanza all'acqua dolce costituiva senza dubbio un fattore fondamentale nella scelta di nuove zone di insediamento.

In secondo luogo, gli spostamenti di questi gruppi fuori dall'Africa - avvenuti in modo intermittente a partire da circa 2 milioni di anni fa - non ebbero un carattere definitivo. Infatti, proprio come il collegamento di due terre in quello che attualmente è uno stretto appariva e scompariva con l'innalzarsi e l'abbassarsi del livello del mare, così le popolazioni umane devono essersi spostate

avanti e indietro attraverso ponti temporanei di terraferma.

In terzo luogo, è probabile che questi viaggi attraverso diversi itinerari tra Africa ed Eurasia, nelle condizioni più diverse, siano stati bidirezionali, non a senso unico. Un fenomeno parallelo nel mondo animale è costituito dagli spostamenti dell'elefante asiatico, lo *Stegodon*, che dopo essere comparso, essersi diffuso e diversificato in Asia, si è spostato verso ovest in Europa, arrivando poi in Africa attraverso l'Asia sudoccidentale. Allo stesso modo, alcuni gruppi umani che si erano diversificati ed evoluti in Asia, potrebbero essersi spostati in Africa: si ritiene che ciò sia accaduto, ad esempio, per *H. erectus* nella sua forma definitiva. All'inizio del XXI secolo vi sono ancora due ipotesi divergenti sull'origine di *H. erectus*: secondo la prima esso sarebbe comparso in Africa e poi si sarebbe spostato in Asia, secondo l'altra sarebbe comparso in Asia (forse da un progenitore simile a *H. habilis* arrivato in Asia dall'Africa molto tempo prima) per spostarsi poi in Africa. Clarke ha avanzato l'ipotesi che *H. erectus* di Ceprano, in Italia, e di Olduvai Gorge, in Tanzania, molto probabilmente potrebbe essersi diffuso in Europa e in Africa a partire dal lontano Oriente (v. Clarke, 2000).

In quarto luogo, molti gruppi umani rimasero in Africa, come dimostrano gli innumerevoli strumenti litici attribuibili a varie epoche e tecnologie trovati in tutta l'Africa e i resti di scheletri, molto meno frequenti, di coloro che li avevano fabbricati. In nessuna epoca l'Africa, culla degli Ominidi, è rimasta priva della loro presenza.

In quinto luogo, questa diffusione frammentaria degli esseri umani attraverso l'Asia e il sud dell'Europa, deve averli esposti a una varietà di nuovi ambienti, di pericoli per la loro sopravvivenza, di opportunità di sviluppare nuovi adattamenti culturali e morfologici, nonché a un processo di diversificazione genetica e culturale.

7. Le origini del linguaggio

Alla fine del Novecento vi erano ancora opinioni controverse su quando fosse nato il linguaggio parlato articolato: secondo alcuni esso si sarebbe sviluppato assai tardi, con la presunta fioritura della cultura umana negli ultimi 100.000 anni, secondo altri molto prima, all'epoca di *H. habilis*, circa 2 milioni di anni fa. La tesi avanzata nel 1979-1980 da Tobias, secondo cui i calchi endocranici mostrano che *H. habilis* possedeva le basi neurologiche del linguaggio, attestate dallo sviluppo delle aree di Broca e di Wernicke (v. Tobias, 1997), era ormai stata accolta da numerosi studiosi. Altri, soprattutto archeologi, ritenevano invece che il linguaggio articolato dovesse essersi sviluppato in concomitanza con la nascita del comportamento simbolico che a loro parere era riflesso in quella fioritura della cultura umana verificatasi in epoca assai tarda, 40.000 anni fa. Tuttavia, nell'ultimo decennio sono emerse evidenze molto più precoci di comportamento simbolico, quali ad esempio le incisioni intenzionali e regolari su ossa animali rinvenute a Schönningen, in Germania, risalenti al Pleistocene medio, cioè più o meno a 400.000 anni fa. D'altra parte, la manifattura intenzionale di strumenti secondo uno stesso schema prefissato era comparsa già 2,6 milioni di anni fa. Ciò, di per sé, rappresentava un grande passo avanti nell'evoluzione umana, uno dei molti che si verificarono nel periodo intercorso tra 2,6 e 0,1 milioni di anni fa. Con quale di questi progressi culturali si può correlare lo sviluppo, per quanto rudimentale, del linguaggio articolato?

8. Le origini dell'uomo moderno

Rimasta per lungo tempo trascurata nell'ambito della paleoantropologia, la questione delle origini dell'uomo moderno ha acquistato una nuova importanza negli anni ottanta e ha determinato un acceso dibattito protrattosi per tutto il decennio successivo. Negli anni settanta e ottanta diversi studiosi di paleoantropologia, quali il sudafricano Peter Beaumont e i tedeschi Reiner Protsch e Gunter Brauer, hanno riscontrato la presenza di caratteristiche tipiche dell'uomo moderno in diversi

teschi africani assai più antichi dei primi reperti extra-africani che presentavano tratti analoghi. È stata quindi formulata l'ipotesi che queste caratteristiche siano comparse per la prima volta in Africa più di 100.000 anni fa. A partire dal 1987, i biologi molecolari hanno fornito le prove che il genoma dell'uomo moderno è apparso per la prima volta in Africa, diffondendosi poi in tutte le altre parti del mondo abitate da *H. sapiens*. L'introduzione dell'analisi del DNA mitocondriale e dei cromosomi Y negli studi comparativi sulle attuali popolazioni umane ha reso i metodi molecolari sempre più attendibili. Ogni nuovo metodo utilizzato sembrava indicare che l'Africa era il luogo d'origine dell'uomo moderno.

Tuttavia, le banche dati ottenute in laboratori differenti in base ai metodi molecolari fornivano datazioni molto variabili per l'origine dell'uomo moderno, da meno di 100.000 a più di 600.000 anni. Inoltre, gli antropologi ritenevano improbabile che una popolazione africana fosse prevalsa su tutte le altre popolazioni africane o le avesse sterminate per poi spostarsi dall'Africa soppiantando tutte le altre popolazioni. Molti studiosi che non accettavano questa ipotesi di una 'fuoriuscita dall'Africa' sottolineavano l'evidente continuità dei tratti morfologici nelle primitive popolazioni umane e nelle popolazioni più recenti della Cina e dell'Indonesia, che a loro avviso confuterebbero l'ipotesi dell'origine africana dell'uomo moderno.

Alcuni scienziati hanno scoperto che l'assunto fondamentale degli studi molecolari, secondo cui il DNA mitocondriale si trasmetterebbe esclusivamente per via femminile, non è corretto: almeno una porzione del DNA mitocondriale verrebbe ereditata attraverso la linea maschile, e ciò inficerebbe in parte le evidenze e le deduzioni basate sull'evoluzione molecolare.

Recentemente, l'ipotesi di una origine africana dell'uomo moderno - ipotesi basata sul ritrovamento in Africa e in Oriente di crani con caratteristiche anatomicamente moderne risalenti a circa 100.000 anni fa - è stata di nuovo messa in discussione da una scoperta effettuata nella Cina meridionale, nel sito di Liujiang nella Provincia di Guangxi; infatti è venuto alla luce un cranio che secondo nuovi studi stratigrafici e il metodo di datazione basato sugli isotopi dell'uranio avrebbe un'età comparabile a quella dei campioni afro-asiatici, 111.000-139.000 anni dal presente o ancor più. I risultati ottenuti dall'analisi di fossili rinvenuti in altre località cinesi sembrano indicare datazioni simili, risalenti al tardo Pleistocene medio. Gli scienziati cui si devono queste datazioni, Guanjun Shen e i suoi collaboratori, hanno sottolineato l'importanza delle implicazioni che tali datazioni potrebbero avere relativamente all'origine dell'uomo moderno (v. Shen e altri, 2002).

Alla fine dell'ultimo decennio del XX secolo non era ancora stato raggiunto alcun accordo sulla datazione, la posizione geografica o il meccanismo di diffusione della specie umana. La relazione tra evidenze genetiche ed evidenze paleontologiche, che era parsa così chiara negli anni ottanta, deve essere riesaminata. Le origini dell'uomo moderno rimangono tuttora un affascinante enigma.

L'ominazione

Il Mondo dell'Archeologia (2002)

di **Giacomo Giacobini, Phillip V. Tobias, Bernard Wood, Silvana Condemi**

L'ominazione

IL CONCETTO DI UOMO NEGLI STUDI SULL'EVOLUZIONE UMANA

di Giacomo Giacobini

La pubblicazione del saggio di T.H. Huxley intitolato *Evidences as to Man's Place in Nature* nel 1863 segna una tappa importante nella storia della ricerca sulle nostre origini. Nell'opera l'autore indica chiaramente le vie da seguire per ricostruire la filogenesi dell'uomo e per chiarirne la posizione sistematica: la ricerca e lo studio dei fossili umani e il confronto con gli altri Primati viventi, in particolare con le scimmie antropomorfe. Al di là di aspetti metodologici, il titolo stesso del libro di Huxley sottolinea il punto centrale di interesse di questo complesso di ricerche "che consiste nel determinare il posto che tocca all'uomo nella natura e nelle sue relazioni con la totalità delle cose". È il concetto stesso di uomo che venne mutato dall'evoluzionismo, in un primo tempo dal punto di vista solamente concettuale, poi, con la scoperta di una documentazione fossile sempre più ricca e continua, anche in modo inequivocabilmente dimostrativo. Ma la rivoluzione di pensiero prodotta dalle varie formulazioni di teorie evolutive, e in modo più determinante da quella darwiniana, fu in realtà l'inevitabile risultato di un dibattito molto più antico, che iniziò a svilupparsi nel corso del Seicento, quando giunsero nei serragli europei le prime scimmie antropomorfe, e che venne proposto all'attenzione dei naturalisti in modo provocatorio nella prima metà del Settecento, quando, con il sistema classificatorio ideato da C. Linneo, l'uomo entrò a far parte del regno animale.

L'UOMO NEL SYSTEMA NATURAE DI C. LINNEO

A seguito di un periodo di intenso dibattito filosofico, in cui si erano contrapposte concezioni dell'uomo che lo volevano, con Cartesio, nettamente distinto dagli animali "macchine", oppure, con P. Gassendi, come già con Aristotele, parte integrante del mondo animale, l'uomo era divenuto oggetto di interesse più propriamente naturalistico nel corso della prima metà del XVIII secolo. La pubblicazione a Leida del *Systema Naturae* di Linneo nel 1735 segnò il primo inserimento formale dell'uomo all'interno di un preciso ordinamento zoologico. In questa prima edizione dell'opera, ancora semplice e in un certo senso rudimentale, Linneo classificò in un unico ordine, denominato *Anthropomorpha*, i generi *Homo*, *Simia*, *Bradipus* e *Vespertilio*. La classificazione apparve provocatoria e sollevò polemiche in ambienti filosofici e naturalistici, non solo per l'inclusione dell'uomo nel regno animale, ma anche per la sua associazione con le scimmie nello stesso ordine al quale venivano riferiti anche i bradipi e i pipistrelli. Nella decima edizione del *Systema Naturae* (1758), usualmente considerata quella di riferimento, questa posizione venne ribadita all'interno di un capitolo più articolato, utilizzando una terminologia parzialmente diversa. Linneo, seguendo la definizione di Aristotele, considerava caratteristiche distintive della nostra specie l'intelligenza, le dimensioni cerebrali, il linguaggio articolato e la stazione eretta. L'ordine al quale veniva attribuito l'uomo (genere *Homo*, specie *sapiens*) era ora denominato *Primates* e comprendeva anche i generi *Simia*, *Lemur* e *Vespertilio*. La specie *Homo sapiens* venne quindi suddivisa in sei varietà, delle quali quattro (*americanus*, *europaeus*, *asiaticus*, *afers*) con valore geografico; le altre due (*ferus*, *monstruosus*) rappresentavano piuttosto una deviazione dalla norma e corrispondevano a individui che potevano comparire isolatamente in regioni abitate dalle altre varietà (gli uomini "selvatici" europei, oppure gli albinosi, i monorchidi, i macrocefali). Si abbozzava così quella sistematica delle "razze" che avrebbe costituito una delle preoccupazioni principali dell'antropologia del secolo successivo, ovvero dell'Ottocento. Ma la classificazione di Linneo appare ancora più provocatoria per l'attribuzione al genere *Homo* di una seconda specie, *Homo troglodytes*, in cui è identificabile l'orango. Inoltre, in una nota, Linneo citava un altro animale di classificazione incerta, *Homo caudatus*, la cui esistenza era supposta in base a raffigurazioni secentesche e a racconti di viaggiatori. Le diverse edizioni del *Systema Naturae* e di altre opere di Linneo sintetizzavano quindi un'antropologia che appare ancora incerta e mutabile. Si andava definendo un concetto naturalistico di uomo che, affrontando il problema della sua unità e diversità, e quindi della sua sistematica, si sarebbe voluto basare su osservazioni dirette e obiettive, ma doveva comunque tenere conto di una

serie di fattori: imprecisione di conoscenze, tradizioni, leggende, racconti di viaggiatori, indicazioni teologiche. I grandi viaggi dei secoli precedenti avevano rivelato infatti l'esistenza di una varietà di popoli con aspetto fisico diverso, in alcuni casi addirittura abitanti terre sino allora ignote. Gli esploratori del Nuovo Mondo non vi avevano trovato quegli uomini leggendari e mostruosi, ciclopi, cinocefali, antipodi, panoti, sciopodi, che Plinio il Vecchio aveva immaginato vivessero in terre lontane e che popolavano la fantasia dei viaggiatori. Non vi erano mostri, ma semplicemente selvaggi e, se si voleva stabilire una differenza, occorreva sottolinearla sul piano culturale e religioso. Il dibattito sull'unità della forma umana, e quindi sulla sua definizione, suscitato dalla scoperta di queste genti, veniva però inevitabilmente influenzato da interessi di natura economica, politica e militare. La scoperta di popoli fino allora ignoti poneva anche un altro problema, quello della loro origine. La derivazione di tutte le genti della Terra da un'unica coppia originaria poteva ancora apparire credibile nell'ambito di conoscenze geografiche limitate al Vecchio Mondo (la Bibbia era esplicita a questo proposito). Ma come era possibile che i discendenti di Adamo ed Eva avessero popolato anche un continente così lontano dall'Eden come quello americano, circondato da oceani? Questo aspetto del dibattito si ricollegava al precedente, favorendo posizioni contrarie all'unicità del genere umano e sostenendo l'origine distinta di alcune genti. Riprendevano così interesse ipotesi poligeniste, come quella proposta nel 1655 da I. La Peyrère nella sua opera *Prae-adamitae*, in cui, sulla base di argomentazioni teologiche tratte dalla Bibbia e dalle Epistole di s. Paolo, veniva affermata l'esistenza di gruppi umani in tempi precedenti la creazione di Adamo. Il dibattito sui "preadamiti", primi homines ante Adamum conditi, citati anche dubbiosamente da Linneo, avrebbe rivissuto a più riprese fino alla metà dell'Ottocento e rappresentato uno degli argomenti invocati per rendere compatibile con la cronologia biblica la scoperta di resti umani molto antichi.

SCIMMIE ANTROPOMORFE E UOMINI SELVATICI

Il confine tra il genere Homo e il genere Simia, nel *Systema Naturae*, è occupato da creature antropomorfe mal note e talvolta immaginarie. Con l'inizio dell'era moderna, i grandi viaggi avevano portato all'attenzione degli Europei i racconti di strani animali, scimmie a forma d'uomo o uomini a forma di scimmia, che vivevano nell'Africa equatoriale e nelle Isole della Sonda. Queste descrizioni, ancora vaghe e spesso fantastiche, incontravano in Europa una tradizione molto diffusa, quella relativa all'"uomo selvatico", sviluppata nell'immaginario e alimentata dalla sporadica scoperta e cattura di uomini e donne viventi allo stato selvaggio nelle foreste di varie regioni europee, evidentemente individui dispersi in età infantile e sopravvissuti vivendo allo stato di natura. Le raffigurazioni di uomini selvatici, così come quelle di scimmie umanizzate, presenti nelle edizioni cinquecentesche e seicentesche dei trattati di storia naturale di K. von Gesner e di U. Aldrovandi, sono indicative della scarsa consistenza delle descrizioni disponibili e della parte rappresentata dalla fantasia nella realizzazione di quei disegni. Linneo stesso, comunque, considerò all'interno della specie Homo sapiens la varietà ferus (*tetrapus, mutus, hirsutus*), citando nove casi di osservazioni che erano state effettuate in Europa tra il 1544 e il 1731. Con la fine del Cinquecento, tuttavia, le notizie sull'esistenza di creature antropoidi in Africa e nelle Indie Orientali divennero più precise e comparvero raffigurazioni più credibili, soprattutto per quanto riguarda lo scimpanzé. Alcuni di questi animali venivano ospitati in serragli olandesi e inglesi sin dalla prima metà del Seicento e alla loro morte erano sottoposti ad autopsia. Linneo aveva quindi a disposizione descrizioni e raffigurazioni piuttosto precise, anche se non numerose, di questi animali. A queste descrizioni accurate si mescolavano però, e si sarebbero mescolate fino alla fine del Settecento, raffigurazioni imprecise basate su racconti più o meno fantasiosi di viaggiatori e spesso ancora influenzate dalla tradizione dell'"uomo selvatico". Mentre Linneo pubblicava edizioni successive e rinnovate del *Systema Naturae*, G.-L. Leclerc, conte di Buffon, iniziò la compilazione della sua *Histoire naturelle*, la

cui pubblicazione si sarebbe protratta dal 1749 al 1789. Il terzo volume, dal titolo *Histoire naturelle de l'homme*, comparso nel 1749, affrontava il problema della definizione di uomo, della descrizione delle sue caratteristiche fisiche e psicologiche, della sua variabilità geografica e del suo rapporto con gli altri animali. Nasceva un'antropologia che, più sotto forma di relazione di viaggi che di trattazione sistematica, identificava "razze" utilizzando criteri fisici, etnologici, psicologici e geografici. Secondo Buffon, nelle diverse aree geografiche e nel corso del tempo il clima e le caratteristiche del territorio avevano determinato nei diversi gruppi umani variazioni che erano divenute costanti. Sviluppando il quadro dei confronti tra scimmia e uomo, Buffon sottolineò le rassomiglianze sul piano fisico e le differenze su quello intellettuale e morale. Ritenne così che l'uomo si distinguesse soprattutto per la capacità di pensiero e di linguaggio. Pochi anni dopo la pubblicazione del volume sulle scimmie dell'*Histoire naturelle* (1766) venne confermata l'esistenza dell'orango. Nel 1770 giunsero in Olanda le spoglie di alcuni esemplari e, nel 1776, venne esposto nel serraglio del principe di Orange a Het Loo un giovane esemplare vivente. L'anatomista P. Camper ebbe così modo di effettuare la dissezione di cinque esemplari, pubblicandone nel 1779 una descrizione molto accurata.

BIMANI E QUADRUMANI

Alla fine del Settecento la conoscenza ormai relativamente precisa dello scimpanzé e dell'orango sollevò in modo acuto il problema di una rassomiglianza con la specie umana che appariva sempre più evidente. La dissezione anatomica invece di rivelare differenze sottolineava le affinità; appariva quindi importante cercare di identificare qualche carattere anatomico che permettesse una distinzione netta, qualitativa e non quantitativa, tra l'uomo e le scimmie antropomorfe. Camper credette di aver scoperto questo carattere quando notò che, contrariamente all'uomo ma analogamente agli altri Mammiferi, le scimmie antropomorfe possiedono l'osso intermascellare. Per alcuni anni "l'osso di Camper" parve rappresentare la soluzione del problema. Si trattava tuttavia di una differenza illusoria, come dimostrò nel 1786 un naturalista dilettante, J.W. Goethe: le scimmie esaminate da Camper possedevano ancora l'osso intermascellare in quanto si trattava di individui giovani. Anche l'uomo lo possiede, in fasi iniziali di sviluppo, ma poi esso gradualmente si fonde con le ossa mascellari contigue. Tuttavia, gli ambienti scientifici si dimostrarono sempre più sensibili al desiderio di distaccare l'uomo dalle scimmie, enfatizzando le differenze di comportamento e di intelligenza. Nel 1798 G. Cuvier pubblicò il *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*, in cui modificava la classificazione di Linneo separando l'uomo dalle scimmie e creando per queste ultime l'ordine dei quadrumani. Entrò così rapidamente in uso una nuova sistematica, già in precedenza proposta da J.F. Blumenbach (1775), in cui l'ordine dei primati veniva scisso in due ordini, quello dei bimani (*Bimanes*), comprendente l'uomo, e quello dei quadrumani (*Quadrumanes*), in cui erano collocate le scimmie, antropomorfe comprese. Al di là di un significato sistematico formale, la distinzione bimani/quadrumani presentava tutta una serie di implicazioni importanti, attenuando l'animalità dell'uomo e sottolineando, per esso, l'idea di un progetto speciale e distinto nato nella mente del Creatore. Questa nuova sistematica si diffuse rapidamente negli ambienti zoologici e antropologici ottocenteschi. Anche l'autore della prima teoria evuzionistica organizzata scientificamente, J.-B. de Lamarck, l'accettò nella sua *Philosophie zoologique* (1809), integrandola in un sistema in cui l'uomo era considerato l'animale con l'organizzazione corporea più avanzata, raggiunta nel corso del tempo come risultato di modificazioni del suo comportamento. L'uomo era visto da Lamarck come il prodotto dell'evoluzione di quadrumani che in tempi antichi avevano gradualmente perso l'abitudine di arrampicarsi sugli alberi con i quattro arti, usando a un certo punto per la locomozione solo i piedi e trasformandosi così in bimani. Sostenuta dall'autorità di Cuvier e di Blumenbach, la distinzione bimani/quadrumani acquistò largo consenso soprattutto con la Restaurazione: fu vista da molti come uno strumento di reazione nei confronti delle rivoluzionarie e

blasfeme idee trasformiste sostenute da Lamarck e da altri negli anni precedenti, trascurando il fatto che Lamarck stesso aveva utilizzato quella terminologia. Ma l'uomo doveva essere ben distinto dalle scimmie e la distinzione aveva rilevanza non solo naturalistica, ma anche morale e religiosa. La distinzione bimani/quadruman si radicò così profondamente negli ambienti scientifici da essere ancora abitualmente utilizzata per tutta la seconda metà dell'Ottocento anche da darwinisti convinti. Intorno alla metà del secolo alcuni zoologi, tra cui in particolare I. Geoffroy de Saint-Hilaire, sostennero addirittura l'opportunità di creare per l'uomo un regno apposito, il "regno umano", distinto dal regno animale, come precedentemente suggerito da Voltaire e poi da L.-J.-M. Daubenton, B.-G.-É. de Lacépède, F. Viq d'Azyr ed E. Geoffroy de Saint-Hilaire.

GLI SVILUPPI DELL'ANTROPOLOGIA E DELL'ANTROPOMETRIA

Nel corso della prima metà dell'Ottocento la maggior parte degli ambienti scientifici era caratterizzata da una concezione tradizionale dell'uomo, fissista e creazionista, che non percepiva l'importanza delle idee di Lamarck. L'interesse scientifico per la nostra specie era dominato dall'interesse per la variabilità geografica della forma umana, che già aveva trovato in Buffon un attento osservatore. L'originaria sistematica di Linneo, che identificava quattro varietà umane distribuite in Europa, Asia, Africa e America, distinte per caratteristiche fisiche, psicologiche, etnografiche e sociali, venne gradualmente resa più complessa. Nel corso della seconda metà del Settecento vari altri autori, tra cui I. Kant, avevano proposto classificazioni delle razze umane; fu tuttavia con l'opera di Blumenbach *De generis humani varietate nativa*, pubblicata a Göttingen nel 1775 (e in una terza edizione, più articolata, nel 1795), che nacque una vera storia naturale dell'uomo. In quest'opera Blumenbach propose una definizione essenziale dell'uomo, *erectus et bimanus*, integrata da una descrizione basata su un'attenta considerazione dell'aspetto esterno e delle caratteristiche anatomiche, fisiologiche e psicologiche. In base alla valutazione di queste caratteristiche, propose di collocare l'uomo in un ordine suo proprio, quello dei bimani. Propose inoltre una classificazione in cinque razze (caucasica, mongolica, etiopica, americana e malese), ognuna ulteriormente suddivisa in sottogruppi, fornendo di ciascuna una minuziosa descrizione. Si trattava, in pratica, della classificazione in quattro varietà geografiche già proposta da Linneo, alla quale veniva aggiunta la razza malese. Alla fine del Settecento questo interesse per la sistematica delle varietà umane si associò allo sviluppo dell'antropometria, che con Camper e con Blumenbach iniziò a codificare misurazioni angolari e lineari del cranio e degli altri distretti scheletrici, integrando le osservazioni descrittive con dati quantitativi e rendendo quindi più oggettiva l'antropologia fisica. Per distinguere l'uomo dalle scimmie antropomorfe e per suddividerlo in gruppi (razze o addirittura specie) diversi, alcuni autori utilizzarono quindi metodi quantitativi. Secondo Camper, ideatore della misurazione dell'angolo facciale (che esprime il grado di proiezione in avanti della faccia), l'uomo è caratterizzato da valori variabili tra 70° e 80° nelle diverse razze, da quelle "inferiori" al tipo "europeo", con un'ideale irraggiungibile di 100° nel tipo "greco", attestato in campo artistico. Angoli più bassi sono tipici degli (altri) animali: l'orango ha un valore di 58°, mentre le scimmie africane non antropomorfe hanno un angolo di poco più di 40°. Per J.-J. Virey, che divideva l'uomo in due specie (a loro volta suddivise in sei razze), la "prima specie" (comprendente le razze bianca, gialla, ramata e bruno-scura) sarebbe stata caratterizzata da un angolo facciale di 85°-90°, la "seconda specie" (comprendente le razze nera e nerastra) da un angolo di 75°-80°. Per Camper e per Virey l'angolo facciale diveniva così una sorta di "zoometro", che avrebbe consentito di valutare il grado di animalità, e inversamente quello di umanità, di una specie. A seguito dei lavori di P. Camper e J.F. Blumenbach e, successivamente, di J.C. Prichard, L.-J.-M. Daubenton, E. Geoffroy de Saint-Hilaire, G. Cuvier e vari altri autori, la craniometria si sviluppò rapidamente, cosicché intorno alla metà dell'Ottocento gli studi craniologici prevedevano una decina di misurazioni diverse. Un'innovazione di particolare importanza

craniometrica e tassonomica fu rappresentata dal calcolo del rapporto tra lunghezza e larghezza massime del cranio (indice cranico orizzontale). L'ideatore di questo indice, lo svedese A. Retzius, distinse così individui brachicefali e dolicocefali, caratterizzati rispettivamente da cranio corto e allungato. Questa innovazione, di rilevante interesse antropometrico, avrebbe avuto importanza notevole anche nel dibattito sull'interpretazione dei primi (reali e supposti) fossili umani scoperti all'inizio della seconda metà del secolo. Aveva infatti acquisito ampio consenso in quegli anni la cosiddetta "ipotesi di Retzius", sviluppata integrando dati linguistici, archeologici, storici e antropologici. Secondo questa ipotesi, l'Europa sarebbe stata popolata, durante l'età della pietra, da genti autoctone brachicefale. In seguito, il territorio europeo sarebbe stato invaso da una massiccia migrazione di genti dolicocefale "ariane", provenienti dall'Asia e apportatrici di un linguaggio di tipo indoeuropeo, che avrebbero introdotto in Europa l'età del Bronzo. Secondo Retzius, questa ipotesi sarebbe stata confermata dal fatto che gli attuali Baschi e Finnici, caratterizzati da un linguaggio estraneo al gruppo indoeuropeo (e quindi da considerare come relitti della popolazione europea autoctona), presentano un cranio corto. Tale ipotesi, di cui P. Broca dimostrò l'infondatezza nel 1867, avrebbe rappresentato uno dei principali argomenti invocati contro l'accettazione dell'alta antichità di reperti, come quelli di Neandertal ed Engis, caratterizzati da un cranio allungato. L'interesse per un'antropologia obiettiva, basata su rigorose osservazioni quantitative, si diffuse rapidamente, favorendo la creazione di importanti collezioni craniologiche. Nel 1859 la fondazione della Société d'Anthropologie de Paris celebrò il consolidarsi della disciplina, creando un'istituzione di importanza internazionale che, nello stesso anno, ebbe fra i principali argomenti di dibattito la question de l'homme fossile, sollevata dalle scoperte di J. Boucher de Perthes.

MONOGENISTI E POLIGENISTI

Il dibattito sulla valutazione e sulla sistematica della variabilità umana coinvolse inevitabilmente il problema dell'unità o pluralità dell'origine della nostra specie. Questo dibattito, precedentemente oggetto di un sapere filosofico e religioso, nella prima metà dell'Ottocento coinvolse in modo molto vivace anche gli ambienti scientifici. Secondo i monogenisti, da un'unica coppia umana sarebbe derivata (per evoluzione, piuttosto che per degenerazione) tutta l'umanità successiva, che avrebbe gradualmente sviluppato, migrando nei diversi territori, caratteri fisici adatti ai vari climi. In base al racconto biblico, gli episodi di dispersione del genere umano, in origine unitario, sarebbero stati tre: l'esilio di Caino nel Paese di Nod, a est dell'Eden; la migrazione dei discendenti dei figli di Noè dopo il Diluvio; l'episodio della Torre di Babele. Secondo i poligenisti varie coppie umane già differenziate per caratteristiche fisiche e psicologiche e adattate ai diversi ambienti sarebbero state create fin dall'inizio. Trasferito in ambienti scientifici, il dibattito assunse toni spesso polemici, mettendo in discussione non soltanto l'unità di origine della specie *Homo sapiens*, ma evidentemente anche la sua stessa unità biologica. Infatti molti poligenisti, rifiutando di riconoscere che l'interfecondità rappresenti un criterio di appartenenza alla stessa specie, ritenevano che le popolazioni umane viventi dovessero essere distribuite in specie distinte, tutte riferite al genere *Homo*. Nel corso della prima metà dell'Ottocento questi autori usarono, spesso senza un preciso significato tassonomico, i termini "specie", "razza" e "varietà", ma sempre per indicare gruppi separati da un'origine distinta. Alcuni studiosi di grande influenza, come G. Cuvier, B.-G.-É. de Lacépède, J.C. Prichard e W. Lawrence, presero posizione a favore del monogenismo e dell'unità della specie umana. La posizione di Cuvier appare particolarmente tradizionalista e guidata dal suo forte sentimento religioso, in quanto le tre razze (bianca, gialla e nera) in cui egli distinse la specie umana paiono voler corrispondere a quelle considerate dalla tradizione biblica come discendenti dei tre figli di Noè. Il primo autore di ambito scientifico a sostenere il poligenismo fu J.-J. Virey (1802), al quale seguirono G. Bory de Saint-Vincent, A. Desmoulins, K.A. Rudolphi, S.G. Morton, L. Agassiz e altri, che

elaborarono ipotesi poligeniste differenti, basate sull'identificazione di un numero variabile di specie umane.

TRADIZIONE BIBLICA E FOSSILI: IL PROBLEMA DELLE ORIGINI UMANE

All'inizio della seconda metà dell'Ottocento lo studio dell'uomo dal punto di vista della storia naturale appare quindi ben sviluppato secondo due direzioni principali. Un primo aspetto è di interesse zoologico e riguarda la posizione sistematica della specie umana all'interno del mondo animale e i suoi rapporti con le scimmie. Un secondo punto di discussione è di natura antropologica e anatomica e concerne l'unità e la diversità umane e quindi la possibilità o meno di suddividere la forma umana attuale in unità tassonomiche (razze o addirittura specie) diverse. Appare tuttavia ancora sostanzialmente estraneo all'indagine scientifica e relegato a speculazioni di tipo filosofico e religioso un terzo problema, quello delle origini. La sequenza delle "tre età" (della pietra, del bronzo e del ferro) proposta da C.J. Thomsen nel 1819 era compresa entro un arco di tempo di poche migliaia di anni e dunque compatibile con la narrazione biblica, dal momento che l'età della pietra da lui definita si riferiva solo a quello che sarebbe stato poi denominato Neolitico. La scoperta di reperti dimostrativi di una presenza umana contemporanea a quella di animali oggi estinti veniva quindi accolta con ostilità o con indifferenza da una comunità scientifica che aveva nel complesso rifiutato le idee di Lamarck sull'evoluzione dei viventi e sull'origine dell'uomo. Intorno al 1850 il progredire delle conoscenze geologiche e paleontologiche rese sempre più farraginoso l'inquadramento delle serie fossili animali in un sistema compatibile con la tradizione biblica. In ambienti scientifici e soprattutto religiosi vennero pubblicati in quegli anni numerosi Esameroni o Cosmogonie che tentavano, talvolta in modo molto intricato, di adattare i dati paleontologici al racconto dei sei giorni della Creazione. Le principali teorie interpretative erano tre: quella letterale, secondo cui i giorni genesiaci dovevano effettivamente essere considerati periodi di 24 ore; quella concordistica, secondo cui i giorni corrispondevano ad altrettante epoche geologiche; quella ideale, secondo cui i sei giorni della Creazione avrebbero corrisposto ad altrettante "idee" nella mente del Creatore. Tutte queste cosmogonie prevedevano comunque che l'uomo fosse comparso con l'ultimo atto creativo ed escludevano quindi, in accordo con le convinzioni scientifiche di Cuvier e della sua scuola, la possibilità di ritrovamento di fossili umani. Escludevano cioè che forme umane primitive fossero vissute contemporaneamente ad animali oggi estinti. Cuvier stesso aveva dimostrato che alcuni reperti umani ritenuti fossili erano in realtà o recenti oppure da attribuire ad altri animali. Il caso più noto era il cosiddetto *Homo diluvii testis*, descritto dal medico e canonico zurighese J.J. Scheuchzer nel 1726 e citato anche da Linneo, che in realtà era lo scheletro di una salamandra gigante fossile. Nel corso della prima metà dell'Ottocento, tuttavia, alcune scoperte non riconosciute dalla comunità scientifica avevano già messo in evidenza la contemporaneità dell'uomo con animali oggi estinti. Due sono i casi più noti e significativi, consistenti rispettivamente nella scoperta di un cranio umano fossile e di manufatti paleolitici. Il primo esempio è quello della scoperta, avvenuta ad opera di Ph.Ch. Schmerling e da lui pubblicata nel 1833, di un cranio umano infantile, poi riconosciuto come neandertaliano, nella Caverna di Engis, presso Liegi; il reperto era associato a resti di orso delle caverne e di rinoceronte. Il secondo esempio è quello della scoperta, effettuata da J. Boucher de Perthes fin dal 1838 nei depositi alluvionali della Somme, di una numerosa serie di manufatti litici da lui ritenuti "asce diluviane", in associazione con resti di specie estinte di elefante, rinoceronte e bisonte. Tra il 1850 e il 1860 nell'ambito della comunità scientifica si diffusero sempre più dubbi sulla immutabilità delle specie, associati a una crescente presa di coscienza della incompatibilità del racconto biblico con i dati paleontologici. Questa maturazione di pensiero, associata a nuove scoperte, portò alla fine del decennio al riconoscimento ufficiale, da parte di alcuni ambienti scientifici, dell'esistenza dell'uomo fossile.

DARWINISMO E FOSSILI UMANI

Il 24 novembre 1859 Ch. Darwin pubblicò a Londra *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, fornendo così gli strumenti concettuali necessari per interpretare l'evoluzione dei viventi. L'unico cenno al problema dell'uomo nell'opera, volutamente trascurato da Darwin per la sua pericolosità, consiste nella frase "molta luce sarà fatta sull'origine dell'uomo e sulla sua storia", posta nel capitolo conclusivo. Nello stesso anno 1859 alcune personalità del mondo scientifico inglese, tra cui in particolare H. Falconer, Ch. Lyell e J. Prestwich, che avevano visitato i siti di raccolta di J. Boucher de Perthes, si pronunciarono a favore delle sue idee sull'antichità dell'uomo preistorico. Nel contempo, si andava diffondendo la notizia del ritrovamento, avvenuto tre anni prima nella valle di Neander, presso Düsseldorf, di uno scheletro umano il cui cranio colpiva per la presenza di caratteristiche "scimmiesche". Iniziò così un'epoca in cui il fervore per la ricerca di testimonianze culturali e scheletriche dell'esistenza di popolazioni umane molto antiche portò all'identificazione di sequenze culturali paleolitiche associate in modo sempre più preciso a forme umane fossili, la cui morfologia si andava gradatamente definendo. Nel 1868 la scoperta di cinque scheletri avvenuta nel Riparo di Cro-Magnon, nel villaggio di Les Eyzies-de-Tayac in Dordogna, permise di conoscere il tipo umano classico del Paleolitico superiore europeo, mentre la scoperta di due scheletri neandertaliani quasi completi avvenuta nel 1886 nella Grotta di Spy, presso Namur, consentì di definire meglio l'anatomia scheletrica dell'uomo di Neandertal, associandolo inoltre a quell'industria del Paleolitico medio descritta nel 1869 da G. de Mortillet e denominata Musteriano. Nel 1891 la scoperta da parte del medico olandese E. Dubois del Pitecantropo di Giava, oggi compreso nella specie *Homo erectus*, iniziò, pur sulla base di resti frammentari, a fornire un'idea dell'aspetto fisico di popolazioni ancora più antiche dell'uomo di Neandertal. Il concetto di uomo, in questa prima fase di indagine sull'anatomia e sulla cultura materiale dell'umanità paleolitica, è caratterizzato da una tendenza ad accentuare il divario tra l'uomo attuale e quello primitivo. Si tratta di una tendenza che sarà molto diffusa nelle trattazioni scientifiche, e ancor più nella letteratura divulgativa, fino all'inizio del Novecento con varie giustificazioni. Innanzitutto l'entusiasmo per il darwinismo, teoria che acquistava crescente consenso, e la fiducia in una scienza libera da imposizioni facevano sperare di poter ricostruire rapidamente una storia paleontologica dell'evoluzione umana, inducendo talvolta a dare eccessiva importanza ai caratteri di primitività individuati sui fossili umani via via scoperti. La polemica antidarwiniana, sviluppatasi in alcuni ambienti filosofici, religiosi e anche scientifici, indusse molti ricercatori a reagire, enfatizzando in modo anche provocatorio i rapporti di parentela con le scimmie, sottolineando le caratteristiche "pitecoidi" presenti sui fossili umani e "bestializzando" così le forme umane più antiche. Inoltre, gli studiosi di paleontologia umana e di archeologia preistorica degli ultimi decenni dell'Ottocento, che erano fortemente influenzati dal pensiero positivista, manifestavano la tendenza a distribuire le diverse forme umane del passato secondo una regolare curva ascendente, divenuta sempre più rapida nei tempi protostorici e storici grazie allo sviluppo della tecnologia e della conoscenza. Secondo il modello di sviluppo sociale pubblicato da L. Morgan nel 1877, questa evoluzione dallo stadio "selvaggio" allo stadio "barbarico" e, quindi, a quello "civile" sarebbe avvenuta in modo ineluttabile e indipendente dalle condizioni ambientali. Questo complesso di pregiudizi appare con evidenza leggendo alcune descrizioni dell'epoca relative all'aspetto fisico e al modo di vita del Pitecantropo, dell'uomo di Neandertal e perfino dei più moderni uomini di Cro-Magnon. Si tratta di descrizioni in cui ricorrono i termini "scimmiesco", "pitecoide", "bestiale", "rudimentale", "sgraziato". Molti ricercatori erano reticenti ad ammettere la piena umanità di questi antenati, sia dal punto di vista delle caratteristiche fisiche, sia da quello del comportamento. La descrizione classica dell'uomo di Neandertal proposta da P.-M. Boule risente di questi pregiudizi, insistendo sui suoi caratteri primitivi e presentandolo erroneamente come un essere dotato di una stazione eretta non perfetta e di un'andatura goffa. Ma

anche nelle ricostruzioni del comportamento i preconcetti intervenivano decisamente. Lo stesso Boule, ancora a proposito dell'uomo di Neandertal, sottolineava come i suoi caratteri fisici fossero "in armonia con quanto l'archeologia ci dimostra per quanto riguarda le sue attitudini corporali, il suo psichismo e i suoi costumi. Non esiste quasi industria più rudimentale e più miserabile (...) di quella del nostro Uomo musteriano". È una descrizione che incontrò l'approvazione di molti colleghi, come il londinese G.E. Smith, che la definì "un quadro ben definito del rozzo e repellente uomo di Neandertal". Anche il riconoscimento di pratiche di sepoltura nel corso del Paleolitico, dimostrate per quanto riguarda il Paleolitico superiore già nel 1868 dalla scoperta degli scheletri del Riparo di Cro-Magnon, soffriva di questi pregiudizi. L'interpretazione di una delle prime sepolture paleolitiche dotate di corredo funerario venute alla luce, quella del cosiddetto "uomo di Mentone" scoperto da E. Rivière nella Grotta del Caviglione ai Balzi Rossi (Ventimiglia) nel 1872, risente di questo modo di pensare: lo scheletro venne descritto come quello di un individuo morto nel sonno e rapidamente ricoperto dal sedimento. Nel 1874, sei anni dopo la scoperta degli scheletri di Cro-Magnon, G. de Mortillet metteva ancora in dubbio la loro antichità, non potendo accettare l'idea che uomini paleolitici avessero sepolto cadaveri di propri simili. In alcuni ricercatori, preconcetti di questo tipo trovavano motivazioni anticlericali connesse con il rifiuto di riconoscere comportamenti che potessero essere interpretati come un nascente senso religioso presso le popolazioni paleolitiche. Ancora nel 1921, lo scheletro neandertaliano di La Chapelle-aux-Saints, scoperto nel 1908 in Corrèze, venne lugamente e accuratamente descritto da Boule nel suo famoso trattato *Les hommes fossiles*: dopo aver insistito sulle ottime condizioni di conservazione dello scheletro e aver notato che esso giaceva all'interno di una fossa scavata nel fondo della grotta, lo studioso aggiunse semplicemente che, secondo gli scopritori, "l'uomo di cui essi hanno ritrovato lo scheletro è stato sepolto intenzionalmente", senza commentare oltre questo aspetto della scoperta, di cui solo più tardi sarebbe stato riconosciuto l'eccezionale interesse paleoantropologico. I pregiudizi che facevano insistere sulla primitività degli uomini paleolitici emersero fortissimi, per altri aspetti, nel 1880, in occasione della pubblicazione del volume sulle pitture preistoriche scoperte due anni prima ad Altamira, quando l'autore, M. de Sautuola, venne accusato di aver falsificato le opere d'arte da lui descritte nella grotta. Solo scoperte successive, di inequivocabile interpretazione, obbligarono il mondo dell'archeologia preistorica ad accettare nel 1901 l'evidenza dei fatti.

LE RADICI DEL DIBATTITO PALEOANTROPOLOGICO ATTUALE

Le ricostruzioni realizzate da artisti, che spesso fedelmente traducono le idee o le mode scientifiche del momento, ci mostrano all'inizio del Novecento raffigurazioni di uomini del Paleolitico superiore con aspetto fisico moderno ed "europeo" e con abbigliamento, armi e utensili ispirati a quelli delle genti "primitive" attuali e subattuali. Il riconoscimento della loro capacità di produrre opere d'arte di impressionante modernità e bellezza e la scoperta di un crescente numero di sepolture con corredo avevano ormai definitivamente trasformato queste genti in nostri antenati diretti. Negli anni 1908-1911 una serie fortunata di scoperte avvenute tra la Dordogna e la Corrèze portò al ritrovamento di cinque scheletri quasi completi di Neandertaliani. Sulla base dello scheletro di La Chapelle-aux-Saints, P.- M. Boule pubblicò così una descrizione accurata della morfologia scheletrica di questa forma umana, associata alla prima ricostruzione del volto effettuata con metodo scientifico, utilizzando le tecniche della medicina legale. Ne risultava una concezione dell'uomo di Neandertal di forte primitività, che lo distaccava nettamente dai nostri antenati del Paleolitico superiore. Iniziò così a porsi in modo preciso la domanda, ancora attuale, su quali fossero stati gli antenati delle genti del Paleolitico superiore europeo, ritenendo che i Neandertaliani rappresentassero un ramo collaterale estinto. E, ancor più, ci si domandò se quei pochi fossili umani più antichi dei Neandertaliani che allora erano noti, dal Pitecantropo di Giava alla mandibola di Mauer, fossero direttamente ancestrali

rispetto all'umanità moderna, o se piuttosto anch'essi rappresentassero rami collaterali. Nel 1912 la scoperta dei resti di Piltdown parve rispondere a queste domande, confermando illusoriamente un'ipotesi già proposta da sir Arthur Keith nel 1910 in base a un riesame dello scheletro di Galley Hill, in realtà recente ma da lui riferito al Pleistocene inferiore. L'ipotesi prevedeva che gli antenati diretti dell'uomo moderno avessero già avuto in tempi molto remoti un grande cervello, come in effetti risultò evidente nell'uomo di Piltdown, *Eoanthropus dawsoni*. La concezione di un uomo delle origini caratterizzato da un grande cervello avrebbe avuto un'influenza importantissima sull'interpretazione dei fossili umani più antichi e sulla ricostruzione della linea evolutiva ominide fino al 1950, anno in cui K. Oakley pubblicò i suoi dosaggi di fluoro svelando il falso di Piltdown. Il rifiuto di *Australopithecus africanus* da parte della comunità scientifica, durato dal 1925, anno della pubblicazione della prima scoperta da parte di R.A. Dart, fino all'inizio degli anni Cinquanta, è la conseguenza più importante dell'ipotesi elaborata da Keith e dell'interpretazione del reperto di Piltdown. Ma anche il lungo dibattito avvenuto negli anni Settanta sulla iniziale datazione a 2,6 milioni di anni del cranio KNM-ER 1470, e quindi sulla presunta esistenza di una forma ancestrale di *Homo* a volume cranico elevato, contemporanea ad australopiteci molto antichi, è in fondo una conseguenza delle convinzioni di Richard Leakey (come già del padre Louis) sul ruolo collaterale degli australopiteci nel processo evolutivo umano. L'episodio dell'uomo di Piltdown è esemplificativo di un altro tipo di pregiudizi scientifici, legati a una concezione eurocentrica dell'evoluzione umana. Nel corso dell'Ottocento e all'inizio del Novecento, la serie di scoperte effettuate in Europa indusse a stabilire sequenze evolutive dei tipi umani e delle industrie paleolitiche basate su serie europee e applicate, talvolta in modo acritico, agli altri territori. Al volgere del secolo alcuni studi suggerirono addirittura di riconoscere in scheletri del Paleolitico superiore europeo non solo forme ancestrali di popolazioni locali successive, ma anche reperti con affinità esquimesi (uomo di Chancelade) e africane ("negroidi" di Grimaldi). Ma il caso di Piltdown è anche esemplificativo del desiderio di identificare in Europa radici molto antiche dell'umanità moderna, caratterizzate dal tratto più nobile dell'anatomia dell'uomo attuale: le grandi dimensioni e la complicazione dell'architettura del cervello. Nella prima metà del Novecento, in cui l'uomo di Piltdown influenzava le ricostruzioni di sequenze filogenetiche, le interpretazioni di anatomia evolutiva e anche l'attribuzione di uno status ominide a fossili africani molto antichi, la concezione dell'umanità paleolitica si presentava comunque eterogenea all'interno della comunità scientifica. Si svilupparono correnti di pensiero che vedevano nell'uomo di Neandertal un antenato diretto dell'uomo moderno, caratterizzato da manifestazioni culturali relativamente ricche. L'antropologo A. Hrdlička, critico nei confronti dell'uomo di Piltdown, fin dal 1927 sostenne l'ipotesi secondo cui in Europa, Asia e Africa l'umanità sarebbe passata attraverso una "fase neandertaliana", dalla quale sarebbe derivato, nei diversi continenti, l'uomo moderno. Questa ipotesi si contrapponeva alla visione di P.-M. Boule, che escludeva i Neandertaliani dalla nostra diretta ascendenza, prefigurando le discussioni sul destino dell'uomo di Neandertal e sull'origine dell'uomo moderno, le quali costituiscono uno degli aspetti principali dell'attuale dibattito paleoantropologico. All'ipotesi di Hrdlička si affiancava, sul piano culturale, l'attribuzione ai Neandertaliani di espressioni complesse di vita spirituale consistenti non solo nelle sepolture, ma anche in forme di culto di crani umani e di animali come l'orso delle caverne. Con gli anni Cinquanta la ricerca paleoantropologica entrò in una nuova fase, grazie allo smascheramento del falso di Piltdown e all'accettazione del ruolo ancestrale degli australopiteci. Lo sviluppo di ricerche in Sudafrica, e poi in Africa orientale, portò alla scoperta di una serie sempre più ricca e dimostrativa di australopiteci. A questo complesso di dati si sommò nel 1964 l'identificazione della nuova specie *Homo habilis*, che segnava l'inizio della linea evolutiva del genere *Homo* in una sequenza, oggi considerata semplicistica, che riconosceva tre cronospecie successive, *habilis*, *erectus* e *sapiens*. La scoperta di *Homo habilis* segna una tappa fondamentale nella ricerca paleoantropologica, non solo per l'importanza filogenetica del taxon, ma anche per la sua rilevanza ai fini del dibattito sulla

definizione del genere Homo e sulla comparsa di caratteristiche "umane" in corso di filogenesi. La definizione della specie, fondata su caratteristiche anatomiche quali il forte volume cerebrale e le ridotte dimensioni dei denti, teneva anche conto di caratteristiche comportamentali dimostrate dall'associazione con strumenti litici. Il nome specifico *habilis* venne appunto scelto per sottolineare questa iniziale capacità tecnologica; si trattava di una concezione di uomo che teneva conto, come elemento fondamentale, della capacità di produrre strumenti e ribadiva quanto sostenuto da B. Franklin, da F. Engels e da molti antropologi del XX secolo. Ma come già per gli anatomisti di fine Settecento, che cercavano di identificare una precisa differenza qualitativa tra l'uomo e le scimmie antropomorfe, anche questo limite doveva rivelarsi sfumato. Le ricerche di J. Goodall sugli scimpanzé in Tanzania negli anni Sessanta e quelle successive di vari altri primatologi avrebbero infatti dimostrato che anche le scimmie antropomorfe sono in grado di costruire strumenti rudimentali. La stessa difficoltà di stabilire un confine preciso sarebbe stata dimostrata da ricerche sulla possibilità di impiego di un linguaggio concettuale da parte di scimpanzé e gorilla sin dalla fine degli anni Sessanta. D'altra parte, i confronti biomolecolari effettuati sull'uomo e sulle scimmie antropomorfe avrebbero evidenziato un'affinità maggiore del previsto tra i generi Homo, Pan e Gorilla. Questi risultati hanno portato nell'ultimo decennio a varie proposte tassonomiche innovative, alcune delle quali hanno incluso lo scimpanzé e il gorilla, insieme al genere Homo, nella famiglia Hominidae. In occasione del IV Congresso Internazionale di Paleontologia Umana, svoltosi nella Repubblica Sudafricana nel 1998, è stato addirittura proposto di formalizzare queste forti affinità, e quindi questa stretta parentela, attribuendo anche lo scimpanzé e il gorilla al genere Homo: *Homo troglodytes* e *Homo gorilla*. È una proposta per certi aspetti provocatoria, che curiosamente, a quasi 250 anni di distanza, si ricollega alla "scandalosa" classificazione di Linneo, che non solo includeva uomo e scimmie nello stesso ordine dei Primati, ma addirittura aveva identificato in una scimmia antropomorfa una seconda specie del genere Homo, denominandola appunto *Homo troglodytes*. Come scriveva Linneo a quel proposito, "genus Trogloditae ab Homine distinctum, adhibita quamvis omnis attentione, obtinere non potui".

Bibliografia

G. Daniel, *L'idea della preistoria*, Firenze 1968; J.C. Greene, *La morte di Adamo. L'evoluzionismo e la sua influenza sul pensiero occidentale*, Milano 1976; D.J. Boorstin, *The Discoverers*, New York 1983; L.S.B. Leakey - V.M. Goodall, *La scoperta delle origini dell'uomo. Dieci decenni di ricerche sull'evoluzione umana*, Milano 1983 (trad. it.); J. Reader, *Gli anelli mancanti. L'avventura della paleoantropologia*, Milano 1983 (trad. it.); R. Lewin, *Le ossa della discordia. L'enigma delle origini dell'uomo*, Milano 1987 (trad. it.); C. Cohen, *Les races humaines en histoire des sciences*, in J.-J. Hublin - A.-M. Tillier (edd.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Paris 1991, pp. 7-47; E. Trinkaus - P. Shipman, *The Neandertals. Changing the Image of Mankind*, New York 1993; O. Rickards - G. Biondi, *Le razze umane. Le relazioni tra storia e scienze sociali negli ultimi decenni*, in *Prometeo*, 56 (1996), pp. 34-41.

LE AUSTRALOPITECINE

di Phillip V. Tobias

STORIA DEGLI STUDI

Fino al 1924 gli Ominidi più antichi e di aspetto più arcaico erano stati rinvenuti in Asia, più precisamente a Giava (Indonesia), mentre in Africa e in Europa erano documentate soprattutto forme più evolute di uomo. Era quindi comprensibile che a questo riguardo fosse nata la profonda

convinzione che l'Asia dovesse essere stata la culla del genere umano. Questa convinzione perdurava malgrado l'intuizione espressa nel 1871 da Ch. Darwin in *The Descent of Man*: "è alquanto più probabile che i nostri primi progenitori siano vissuti nel continente africano piuttosto che altrove". Poiché le aspettative rispetto all'Africa erano state trascurate a favore dell'Asia, giunse come una notevole sorpresa la scoperta fatta a Taung, nella Provincia del Capo, che confermava la forte possibilità che l'Africa fosse stata il luogo di origine degli Ominidi. Agli inizi di novembre del 1924, M. de Bruyn, un impiegato della Northern Lime Company, aveva estratto con l'esplosivo, da un'imponente falesia calcarea a Buxton presso Taung, un cranio fossilizzato. Nel calcare della falesia si erano formate numerose cavità e fessure, alcune delle quali contenevano un deposito terroso consolidato, o breccia, insieme a ossa fossili sparse. Alcune ossa comprese nella breccia recuperate da de Bruyn giunsero al paleoantropologo R.A. Dart, a Johannesburg, il 28 novembre 1924. In poco più di tre settimane egli estrasse dalla matrice un cranio molto ben conservato, con i 20 denti decidui completamente cresciuti e consumati e i primi molari permanenti quasi del tutto sviluppati, oltre a un eccellente calco calcificato dell'endocranio. Sebbene precedentemente non fosse mai stata rinvenuta nessuna creatura simile, Dart riconobbe nel cranio caratteristiche intermedie tra quelle delle scimmie antropomorfe e quelle dell'uomo. Egli sottolineò, ad esempio, che i piccoli denti canini somigliavano più a quelli dell'uomo che a quelli delle scimmie antropomorfe, come pure alcuni caratteri della forma del calco endocranico e della base del cranio; inoltre individuò evidenze per affermare che il cranio era stato sostenuto da una colonna vertebrale piuttosto eretta, con una posizione vicina a quella degli esseri umani, piuttosto che da una colonna vertebrale obliqua come quella dei gorilla e degli scimpanzé. D'altra parte i molari erano grandi, mentre la capacità cranica, in termini assoluti, non era maggiore di quella delle scimmie antropomorfe. I tratti strutturali del fossile indussero Dart ad affermare che la creatura era un primate evoluto appartenente ad una specie estinta che, sebbene fondamentalmente scimmiesca, possedeva un certo numero di caratteri simili a quelli dell'uomo. Per classificare la popolazione alla quale era appartenuta la creatura, Dart creò un nuovo genere e una nuova specie ai quali diede il nome di *Australopithecus africanus* (dal lat. *australis* "meridionale" e dal gr. *πίθηκος*, "scimmia"). Un giudizio retrospettivo mostra che le sue asserzioni sulla scoperta furono relativamente modeste: egli non si spinse, infatti, a collocare le australopitecine nella famiglia Hominidae, né nella famiglia delle scimmie antropomorfe Pongidae. Sugerì invece di collocarle in una nuova famiglia più evoluta di Primati, per la quale propose il nome di *Homo-simiadae* (1925). Mentre Dart esitò, R. Broom non ebbe dubbi che *Australopithecus* fosse un ominide (1933). Comunque, con l'eccezione di Broom e di pochi altri, le asserzioni di Dart furono attaccate e considerate stravaganti dal mondo scientifico, che dichiarò che i dati per distinguere *A. africanus* da una giovane scimmia antropoide erano troppo pochi. L'accanita e sostenuta opposizione allo stato di ominide di *Australopithecus* era basata su numerosi elementi.

- 1) Il cranio era stato trovato in Africa in un periodo in cui la scuola di pensiero prevalente poneva la culla dell'umanità in Asia.
- 2) Il cranio aveva una piccola capacità che indicava una dimensione del cervello non maggiore, in termini assoluti, di quella delle scimmie antropomorfe attuali.
- 3) Il fatto che un certo numero di studiosi, soprattutto in Inghilterra, avesse accettato l'autenticità e lo stato ancestrale del cranio di Piltdown era in accordo con il punto 2; e questo, cioè che Piltdown fosse ancestrale, escludeva che il cranio di Taung potesse essere stato quello del nostro progenitore.
- 4) I caratteri a "mosaico" presenti nel cranio di Taung, quali ad esempio i denti e la stazione eretta, accanto alle dimensioni del cervello da scimmia antropomorfa, costituivano un fenomeno in

disaccordo con un altro paradigma prevalente, cioè che il cambiamento degli antenati dell'uomo nella direzione umana avesse interessato tutte le parti dell'uomo contemporaneamente.

5) L'esemplare era quello di un bambino che rappresentava una popolazione; il fatto lasciava adito a due incertezze: quanto della sua morfologia ritenuta umana era conseguenza del suo stato immaturo? Quale tipo di creatura adulta era caratteristico della specie alla quale apparteneva il "bambino di Taung"?

6) Un certo numero di autorevoli studiosi sostenne che la datazione del bambino di Taung fosse troppo recente per ammettere che la sua popolazione fosse stata progenitrice dell'uomo.

7) Ci fu anche chi ritenne che Dart non fosse l'uomo giusto per valutare il ritrovamento perché era giovane, relativamente di poca esperienza e incline ad eresie scientifiche (Tobias 1984).

8) Se le affermazioni di Dart fossero state esatte, non c'è dubbio che l'implicazione più importante sarebbe stata che il ritrovamento africano avrebbe costituito il vero "anello mancante" tra uomo e "animale" (nel vecchio senso di questi termini) e avrebbe fornito l'evidenza critica che la famiglia dell'uomo si era evoluta da origini non umane. Una simile nozione era in contrasto con il pensiero filosofico e teologico allora corrente.

9) Occorre, inoltre, tenere presente, come P.J. Bowler ha dimostrato, l'atteggiamento fortemente pregiudiziale verso l'Africa e la realtà africana che caratterizzava la cultura europea all'epoca, viceversa attratta dall'Asia e dall'Oriente; secondo Bowler questo illogico pregiudizio avrebbe predisposto gli studiosi europei ad accettare rapidamente i pretendenti asiatici, come l'uomo di Giava e l'uomo di Pechino, e a rigettare fermamente i diritti di *A. africanus*. R. Broom fu tra i primissimi ad essere del tutto convinto da *Australopithecus*; egli ne scoprì nel 1936 a Sterkfontein (Transvaal meridionale) il primo esemplare adulto e nel vicino giacimento di Kromdraai un'altra varietà che chiamò *Paranthropus robustus* (sebbene molti ricercatori siano in seguito arrivati a considerare anche questa forma di scimmia uomo come un membro delle australopitecine). Altri ricercatori giunsero a ritenere che *Australopithecus* non avesse alcuna rilevanza nell'evoluzione degli Ominidi. Nel 1945 G.G. Simpson lo incluse nella famiglia Pongidae (scimmie antropomorfe) e non in quella Hominidae. Nel 1947, dopo che R. Broom e G.W.H. Schepers (1946) ebbero pubblicato una più ampia descrizione delle australopitecine sudafricane, A. Keith, che inizialmente era contrario ad *Australopithecus* e alle asserzioni di Dart, cambiò idea e ammise di essersi sbagliato sui fossili sudafricani. All'affermazione di Keith si aggiunse l'autorevole sostegno di W.E. Le Gros Clark che, in una serie di studi magistrali pubblicati tra il 1947 e i primi anni Cinquanta, sottolineò efficacemente l'evidenza morfologica per cui *Australopithecus* doveva essere classificato tra gli Ominidi. Indirettamente, gli studi di S. Zuckerman e E.H. Ashton (1954; 1966) sulla variazione dello scheletro delle scimmie antropomorfe ancora esistenti spinsero la maggior parte dei ricercatori ad accettare il fatto che i caratteri anatomici delle australopitecine, considerati come modello strutturale globale, cadevano fuori del campo di variabilità di ampie campionature di scimmie antropomorfe. Gradualmente, l'equilibrio delle opinioni cambiò a favore dell'idea che gli uomini-scimmia fossili sudafricani fossero un miscuglio, finora senza precedenti, di caratteri scimmieschi e umani e che, in quegli aspetti in cui si distanziavano da una struttura scimmiesca, si orientassero verso una direzione umana. Dal 1950 in poi *Australopithecus* fu universalmente accettato come membro della famiglia Hominidae.

DISTRIBUZIONE E CRONOLOGIA

Alcuni sporadici annunci di ritrovamenti di australopithecine a Giava e in Cina non hanno riscosso ampio credito. La maggior parte dei ricercatori ritiene che *Australopithecus*, in base ai fossili attualmente disponibili, possa essere considerato come una fase africana dell'umanità emergente. Fossili assegnati a questo genere (incluse quelle specie e varietà alle quali, in diversi momenti, sono stati dati nomi come *Plesianthropus*, *Paranthropus* e *Zinjanthropus*) sono stati scoperti in Sudafrica (Taung, Sterkfontein, Cooper's B, Kromdraai, Makapansgat, Swartkrans, Gladysvale), in Malawi (riva settentrionale del Lago Malawi), in Tanzania (Garusi, Olduvai, Peninj, Laetoli), in Kenya intorno al Lago Baringo (Chemeron, Chesowanja) e intorno al Lago Turkana (Kanapoi, Lothagam, Koobi Fora, Nariokotome, Lomekwi, Kangatukuseo), in Etiopia (Omo, Hadar, Maka, Belohdelie). Ritrovamenti relativamente recenti (Brunet et al. 1995) hanno ampliato l'areale geografico di *Australopithecus* fino al Ciad settentrionale, dove nel 1993 è stata rinvenuta a Bahr el-Ghazal, vicino a Koro Toro, la prima mandibola di un australopiteco affine ad *A. afarensis*, in sedimenti datati tra 3 e 3,5 milioni di anni (m.a.). Nel 1994, nei sedimenti pliocenici datati tra 3,9 e 4,2 m.a. presso Kanapoi e Allia Bay, due località rispettivamente situate sulla riva occidentale e su quella orientale del Lago Turkana nel Kenya settentrionale, sono stati rinvenuti resti fossili riferibili a 21 individui, descritti con il nome di *Australopithecus anamensis* e considerati, per posizione cronologica e caratteri anatomici, possibili antenati di *A. afarensis* (Leakey et al. 1995). Leggermente più antichi (4,4 m.a.) sono i fossili appartenenti a 17 ominidi rinvenuti tra il 1992 e il 1994 vicino al villaggio di Aramis, nella media valle dell'Awash in Etiopia (White - Suwa - Asfaw 1994). Inizialmente indicati col nome di *Australopithecus ramidus*, per essi è stato in seguito proposto l'inserimento nel nuovo genere *Ardipithecus*. Cronologicamente, anche se le diverse specie del genere sono vissute in vari periodi, *Australopithecus* come genere si estende dall'ultima parte del Pliocene fino al Pleistocene inferiore. È stato possibile datare i siti dell'Africa orientale con le tecniche basate sui radioisotopi, sulla determinazione del paleomagnetismo e sul metodo delle tracce di fissione; per i depositi contenenti australopithecine della media valle dell'Awash in Etiopia e a Laetoli in Tanzania, questi metodi di datazione hanno fornito le date più antiche, 4 m.a. Le datazioni assolute più recenti per i depositi con australopithecine in Africa orientale sono comprese tra 1,5 e 1 m.a. In Sudafrica, soprattutto per l'assenza di minerali pesanti nei depositi calcarei delle grotte, non sono state ancora ottenute simili date assolute. Tuttavia si è giunti a datazioni relative attraverso il confronto delle specie associate a resti faunistici con quelle corrispondenti, ben datate, dell'Africa orientale. È stato così possibile suddividere i depositi sudafricani contenenti *Australopithecus* in un gruppo più antico (Makapansgat Members 3 e 4, Sterkfontein Member 4 e probabilmente Taung) e in uno più recente (Swartkrans e Kromdraai). Sia la fauna che la sequenza paleomagnetica a Makapansgat, il più antico sito con australopithecine del Sudafrica, danno per il Member 3 la data di 3 m.a. Così l'evidenza fossile finora recuperata in Africa indica per il genere *Australopithecus* un arco di tempo compreso tra 4 e 1 m.a. I tentativi di assegnare ad *Australopithecus* alcuni esemplari più antichi dell'Africa orientale non risultano convincenti. L'evidenza molecolare indica che gli Ominidi comparvero tra 6,4 e 4,9 m.a., dopo la loro separazione dalle grandi scimmie antropomorfe africane, molto probabilmente dal protoscimpanzé. Se *Australopithecus* fu il primo genere di Ominide, è probabile che restino ancora da scoprire fossili di australopithecine che precedono di 2,5 m.a. gli esemplari più antichi finora conosciuti.

POSIZIONE SISTEMATICA

Ai Primati bipedi evoluti con piccola capacità cerebrale i vari ricercatori hanno dato diversi nomi generici: *Plesianthropus*, *Paranthropus*, *Praeanthropus*, *Meganthropus* (dall'Africa ma non da Giava), *Zinjanthropus*, *Paraaustralopithecus*, i quali sono stati riuniti da altri studiosi nell'unico genere *Australopithecus*. La scienza della tassonomia e la sistematica degli Ominidi non sono definitive e

immutabili. Mentre i principi della classificazione sono stati mirabilmente codificati ed elaborati da G.G. Simpson (1945), un influente gruppo di paleoantropologi ha da allora utilizzato un nuovo sistema di analisi biologica, il cladismo, introdotto da W. Hennig (1955; 1966), che ha consentito approcci nuovi alla classificazione degli Ominidi. L'integrazione di dati molecolari con l'analisi delle interrelazioni degli ominoidi ha suggerito ulteriori riordinamenti (Goodman 1963; Groves 1989). Nelle sistematiche tradizionali gli ominoidi sono stati classificati come indicato nella Tab. 1. Nella più recente classificazione (Groves 1989), basata sui principi cladistici e in parte su nuovi dati molecolari, le famiglie 5 e 6 della Tab. 1 e i generi in esse compresi sono stati riordinati come riportato nella Tab. 2. In alcune versioni delle classificazioni più recenti, *Australopithecus* è stato riunito a *Homo*, lasciando così nel gruppo degli Hominini solo due generi: *Paranthropus* e *Homo*. Ma nella sua ricerca C.P. Groves (1986) ha trovato le ragioni per mantenere *Australopithecus* come un genere distinto; a questa posizione si farà riferimento in seguito. Sia nella classificazione tradizionale che in quella recente *Australopithecus* è dunque un membro del gruppo più strettamente associato a *Homo*, collocato nella famiglia Hominidae in ambedue e nel gruppo degli Hominini nella più recente. Nella prima il termine è usato nel senso più ampio (*Australopithecus sensu lato*), che comprende tutti i primi Ominidi bipedi con piccola capacità cerebrale; in quella più recente c'è un uso più ristretto, che limita il nome *Australopithecus* ai membri gracili o non robusti dei primi Ominidi. La recente reintroduzione del genere *Paranthropus* di R. Broom, che era stato lasciato cadere da W.E. Le Gros Clark (1955) e da Ph.V. Tobias (1967), è largamente basata sui principi cladistici di analisi. Quest'uso ha ottenuto recentemente consensi tra un certo numero di studiosi in Gran Bretagna e negli Stati Uniti, ma non è universalmente accettato. Si preferisce qui, insieme a F.C. Howell e altri, lasciare *Paranthropus* allo stato di sottogenere all'interno del genere *Australopithecus sensu lato*.

LE SPECIE NEL GENERE AUSTRALOPITHECUS SENSU LATO

Sono state identificate parecchie specie di *Australopithecus*. Una aveva denti laterali (premolari e molari) moderatamente grandi, grandi denti anteriori (incisivi e canini), faccia piatta o leggermente convessa, muso più sporgente o prognato, base del cranio piuttosto allungata e un poco più scimmiesca, muscoli masticatori moderatamente sviluppati, che di norma non si incontravano nella parte mediana della scatola cranica (per cui la cresta sagittale era generalmente assente), sviluppo contenuto dei seni nasali del cranio. Il drenaggio del seno venoso seguiva invece, in genere, il modello più comune nell'uomo moderno, che giunge cioè, attraverso seni trasversali e sigmoidi allargati, ai bulbi delle vene giugulari interne. Questa specie, presente a Sterkfontein e a Makapansgat in Sudafrica, e probabilmente anche in Africa orientale, viene chiamata *A. africanus*. Un'altra specie aveva denti laterali più grandi, denti anteriori sensibilmente più piccoli, una faccia concava, un po' verticale, da mesognata a ortognata, base cranica più corta e più simile a quella umana, robustissimi muscoli masticatori, che normalmente si incontravano nella parte mediana del cranio dando origine ad una cresta sagittale, forte sviluppo dei seni nasali del cranio, foro occipitale (foramen magnum) largo, mentre i seni venosi sagittali superiori e diretti molto spesso defluivano attraverso i seni venosi occipitali e marginali nelle vene giugulari. Questa specie, chiamata *A. robustus* o *Paranthropus robustus*, è conosciuta a Kromdraai e a Swartkrans nel Transvaal. La sua presenza nell'Africa orientale è ipotizzata, ma non provata. Alcuni studiosi considerano i fossili di Swartkrans rappresentanti di un'altra specie, *A. crassidens*, che tengono distinta da *A. robustus* di Kromdraai. Recenti studi su individui giovani di australopithecine hanno dimostrato che ci sono differenze tra *A. africanus* e *A. robustus* nei modelli di formazione dentaria e di modellazione delle ossa craniche durante la crescita. Una terza specie, rinvenuta soltanto in Africa orientale, era contraddistinta da un insieme di caratteri simili, anche se più esasperati, a quelli del sudafricano *A. robustus*. Così, mentre i denti anteriori erano piccoli, come in *A. robustus*, quelli laterali raggiungevano le maggiori

dimensioni tra tutti gli ominidi ed erano del 25% più grandi di quelli di *A. robustus* di Swartkrans. Di conseguenza, i muscoli masticatori, le creste sagittali e la pneumatizzazione erano molto ben sviluppati. Questa combinazione di caratteri ha fatto in modo che questo gruppo di ominidi dell'Africa orientale sia indicato, nell'uso corrente, come australopithecine iper-robuste, per distinguerle dalle australopithecine robuste del Sudafrica. La specie è formalmente designata come *A. boisei* (o *Paranthropus boisei*), dal nome del mecenate C. Boise che finanziò gli scavi in Africa orientale; essa è stata identificata a Olduvai e Peninj in Tanzania, in alcuni siti del Kenya e della valle dell'Omo in Etiopia, mentre non è nota in Sudafrica. Alcuni studiosi affermano che un'altra specie, *A. afarensis*, è rappresentata da un gruppo di ominidi fossili rinvenuti a Hadar in Etiopia e a Laetoli in Tanzania; tale specie presenta un cranio molto primitivo e mascelle inferiori e denti che conservano molti caratteri delle scimmie antropomorfe: B. Wood, tuttavia, ha concluso che ci sono solo poche caratteristiche craniche in base alle quali *A. afarensis* possa essere diagnosticato e che, paradossalmente, la sua originalità è costituita dal fatto che i caratteri del cranio sono primitivi nell'ambito dell'intero gruppo degli ominidi. L'analisi cladistica ha indicato un'affinità relativamente stretta tra alcuni fossili di *A. afarensis* e *A. boisei*, in base alla presenza di modelli simili di seni del sistema venoso e, secondo Ph.V. Tobias, alla forma del foramen magnum. Alcuni studi ipotizzano che le ossa e i denti rinvenuti a Hadar possano rappresentare più di una specie. La sorte ultima e la definizione di questa nuova specie proposta restano ancora incerte. Altri studiosi hanno affermato di riconoscere anche un'altra specie, *A. aethiopicus*, in base ad un piccolo numero di esemplari provenienti dai siti intorno al Lago Turkana nel Kenya settentrionale e in Etiopia meridionale. Molti tuttavia non considerano provata l'argomentazione e ritengono che gli esemplari in questione amplino leggermente la variabilità all'interno della specie *A. boisei*.

MORFOLOGIA

Le caratteristiche principali che individuano *Australopithecus* sono: un cervello piccolo (misurato come capacità interna della scatola cranica), con valori medi per le varie specie compresi tra 400 e 500 cm³; un cranio con pareti relativamente sottili, anche se con spigoli piuttosto forti sopra le orbite, nella parte posteriore e lungo i margini delle zone con inserimenti muscolari; una testa che deve essere stata ben bilanciata sulla più alta vertebra della spina dorsale; un'apofisi mastoidea dietro i fori auricolari come quella dell'uomo più recente; canini piccoli, diversi da quelli delle scimmie antropomorfe; mandibole massicce generalmente senza mento osseo; molari e premolari molto grandi; colonna vertebrale, bacino e arti posteriori che indicano chiaramente una creatura bipede e con andatura eretta. Anche se la dimensione del cervello in termini assoluti era leggermente più grande della media degli scimpanzé, ma più piccola di quella dei gorilla, la taglia del corpo (come si deduce dalle ossa degli arti inferiori e del tronco) mostra che *Australopithecus* aveva, in proporzione, un cervello poco più grande di quello delle grandi scimmie antropomorfe. *Australopithecus* dunque rappresenterebbe lo stadio di ominizzazione nel quale erano state raggiunte la riduzione dei canini e la stazione eretta, ma era appena iniziato l'eccezionale ingrandimento del cervello, carattere distintivo dell'uomo.

AMBIENTE E COMPORTAMENTO

I primi Ominidi, probabilmente del genere *Australopithecus*, comparvero alla fine del Miocene, quando l'Africa era sottoposta a movimenti tettonici (soprattutto nella parte orientale), in una fase climatica di inaridimento e di abbassamento termico. A partire da 4 m.a. è probabile che essi vivessero in una savana aperta, per lo più lungo le rive dei laghi e le sponde dei fiumi. Sotto questo aspetto il loro ambiente era diverso da quello forestale degli scimpanzé e dei gorilla attuali. Privo di grandi canini e in un ambiente senza ripari, *Australopithecus* deve essere stato completamente

indifeso, eccetto che per le sue facoltà mentali e le sue abitudini di vita. Bisogna tuttavia ricordare che E. Morgan (1990), in accordo con M. Verhaegen (1987), ha messo in dubbio l'ipotesi della savana, attirando l'attenzione sull'assenza di adattamenti alla savana nella struttura e nella biochimica degli uomini moderni. Le prove dirette che *Australopithecus* abbia cominciato a dipendere da attività culturali, quali l'uso e la produzione di strumenti, sono scarse. A Makapansgat R.A. Dart rinvenne materiali che gli suggerirono l'ipotesi che nel Transvaal centrale *Australopithecus* avesse sperimentato strumenti in osso, corno e denti; egli chiamò l'insieme di questi presunti strumenti "cultura osteodontocheratica". D'altra parte, C.K. Brain ha dimostrato che numerosissime ossa spezzate di Makapansgat erano uguali a quelle prodotte dall'attività di carnivori, quali i grandi felini (leopardi o tigri dai denti a sciabola); così l'ipotesi di Dart resta senza conferme. Non sappiamo ancora se gruppi di australopitecine abbiano cominciato a sperimentare differenti materiali per far fronte alle sfide del loro ambiente. La documentazione archeologica non permette di concludere che le australopitecine abbiano dato inizio alla tendenza, peculiare degli ominidi, a dipendere, per le loro strategie di sopravvivenza, da adattamenti non genetici, ma culturali. In base alle osservazioni di J. Goodall e di altri studiosi sul comportamento delle grandi scimmie antropomorfe in natura, è ragionevole supporre che, per quanto concerne l'uso degli strumenti, *Australopithecus* fosse probabilmente capace di un comportamento complesso almeno quanto quello delle grandi scimmie antropomorfe. Ciò vale a dire che esso verosimilmente utilizzava strumenti in materiali deperibili, come cortecce, rami, ramoscelli e foglie, che di norma non si conservano. Anche se è possibile ipotizzare che le australopitecine robuste e iper-robuste fossero specializzate in un'alimentazione vegetale, la loro dieta era probabilmente onnivora, costituita anche da cibi di origine animale (uova di uccello, insetti, scorpioni, lucertole, tartarughe e serpenti), talora integrati con la carne di carogne. Non si hanno prove che le australopitecine si dedicassero alla caccia.

LA DATAZIONE DI AUSTRALOPITHECUS

Le australopitecine fossili abbracciano il Plio-Pleistocene almeno da 4 m.a. fino a 1,3 m.a. I fossili di *A. afarensis* coprono il periodo tra 3,7 e 2,8 m.a., quelli di *A. africanus* tra 3 e 2,3 m.a., quelli di *A. boisei* tra 2,5 e 1,3 m.a., quelli di *A. robustus* tra 1,8 e 1,6 m.a. Queste fasce cronologiche si basano sulla più antica e sulla più recente documentazione fossile conosciuta, ma va sottolineato che esse non rappresentano necessariamente il momento della comparsa e della scomparsa delle rispettive specie. Anche se *A. afarensis* è la più antica specie di ominide identificata, le sue dimostrate affinità con *A. boisei* hanno indebolito, sebbene non eliminato, la pretesa che sia, come sostenuto una volta, il diretto antenato degli ominidi più tardi del genere *Homo*. Molti elementi sostengono, d'altra parte, la posizione ancestrale di *A. africanus* e probabilmente la maggior parte degli studiosi è concorde nell'affermare che *A. africanus* resta il pretendente più accreditato come diretto antenato delle prime specie di *Homo*. Anzi, alcuni studiosi, quali J.T. Robinson e T.T. Olson, vorrebbero riclassificare *A. africanus* all'interno del genere *Homo*, come *H. africanus*. Esiste comunque un sostanziale accordo nel sostenere che una delle specie di *Australopithecus* sia stata il diretto antenato delle successive forme di uomo.

Bibliografia

R.A. Dart, *Australopithecus africanus*, the Man-ape of South Africa, in *Nature*, 115 (1925), pp. 195-99; Id., Taungs and its Significance, in *Natural History*, 26 (1926), pp. 315-27; Id., Note on the Taungs Skull, in *SouthAfrJSc*, 26 (1929), pp. 648-58; R. Broom, *The Coming of Man: Was it Accident or Design?*, London 1933; R.A. Dart, Dentition of *Australopithecus africanus*, in *Folia Anatomica*, 12 (1934), pp. 207-21; Id., The Status of *Australopithecus*, in *AmJPhysicalAnthr*, 26 (1940), pp. 167-86; G.G. Simpson, *The Principles of Classification and a Classification of Animals*, in *BAmMusNatHist*,

85 (1945), pp. 1-350; R. Broom - G.W.H. Schepers, The South African Fossil Ape-men, the Australopithecinae, in *Transvaal Mus Mem*, 2 (1946), pp. 1-272; E.H. Ashton - S. Zuckerman, The Anatomy of the Articular Fossa (fossa mandibularis) in Man and Apes, in *Am J Physical Anthr*, 12 (1954), pp. 26-61; S. Zuckerman, Correlation of Change in the Evolution of Higher Primates, in J.S. Huxley - A.C. Hardy - E.B. Ford (edd.), *Evolution as a Process*, London 1954, pp. 301-52; W. Hennig, *Grundzuge einer Theorie von Phylogenetischen Systematik*, Berlin 1955; W.E. Le Gros Clark, The Fossil Evidence for Human Evolution, Chicago 1955; M. Goodman, Man's Place in the Phylogeny of the Primates, in S.L. Washburn (ed.), *Classification and Human Evolution*, Chicago 1963, pp. 204-34; J.T. Robinson, *Homo habilis* and the Australopithecine, in *Nature*, 205 (1965), pp. 121-24; W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, Urbana 1966; S. Zuckerman, Myths and Methods in Anatomy, in *J Royal College Edinburgh*, 2 (1966), pp. 87-114; J.T. Robinson, Variation and the Taxonomy of the Early Hominids, in T. Dobzhansky et al. (edd.), *Evolutionary Biology*, New York 1967, pp. 69-100; Ph.V. Tobias, Olduvai Gorge, II. The Cranium and Maxillary Dentition of *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*, Cambridge 1967; G.S. Stent, Prematurity and Uniqueness in Scientific Discovery, in *Scient Am*, 227 (1972), pp. 84-93; F.C. Howell, Hominidae, in V.J. Maglio - H.B.S. Cooke (edd.), *Evolution of African Mammals*, Cambridge 1978, pp. 154-248; Ph.V. Tobias, Dart, Taung and the "Missing Link", Johannesburg 1984; P.J. Bowler, *Theories of Human Evolution: a Century of Debate, 1844-1944*, Baltimore 1986; C.P. Groves, Systematics of Great Apes, in J. Erwin - D.R. Swindler (edd.), *Comparative Primate Biology, I. Systematics, Evolution and Anatomy*, New York 1986, pp. 187-217; M. Verhaegen, The Aquatic Ape Theory and Some Common Diseases, in *Medical Hypotheses*, 24 (1987), pp. 293-300; P.J. Bowler, *The Invention of Progress: the Victorians and the Past*, Oxford 1989; C.P. Groves, *A Theory of Human and Primate Evolution*, Oxford 1989; E. Morgan, *The Scars of Evolution*, London 1990; B. Wood, Koobi Fora Research Project, 4. Hominid Cranial Remains, Oxford 1991; T.D. White - G. Suwa - B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a New Species of Early Hominid from Aramis, Ethiopia, in *Nature*, 371 (1994), pp. 306-12; M. Brunet et al., The First Australopithecine 2.500 Kilometers West of the Rift Valley (Chad), *ibid.*, 376 (1995), pp. 273-74; G. Leakey et al., New Four-million-year-old Hominid Species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya, *ibid.*, pp. 565-71.

L'ORIGINE DEL GENERE HOMO

di Bernard Wood

Il genere *Homo*, introdotto da C. Linneo nel 1758, comprendeva inizialmente solo due specie, entrambe viventi. L'inserimento, nel corso degli anni, di alcune specie fossili ha via via modificato la situazione: si è infatti assistito alla tendenza, progressivamente più marcata, ad aggiungere altre specie al genere *Homo*, a cominciare dai Neandertaliani, mentre ricerche recenti hanno addirittura proposto di includervi *H. antecessor*. Questa tendenza ha determinato un costante ampliamento dei criteri di inclusione delle specie e, allo stesso tempo, un indebolimento della definizione del genere stesso. L'identificazione e l'interpretazione dei taxa (pl. di taxon, dal greco *τάξις*, "ordine") che attualmente rientrano nel genere *Homo* costituiscono la base di valutazione degli argomenti oggetto del dibattito attuale tra coloro che vorrebbero *H. sapiens* come unica specie in questo genere e altri secondo i quali *Homo* dovrebbe accoglierne più di una. Resta infine da considerare se *Homo* possa ancora essere considerato un taxon plausibile, visto che nella sua definizione prevalente sono incluse specie caratterizzate da una gamma estremamente vasta di adattamenti.

HOMO HABILIS

Nel 1959 L.S.B. e M.D. Leakey rinvennero il cranio fossile di un Ominide subadulto (OH 5) nel Bed I

della Gola di Olduvai, in Tanzania. Si trattava di una versione ancora più potente del *Paranthropus robustus*, specie "robusta" delle australopithecine rinvenuta a Swartkrans nel Transvaal. Per il cranio OH 5 furono istituiti un nuovo genere e una nuova specie, che vennero denominati dai Leakey nel 1959 *Zinjanthropus boisei*, poi *Paranthropus boisei*. Un anno più tardi, nel 1960, i Leakey trovarono altri Ominidi fossili rappresentati da numerosi frammenti di entrambe le ossa parietali, da gran parte di una mandibola e da almeno tredici ossa delle mani di uno scheletro giovanile (OH 7). Sui parietali di OH 7 non vi era traccia di protuberanze ossee, che invece costituiscono un tratto così caratteristico di *Zinjanthropus boisei*, e i molari e i premolari erano molto più piccoli di quelli di una australopitecina "robusta". L'anno successivo furono portati alla luce altri reperti di un Ominide "non robusto" dal Bed I della Gola di Olduvai (OH 4 e 6: frammenti di cranio e alcuni denti; OH 8: piede di adulto; OH 14: frammenti cranici di un individuo giovanile; OH 16: volta cranica frammentaria e dentatura superiore di un giovane adulto) e dal Bed II (OH 13: cranio incompleto di un adolescente). Nel 1964 L.S.B. Leakey, Ph.V. Tobias e J.R. Napier, in un saggio pubblicato su *Nature*, proposero di riconoscere una nuova specie nei resti di Ominidi "gracili" rinvenuti a Olduvai e di attribuirli, quale *H. habilis*, al genere *Homo*. L'aggiunta di *H. habilis* al genere *Homo* rese necessario correggere la definizione di quest'ultimo formulata nel 1955 da W.E. Le Gros Clark: alcuni criteri, come quelli riguardanti le dimensioni cerebrali, furono resi meno rigidi perché potessero essere inclusi nel genere anche i crani di Olduvai, caratterizzati da una capacità cranica relativamente ridotta (600-700 cm³ ca.). Leakey e i suoi colleghi sostenevano che le capacità funzionali che si potevano inferire dai fossili di Olduvai attribuiti a *H. habilis* erano conformi ai criteri (abilità, stazione eretta, deambulazione bipede, ecc.) stabiliti per la definizione di *Homo* e che non fosse necessario pertanto modificare la definizione del genere. La proposta di istituire una nuova specie e di includerla in *Homo* suscitò tuttavia molte polemiche. Secondo alcuni i nuovi reperti non erano sufficientemente diversi da *Australopithecus africanus* per poter giustificare l'introduzione di una nuova specie. Altri, pur dimostrandosi favorevoli, sostenevano che la nuova specie non poteva essere inclusa in *Homo*. Per un terzo gruppo di studiosi, esemplari quali OH 13 erano "evoluti" abbastanza da poter essere chiamati *H. erectus*, mentre *H. habilis* non era che un miscuglio di reperti simili a quelli di *A. africanus* rinvenuti nel Bed I e a quelli di *H. erectus* trovati nel Bed II. In seguito furono inclusi nello specimen di *H. habilis* alcuni esemplari rinvenuti a Olduvai, i più significativi dei quali erano il cranio OH 24 e lo scheletro frammentario OH 62. Per diversi motivi tali esemplari hanno fatto comprendere meglio la natura di *H. habilis*. La scoperta di OH 24 fu importante perché il cranio somigliava a OH 13, ma dal momento che non era stato rinvenuto nel Bed II, bensì vicino alla base del Bed I, rappresentava l'esemplare più antico di *H. habilis* tra quelli rinvenuti nella Gola di Olduvai. Era quindi smentita l'ipotesi di un continuum temporale, ossia di un numero indefinito di variazioni nella morfologia dei reperti di *H. habilis*, procedendo dall'esemplare più "primitivo" rinvenuto alla base del Bed I ai fossili "più avanzati" del Bed II. Le implicazioni connesse a OH 62 erano invece alquanto diverse: le dimensioni degli arti erano chiaramente più primitive di quelle di ogni altra specie di *Homo* ed è stato sostenuto che fossero addirittura più arcaiche di quelle di *Australopithecus afarensis* (Hartwig-Schrerer - Martin 1991). Se OH 62 doveva essere riferito a *H. habilis*, era evidente che i ricercatori non potevano più essere sicuri che la stazione eretta e la deambulazione bipede potessero essere considerate parte del suo comportamento abituale. Il contributo più importante alla conoscenza di *H. habilis* proviene da Koobi Fora, sulla riva nord-orientale del Lago Turkana. Tra i reperti rinvenuti in questo sito figurano alcuni crani ben conservati (KNM-ER 1470, 1805, 1813), mandibole (KNM-ER 1802) e denti isolati; tutti questi reperti furono rinvenuti nel corso degli scavi effettuati nel 1972 o successivamente. In un primo momento molti di questi esemplari non furono attribuiti a *H. habilis*, bensì al gruppo relativo ai più antichi rappresentanti del genere *Homo*, designati col nome informale di "early *Homo*". Tra i fossili di Ominidi rinvenuti nei Members G e H della Formazione Shungura nella valle dell'Omo, attribuiti a *H. habilis*, vi sono un cranio frammentario, due mandibole e alcuni

denti isolati. Sembra che un cranio frammentario e alcuni denti isolati, portati alla luce nel Member 5 di Sterkfontein, e il cosiddetto "cranio composito" (SK 847), trovato nel Member 1 di Swartkrans, somiglino a *H. habilis*. L'ipotesi di attribuire a *H. habilis* reperti fossili rinvenuti in siti al di fuori dell'Africa non ha invece raccolto il consenso generale. Si tratta, ad esempio, di alcuni resti rinvenuti a Ubeidiya, in Israele, e del materiale assegnato a *Meganthropus palaeojavanicus* portato alla luce in Indonesia, la cui attribuzione a *H. habilis* non è convincente.

Caratteristiche morfologiche - La morfologia cranica dei reperti attribuiti a ciò che taluni definiscono "early Homo" e altri *H. habilis* *sensu lato* è relativamente variabile. Il volume endocranico va da poco meno di 500 cm³ a circa 850 cm³ e tutti i crani che rientrano in questo gruppo sono più larghi alla base della volta cranica che nella porzione mediana della stessa. La morfologia facciale è variabile: in KNM-ER 1470 la larghezza maggiore è situata tra la regione medio-facciale e la piccola sporgenza nasale, mentre in KNM-ER 1813 la larghezza maggiore è situata nella regione facciale superiore. Anche le dimensioni e la robustezza delle mandibole sono variabili: quelle pertinenti a individui grandi hanno un corpo più robusto, con premolari dalle corone e radici complesse. Le nostre conoscenze circa lo scheletro postcraniale provengono tradizionalmente dai reperti rinvenuti nel Bed I della Gola di Olduvai ma, sebbene tali reperti siano stati attribuiti a *H. habilis*, è impossibile escludere con certezza che essi non possano piuttosto appartenere a *Paranthropus boisei*. Gli unici reperti postcraniali rinvenuti nella Gola di Olduvai sicuramente attribuibili a *H. habilis* sono infatti quelli relativi allo scheletro OH 62, citato in precedenza. La morfologia di questo esemplare è poco nota, ma è possibile determinare le lunghezze relative dei segmenti ossei degli arti superiori e di quelli inferiori, che mostrano come questo individuo avesse braccia più lunghe delle gambe rispetto a quanto non si riscontri in nessun'altra specie del genere *Homo*. Se OH 62 è attribuibile effettivamente a *H. habilis*, allora tale attribuzione implica che lo scheletro postcraniale di almeno una specie del genere *Homo* è indistinguibile da quello di *Australopithecus* e di *Paranthropus*.

Tassonomia - I ricercatori hanno messo in dubbio sin dal principio la credibilità di *H. habilis*. Stando alle principali critiche riguardanti il modello lineare e anagenetico di evoluzione prevalente in quel periodo, non vi era "spazio morfologico" sufficiente per un altro taxon tra *A. africanus* e *H. erectus*. I critici sostenevano che in realtà *H. habilis* fosse costituito da un insieme di fossili di *A. africanus* "evoluto", geologicamente più antico, e di reperti di *H. erectus* "primitivo", geologicamente più giovane. Tali teorie sono state confutate dalla dimostrazione che uno degli esemplari di Olduvai più "avanzati" dal punto di vista morfologico (OH 24) era il più antico anche dal punto di vista geologico. Inoltre i ricercatori hanno dimostrato che le caratteristiche di *H. habilis* non sono semplicemente un miscuglio di quelle di *A. africanus* e di *H. erectus*, bensì una particolare combinazione di caratteristiche morfologiche. La terza obiezione mossa contro la validità della specie *H. habilis* riguardava la presenza al suo interno di fossili troppo diversi da un punto di vista morfologico. Ciò determinava una variabilità eccessiva all'interno del taxon perché esso potesse essere considerato plausibile. Le opinioni su questo argomento sono orientate in direzioni diverse: secondo alcuni ricercatori per questi reperti è necessario mantenere un solo taxon, vale a dire *H. habilis sensu lato*, mentre altri propongono una distinzione in due taxa, secondo quanto illustrato nel paragrafo dedicato a *H. rudolfensis*.

HOMO RUDOLFENSIS

Nella sua esauriente, benché indubbiamente peculiare, presentazione di testimonianze sull'evoluzione umana, V. Alexeev nel 1986 affermava che vi erano sufficienti differenze tra il cranio KNM-ER 1470 e i reperti attribuiti a *H. habilis* per giustificare l'attribuzione del primo a una nuova specie denominata *Pithecanthropus rudolfensis*. Tale proposta è stata oggetto di critiche da parte di

alcuni ricercatori, secondo i quali V. Alexeev avrebbe infranto o piuttosto ignorato le norme sancite dal Codice Internazionale di Nomenclatura Zoologica. Non vi sono, tuttavia, motivi per supporre che la proposta di questo studioso non abbia rispettato sostanzialmente tali norme, pur non avendone seguite tutte le indicazioni. Qualora si accetti il fatto che *H. habilis* sensu lato assommi più variabilità di quanto accettabile all'interno di un'unica specie e che KNMER 1470 appartenga ad una specie diversa da quella dello specimen di *H. habilis* sensu stricto, *H. rudolfensis* potrebbe essere la denominazione di un secondo taxon di "early Homo". Alcuni studi, che hanno dimostrato come il grado di variabilità all'interno di *H. habilis* sensu lato risulti maggiore di quello prevedibile per una singola specie, hanno confermato tale ipotesi. È stato suggerito di dividere i reperti in due specie: *H. habilis* sensu stricto, il cui specimen comprende tutti i reperti attribuiti al taxon originale rinvenuti nella Gola di Olduvai, e un sottogruppo di reperti attribuiti a *H. habilis* sensu lato proveniente da Koobi Fora. L'esemplare KNM-ER 1470, che non risulta compreso nel sottogruppo precedente, diventa lo specimen del secondo taxon, denominato *H. rudolfensis*.

Caratteristiche morfologiche - *H. rudolfensis* differisce da *H. habilis* sensu stricto soprattutto perché i due taxa sono formati da una diversa commistione di caratteristiche primitive e derivate, vale a dire specializzate. Ad esempio, mentre la capacità cranica è maggiore in *H. rudolfensis*, la faccia di quest'ultimo ha la maggiore larghezza nella regione centrale, secondo una morfologia più primitiva di quella di *H. habilis* sensu stricto, nella quale la maggiore larghezza è situata nella regione superiore. La faccia primitiva di *H. rudolfensis* è collegata a una mandibola robusta e dotata di premolari, le cui corone sono più grandi e il cui sistema radicale è più complesso che in *H. habilis* sensu stricto. Benché possediamo alcune cognizioni sullo scheletro postcraniale di *H. habilis* sensu stricto (OH 62), non vi sono reperti postcraniali attribuibili in maniera attendibile a *H. rudolfensis*.

HOMO ERGASTER

Questo taxon non fu proposto per accogliere nuove testimonianze fossili, ma venne istituito da C.P. Groves e V. Mazák nel 1975 sulla base di un riesame dei reperti rinvenuti a Koobi Fora e attribuiti a "early Homo". Lo specimen KNM-ER 992 è una mandibola adulta che era stata confrontata con *H. erectus* e attribuita da alcuni ricercatori a questa specie. Tra gli altri esemplari vi è il cranio KNM-ER 1805 che, secondo i risultati dell'unica analisi particolareggiata effettuata su di esso, dovrebbe essere chiamato *H. habilis* sensu stricto. La possibilità di stabilire se *H. ergaster* sia un taxon valido oppure no dipende dalla capacità di dimostrare se è possibile operare una precisa distinzione fra i reperti ad esso riferibili e quelli attribuiti a *H. erectus*.

Caratteristiche morfologiche - Le caratteristiche che possono distinguere *H. ergaster* da *H. erectus* sensu stricto si dividono in due gruppi. Nel primo rientrano gli elementi che rendono *H. ergaster* più primitivo di *H. erectus* sensu stricto, precisamente alcuni elementi della dentatura della mandibola, soprattutto i premolari inferiori. È stato detto che le corone e le radici di questi denti di *H. ergaster* sono più simili a quelli dell'ipotetico antenato comune degli Ominidi che a quelli di *H. erectus* sensu stricto. Il secondo gruppo è composto da quegli elementi che rendono *H. ergaster* meno specializzato o derivato, nella volta cranica e nella morfologia della base cranica, rispetto a *H. erectus* sensu stricto; *H. ergaster*, ad esempio, è privo delle caratteristiche derivate della morfologia cranica, quali un prominente toro angolare e sagittale.

HOMO ERECTUS

Nel 1890 E. Dubois rinvenne un frammento di una mandibola nel sito di Kedung Brubus a Giava, ma fu poco meno di un anno dopo, nel 1891, nel corso di una campagna di scavi che aveva intrapreso a

Trinil, lungo le sponde del fiume Solo, che i suoi operai portarono alla luce la calotta cranica, molto più primitiva, che sarebbe divenuta lo specimen di una nuova specie di ominide fossile. Nella prima pubblicazione sui reperti di Trinil (Dubois 1892) egli attribuì la calotta cranica al genere *Anthropopithecus*, ma due anni più tardi, nel 1894, cambiò la denominazione della specie in *Pithecanthropus*. La ricerca di resti umani fossili a Trinil si protrasse per un decennio; l'ultimo frammento di Ominide vi fu rinvenuto nel 1900. A rendere tanto importante la scoperta del cranio di Trinil furono la sua ridotta capacità cranica (850 cm³ ca.) e la sua conformazione primitiva, caratterizzata da una volta cranica bassa e da una regione occipitale molto angolata. Era stata la presenza di queste caratteristiche che aveva inizialmente indotto lo scopritore a pensare che si trattasse della calotta di una scimmia. La fase successiva delle ricerche di fossili umani a Giava cominciò nel 1936 e si protrasse sino al 1941; ripresi nel 1951, i lavori proseguono ancora oggi in modo discontinuo. Le ricerche furono concentrate in una zona a monte di Trinil, dove il fiume Solo scorre attraverso i sedimenti plioleistocenici del cosiddetto Sangiran Dome. Qui il paleontologo tedesco R. von Koenigswald diede avvio alle proprie ricerche sull'evoluzione umana, portando alla luce un cranio la cui forma somigliava a quella caratteristica della calotta di Trinil, mentre il volume del cervello, circa 750 cm³, era ancora più piccolo. Nello stesso periodo il paleontologo svedese G. Andersson, insieme all'austriaco O. Zdansky, aveva condotto alcune campagne di scavo in Cina (1921-23), nella Grotta di Zhoukoudian nei dintorni di Pechino, rinvenendo soltanto manufatti di quarzo e alcuni resti fossili. Solo qualche anno dopo, nel 1926, studiando i reperti a Uppsala, Zdansky comprese che alcuni di essi, in un primo tempo ritenuti non-ominidi, erano in realtà umani. Si trattava di due denti inizialmente identificati come denti di scimmia, di un molare superiore e di un premolare inferiore descritti dall'anatomista D. Black nel 1926. I due denti vennero attribuiti, insieme al primo molare inferiore sinistro permanente ben conservato rinvenuto nel 1927, che ne divenne lo specimen, a *Sinanthropus pekinensis* (Black 1927). In quello stesso anno Black, un suo collega cinese, Weng Wanhao, e A. Bohlin ripresero gli scavi a Zhoukoudian. Il primo cranio fu rinvenuto nel 1929 e gli scavi si protrassero fino alla seconda guerra mondiale. La morfologia dei fossili rinvenuti nella Località 1, che sarebbe divenuta nota col nome di Zhoukoudian, era simile a quella dei reperti di *Pithecanthropus erectus* rinvenuti a Giava. In seguito, reperti con caratteristiche analoghe sono stati rinvenuti in altri siti. In Cina, ad esempio a Lantian, vennero designati col nome di *Sinanthropus lantianensis* da Woo nel 1964; in Africa meridionale i resti rinvenuti a Swartkrans nel 1949 e in anni seguenti furono attribuiti da R. Broom e J.T. Robinson nel 1949 a *Telanthropus capensis*; in Africa orientale quelli rinvenuti a Olduvai a partire dal 1960 furono descritti da G. Heberer nel 1963 col nome di *H. leakeyi*. Sulle sponde occidentali e orientali del Lago Turkana sono stati trovati, a partire dal 1970, i più antichi *H. erectus*/*H. ergaster* africani (Groves - Mazák 1975); successivamente sono stati rinvenuti a Melka Kunturé, a partire dal 1973, resti di *H. erectus* e di *H. sapiens* arcaico. In Africa settentrionale i resti di Tighennif sono stati denominati *Atlanthropus mauritanicus* da C. Arambourg nel 1954. Molti ritengono che anche i reperti portati alla luce a Ngandong in Indonesia negli anni 1931-33, denominati *H. (Javanthropus) soloensis* da W. Oppenoorth nel 1932, debbano essere attribuiti a questo gruppo. Nonostante il numero relativamente grande di crani rinvenuti a Giava, in Cina e altrove, la morfologia postcraniale di quello che sarebbe divenuto *H. erectus* non era ancora molto nota. Tale lacuna è stata successivamente colmata grazie ai rinvenimenti effettuati in alcuni siti in Africa orientale: un bacino e un femore messi in luce nella Gola di Olduvai (OH 28), una mandibola in buono stato di conservazione (KNMER 992), un cranio (KNM-ER 3733), una calotta (KNMER 3883) e due scheletri frammentari (KNM-ER 803 e 1800) trovati sulla sponda orientale del Lago Turkana e uno scheletro ben conservato rinvenuto sulla sponda occidentale dello stesso lago (KNM-WT 15.000), che si sarebbe rivelato una fonte particolarmente ricca di informazioni. Esistono alcune differenze morfologiche tra questi reperti e *H. sapiens*, ma tutti gli elementi della regione postcraniale indicano una stazione abitualmente eretta e una deambulazione bipede ad ampio raggio.

Caratteristiche morfologiche - I crani di *H. erectus* hanno tutti una volta cranica bassa, in cui il punto di maggiore larghezza è situato nella parte inferiore parietale del cranio. Al di sopra delle orbite vi è un toro continuo e di forte spessore, posteriormente al quale vi è un solco; un toro sagittale e uno angolare sono orientati verso il processo mastoideo. La regione occipitale ha un'angolazione molto acuta, con un solco assai marcato; la corticale interna ed esterna del tavolo della volta cranica ha forte spessore; la massima larghezza si trova nella parte superiore della faccia. Rispetto all'uomo moderno e arcaico sono rilevabili altre differenze: le dimensioni del palato sono simili, ma il corpo della mandibola, che manca di un mento ben marcato, è più robusto. Le corone dentarie sono generalmente più grandi, mentre il terzo molare è di solito più piccolo o delle stesse dimensioni del secondo; le radici dei premolari tendono ad essere più complicate; la corticale esterna dello scheletro postcraniale è in genere più spessa. Le ossa degli arti hanno diafisi più robuste: quelle del femore e della tibia presentano un appiattimento antero-posteriore relativamente più accentuato, definito nel primo caso platimeria e nel secondo platicnemia.

Tassonomia - Inizialmente questi reperti erano stati distinti in due sottogruppi regionali principali attribuiti a tre diversi generi: *Pithecanthropus* e *Meganthropus* a Giava, *Sinanthropus* in Cina, mentre i reperti nordafricani costituivano un quarto genere chiamato *Atlthropus*. Nel 1943 F. Weidenreich fece formalmente confluire *Sinanthropus* in *Pithecanthropus*; nel 1944 e nel 1950, rispettivamente, Mayr propose che *Pithecanthropus* e *Meganthropus* confluissero in *Homo*; nel 1964 Le Gros Clark propose di inserire *Atlthropus* in *Homo*. La definizione di *Homo* fu modificata in modo da poter accogliere i reperti relativamente primitivi di *H. erectus*; ciò significò soprattutto che nel genere *Homo* veniva ad essere compresa una gamma assai più ampia di morfologie craniche, di dimensioni cerebrali, di morfologie e di dimensioni mandibolari rispetto a quando *H. neanderthalensis* ne costituiva l'unico taxon fossile. Alcuni ricercatori ritengono che la parte più antica dell'ipodigma di *H. erectus* sia tassonomicamente distinta e la collocano in un'altra specie, denominata *H. ergaster*.

HOMO ANTECESSOR

Dal complesso di caverne di Sima de los Huesos, nella Sierra di Atapuerca in Spagna, provengono alcuni reperti messi in luce nel livello 6 della Gran Dolina (TD), verosimilmente datati a 500.000 anni fa. Alcuni autori (Bermudez de Castro et al. 1997) sostengono che in tali reperti si nota una combinazione morfologica che non è presente in nessun'altra specie di Ominidi, con le corone e le radici dentarie relativamente primitive e in netto contrasto con la morfologia della faccia, straordinariamente simile a quella umana moderna. Secondo questi autori, poiché *H. heidelbergensis* ha alcuni caratteri derivati in comune con *H. neanderthalensis*, che non compaiono nei reperti rinvenuti alla Gran Dolina, vi sono buone ragioni per non attribuire questi ultimi a *H. heidelbergensis*. L'evidente assenza di questi caratteri derivati, insieme ad alcune differenze con *H. ergaster*, ha costretto gli autori a proporre l'attribuzione dei fossili della Gran Dolina a una nuova specie, denominata *H. antecessor* (Bermudez de Castro et al. 1997).

HOMO HEIDELBERGENSIS

Il nomen di questa specie fu istituito da O. Schoetensack nel 1908 per una mandibola di Ominide rinvenuta l'anno precedente da alcuni operai in una cava a Mauer, nei pressi di Heidelberg, in Germania. La mandibola è priva di mento e ha dimensioni maggiori rispetto a quella dell'uomo moderno europeo. Il successivo rinvenimento di un fossile con analoghi caratteri arcaici è costituito da un cranio scoperto nel 1959 nella Grotta di Petralona in Grecia, al quale può essere attribuita solo un'età approssimativa (350.000-400.000 anni ca.). Un'età analoga è verosimile per i resti paragonabili con *H. heidelbergensis* messi in luce alla Caune de l'Arago presso Tautavel, in Francia, a

partire dal 1964, mentre i reperti più frammentari, ma ugualmente arcaici dal punto di vista morfologico, rinvenuti a Montmaurin in Francia nel 1949, a Vertesszöllös in Ungheria nel 1965 (185.000 anni ca.), a Bilzingsleben in Germania negli anni 1972-77, 1983 e successivi sono apparentemente più recenti (250.000 anni ca.). Col passare del tempo, tali reperti sono stati considerati quasi tutti sottospecie di *H. erectus* e definiti *H. erectus petraloniensis* da Murrill nel 1983, *H. erectus tautavelensis* da J. Piveteau nel 1982, *H. (erectus seu sapiens) palaeohungaricus* da A. Thoma nel 1966, *H. erectus bilzingslebenensis* da E. Vlcek nel 1978. Tuttavia, sebbene siano notevolmente più arcaici dei tipi umani attuali e abbiano alcune caratteristiche arcaiche in comune con *H. erectus*, questi fossili sono totalmente privi dei tratti peculiari caratteristici di *H. erectus*. La prima testimonianza africana di *H. sapiens* arcaico è rappresentata da un cranio rinvenuto nel 1921 in una galleria della miniera di Broken Hill a Kabwe, nell'attuale Zambia. Il cranio fu attribuito da S. Woodward nel 1921 ad una nuova specie, *H. rhodesiensis* ed è datato a 250.000-300.000 anni fa circa. Altri reperti morfologicamente comparabili e datati alla stessa epoca furono rinvenuti in Africa meridionale a Florisbad (1932) e furono in seguito designati *H. (Africanthropus) helmei*, in Africa orientale a Eyasi (1935), denominati *Palaeoanthropus njarensis*, e in Africa settentrionale a Rabat (1933) e a Gebel Irhoud (1961-63). La testimonianza più antica di questo gruppo di reperti africani "arcaici" proviene da Bodo in Etiopia (1976) ed è datata a circa 600.000 anni fa, mentre tra gli esemplari di età intermedia (400.000 anni ca.) vi sono alcuni crani rinvenuti in Africa meridionale a Hopefield-Elandsfontein (1953) attribuiti a *H. sudanensis* da M.R. Drennan nel 1955, nell'Africa orientale a Ndutu (1973) e in Africa settentrionale a Sale (1971) e alla Carrière Thomas (1969-72). Le testimonianze asiatiche di una forma "arcaica" di *Homo*, che chiaramente non è *H. erectus*, sono state portate alla luce in Cina a Mapa (1958) e a Dali (1978) e in India a Hathnora (1982). L'età di questi fossili è compresa tra 200.000 e 100.000 anni.

Caratteristiche morfologiche - La morfologia del cranio è l'elemento che distingue questi reperti da *H. sapiens*: la volta cranica è di spessore marcato ed è spesso più piccola di quella degli esseri umani attuali, ma ha sempre una struttura più robusta, grandi arcate sopraorbitali e una regione occipitale ispessita. Per quanto riguarda la forma delle ossa degli arti, questa è molto simile a quella di *H. sapiens*, ma le diafisi delle ossa lunghe hanno in genere maggiore spessore e indici di robustezza più elevati di quella specie.

Tassonomia - Per dare una collocazione a questi reperti si è fatto ricorso a vari espedienti tassonomici. Sono stati istituiti nuovi generi, *Palaeoanthropus njarensis* per Eyasi da H. Reck e L. Kohl-Larsen nel 1936, *Cyphanthropus rhodesiensis* da W. Pycraft nel 1928 per Kabwe e nuove specie come *H. (Africanthropus) helmei*, identificato da T.F. Dreyer nel 1935 per Florisbad; *H. saldanensis* così denominato da M.R. Drennan nel 1955 per Hopefield. In altri casi è stata proposta l'inclusione in taxa già esistenti, come ad esempio *H. sapiens* per Hathnora. Per molti anni questi reperti sono stati convenzionalmente classificati come *H. sapiens* arcaico, ma ricerche recenti hanno dimostrato che gli esemplari appartenenti a questo gruppo, per quanto riguarda la morfologia del cranio, dei denti e del resto dello scheletro, sono distinti da *H. sapiens* e sarebbe quindi opportuno attribuirli ad una specie separata. Nel caso in cui si ritenesse necessario accogliere in un'unica specie tutti i reperti rinvenuti in Europa, in Africa e in Asia, la denominazione da utilizzare dovrebbe essere *H. heidelbergensis*, data da O. Schoetensack nel 1908.

HOMO NEANDERTHALENSIS

Lo specimen di *H. neanderthalensis*, definito da W. King nel 1864, è costituito da reperti fossili appartenenti a un singolo scheletro di adulto, rinvenuto nel 1856 nella Grotta di Feldhofer, nella valle di Neander, in Germania. Altri resti con tratti morfologici tipicamente neandertaliani erano stati

rinvenuti in precedenza, ma i loro caratteri furono riconosciuti solo successivamente: nel 1829 un cranio infantile fu trovato a Engis in Belgio e nel 1848 fu rinvenuto un cranio a Forbes Quarry (Gibilterra), denominato *H. calpicus* da A. Keith nel 1911. A trent'anni di distanza dall'identificazione dello specimen, la successiva scoperta di reperti neandertaliani ebbe luogo nel sito di Spy in Belgio. In seguito altri rinvenimenti furono effettuati in Moravia a Sipka (con *H. primigenius*, secondo la denominazione di *H. Schaaffhausen* del 1880); in Croazia a Krapina negli anni 1899-1906; in Germania a Ehringsdorf nel 1908; in Francia a Le Moustier nel 1908 e nel 1914 (con *H. transprimigenius*, così denominato da R. Forrer nel 1908); a La Chapelle-aux-Saints nel 1908, a La Ferrassie tra il 1909 e il 1912 e a La Quina nel 1911 (con *H. chapellensis* secondo Buttel-Reepen); nelle Channel Islands a La Cotte de Saint-Brelade (con *H. breladensis*, secondo la denominazione di R. Marett del 1911). Solo agli anni 1924-26 risalgono i rinvenimenti in Europa orientale a Kiik Koba in Crimea, mentre al di fuori dell'Europa sono stati rinvenuti resti fossili nella Grotta di Tabun, sul Monte Carmelo in Israele nel 1929 e a Teshik Tash in Uzbekistan nel 1938. Nel frattempo anche in Italia erano stati portati alla luce in due siti i resti di alcuni Neandertaliani: a Saccopastore negli anni 1929-35 e nella Grotta Guattari al Monte Circeo nel 1939. Dopo la seconda guerra mondiale sono venute alla luce ulteriori testimonianze, prima da Shanidar in Iraq tra il 1953 e il 1960, quindi, negli anni Sessanta, dai siti di Amud e Kebara in Israele e, più recentemente, da siti in Francia e in Spagna, ad esempio Saint-Césaire nel 1979 e Zaffaraya nel 1992. Ad eccezione della Scandinavia, sono stati rinvenuti reperti neandertaliani in tutta l'Europa, nel Vicino Oriente e in Asia centro-occidentale. È stato persino suggerito che vi potessero essere reperti del tipo *H. neanderthalensis* anche in Africa e nel resto dell'Asia, ma non sono mai state trovate testimonianze inconfutabili di una "fase neandertaliana" pancontinentale; sembra piuttosto che la diffusione dei Neandertaliani sia rimasta circoscritta all'Europa e alle regioni adiacenti. L'uso di dare sepoltura ai defunti, praticato dai Neandertaliani, ha consentito anche la conservazione di una certa quantità di scheletri infantili. È stato così possibile stabilire che la peculiare morfologia craniale e postcraniale dei Neandertaliani è presente sia nei reperti scheletrici di bambini molto piccoli che in quelli di adulti. Tali testimonianze dimostrano in maniera inequivocabile che questi caratteri sono determinati geneticamente e quindi non possono perdersi, come accade nel caso di quelli acquisiti. Molti elementi caratteristici della morfologia dei Neandertaliani sono riconoscibili anche in reperti scheletrici portati alla luce in siti quali Steinheim (Germania) e Swanscombe (Inghilterra), datati a circa 200.000-300.000 anni fa. È stato inoltre affermato che gli stessi caratteri sono già evidenti in parte dei reperti rinvenuti nel sito spagnolo di Sima de los Huesos ad Atapuerca. Se così fosse, l'origine dei Neandertaliani dovrebbe essere fatta risalire a circa 300.000 anni fa; le testimonianze di Neandertaliani geologicamente più recenti, rinvenute nel sito di Zaffaraya in Spagna, sono databili a poco meno di 30.000 anni fa.

Tassonomia - Sebbene la specie *H. neanderthalensis* sia stata istituita nel 1864, la sua effettiva distinzione rispetto a *H. sapiens* è stata per lungo tempo sostenuta solo da un ristretto numero di studiosi. Negli anni Novanta del XX secolo si è assistito a un aumento progressivo della tendenza ad accettare la particolarità morfologica dei Neandertaliani, al punto che molti ricercatori considerano improbabile l'ipotesi che da una forma così specializzata si sia potuta evolvere la morfologia dei tipi umani attuali. Recentemente alcuni ricercatori hanno prelevato brevi frammenti di DNA mitocondriale dall'omero dello specimen (Krings et al. 1997) e hanno dimostrato che la sequenza fossile nucleotidica non rientra nella gamma di variabilità della forma umana attuale; in base a questi dati hanno ritenuto pertanto improbabile l'ipotesi che i Neandertaliani abbiano potuto contribuire al patrimonio genetico degli esseri umani attuali. Il frammento del DNA mitocondriale esaminato è assai piccolo, ma se scoperte simili dovessero interessare altre parti del genoma verrebbe ulteriormente confermata la possibilità di assegnare i Neandertaliani ad una specie separata da quella degli esseri umani attuali.

HOMO SAPIENS

I primi rinvenimenti in base ai quali è stato possibile supporre che la specie umana fosse sufficientemente antica da poter avere rappresentanti fossili si ebbero nel 1868, quando alcuni lavoratori scoprirono diversi resti scheletrici nel Riparo sotto roccia di Cro-Magnon, presso Les Eyzies-de-Tayac in Francia. Uno scheletro maschile (Cro-Magnon 1) fu considerato nel 1899 da G.V. de Lapouge lo specimen di una nuova specie, *H. spelaeus*, ma si comprese presto che non era sensato fare distinzioni tra questo reperto e *H. sapiens* attuale. I primi resti fossili africani pertinenti a popolazioni difficilmente distinguibili da esseri umani anatomicamente moderni furono rinvenuti nel 1924 a Singa nel Sudan. In seguito furono trovati altri resti a Dire Dawa in Etiopia (1933), a Dar es-Soltan in Marocco (1937-38), a Border Cave nel Natal (1941-42 e 1974), nei giacimenti di Omo (Omo 1 - Formazione Kibish) in Etiopia (1967) e di Klasies River Mouth nella Provincia del Capo (1968). Nessuno di questi siti risale a più di 150.000 anni fa, anzi la maggior parte risale a meno di 100.000 anni fa. Nel Vicino Oriente testimonianze fossili simili erano state portate alla luce nei siti di Skhul (1931-32) e Qafzeh (1933). In Asia e in Australia fossili umani anatomicamente moderni sono stati rinvenuti a Wadjak in Indonesia (1889-90), nella Grotta Superiore di Zhoukoudian in Cina (1930), nella Grotta Niah in Borneo (1958), a Tabon nelle Filippine (1962) e a Willandra Lakes in Australia (1968 e anni successivi). Poiché si ritiene che tutti questi reperti rientrino nella gamma di variabilità morfologica di tipi regionali pertinenti a popolazioni umane attuali, è improprio distinguerli tassonomicamente da *H. sapiens*. L'origine di *H. sapiens* è stata al centro di importanti discussioni. Vi sono due tipi di testimonianze, quelle fossili e quelle molecolari. Secondo quelle fossili, le evidenze più antiche di una morfologia umana anatomicamente moderna provengono da siti dell'Africa, alcuni dei quali sono stati menzionati sopra. Sempre in Africa sono state rinvenute testimonianze di un tipo umano che probabilmente prelude a quello anatomicamente moderno, costituite da alcuni crani per la maggior parte più robusti e dall'aspetto più arcaico di quelli di esseri umani anatomicamente moderni, ma che non sono sufficientemente arcaici da giustificare l'assegnazione a *H. heidelbergensis*. Esempari appartenenti a questa categoria sono stati rinvenuti nella Cave of Hearths nel Transvaal (1947), a Gebel Irhoud in Marocco (1961 e 1963), a Omo 2 (Formazione Kibish) in Etiopia (1967), a Laetoli 18 in Tanzania (1976), ad Eliye Spring (KNM-ES 11.693) in Kenya (1985), a Ileret sempre in Kenya (KNM-ER 999 e 3884, rispettivamente nel 1971 e nel 1976). Questi reperti risultano morfologicamente molto simili agli esemplari rinvenuti a Florisbad e a Rabat che sono trattati nel paragrafo dedicato a *H. heidelbergensis*. Vi fu indubbiamente una serie di adattamenti graduali nella morfologia che rende difficile stabilire il limite tra *H. sapiens* arcaico e *H. heidelbergensis*, ma è chiaro che se non viene stabilito tale limite, la variabilità morfologica riguardante *H. sapiens* *sensu lato* risulterà così grande da diventare difficilmente credibile (Bräuer 1992). Una discussione dettagliata sull'evidenza molecolare riguardante l'origine degli esseri umani moderni è stata riassunta molto bene da M. Stoneking (1993).

IL DIBATTITO ATTUALE

Attualmente sono due le principali discussioni in corso sul genere *Homo*. La prima non riguarda i limiti del taxon, bensì il numero di specie che lo compongono: poiché vi sarebbe stata una maggiore possibilità di adattabilità e di mutamenti morfologici tra *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus* e *Homo*, è difficile, se non impossibile, identificare confini tra le specie costituenti *Homo*. Si suggerisce quindi che l'unica specie nel genere *Homo* dovrebbe essere la specie-tipo *H. sapiens* (Linneo 1758). La seconda discussione riguarda da una parte il campo di variabilità del genere *Homo* e la tendenza a far divenire meno rigidi i criteri per includervi altre specie, dall'altra la scoperta secondo cui alcune delle specie incluse in *Homo* non possono avere le capacità funzionali

loro attribuite. Le specie "problematiche" sono *H. habilis sensu stricto* e *H. rudolfensis*. Quanto al primo, si credeva che i fossili originali attribuiti a *H. habilis sensu stricto* fossero la prova che si trattasse di un animale a stazione abitualmente eretta e a deambulazione bipede, dotato del tipo di abilità necessaria per costruire gli utensili in pietra rinvenuti a Olduvai. Purtroppo, da quando queste ipotesi furono formulate, quasi tutti gli studi eseguiti sui relativi reperti fossili rinvenuti nel Bed I della Gola di Olduvai hanno cercato di sottolineare che l'interpretazione di questi fossili sarebbe più appropriata se essi venissero attribuiti ad un animale che non era unicamente bipede, ma in cui la deambulazione bipede si combinava all'abilità di arrampicarsi. Similmente, non vi è nessun carattere distintivo tra la morfologia della mano di *H. habilis sensu stricto* e quella delle mani fossili attribuite ad *Australopithecus* e a *Paranthropus*. Non vi sono ragioni anatomiche che inducano ad identificarlo con il costruttore degli utensili litici rinvenuti nel Bed I della Gola di Olduvai; in ogni caso, ora i manufatti in pietra precedono *H. habilis sensu stricto*. In tal modo, *H. habilis sensu stricto* non è più conforme ai criteri funzionali suggeriti da L.S.B. Leakey, Ph.V. Tobias e J.R. Napier (1964) per poter essere incluso in *Homo*. Quanto a *H. rudolfensis*, sebbene non vi siano reperti "postcraniali" riconducibili a questo taxon, niente dimostra chiaramente una sua evoluzione significativa rispetto ad *Australopithecus* e a *Paranthropus* in termini di adattamento del regime alimentare. Così, con un giudizio retrospettivo, sembra che *H. habilis sensu stricto* e *H. rudolfensis* non siano sufficientemente evoluti per quanto riguarda le loro capacità di adattamento da giustificare l'inclusione in *Homo*. Se così fosse, i confini di *Homo* dovrebbero essere modificati in modo che *H. ergaster* vi possa essere incluso, ma *H. habilis sensu stricto* e *H. rudolfensis* ne siano esclusi, oppure trasferiti in *Australopithecus* o collocati in un nuovo genere.

Bibliografia

C. Linneo, *Systema Naturae*, Holmiae 1758; W. King, The Reputed Fossil of the Neanderthal, in *QJSc*, 1 (1864), pp. 88-97; E. Dubois, *Palaeontologische Anderzoekingen op Java*, in *VerslagMjinwezen*, 3 (1892), pp. 10-14; O. Schoetensack, *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg*, Leipzig 1908, pp. 1-6; D. Black, On a Lower Molar Hominid Tooth from the Chou Kou Tien Deposit, in *Palaeontologia Sinica*, n.s. D, 1 (1927), pp. 1-28; F. Weidenreich, The Skull of *Sinanthropus pekinensis*: a Comparative Study on a Primitive Hominid Skull, *ibid.*, n.s. D, 10 (1943), pp. 1-484; W.E. Le Gros Clark, *The Fossil Evidence for Human Evolution: an Introduction to the Study of Palaeoanthropology*, Chicago 1964; L.S.B. Leakey - Ph.V. Tobias - J.R. Napier, A New Species of the Genus *Homo* from Olduvai Gorge, in *Nature*, 202 (1964), pp. 7-9; C.P. Groves - V. Mazák, An Approach to the Taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian Hominids of Africa, in *Casopis Pro Mineralogii A Geologii*, 20 (1975), pp. 225-47; V.P. Alexeev, *The Origin of the Human Race*, Moscow 1986; S. Hartwig-Schreier - R.D. Martin, Was 'Lucy' more Human than her Child? Observations on Early Hominid Postcranial Specimens, in *JHumEv*, 21 (1991), pp. 439-49; G. Bräuer, Africa's Place in the Evolution of *Homo sapiens*, in G. Bräuer - F.H. Smith (edd.), *Continuity and Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*, Rotterdam 1992, pp. 83-98; B.A. Wood, Origin and Evolution of the Genus *Homo*, in *Nature*, 355 (1992), pp. 783-90; M. Stoneking, DNA and Recent Human Evolution, in *Evolutionary Anthropology*, 2 (1993), pp. 60-73; J.-M. Bermudez de Castro et al., A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans, in *Science*, 276 (1997), pp. 1392-95; M. Krings et al., Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans, in *Cell*, 90 (1997), pp. 19-30.

I NEANDERTALIANI E L'ORIGINE DELL'UOMO MODERNO

IL POPOLAMENTO ANTICO DELL'EUROPA

di Silvana Condemi

Grazie al gran numero di testimonianze fossili a disposizione, la storia del popolamento dell'Europa può essere ricostruita con maggiore accuratezza rispetto alle altre regioni del Vecchio Mondo. Ancora in tempi recenti la presenza umana per il periodo compreso tra 1.000.000 e 700.000 anni fa era attestata solo dal rinvenimento di paleosuperfici e di manufatti litici, mentre non erano noti i tipi umani ad essi correlabili. Tale lacuna è stata colmata dal rinvenimento dei siti di Campo Grande presso Ceprano in Italia e della Gran Dolina di Atapuerca in Spagna: reperti fossili umani lì rinvenuti possono essere avvicinati dal punto di vista morfologico, nonostante le analisi siano ancora in corso, ai resti umani arcaici conosciuti in Africa (Ascenzi - Segre - Naldini-Segre 1996; Bermudez de Castro et al. 1997). Dal momento che la datazione proposta per la mandibola di Dmanisi in Georgia (1,6-1,8 milioni di anni) è stata ancora di recente rimessa in discussione, questo fossile non verrà trattato in questa sede. Il rinvenimento di fossili umani molto antichi in Europa solleva dunque numerose questioni circa il primo popolamento di questo continente. Essi apparirebbero, secondo alcuni studiosi, a *Homo erectus*, mentre per altri dovrebbero essere attribuiti a *H. sapiens* arcaico; per altri ancora, infine, si tratterebbe di rappresentanti di una specie fossile particolare, chiamata *H. heidelbergensis* o ancora *H. antecessor* (Tabb. 1 e 2). Questa divergenza di opinioni si inserisce in un quadro più ampio: attualmente, infatti, nessun fossile europeo può essere riferito con certezza alla specie *H. erectus*. Per alcuni ricercatori questa specie non avrebbe mai popolato l'Europa, secondo altri sarebbe stata presente solo in Asia e per altri ancora designerebbe un *H. sapiens* arcaico; in quest'ultimo caso *H. sapiens* sarebbe una specie graduale che evolve nel tempo (Bonifay - Vandermeersch 1991; Hublin - Tillier 1991). Sia i limiti cronologici che quelli morfologici tra *H. erectus* e le forme più arcaiche di *H. sapiens* non appaiono stabiliti in maniera netta: i fossili europei del Pleistocene medio sono stati talvolta attribuiti a *H. erectus*, talvolta a *H. sapiens*. I caratteri tipici di *H. sapiens* arcaico non differiscono, in taluni casi, dai caratteri primitivi dei fossili considerati *H. erectus*. In Europa occidentale tale difficoltà di interpretazione trova un esempio nel cranio della Caune de l'Arago, attribuito da alcuni a *H. erectus* e da altri considerato come un *H. sapiens* già inserito nel ceppo dei Neandertaliani. Questa popolazione, che prende nome dal celebre fossile scoperto nel 1856 nella valle di Neander, costituisce l'elemento caratteristico del popolamento dell'Europa rispetto alle altre regioni del Vecchio Mondo. Dopo quasi un secolo e mezzo di studi sui reperti fossili, è possibile oggi affermare che la sua diffusione interessò, oltre l'Europa, anche il Vicino Oriente. La maggior parte degli studiosi ha considerato per molto tempo i Neandertaliani come una sottospecie di *H. sapiens* (*H. sapiens neanderthalensis*), sulla base dei caratteri comuni evidenziati fra Neandertal e *H. sapiens sapiens* (ad es., la grande capacità cranica) e su considerazioni di ordine culturale (ad es., la presenza di sepolture a loro associate). In quest'ottica appare evidente che sarebbe corretto considerare i Neandertaliani come i rappresentanti di una sottospecie di *H. sapiens*. Il problema delle relazioni tra *H. erectus* e *H. sapiens* in Europa (Tabb. 1 e 2) emerge quindi ancora una volta e riguarda la possibilità di riconoscere quei fossili europei appartenenti a *H. sapiens* dai quali si sarebbe poi differenziato il Neandertal. L'ipotesi secondo cui il Neandertal sarebbe una sottospecie di *H. sapiens* (*H. sapiens neanderthalensis*) è stata rimessa in discussione negli ultimi anni da alcuni ricercatori, i quali considerano i Neandertaliani una specie a parte (*H. neanderthalensis*) in quanto presentano tutta una serie di caratteri particolari. Anche in questo caso resta comunque aperto il problema della relazione tra *H. neanderthalensis* e la specie che l'ha preceduto (Tabb. 1 e 2).

I NEANDERTALIANI

Benché fin dai primi studi sui Neandertaliani (Fraipont - Lohest 1887; Boule 1911-13) siano state

messe in evidenza le loro particolarità anatomiche, il riconoscimento di alcuni tratti unici, cioè di quelle peculiarità che consentano di identificarli senza alcuna ambiguità, resta ancora oggetto di controversia. La comunità scientifica, sotto l'influenza della teoria di A. Hrdlička, che fin dal 1927 aveva identificato il Neandertal come l'antenato delle popolazioni moderne, ha per lungo tempo considerato ogni carattere non riscontrabile sull'uomo moderno come un elemento tipico dei Neandertaliani. La localizzazione in area europea della quasi totalità dei reperti fossili aveva condotto a sopravvalutare il ruolo degli esemplari europei nella storia evolutiva dell'uomo. Oggi sappiamo che la popolazione neandertaliana si è diffusa solo in una piccola parte del mondo antico e pertanto non può essere ritenuta all'origine dell'intera umanità moderna. Le numerose scoperte di fossili in tutto il mondo permettono ormai di distinguere sui fossili neandertaliani i caratteri arcaici (plesiomorfi) da quelli tipici, specializzati, derivati (apomorfi). Poiché caratteri arcaici possono persistere sia in popolazioni di epoca diversa sia in luoghi geografici diversi, presi singolarmente essi non possono essere considerati discriminanti; lo sono, invece, i caratteri derivati osservabili in un singolo ceppo. Questa metodologia, detta "cladistica", apparentemente semplice, incontra difficoltà nella sua applicazione, la più importante delle quali deriva dalla necessità di avere esemplari di fossili arcaici in cui siano conservate tutte le regioni anatomiche dello scheletro, in modo da poter evidenziare la differenziazione tra caratteri arcaici (plesiomorfi) e derivati (apomorfi). Inoltre, poiché questa metodologia non tiene conto della possibilità di reversioni, può essere alterata la rappresentatività di alcuni caratteri. Ad esempio, l'ampio angolo dell'osso sfenoidale, che si osserva alla base del cranio neandertaliano, è stato sempre considerato un carattere arcaico, poiché si presenta molto aperto anche nei primati antropomorfi. Lo studio dei fossili europei prewürmiani (Steinheim, Petralona, Saccopastore 1 e 2), che precedono i Neandertaliani classici, ha mostrato però che essi presentano un angolo della base del cranio più piccolo, dunque più chiuso di quello dei Neandertaliani (Condemi 1991). Per questa ragione l'apertura dell'angolo alla base del cranio nei Neandertaliani deve essere considerata un carattere derivato, evoluto, anziché un carattere arcaico.

I caratteri derivati (apomorfi) dei Neandertaliani - La definizione dei Neandertaliani data da W.E. Le Gros Clark (1955), utilizzata per molti anni come punto di riferimento, è stata sostituita nel 1984 con quella di C.B. Stringer, J.J. Hublin e B. Vandermeersch, che hanno identificato il Neandertal sulla base di 21 caratteri, dei quali solo 5 sono considerati come probabilmente derivati e altri 5 come incerti. Recentemente è stato effettuato un gran numero di studi comparativi tra *H. erectus* sensu lato e *H. sapiens sapiens*, sulla base di singole ossa e/o di reperti più completi (Trinkaus 1988; Rak 1990; Stringer - Gamble 1993). Questi studi hanno il merito di avere affinato l'analisi morfologica, nonché di aver fornito un'idea precisa dei caratteri plesiomorfi e di quelli apomorfi presenti nei Neandertaliani, senza trascurare al tempo stesso la loro variabilità interna. Attualmente il Neandertal può essere identificato in base ai seguenti caratteri: 1) la presenza di tratti arcaici (plesiomorfi), ancestrali, che non si osservano in nessun altro fossile moderno: ad esempio la volta cranica bassa e allungata, l'assenza di protuberanze frontali, l'assenza di un mento osseo; 2) la presenza di tratti che il Neandertal condivide con *H. sapiens sapiens*: ad esempio la grande capacità cranica (capacità media $1518 \pm 169 \text{ cm}^3$) e la forte curvatura dell'osso occipitale; 3) la presenza di tratti derivati, unici (apomorfi), diagnostici del Neandertal (Tabb. 3, 4 e 5).

LE ORIGINI DEI NEANDERTALIANI

La storia evolutiva e cronologica dei Neandertaliani si è svolta in un periodo di tempo di almeno 450.000 anni e può essere ricostruita identificando i caratteri apomorfi neandertaliani su un gran numero di fossili presenti in Europa occidentale. Il riconoscimento dei caratteri apomorfi sui fossili umani che precedono cronologicamente i Neandertaliani classici dimostra che il processo di

differenziazione di questa popolazione europea era in corso già in età prewürmiana e contribuisce a individuare l'emergere del ceppo neandertaliano. Nei fossili prewürmiani si riscontra un aumento dei caratteri neandertaliani in progressione crescente dagli esemplari più antichi a quelli più recenti. Tutti i fossili prewürmiani europei, a partire da 450.000 anni fa, si possono quindi considerare come preneandertaliani. Tale termine indica perciò quei fossili che hanno preceduto sia cronologicamente che filogeneticamente i Neandertaliani classici del Würm. I diversi momenti cronologici dell'evoluzione che portò ai Neandertaliani possono essere illustrati attraverso tre gruppi di fossili europei (Condemi 1992; 1998): un gruppo di pre-Neandertaliani arcaici, un gruppo di pre-Neandertaliani recenti, un gruppo di proto-Neandertaliani.

I pre-Neandertaliani arcaici - Questo gruppo, molto eterogeneo, comprende i fossili arcaici europei anteriori allo stadio isotopico 12, nei quali sono evidenti alcuni dei tratti neandertaliani. I primi cambiamenti della morfologia si possono osservare sulla faccia e sulla mandibola (Tab. 6). I fossili della Caune de l'Arago, la cui età è valutata intorno a 450.000 anni, presentano nell'osso mascellare (Arago XXI) una fossa canina attenuata con l'apofisi frontale del mascellare in estensione e l'osso zigomatico appiattito e in posizione piuttosto laterale anziché frontale. Questa faccia, alla quale corrisponde una mandibola (Arago II e XIII) dove si registra uno spostamento all'indietro del foro mentoniero (in direzione del primo molare), anticipa già l'estensione della faccia, tipica dei Neandertaliani würmiani. I caratteri presenti negli esemplari della Caune de l'Arago si ritrovano anche in altri fossili europei, come sulla mandibola di Atapuerca (Sima de los Huesos, AT 75) e sulla faccia del fossile di Petralona. Ma in altre regioni del cranio questi fossili presentano caratteri molto arcaici: sui parietali esiste ancora un forte spessore nell'angolo asterico (Arago XIII, Petralona) e nella regione occipitale si osserva un robusto toro occipitale continuo nel quale lo spessore massimo si situa nella regione sagittale media (Petralona, Vertesszöllös).

I pre-Neandertaliani recenti - Possono essere inclusi in questo gruppo tutti i fossili dell'Europa occidentale compresi cronologicamente tra gli stadi isotopici 11 e 7. Essi mostrano la presenza sistematica di caratteri neandertaliani, non solo sulla faccia, ma anche sull'osso frontale e nella regione occipitale (Tab. 6). L'osso frontale mostra un toro continuo con la fusione totale della parte sopraorbitaria e della parte sopraciliare (Bilzingsleben B4, Biache-Saint-Vaast 2, La Chaise - Abri Suard). Sull'osso occipitale la squama presenta una fossa soprainiacca che sormonta un toro occipitale bilaterale, il cui spessore massimo è laterale rispetto al piano sagittale medio (Swanscombe, Steinheim, Bilzingsleben A3, Biache-Saint-Vaast 1, Reilingen). La morfologia dell'osso occipitale dei fossili dello stadio isotopico 7 non è praticamente distinguibile da quella classica (La Chaise - Abri Suard). Nei fossili che conservano l'osso parietale si osserva una modificazione nella forma e nella posizione delle protuberanze parietali che si situano in posizione intermedia tra quella alta dell'uomo moderno e quella bassa dei fossili arcaici di *H. erectus* sensu lato (La Chaise - Abri Suard). Parallelamente alla presenza di questi caratteri neandertaliani, persistono alcuni caratteri arcaici, come ad esempio la piccola capacità cranica (chiaramente osservabile su La Chaise - Abri Suard o su Biache-Saint-Vaast) e lo spessore importante delle ossa della volta cranica (Bilzingsleben, Biache-Saint-Vaast 2, La Chaise - Abri Suard).

I proto-Neandertaliani - In questi fossili, che rappresentano gli ultimi predecessori dei Neandertaliani, è presente, in particolare nella regione facciale, un gran numero di caratteri neandertaliani e si osserva inoltre una riduzione dello spessore delle ossa della volta cranica (Tab. 6). Tutti i fossili europei dello stadio isotopico 5 (Saccopastore 1 e 2; La Chaise- Abri Bourgeois-Delaunay, Ehringsdorf e Reilingen) sono inclusi in questo gruppo. Data la quantità di caratteri neandertaliani in essi riconoscibili, è possibile considerarli come Neandertaliani, anche se risultano

distinti dalle forme classiche per la presenza di un certo numero di caratteri arcaici e di caratteri neandertaliani non completamente sviluppati, ad esempio nella faccia e nell'osso temporale. L'architettura cranica, tipica del Neandertal, si sviluppa tra gli stadi isotopici 5 e 4, in particolare con l'allungamento antero-posteriore della volta cranica, con il relativo importante aumento della capacità cranica e con la particolare posizione dell'apofisi zigomatica nel prolungamento del forame uditivo. Tutte queste modificazioni sono accompagnate da un'accentuazione dei tratti facciali.

L'ORIGINE DELL'UOMO MODERNO

Dalla scoperta dell'uomo di Neandertal nel 1856 fino agli anni Cinquanta del Novecento, le idee sull'origine dell'uomo moderno (*H. sapiens sapiens*), basate essenzialmente sui dati relativi al territorio europeo, sono rimaste in qualche modo immutate. Si supponeva che i Neandertaliani, ai quali era riferita una particolare industria detta "musteriana", si fossero estinti alla fine del Paleolitico medio, circa 40.000 anni fa. Essi sarebbero stati sostituiti dagli uomini moderni, autori delle industrie relative alle più antiche culture del Paleolitico superiore, denominate Castelperroniano e Aurignaziano. Il vantaggio di questa ipotesi era quello di integrarsi in uno schema lineare, costituito da fasi successive, che metteva in evidenza il progresso parallelo tra evoluzione biologica ed evoluzione culturale. Inserita in questo schema, la comparsa dell'uomo moderno rappresentava l'ultima fase evolutiva, sia dal punto di vista biologico che da quello culturale; la presenza, inoltre, di manifestazioni artistiche legate all'uomo moderno sosteneva questa tesi, così come le ricerche e gli scavi condotti in tutta Europa. Nella seconda metà del XX secolo il modello europeo è stato rimesso in discussione. I fattori di questo cambiamento sono da ricercare nella scoperta di nuovi fossili attribuiti all'uomo moderno al di fuori dell'Europa, nelle nuove tecniche di datazione che hanno profondamente modificato le nostre conoscenze sulla cronologia dei fossili umani e infine nei progressi della genetica. Nel Vicino Oriente gli scavi realizzati tra il 1930 e il 1937 nella Grotta di Skhul (Monte Carmelo) e in quella di Qafzeh (presso Nazaret) hanno portato alla luce alcuni fossili umani associati a livelli archeologici musteriani. Mentre questa industria in Europa è sempre associata ai Neandertaliani, negli scavi condotti a Qafzeh con metodologie moderne tra il 1965 e il 1979 (Vandermeersch 1981) sono stati rinvenuti altri fossili umani la cui analisi ha indicato l'indiscutibile appartenenza, nonostante la presenza di alcuni elementi ancora arcaici, a *H. sapiens sapiens*. È stato dimostrato così per la prima volta che l'industria musteriana non era tipica dei Neandertaliani, ma poteva essere prodotta anche da *H. sapiens sapiens*. L'evoluzione culturale e quella biologica non possono quindi essere più considerate coincidenti. Le nuove datazioni, effettuate a partire dagli anni Ottanta, hanno interessato un altro aspetto importante legato alla scoperta dei resti umani fossili del Vicino Oriente di ambito musteriano. Infatti, prima della messa a punto dei nuovi metodi di datazione (termoluminescenza, risonanza magnetica di spin, ecc.), era possibile ottenere datazioni assolute per periodi fino a circa 40.000 anni fa grazie al carbonio-14 (^{14}C) e, per quelli molto antichi, utilizzando il metodo del potassio-argon ($^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$). Le datazioni realizzate con i nuovi metodi sui suddetti uomini moderni (talvolta chiamati impropriamente proto-Cro-Magnon) hanno indicato un'età di circa 100.000 anni, invalidando la cronologia delle successioni di popolazioni stabilita sulla base dei fossili europei. Contemporaneamente, alcune scoperte di *H. sapiens sapiens* effettuate in Africa orientale (Omo) e meridionale (Border Cave, Klasies River Mouth) venivano a confermare, anche se solo su basi stratigrafiche, la presenza in questi siti di uomini moderni almeno 100.000 anni fa. In Asia i documenti fossili di cui disponiamo sono scarsi, ma i dati provenienti dalla Cina mostrano che il fossile di Liujiang, scoperto nel 1958, avrebbe un'età di circa 63.000 anni. Allo stato attuale delle conoscenze, l'Europa è l'unica regione del Vecchio Mondo in cui gli uomini moderni siano apparsi tardivamente. Essi arrivarono in un territorio popolato da Neandertaliani, ma la sostituzione degli uni con gli altri non sarebbe stata rapida e

brutale, come si supponeva agli inizi degli anni Ottanta: uomini moderni e Neandertaliani avrebbero coabitato in Europa occidentale per almeno tremila anni. In alcune zone periferiche europee, per esempio nella Spagna meridionale, i Neandertaliani avrebbero vissuto anche più a lungo; in altre regioni, per esempio nell'Europa centrale, non è escluso che essi abbiano contribuito geneticamente alle popolazioni locali. Stabilito dunque che la morfologia moderna si riscontra su fossili datati almeno a 100.000 anni fa e che questi individui erano gli autori dell'industria litica attribuita per tanto tempo esclusivamente ai Neandertaliani, le ricerche degli ultimi anni si sono concentrate sull'origine di *H. sapiens sapiens*. L'aspetto arcaico dei fossili di Qafzeh e Skhul lascia supporre che l'epoca in cui questa forma ebbe origine non sia troppo lontana dalla data citata. Anche i dati paleontologici si accordano con quelli forniti dalla genetica, che porrebbe l'origine di *H. sapiens sapiens* in un periodo compreso tra 140.000 e 290.000 anni fa. Tale cronologia incontra il consenso di una larga parte di ricercatori, mentre le opinioni risultano divergenti quando si affronta il problema della localizzazione geografica dell'area in cui è maturata la differenziazione dell'uomo moderno. A questo proposito vi sono due ipotesi principali. La prima, detta "dell'arca di Noè", suppone che la differenziazione di *H. sapiens sapiens* ebbe luogo in Africa; da qui l'uomo moderno avrebbe poi colonizzato tutto il Vecchio Mondo sostituendosi alle popolazioni locali (ad es., in Europa, ai Neandertaliani). Questa ipotesi, sostenuta soprattutto da G. Bräuer (1984; Bräuer - Smith 1992) e da C. Stringer (1992), si basa sui dati forniti dalla paleoantropologia e dalla genetica (analisi sul DNA mitocondriale e cellulare), nonostante questi ultimi siano stati in parte messi in discussione. Secondo l'altra ipotesi, detta "del candelabro" e sostenuta da M. Wolpoff (1989; 1996), l'emergere di popolazioni moderne in diverse regioni del Vecchio Mondo sarebbe stato più o meno simultaneo. Quest'ultima ipotesi ha il merito di spiegare le continuità culturali osservate dal punto di vista archeologico nelle diverse regioni del Vecchio Mondo, ma coloro che non la condividono mettono in evidenza che l'unità della sottospecie *sapiens* non può essere compresa se si parte da emergenze locali. Per risolvere questo problema e mantenere l'unità delle popolazioni umane, a cui tutti gli studiosi sono legati, è stata recentemente proposta un'ulteriore ipotesi che in qualche modo combina le due precedenti: tale ipotesi, detta "ipotesi reticolata" (già difesa da F. Weidenreich nel 1946), ammette la continuità regionale delle diverse popolazioni con possibilità di flusso genetico incrociato. Allo stato attuale delle conoscenze questa questione rimane aperta e potrà essere risolta solamente con l'aiuto di analisi genetiche più precise e con il ritrovamento di nuovi reperti fossili.

Evoluzione del genere Homo

Frontiere della Vita (1998)

di **Daniel E. Lieberman***, **Steven E. Churchill****

* Department of Anthropology Rutgers University New Brunswick, New Jersey, USA

** Department of Biological Anthropology and Anatomy Duke University Durham, Carolina del Nord, USA

Evoluzione del genere Homo

La storia del genere Homo è lunga, complessa e di grande rilevanza per la comprensione dell'attuale variabilità umana. Dall'inizio di questa storia evolutiva, più di due milioni di anni fa, almeno tre

specie di Homo sono comparse prima degli ultimi 500 mila anni, e almeno tre o quattro possibili specie (o forse sottospecie) potrebbero essersi evolute nelle ultime centinaia di migliaia di anni. Solo una, Homo sapiens, sopravvive al giorno d'oggi. Tra le prime caratteristiche adattative derivate del genere Homo rispetto ad Australopithecus vi sono un cervello relativamente grande rispetto alle dimensioni del corpo e una serie di adattamenti specializzati per la locomozione bipede. H. sapiens non possiede un cervello più grande delle altre specie recenti del genere Homo, ma differisce da queste principalmente per la fisionomia craniofaciale. Sembra che H. sapiens si sia evoluto approssimativamente 100 ÷ 200 mila anni fa in Africa o forse in Medio Oriente, e che abbia ampiamente sostituito in tutto il Vecchio Mondo i taxa preesistenti, le cui storie evolutive risalirebbero alla migrazione di Homo erectus fuori dall'Africa, durante l'Era Glaciale.

Introduzione

Il genere Homo, vecchio più di due milioni di anni, comprende almeno quattro specie, forse sei. Come genere, Homo si distingue da Australopithecus per il considerevole incremento delle dimensioni del cervello rispetto alla massa corporea, per l'evoluzione di una stazione eretta pienamente sviluppata e di una locomozione bipede specificamente adatta a camminare e correre su grandi distanze, per la tendenza a procurarsi il sostentamento tramite battute di caccia su larga scala, per la grande dispersione geografica, dagli habitat dell'Africa tropicale agli ambienti più diversi del Vecchio e Nuovo Mondo, e naturalmente per le straordinarie innovazioni sociali e tecnologiche. In questo saggio sono riportate le principali testimonianze relative a tre problemi tassonomici e filogenetici fondamentali che riguardano l'evoluzione del genere Homo: il periodo e l'area in cui si è evoluto; l'origine di Homo erectus e la sua migrazione al di fuori dell'Africa attraverso il Vecchio Mondo; l'origine di Homo sapiens e il destino dei taxa più arcaici, come Homo neanderthalensis. Il saggio verterà principalmente su tali questioni sistematiche che sono alla base di altre ipotesi evolutive di più alto livello sul comportamento, l'ecologia e lo sviluppo del genere Homo, ognuna delle quali verrà discussa brevemente.

Controversie

Malgrado gli incredibili progressi resi possibili dalle nuove tecnologie e dalle scoperte degli ultimi decenni, lo studio degli ultimi due milioni di anni della storia evolutiva dell'uomo rimane una delle branche più controverse della biologia. Almeno quattro fattori contribuiscono alle numerose discussioni sull'evoluzione del genere Homo. Primo fra tutti, e più importante, è che le ipotesi sulla sua evoluzione trattano inevitabilmente di questioni quali razza, identità umana e potenziali riflessi del nostro passato evolutivo sul concetto moderno di umanità. Inoltre, i paleoantropologi sono fortemente ostacolati dal numero relativamente piccolo di reperti fossili, nei quali disponibilità e qualità dei dati sono spesso insufficienti per verificare molte ipotesi di notevole interesse. In più i resti fossili e archeologici provenienti da molte parti del mondo non vengono sufficientemente campionati e classificati. Infatti vi sono esemplari abbastanza completi provenienti dall'Europa e dal Medio Oriente, mentre sono ancora scarsi i fossili datati e i siti archeologici in Asia orientale e Africa orientale e meridionale, e sono praticamente assenti in aree geografiche importanti come l'Asia meridionale e l'Africa occidentale.

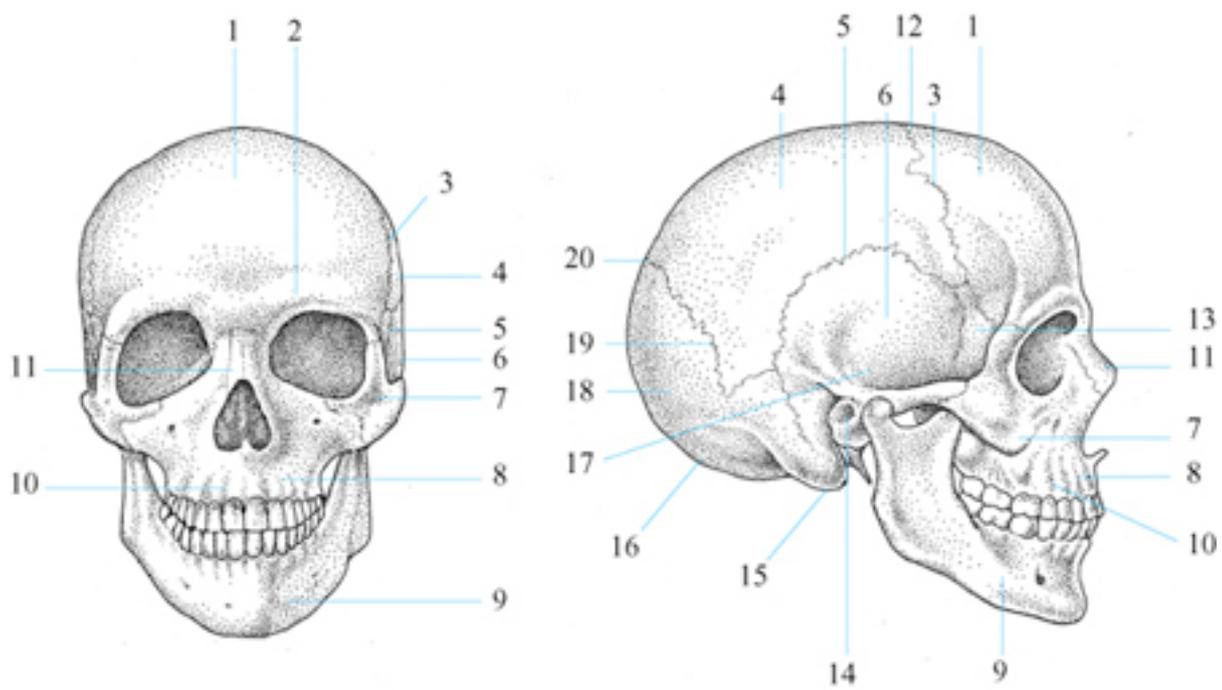
Un'ulteriore difficoltà nel verificare le ipotesi sull'evoluzione del genere Homo consiste nella necessità di integrare le testimonianze fossili non solo con i dati molecolari ma anche con i dati archeologici, nessuno dei quali è in completo accordo con le evidenze paleontologiche umane. Infine, la paleoantropologia, come molte altre branche della paleontologia, risente del dibattito epistemologico sulle interpretazioni dei reperti fossili. Tre questioni principali sono particolarmente controverse.

Innanzitutto, non c'è un accordo generale su come definire valide unità tassonomiche all'interno del genere *Homo*, in particolare a livello di specie, ma anche a quello di sotto specie (Tattersall, 1994; Wolpoff, 1994). Inoltre, vi è una grande controversia sull'applicazione teorica e pratica della sistematica cladistica, che basa la classificazione delle specie esclusivamente sulle loro relazioni evolutive, rispetto a quella fenetica, che invece basa la classificazione sul livello di somiglianza tra le specie, per risolvere le relazioni sistematiche tra taxa recenti (per esempio, popolazioni viventi o razze) che potrebbero non rappresentare cladi, cioè gruppi tassonomici i cui membri discendono tutti da un antenato comune, o linee distinte (Lieberman, 1995). Infine, gli antropologi non concordano sul significato biologico della variabilità morfologica, specialmente per quanto riguarda il contributo relativo di stimoli, genetici e non, alle modificazioni dello scheletro (Lieberman, 1995; Churchill, 1996).

Tassonomia

Homo habilis e *Homo rudolfensis*

I primi resti fossili attribuiti al genere *Homo*, provenienti dall'Africa orientale, risalgono ad almeno 2,2 milioni di anni fa, ma potrebbero avere fino a 2,5 milioni di anni (Hill et al., 1992). Alcune specie del tardo Pliocene sono state ritrovate esclusivamente in Africa, ma è importante notare che la loro attribuzione tassonomica è complicata dalla storia del loro recupero e della loro classificazione. Basandosi soprattutto sui resti dell'Ominide 7 di Olduvai, ritrovato nel 1960, L. Leakey, P. Tobias e J. Napier (1964) istituirono la specie *H. habilis*. Inizialmente, le caratteristiche più importanti che definivano la specie *H. habilis* consistevano nelle dimensioni del cervello (da 600 a 750 cm³) e dei molari, intermedie tra quelle di *H. erectus* e quelle di diverse specie di *Australopithecus* già ben conosciute e studiate. Le successive scoperte di fossili riconducibili a questa categoria intermedia furono quindi classificate come *H. habilis*, malgrado presentassero un enorme grado di variabilità sia nelle dimensioni sia nella forma (Howell, 1978; Lieberman et al., 1988). Studi recenti hanno portato a una revisione formale di tale raggruppamento che viene suddiviso in almeno due specie, *H. habilis* sensu stricto (s.s.) e *H. rudolfensis* (Stringer 1986; Wood, 1991; 1992; Rightmire, 1993; Lieberman et al., 1996). *H. habilis* s.s., ben rappresentato dai crani KNMER 1813 e OH 24, è caratterizzato da una capacità cranica tra 510 e 650 cm³, da una faccia ortognata separata dal neurocranio da un piccolo ma ben sviluppato toro sopraorbitario, dalla zona superiore della faccia più larga di quella intermedia e del palato, da una cavità nasale a forma triangolare con ossa nasali rovesciate, da un'arcata zigomatica verticale e da piccoli denti sottilmente smaltati delle dimensioni di quelli di *H. erectus* (v. oltre), con una restrizione del diametro bucco-linguale della corona dei canini e una riduzione del terzo molare - il nostro dente del giudizio - rispetto al secondo molare. Una rappresentazione schematica delle ossa del cranio è riportata nella figura ([fig. 2](#)).



Lieberman fig 2

La maggior parte dei fossili di *H. habilis* s.s. è stata datata tra 2,3 e 1,6 milioni di anni fa ([tab. I](#)).

tabella I

Principali specie del genere *Homo*

	<i>H. habilis s.s.</i>	<i>H. rudolfensis</i>	<i>H. ergaster</i>
Principali località con resti fossili	Gola di Olduvai, Tanzania Turkana orientale, Kenya Omo Kibish, Etiopia Swartkrans, Sudafrica Sterkfontein, Sudafrica	Turkana orientale, Kenya Gola di Olduvai, Tanzania	Turkana orientale, Kenya Turkana occidentale, Kenya Gola di Olduvai, Tanzania Swartkrans, Sudafrica ?
Età geologica (milioni di anni)	2,3 + 1,6	2,0 + 1,6	1,8 + 0,5
Esemplari più significativi	OH 7, 13, 16, 24 KNM-ER 1813, 1805 1501, 1502	KNM-ER 1470, 1590 3732, 1801, 1802	KNM-ER 992, 3733, 3883 Nariokotome III OH 9, 12
Capacità cranica (cm ³)	510 + 650	650 + 775	800 + 1000
Massa corporea (kg)	30 + 40?	40 + 50?	50 + 80
	<i>H. erectus</i>	<i>Homo sp. arcaico</i>	<i>H. sapiens</i> moderno
Principali località con resti fossili	Trinil, Indonesia Sangiran, Indonesia Sambungmachan, Indonesia Modjokerto, Indonesia Ngandong, Indonesia Zhoukoudian, Cina Hexian, Cina Lantian, Cina Yuanmou, Cina Yunxian, Cina Ternifine, Algeria Sidi Abderrahman, Marocco Thomas Quarries, Marocco Gola di Olduvai, Tanzania Lago Turkana, Kenya Omo Kibish, Etiopia Swartkrans, Sudafrica Dmanisi, Georgia (?) Atapuerca, Spagna (?) Mauer, Germania (?) Boxgrove, Gran Bretagna (?)	Salé, Marocco Jebel Irhoud, Marocco Bodo, Etiopia Omo Kibish, Etiopia Ndutu, Tanzania Ngaloba, Tanzania Kabwe, Zambia Broken Hill, Zambia Florisbad, Sudafrica Saldanha, Sudafrica Zuttiyeh, Israele Maba, Cina Dali, Cina Petralona, Grecia Mauer, Germania Steinheim, Germania Atapuerca, Spagna Swanscombe, Gran Bretagna Boxgrove, Gran Bretagna Arago, Francia Spy, Belgio Neandertal, Germania La Ferrassie, Francia La Chapelle aux Saints, Francia Krapina, Croazia Tabun, Israele Kebara, Israele Amud, Israele	Omo Kibish, Etiopia Border Cave, Sudafrica Klasies River Mouth, Sudafrica Qafzeh, Israele Skhul, Israele Bacho Kiro, Bulgaria Velika Pecina, Croazia Mladeč, Rep. Ceca Cro-Magnon, Francia Liujiang, Cina Zhoukoudian, Cina Lago Mungo, Australia Kow Swamp, Australia
Età geologica (milioni di anni)	1,8? + 0,2?	0,5 + 0,03	0,2? + attuale
Capacità cranica (cm ³)	800 + 1200	1000 + 1600	1200 + 1600
Massa corporea (kg)	50 + 80	50 + 80	50 + 80

L'altro taxon dei primi Homo, *H. rudolfensis*, rappresentato dai crani fossili che includono KNM-ER 1470, differisce da *H. habilis* s.s. per alcune caratteristiche importanti. *H. rudolfensis* ha una capacità cranica decisamente più grande, tra 650 e 775 cm³, una regione sopraorbitale in cui manca un toro distinto che, al contrario, si fonde col neurocranio senza un solco, una faccia intermedia larga e piatta più ampia di quella superiore, una regione zigomatica inclinata anteriormente, un ampio palato prognato e denti decisamente più grandi e più finemente smaltati, con un'ampia corona dei canini e senza riduzione del terzo molare (Wood, 1992). In altre parole, *H. habilis* s.s. ha faccia e dentatura più simili a quella degli altri rappresentanti del genere Homo assieme a un cervello di dimensioni più piccole, mentre *H. rudolfensis* ha un cervello decisamente più grande associato a una faccia e a una dentatura più simili ad *Australopithecus*. I fossili di *H. rudolfensis* sono stati datati tra 2,0 e 1,6 milioni di anni fa, ma molti potrebbero risalire fino a 2,5 milioni di anni fa. Poco si sa sulla morfologia dello scheletro postcraniale di *H. habilis* s.s. e di *H. rudolfensis*. A causa della scarsità dei reperti scheletrici postcraniali associati ai crani ancora non si conosce la taglia corporea e quindi il rapporto cervello/massa corporea delle due specie. Tuttavia, i resti postcraniali di un individuo pressoché completo, OH 62, presumibilmente *H. habilis* s.s., assomigliano a quelli degli australopitecini per dimensioni, proporzioni e morfologia (Johanson et al., 1987; Hartwig-Scherer e Martin, 1991). Inoltre, alcuni resti postcraniali isolati come KNMER 813,1472 e 1481A, generalmente attribuiti a *H. habilis* sensu lato (s.l.), ma che provengono da depositi che contenevano esemplari di *H. rudolfensis* come KNM-ER 1470, appartengono evidentemente a individui di grossa corporatura che sono, dal punto di vista dello scheletro postcraniale, del tipo Homo sia per la morfologia sia per le proporzioni (McHemy e Corruccini, 1978; Wood, 1992). Se queste attribuzioni fossero corrette, allora *H. habilis* s.s. e *H. rudolfensis* dovrebbero aver avuto un rapporto cervello/taglia corporea equivalente.

Homo erectus e Homo ergaster

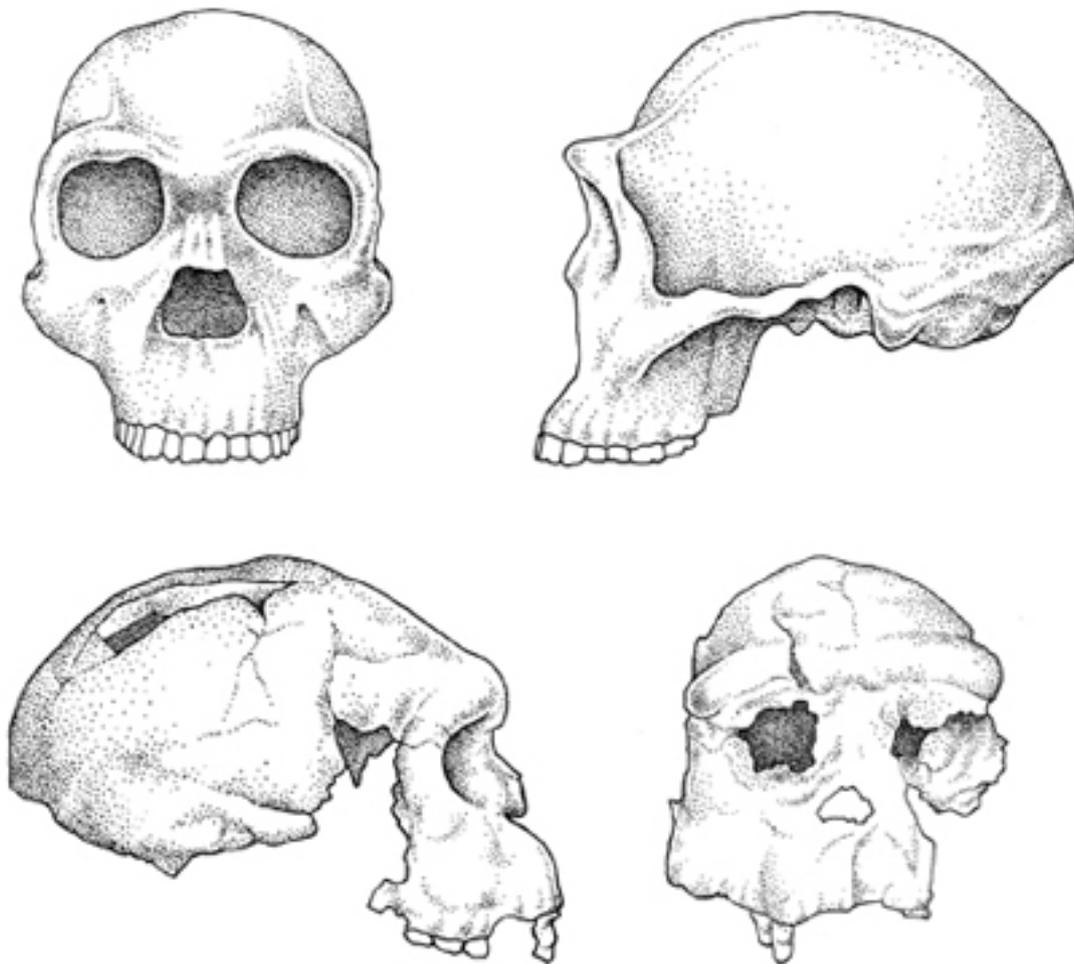
La specie *H. erectus*, così come è conosciuta oggi, venne definita per la prima volta nel 1894 come *Pithecanthropus erectus* dal medico olandese E. Dubois, che ne rinvenne i primi esemplari fossili nel sito di Trinil sul fiume Solo a Giava ([fig. 3](#)).



Lieberman 3

Altri fossili di rilievo, ora attribuiti alla specie *H. erectus* ma originariamente classificati come *Sinanthropus pekinensis*, vennero scoperti tra gli anni Venti e Trenta nella famosa grotta superiore di Zhoukoudian vicino a Pechino, in Cina. Negli anni Trenta, le successive scoperte di fossili simili nelle località di Modjokerto e Sangiran a Giava spinsero i ricercatori a classificare tali taxa tutti insieme in una unica specie (Mayr, 1950; Howell, 1960). Sin dalla seconda guerra mondiale, in Asia l'ipodigma di *H. erectus*, cioè la lista di fossili assegnati alla specie, è stato sostanzialmente ampliato con la scoperta di altri fossili a Giava, per esempio a Trini!, Ngandong e Sambungmachan, e in Cina, per esempio a Lantian, Yuanmou, Chenjiayao, Hexian e Yunxian (Wu e Poirier, 1995). Inoltre, fossili generalmente attribuiti a *H. erectus* sono stati rinvenuti nell'Africa sub-sahariana - come quelli della gola di Olduvai in Tanzania, del Lago Turkana in Kenya, di Orno Kibish in Etiopia e di Swartkrans in Sudafrica - e nell'Africa settentrionale - come quelli di Ternifine in Algeria e di Sidi Abderrahman e Thomas Quarries in Marocco; inoltre fossili probabilmente di *H. erectus* sono stati rinvenuti in Europa (v. oltre).

H. erectus è solitamente identificato in base all'aumento della sua capacità cranica, che varia da 800 a 1200 cm³, ma non c'è ancora accordo su come definire la specie con maggiore precisione. I tratti caratteristici, probabilmente esclusivi, del cranio di *H. erectus* (fig. 4) includono un neurocranio lungo e basso, un massiccio toro sopraorbitario separato dal neurocranio da un solco ben definito, un toro occipitale a forma di angolo acuto all'intersezione della sua porzione nucale e squamosa, che spesso coincide con una protuberanza, e un prominente toro angolare all'angolo mastoideo.



Inoltre, molti crani di *H. erectus* si distinguono da quelli di *H. habilis* e *H. rudolfensis* per alcune caratteristiche derivate che includono un lieve grado di increspatura lungo le suture metopica e sagittale, una spessa volta cranica, una larga cavità nasale con i margini rovesciati e una faccia massiccia ma ortognata, con l'eccezione della porzione alveolare della mascella che è prognata. Dal punto di vista della morfologia dentaria, *H. erectus* ha molari leggermente più grandi dell' 'uomo moderno, con larghi incisivi superiori spesso a forma di spatola. Se si considera lo scheletro postcraniale, *H. erectus* appare del tutto simile a *H. sapiens* per taglia corporea, proporzioni e morfologia complessiva. I fossili di *H. erectus* sono tipicamente molto robusti, con ossa piatte estremamente spesse. Inoltre, il bacino di *H. erectus* è più stretto di quello dell'uomo moderno, con un caratteristico ispessimento osseo (pilastro iliaco) sopra l'acetabolo.

Il contesto cronologico e geografico di *H. erectus* rimane controverso per almeno tre motivi. Primo e più importante è che alcuni fossili provenienti dall'Africa sub-sahariana, come KNM-ER 3773, 3883, Nariokotome III, e forse Swartkrans 847, datati tra 1,8 e 1,2 milioni di anni fa, sono generalmente attribuiti a *H. erectus*, anche se in realtà sono abbastanza distinti dal punto di vista morfologico (v. oltre) da costituire un taxon a sé stante, *H. ergaster* (Wood, 1991). Il secondo motivo è che le nuove datazioni radiometriche suggeriscono la possibilità che qualche fossile di *H. erectus* rinvenuto in Cina

e in Indonesia possa essere altrettanto antico se non addirittura più vecchio di tutti gli altri fossili conspecifici dell'Africa. Infatti, sulla base di dati radiometrici su sedimenti vulcanici trovati nel canale uditivo, è stato suggerito che un individuo, l'infante di Modjokerto, rinvenuto in depositi alluvionali vicino a Sangiran, possa risalire a 1,8 milioni di anni fa (Swisher et al., 1994), ma questa data resta controversa e ha bisogno di essere confermata. Inoltre, alcuni frammenti di materiale mandibolare e dentario recuperati nella grotta di Longgupo nella Cina centrale (Huang et al., 1995) sono stati datati, mediante correlazioni paleomagnetiche e faunistiche, a 1,9 milioni di anni fa; sebbene molti ricercatori ritengano che il frammento mandibolare appartenga al genere *Homo*, l'attribuzione a *H. erectus* non è sicura. Infine, le date dell'estinzione di *H. erectus* sono poco definite a causa di seri disaccordi su questioni tassonomiche. Comunemente, i fossili del genere *Homo* del Pleistocene, che non sono uomini moderni ma che sono più giovani di circa 500 mila anni e hanno una capacità cranica maggiore di 1200 cm³, vengono raggruppati senza ulteriore distinzione nel taxon *H. sapiens* arcaico, secondo un criterio che si basa più sul grado di somiglianza che sulla nozione di clado. Alcuni ricercatori hanno adottato il punto di vista estremo per cui il taxon *H. erectus* deve essere inglobato all'interno di *H. sapiens* (Wolpoff, 1996). Questa tassonomia basata sul grado di somiglianza resta un problema serio e necessita di una risoluzione poiché essa, accorpendo assieme taxa differenti, può, in linea di principio, ostacolare gli sforzi per saggiare con rigore ipotesi filogenetiche alternative.

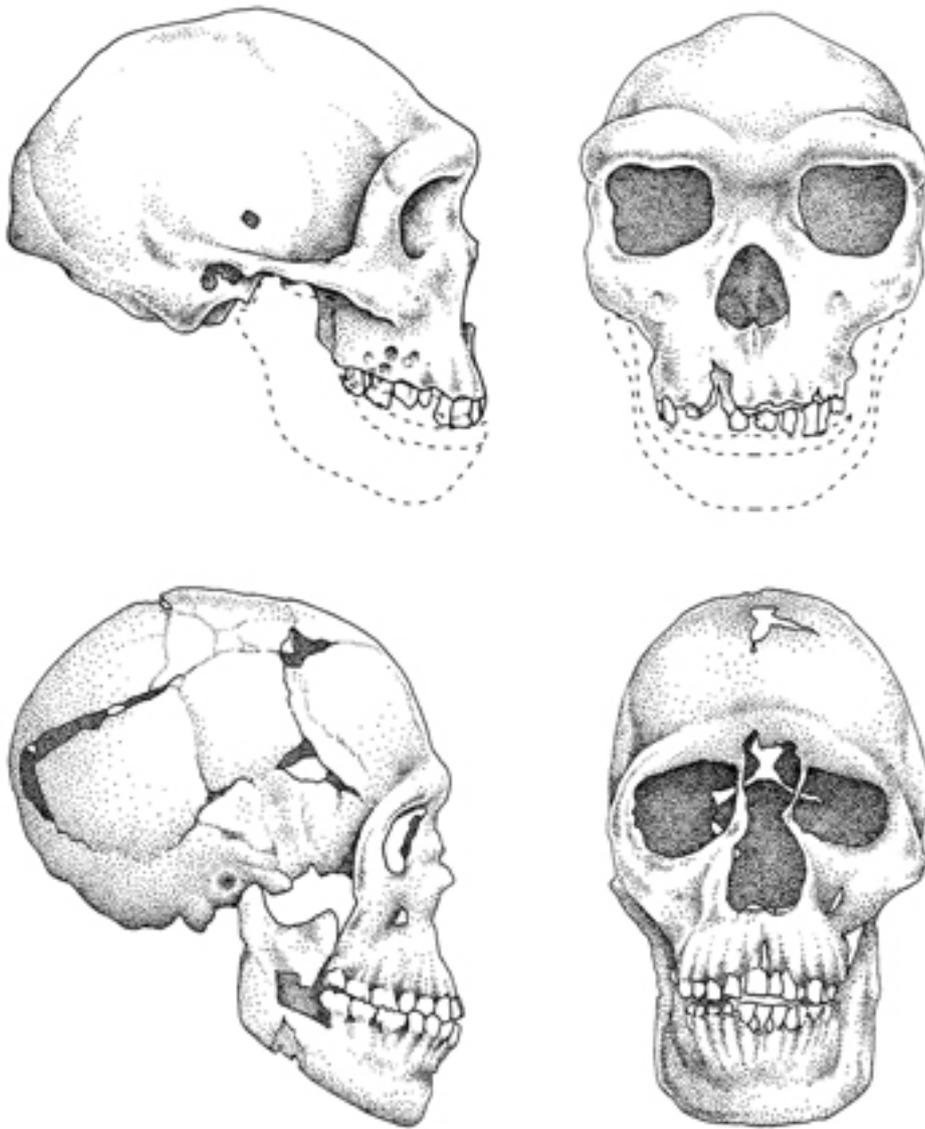
Studi recenti (Wood, 1991 e 1992) hanno evidenziato una possibile distinzione a livello di specie tra il materiale classico di *H. erectus*, in gran parte proveniente dall'Asia, e alcuni fossili più antichi rinvenuti in Africa. Questi sono feneticamente simili a *H. erectus* asiatico, ma non presentano molte delle autapomorfie (caratteri derivati esclusivi di un taxon) di *H. erectus* precedentemente descritte. Paragonati agli esemplari asiatici, i fossili dell'Africa sub-sahariana come KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 e Nariokotome III, hanno le ossa della volta cranica più sottili, gli occipitali meno angolati e non presentano una cresta sagittale. Di conseguenza, tali individui sono stati provvisoriamente attribuiti a *H. ergaster* (Wood, 1991), ma tale taxon non è stato ancora formalmente definito con chiarezza. Il riconoscimento della specie *Homo ergaster* solleva interessanti questioni sistematiche. Come già menzionato, il frammento mandibolare di Longgupo potrebbe essere di *H. ergaster*, suggerendo così non solo la possibilità che *H. ergaster* sia stato il primo ominide a migrare fuori dall'Africa, ma anche l'ipotesi che *H. erectus* s.s. si sia evoluto esclusivamente in Asia senza aver mai abitato l'Africa sub-sahariana o l'Europa. Infatti, in Europa sono stati trovati solo pochi fossili che potrebbero appartenere a *H. erectus* - a Dmanisi in Georgia, a Boxgrove in Gran Bretagna, a Atapuerca in Spagna e a Mauer in Germania - ma la maggior parte di questi fossili ha anche alcuni tratti derivati in comune con *Homo* sp. indet. (specie indeterminata) arcaico. Con l'eccezione della mandibola rinvenuta a Dmanisi, che probabilmente risale a 1,4 milioni di anni fa, non ci sono testimonianze certe che *H. erectus* s.s. abbia mai occupato l'Europa.

Homo sapiens e *Homo* sp. indet.

La tassonomia delle specie recenti del genere *Homo* è forse persino più complessa di quella delle specie più antiche; ciò deriva dalla pratica comune di collocare nella nostra stessa specie, *H. sapiens*, tutti i fossili del Pleistocene medio e superiore con caratteristiche derivate non condivise da *H. erectus* s.l. Infatti, molti studiosi impiegano uno schema tassonomico basato chiaramente sul grado di somiglianza, che suddivide ulteriormente questo esemplare secondo criteri temporali e morfologici in due sotto specie distinte: *H. sapiens* arcaico e *H. sapiens* moderno. In accordo con tale schema, i fossili che rappresentano gli 'umani arcaici' includono gli individui del Pleistocene medio e superiore rinvenuti in Africa e in Asia, tra cui gli esemplari che potrebbero rappresentare il più recente *H. erectus*, e quelli rinvenuti in Europa, compreso l'Uomo di Neandertal. Poiché una definizione di *H.*

sapiens basata sul grado di somiglianza porta probabilmente alla costruzione di un taxon polifiletico, se non addirittura parafiletico, che include linee evolutive potenzialmente diverse del tardo Homo, si è nuovamente tentato di definire taxa distinti filogeneticamente nell'ambito di Homo arcaico, tra cui Homo heidelbergensis, Homo neanderthalensis, Homo rhodesiensis e Homo soloensis (Tattersall, 1986). Tuttavia, non si è ancora raggiunto un accordo unanime su quanti di questi taxa esistano o su come debbano essere chiamati: di conseguenza è stata utilizzata la denominazione Homo sp. indet., da qui in poi indicato come Homo sp. arcaico.

In generale, i fossili attribuiti a Homo sp. arcaico sono estremamente variabili sia tra le diverse aree geografiche sia all'interno di una stessa area, e molti di essi provengono da contesti geologici o archeologici di età incerta. Dal punto di vista morfologico, Homo sp. arcaico condivide con H. erectus molti tratti primitivi del cranio, incluse una lunga, bassa e spessa volta cranica che si allarga verso la base, una robusta mandibola che manca del mento, una faccia larga ma verticale ben posizionata di fronte al neurocranio e una massiccia arcata sopraccigliare che separa la parte alta della faccia dalla volta cranica. I fossili di Homo sp. arcaico si distinguono da quelli di H. erectus soprattutto per l'aumentata dimensione del cervello, tra 1000 e 1600 cm³, che rientra nelle dimensioni di quello di H. sapiens moderno. Altre comuni caratteristiche derivate di Homo sp. arcaico (fig. 5) includono una fronte più ampia e quindi una faccia superiore più grande, un delicato osso del timpano praticamente allineato con la porzione della rocca petrosa dell' osso temporale, un tubercolo articolare a forma di barra al margine anteriore della fossa temporale glenoidea, un osso temporale corto con una sutura squamosa regolarmente curvata, ossa parietali relativamente verticali e occipitali più arrotondate (Stringer, 1985; Tattersall, 1986; Rightmire, 1990).



Se non tutte, molte di queste differenze nell'architettura della volta cranica di Homo sp. arcaico e di H. erectus sono probabilmente correlate all'espansione del volume dell'endocranio. H. sapiens moderno si distingue da Homo sp. arcaico principalmente per alcune particolari caratteristiche derivate che comprendono una bassa base cranica, che fa sì che la faccia sia posta completamente al di sotto della fossa cranica anteriore riducendo o addirittura eliminando la presenza di una vera e propria arcata sopraccigliare, e una volta cranica arrotondata e sferica, con una regione occipitale tondeggiante (Lieberman, 1995). Queste differenze di architettura del cranio sono associate a una serie di altre caratteristiche derivate che comprendono una fronte alta, un toro sopraorbitario discontinuo e relativamente ridotto, un sostegno cranico più piccolo e un lungo e alto arco parietale più stretto in basso e più largo nella regione superiore (Day e Stringer, 1982; Stringer, 1987; Stringer e Andrews, 1988). H. sapiens è caratterizzato anche dalla presenza di un vero e proprio mento e da denti di dimensione ridotte. Contrariamente a quanto si è soliti credere, molti tra i primi H. sapiens avevano cranio e postcranio molto robusti (Ruff et al., 1993; Lieberman, 1996).

Poiché le definizioni di *H. erectus*, *Homo sp. arcaico* e *H. sapiens*, così come le distinzioni fra di loro, rimangono controverse, l'interpretazione dei reperti fossili è difficilmente collocabile nell'ambito di un inquadramento tassonomico e quindi filogenetico. Dal nostro punto di vista, i resti del Pleistocene medio rinvenuti in Africa, che condividono numerose caratteristiche con *H. erectus* s.l. ma che sono probabilmente meglio classificati come *Homo sp. arcaico*, comprendono i fossili rinvenuti a Salé e a Thomas Quarries in Marocco, a Bodo in Etiopia e a Ndotu in Tanzania (fig. 6).



Lieberman fig. 6

Esemplari un po' più recenti, rappresentativi di *Homo sp. arcaico* africano, includono i resti scheletrici recuperati a Jebel Irhoud in Marocco, a Omo Kibish in Etiopia, a Elise Springs in Kenya, a Ng'abola in Tanzania, a Kabwe nello Zambia e a Saldanha e Florisbad in Sudafrica. La classificazione degli ominidi fossili asiatici del Pleistocene medio non è meno difficile: in Asia, individui con affinità a *H. erectus* s.s. persistono fino alla fine del Pleistocene medio in siti quali Ngandong, a Giava, e Hexian, in Cina. Questi fossili sembrano essere contemporanei di altri fossili rinvenuti in Cina e ragionevolmente attribuiti a *Homo sp. arcaico*, inclusi i crani di Dali e Maba e lo scheletro incompleto di Jinni Shan.

I fossili di *Homo sp. arcaico* meglio caratterizzati sono quelli rinvenuti in Europa e Asia occidentale, dove vengono convenzionalmente divisi in: antichi, Pleistocene medio, e recenti, Pleistocene superiore. La mandibola del Pleistocene inferiore (risalente forse a 1,4 milioni di anni fa) rinvenuta a Dmanisi, in Georgia, ha alcune caratteristiche primitive che la collegano sia a *H. erectus* sia a *H. ergaster*, e potrebbe rappresentare un membro europeo di una di queste specie. Anche i fossili del

Pleistocene medio rinvenuti nei siti di Mauer e Bilzingsleben in Germania e di Vértesszöllös in Ungheria, presentano delle affinità con *H. erectus* ma mostrano un maggior numero di caratteristiche derivate nella faccia e nella volta cranica, e sono quindi probabilmente meglio definiti come *Homo sp. arcaico antico*. Altri fossili di *Homo sp. arcaico antico* sono stati rinvenuti a Swanscombe in Gran Bretagna, a Steinheim in Germania, a Arago e Montmaurin in Francia, a Sima de los Huesos e Atapuerca in Spagna, a Petralona in Grecia e a Zuttiyeh in Israele. Probabilmente anche gli esemplari rinvenuti recentemente a Boxgrove, in Gran Bretagna, e a Bari, in Italia, appartengono a questo gruppo.

L'Uomo di Neandertal è probabilmente il taxon di *Homo sp. arcaico* più studiato ed è quello per cui ci sono le maggiori controversie ([fig. 7](#)).



Questo *Homo sp. arcaico recente*, che abitava l'Europa, il Medio Oriente e l'Asia orientale, condivide le fattezze di *Homo sp. arcaico* precedentemente descritte, ma possiede anche alcune caratteristiche craniofacciali e forse postcraniali uniche, che lo contraddistinguono come clado a sé stante. Tali caratteristiche includono una faccia media marcatamente prognata, mascellare rigonfio, apertura nasale larga e sporgente, tori sopraccigliari a doppio arco che contengono ampi seni frontali, una larga prominenza iugomastoidea, un tubercolo mastoideo anteriore, un appiattimento lamboideo combinato con un piano occipitale curvo che gli conferisce il tipico aspetto a 'crocchia', protuberanze occipitali a doppio arco e fossa soprainiacca, molari taurodonti e uno spazio retromolare tra l'ultimo molare mandibolare e il margine anteriore del ramus (Stringer, 1985; Condemi, 1991; Wolpoff, 1996). Un carattere derivato probabilmente esclusivo (autapomorfo) dello scheletro postcraniale dell'Uomo di Neandertal è un ramo pubico superiore allungato in senso anteroposteriore (Trinkaus, 1976). È significativo che alcuni fossili del Pleistocene medio del primo *Homo sp. arcaico* rinvenuti in Europa, come quelli di Atapuerca, presentino molte, ma non tutte, le autapomorfie di *H. neanderthalensis* (Arsuaga et al., 1993). Fossili che possono ragionevolmente essere attribuiti a questa specie compaiono nel tardo Pleistocene medio, a partire da circa 200 mila anni fa, nei siti di Biaché, Fontéchevade e La Chaise, in Francia. Tuttavia, l'Uomo di Neandertal è meglio conosciuto per i

reperiti rinvenuti nei depositi dell'ultimo interglaciale e del Pleistocene superiore, che hanno fornito i resti di più di 275 individui in circa 70 siti (Klein, 1989). Alcuni degli esemplari più noti o più completi rinvenuti in Europa provengono da Spy in Belgio, Neandertal in Germania, La Ferrassie, La Chapelle aux Saints, La Quina e Regourdou in Francia, Krapina in Croazia, Monte Circeo e Saccopastore in Italia e Forbe's Quarry a Gibilterra. Resti dell'Uomo di Neandertal sono stati trovati anche in Oriente fino in Uzbekistan, a Teshik-Tash, e in zone meridionali, fino in Iraq, nella grotta di Shanidar. Alcuni resti rinvenuti in Israele, nelle grotte di Tabun, Kebara e Amud, mostrano leggere differenze nella morfologia craniofaciale rispetto a *H. neanderthalensis* europeo 'classico', ma molto probabilmente appartengono allo stesso clado.

Finora, i fossili più antichi con caratteri derivati di *H. sapiens* moderno sono stati rinvenuti nell'Africa sub-sahariana e forse in Medio Oriente, sebbene lo status tassonomico di tali fossili sia stato enormemente dibattuto (Churchill et al., 1996). Resti craniofacciali e frammenti di scheletro postcraniale con fattezze moderne sono stati trovati in depositi del Pleistocene medio, che risalgono probabilmente a più di 100 mila anni fa, nei siti di Klasies River Mouth e Border Cave in Sudafrica, e di Orno Kibish, in Etiopia. Altri resti, denti e frammenti di scheletro postcraniale di età confrontabile sono stati rinvenuti in Sudafrica nei siti di Equus Cave, di Die Kelder Cave e di Sea Harvest, e in Tanzania in località Mumba Rock Shelter. Inoltre, fossili che presentano caratteri derivati del moderno *H. sapiens* e che le tecniche radiometriche fanno risalire a $81 \div 101$ mila anni fa, sono stati recuperati in grotte a Qafzeh e Skhul in Israele (Bar-Yosef, 1994). È interessante osservare che tali fossili di *H. sapiens* sono indiscutibilmente antecedenti ai campioni di Neandertal che provengono dalle stesse regioni (a Tabun, Kebara e Amud) e che datano tra gli 80 e i 40 mila anni fa (Grun e Stringer, 1991).

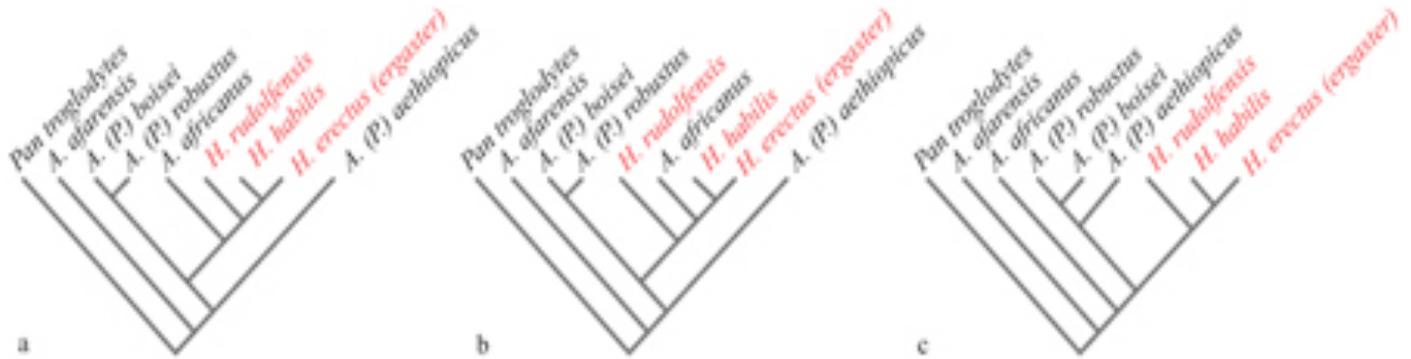
Finora nessun *H. sapiens* moderno più vecchio di $40 \div 60$ mila anni è stato mai rinvenuto in Europa o in Asia centrale e orientale. Resti di *H. sapiens* compaiono tra le testimonianze fossili dell'Europa centromeridionale: forse possono essere datati a più di 43 mila anni fa quelli della grotta di Bacho Kiro in Bulgaria, e tra 34 e 36 mila anni fa quelli di Hahnöfersand in Germania, di Velika Pecina in Croazia e di Mladec nella Repubblica Ceca (Smith et al., 1989). I primi *H. sapiens* moderni, determinati con certezza e rinvenuti in Europa occidentale, sono quelli di Cro-Magnon in Francia, che risalgono a circa 30 mila anni fa. Una possibile contemporaneità tra i primi uomini moderni e l'Uomo di Neandertal potrebbe essersi verificata nell'Europa centrale e occidentale, come indicano i fossili di *H. neanderthalensis* più recenti, quelli di Vindija in Croazia, che risalgono a 33 mila anni fa (Karavanic, 1995) e quelli di 30 mila anni fa di Zafarraya, in Spagna (Hublin et al., 1996). In Cina i fossili più antichi che si possono attribuire con certezza al moderno *H. sapiens* provengono dal sito di Liujiang e dalla grotta superiore di Zhoukoudian e risalgono rispettivamente a circa 60 mila anni i primi, e tra 27 e 33 mila anni fa i secondi (Wu e Poirier, 1995). In Australia, dove non sono mai stati trovati resti di *Homo* sp. arcaico, i fossili più vecchi di *H. sapiens* moderno provengono dal Lago Mungo e risalgono a circa 35 mila anni fa. Tali reperti sono estremamente moderni per quanto riguarda la morfologia e più vecchi dei più robusti - ma forse deformati artificialmente - fossili di *H. sapiens* recuperati a Kow Swamp, Cohuna e Keilor. Le testimonianze archeologiche, tuttavia, suggeriscono che l'occupazione umana del continente australiano possa risalire almeno a 60 mila anni fa (Roberts et al., 1984).

Filogenesi

Homo antico

Tre recenti analisi cladistiche principali (Wood, 1991; Lieberman et al., 1996; Strait et al., 1997)

forniscono una possibile base per risolvere le relazioni cladistiche, e quindi filogenetiche, tra i primi Homo. Le differenze significative tra i tre cladogrammi (fig. 8), cioè i diagrammi relativi alle analisi cladistiche, mettono in evidenza alcuni problemi tassonomici che devono essere analizzati e revisionati con attenzione.



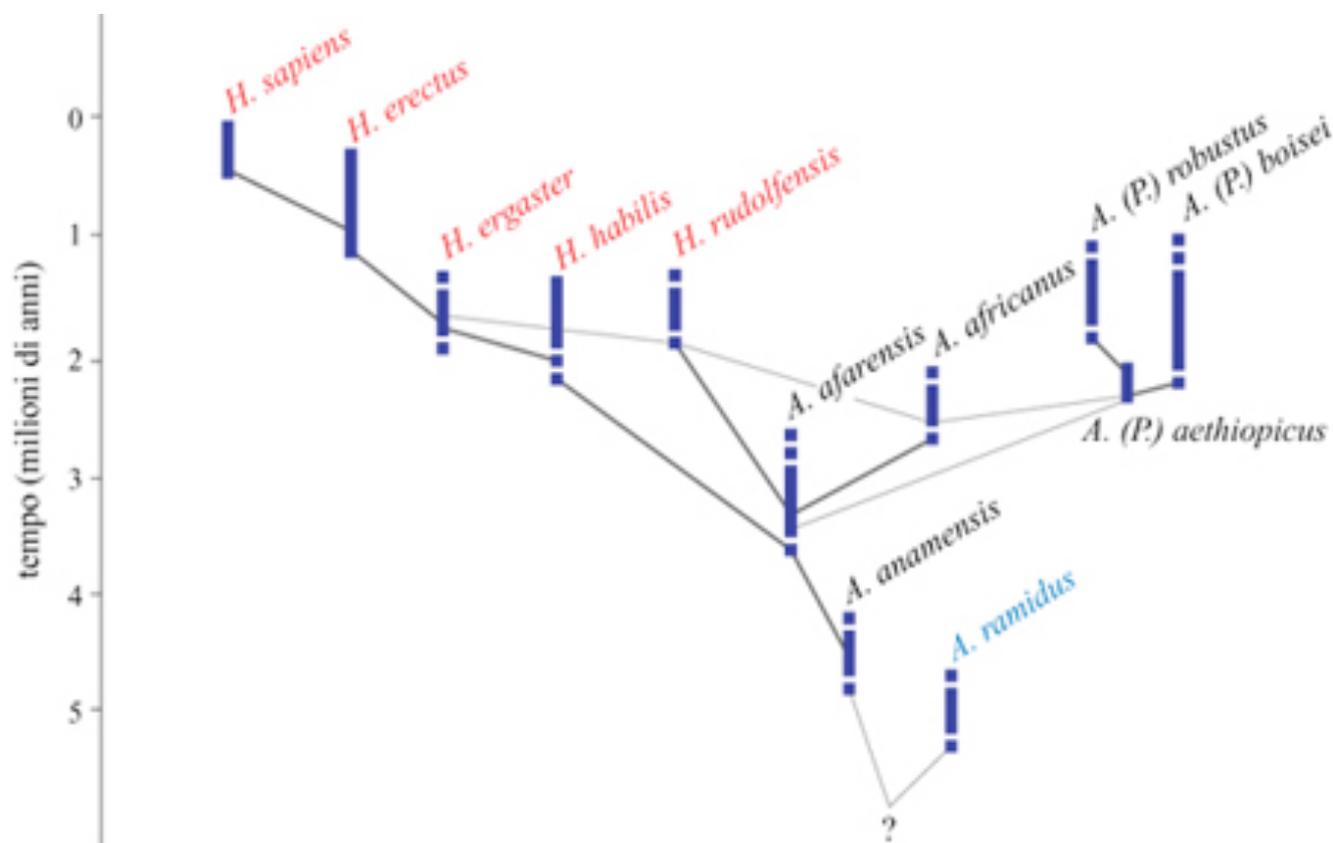
Lieberman fig. 8

In particolare, le notevoli differenze tra questi e altri cladogrammi fanno pensare che vi sia una bassa probabilità che siano corretti; infatti essi incorporano un'alta incompatibilità tra i caratteri che potrebbe essere il risultato di omoplasie (per esempio, convergenza), ma potrebbe anche dipendere dall'uso di caratteri morfologici poco definiti che hanno scarsa base genetica e che quindi non forniscono prove attendibili da cui dedurre o valutare le relazioni filogenetiche.

Uno dei principali motivi di disaccordo è la relazione delle varie specie di Homo antico tra loro e con gli australopiteci. Sebbene sembri probabile che le specie *H. habilis* s.s. e *H. rudolfensis* appartengano entrambe al clado Homo, distinto dal clado degli australopiteci robusti (a volte denominato come genere *Paranthropus*), molti ricercatori hanno notato che la specie *H. rudolfensis* possiede alcuni tratti derivati degli australopiteci robusti, in particolare da *Australopithecus boisei*, suggerendo che essa potrebbe essere stata impropriamente assegnata al genere Homo (Lieberman et al., 1996). Un cladogramma di questo tipo suggerirebbe che, negli ominidi, cervelli di grandi dimensioni si siano evoluti più volte. In alternativa, se *H. rudolfensis* appartenesse al genere Homo, molte delle somiglianze che questo presenta nella faccia e nei denti con *A. boisei* e *Australopithecus robustus* dovrebbero essere esempi di convergenza evolutiva. Una seconda questione di considerevole importanza filogenetica è la relazione evolutiva di *H. habilis* e *H. rudolfensis* con la prima specie africana *H. erectus* (*H. ergaster*). Alcuni studi (Wood, 1991; Lieberman et al., 1996) sottolineano le sinapomorfie (caratteristiche comuni a diversi cladi collegati tra loro) facciali e dentali tra *H. habilis*

s.s. e *H. erectus*, mentre D. Strait e collaboratori (1997) considerano la dimensione assoluta del cervello come il carattere derivato significativo che lega *H. rudolfensis* con *H. erectus*.

Una possibile filogenesi è basata sulle analisi cladistiche precedentemente discusse (fig. 9).



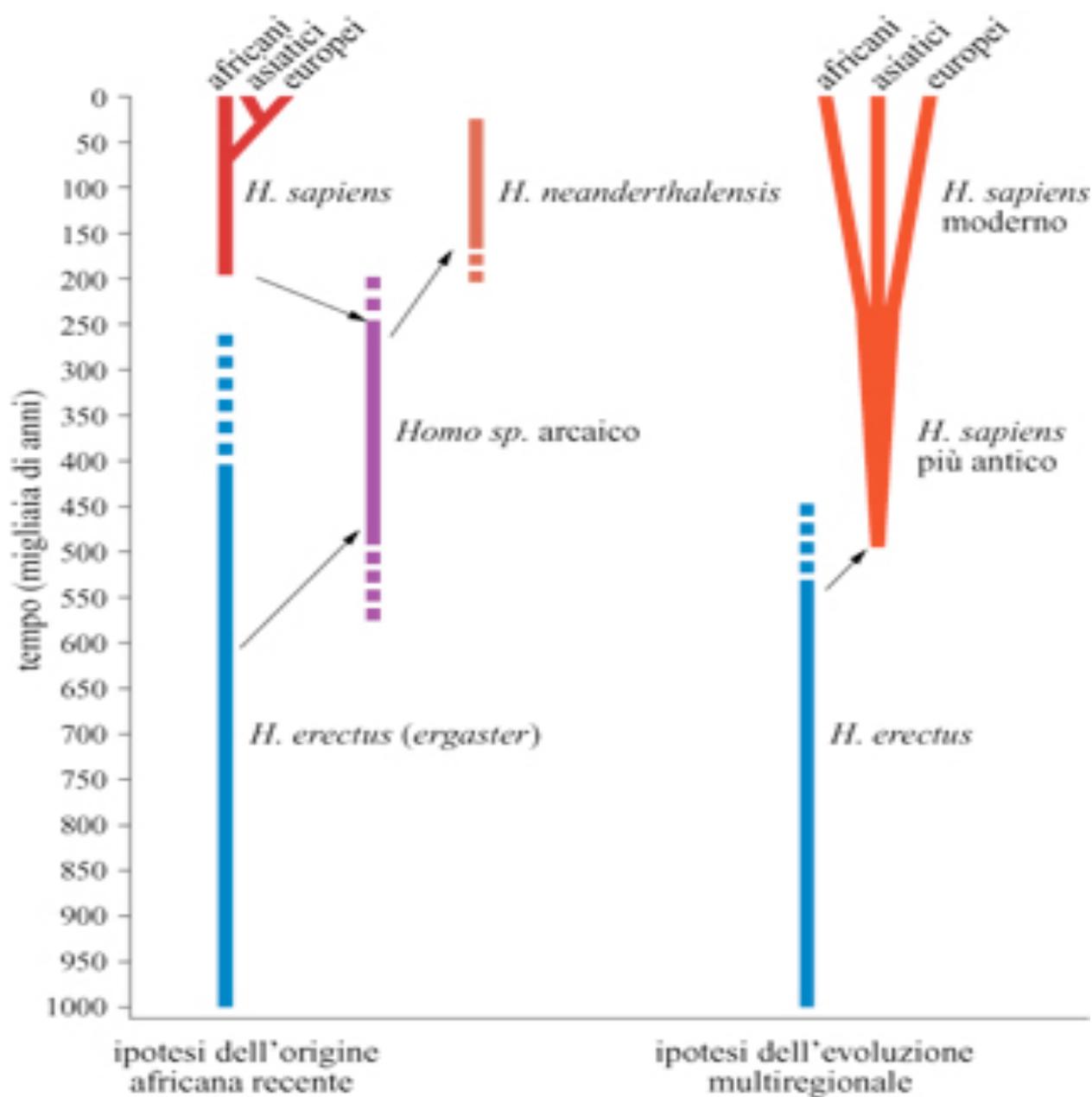
Lieberman fig.9

Sebbene molti dettagli necessitino ancora di un chiarimento, alcuni punti meritano un'attenzione particolare. Prima di tutto, è chiaro che le origini del genere *Homo* sono parte di una radiazione generale degli ominidi avvenuta alla fine del Pliocene, probabilmente in relazione a un cambiamento globale del clima (Vrba, 1993). Tra 2,5 e 1,8 milioni di anni fa in Africa comparvero almeno sei specie di ominidi, tre delle quali sono forse membri del genere *Homo*. In secondo luogo, pensiamo sia probabile (sebbene difficilmente accertabile) che delle due specie di *Homo* antico quella con la corporatura più piccola, *H. habilis* s.s., sia l'antenato del primo *H. erectus* africano (*H. ergaster*), apparso approssimativamente 1,8 milioni di anni fa o forse prima. Tuttavia la relazione che proponiamo pone due problemi principali: l'elevata somiglianza dello scheletro postcraniale di *H. habilis* con quello degli australopiteci e la possibile sovrapposizione temporale di *H. habilis* con *H. ergaster*. Inoltre anche altri problemi che riguardano la relazione tra *H. ergaster* e *H. erectus*

richiedono una soluzione: se per esempio, in accordo con B. Wood (1991), *H. ergaster* fosse una specie distinta da *H. erectus*, allora non ci sarebbero prove sufficienti per stabilire quale dei due sia stato il primo ominide a migrare fuori dall'Africa. Infine è anche possibile che la specie *H. erectus* si sia evoluta da *H. ergaster* in Asia e debba essere circoscritta ai fossili rinvenuti in questa regione; questo implicherebbe la possibilità che *H. erectus* sia un ramo evolutivo laterale e non un antenato di *H. sapiens*.

Homo recente

La filogenesi del genere *Homo* più recente è, e non ci stupisce, altrettanto controversa e irrisolta quanto la sua tassonomia. Molti ricercatori e in particolare D. Frayer e i suoi collaboratori (1993), che considerano *Homo* sp. arcaico e *H. sapiens* come taxa conspecifici basati sul grado di somiglianza, hanno suggerito l'assenza di vere e proprie linee filogenetiche nell'ambito del genere *Homo* recente, e teorizzano invece una evoluzione multiregionale. In accordo con tale teoria, *H. sapiens* sarebbe una specie polimorfa estremamente variabile che si è evoluta in modo graduale e policentrico in diverse aree geografiche durante il Pleistocene medio e superiore; l'elevato livello di flusso genico e di mobilità delle popolazioni avrebbe, infatti, impedito la speciazione di questi gruppi geograficamente circoscritti di ominidi (Wolpoff, 1996). L'ipotesi multiregionale sostiene pertanto che le relazioni evolutive tra taxa di *Homo* recente non possano essere riassunte o studiate con metodi cladistici (Wolpoff e Crummett, 1995). Una posizione contrastante, spesso chiamata ipotesi della origine africana recente (RAO, Recent African Origin), è stata sostenuta da ricercatori quali I. Tattersall (1986), C. Stringer e P. Andrews (1988), D. Lieberman (1995) e altri. Secondo tale ipotesi, *H. sapiens* moderno si sarebbe evoluto monocentricamente come linea evolutiva distinta in un'unica regione del mondo, probabilmente in Africa o in Medio Oriente, e avrebbe successivamente rimpiazzato le popolazioni preesistenti di *Homo* sp. arcaico in altre zone ([fig. 10](#)).



Lieberman fig.10

Finché le questioni che riguardano la variabilità in *H. erectus* s.l., *Homo sp. arcaico* e i primi *H. sapiens* non saranno risolte, ricostruire accuratamente la filogenesi dei rappresentanti del genere *Homo* più recenti sarà praticamente impossibile. Ciononostante, diverse evidenze suggeriscono che il moderno *H. sapiens* possa essere un clado distinto che si è evoluto in Africa o in Medio Oriente. Innanzitutto, i fossili più antichi che mostrano la maggior parte dei caratteri derivati di *H. sapiens* anatomicamente moderno (v. sopra), provengono chiaramente dall'Africa e dal Medio Oriente, e non

dall'Europa o dall'Asia. In contrapposizione, i primi e più antichi fossili europei (con la possibile eccezione della mandibola di Dmanisi, di 1,4 milioni di anni fa) condividono alcuni tratti derivati solo con i primi rappresentanti di *Homo sp. arcaico*. Quindi, basandosi sulle testimonianze correnti, sembra probabile che l'antico *Homo sp. arcaico*, e non *H. erectus*, abbia colonizzato per primo l'Europa e che tale linea abbia dato origine all'Uomo di Neandertal. Inoltre, in Asia orientale, a Hexian, e in Indonesia, a Ngandong, *H. erectus* sembra rimanere ancora a lungo dopo la comparsa, più a occidente, di *Homo sp. arcaico*, dando indicazioni del persistere di entrambe le specie fino al Pleistocene superiore. Tuttavia, altri individui asiatici che presentano caratteri leggermente più moderni, come quelli rinvenuti a Maba e Dali in Cina, potrebbero indicare che in Asia, durante il Pleistocene medio, siano forse vissute due specie di ominidi oppure una specie caratterizzata da elevata variabilità. Verso la fine del Pleistocene medio, dunque, il Vecchio Mondo era apparentemente popolato da almeno tre taxa morfologicamente distinti: *H. sapiens* in Africa e nel Medio Oriente, *Homo sp. arcaico* in Europa e in parte dell'Asia e *H. erectus* nell'Asia orientale. Il grado di variabilità tra questi taxa contemporanei e strettamente correlati è probabilmente troppo grande per poterli incorporare tutti in un'unica specie.

Ulteriori prove a favore del fatto che *H. sapiens* si sia evoluto recentemente e come linea a sé stante vengono da studi cladistici e fenetici sulla variabilità regionale all'interno di popolazioni recenti e fossili di *Homo sp. recente*. Sebbene coloro che propongono l'ipotesi multiregionale puntino sull'esistenza di tratti 'razziali' regionali, che si suppone derivino da una continuità evolutiva regionale tra *Homo sp. arcaico* e le popolazioni moderne, è stato obiettato che tali tratti o siano in realtà caratteristiche disperse globalmente oppure che possano essere caratteri primitivi che non forniscono alcuna informazione sulle relazioni evolutive (Groves, 1989; Lahr, 1994; Lieberman, 1995). Al contrario, le analisi cladistiche e fenetiche sia di fossili sia di popolazioni moderne indicano che queste ultime sono caratterizzate da un grado estremamente basso di variabilità morfologica che è difficile spiegare considerando i lunghi tempi della separazione e dell'evoluzione regionale (Howells, 1989; 1995). Anche studi di genetica hanno dato risultati in favore dell'origine africana recente delle moderne popolazioni umane, fornendo quindi ampio supporto al modello RAO. In particolare, analisi recenti delle variazioni nel DNA nucleare e mitocondriale, sebbene controverse, indicano che la variabilità genetica che si riscontra tra le diverse popolazioni umane è una piccola frazione rispetto alla variabilità genetica presente all'interno delle singole popolazioni, e che gli africani sono molto diversi fra loro dal punto di vista genetico; è dunque assai probabile che essi siano gli ultimi antenati comuni di tutte le popolazioni viventi.

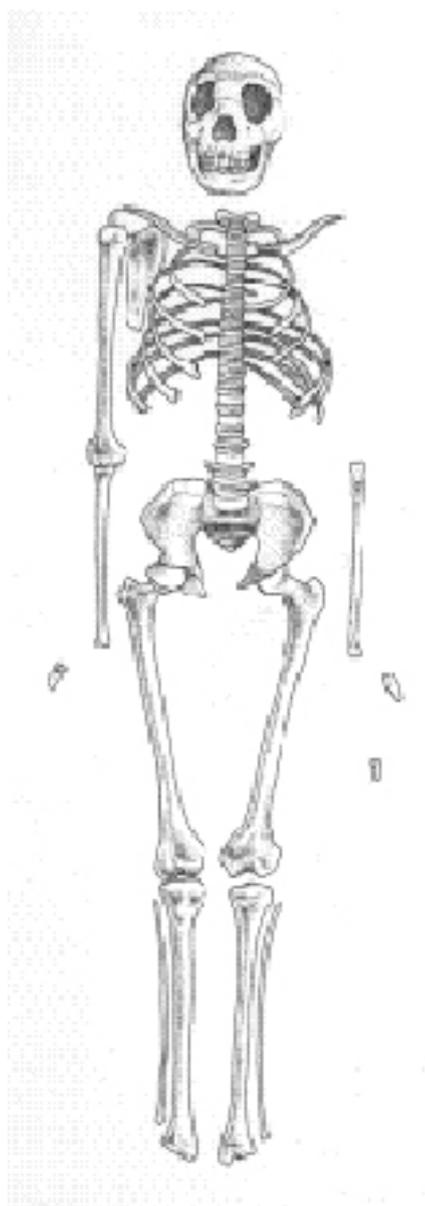
Uno scenario alternativo, noto come diffusione demica o modello africano di ibridazione e sostituzione (african hybridization and replacement model; Smith et al., 1989; Brauer, 1992), suggerisce che *H. sapiens* sia comparso inizialmente in Africa o in Medio Oriente, ma che poi si sia incrociato con *Homo sp. arcaico* piuttosto che averne rimpiazzato completamente le popolazioni nel resto del Vecchio Mondo. In altre parole, un certo grado di flusso genico o di mobilità delle popolazioni potrebbe aver caratterizzato le interazioni tra popolazioni durante l'espansione geografica di *H. sapiens* nel Pleistocene superiore. Tale scenario è estremamente difficile da verificare senza ulteriori accertamenti tassonomici. Tuttavia, se *Homo sp. arcaico* e il primo *H. sapiens* moderno erano conspecifici e si incrociavano tra loro, allora ci si dovrebbe aspettare di trovare dei fossili che combinino le caratteristiche peculiari dei tratti precedentemente descritti di entrambi i taxa: fino a oggi, nessun fossile con tali caratteristiche è mai stato rinvenuto o documentato, anche se tale possibilità richiede ulteriori ricerche.

Ricostruzione comportamentale

Postura e locomozione

Nessun elemento di scheletro postcraniale è direttamente associato con i reperti cranici di *H. rudolfensis*, lasciando senza risposta molte domande sulla taglia corporea, la locomozione e gli adattamenti posturali di questa specie. Tuttavia, alcuni grossi resti di ossa delle gambe, inclusi KNM-ER 813, 1472 e 1481A, contemporanei del cranio KNM-ER 1470, indicano la possibilità che *H. rudolfensis* possedesse uno scheletro postcraniale derivato del tipo Homo (Lieberman et al., 1996). Qualcosa di più si sa di *H. habilis* s.s. grazie al rinvenimento di uno scheletro assai frammentario, OH 62, nella gola di Olduvai (Johanson et al., 1987), di alcune ossa della mano associate a un teschio incompleto, OH 7, e di alcuni frammenti postcraniali isolati, incluso un piede quasi completo, OH 8. Tali resti suggeriscono che *H. habilis*, come *Australopithecus afarensis*, fosse un bipede eretto abituale, di bassa statura e piccola taglia corporea, di dimensioni analoghe allo scimpanzé (McHenry, 1992), che conservava una serie di adattamenti per la locomozione arboricola come lunghe braccia, gambe corte e ossa delle mani ricurve, per potersi muovere in modo efficiente sospeso ai rami (Susman e Stern, 1982).

I resti di scheletro postcraniale dei primi rappresentanti di *H. erectus* (*H. ergaster*) africano, e in particolare lo scheletro quasi completo di Nariokotome (Walker e Leakey, 1993), indicano senza ambiguità che questa specie rappresenta un chiaro mutamento verso una morfologia adatta alla locomozione più moderna ([fig. 11](#)).



H. erectus è il primo ominide che ha uno scheletro postcraniale in molti aspetti simile a quello di *H. sapiens* e che non presenta gli adattamenti per muoversi tra gli alberi descritti prima. Questa specie ha un torace più cilindrico, dita dei piedi e delle mani corte e diritte e una colonna vertebrale che si curva anteriormente nella regione toracica e posteriormente sul collo e sopra il bacino. Lo scheletro postcraniale di *H. erectus*, tuttavia, differisce da quello dell'uomo moderno in quanto presenta un bacino più stretto, un collo del femore più lungo e ossa degli arti più robuste con una ridotta cavità midollare (Ruff et al., 1993; Walker e Leakey, 1993). I crani di *Homo* più antichi mostrano una serie di adattamenti specifici per la corsa, compresi una accentuazione del canale semicircolare verticale dell'orecchio interno che aiuta a mantenere l'equilibrio in posizione verticale (Spoor et al., 1994), un legamento nucale che stabilizza la testa contro lo spostamento inerziale in avanti causato dalla corsa e un grande naso esterno che permette uno scambio efficiente di calore e umidità durante la respirazione (Franciscus e Trinkaus, 1988).

Dopo la dispersione iniziale degli ominidi fuori dall'Africa, cominciarono a emergere le differenze regionali nella forma del corpo caratteristiche delle popolazioni viventi. Queste variazioni di statura, dimensioni del tronco e proporzioni degli arti si possono facilmente interpretare in termini di meccanismi di termoregolazione che rendono gli individui adatti ai diversi regimi climatici (Ruff, 1994). I resti di scheletri postcraniali sono scarsamente rappresentati nei documenti fossili, fatta eccezione per gli ominidi europei del Pleistocene superiore, e quindi le generalizzazioni si devono ricavare da pochi reperti isolati. Lo scheletro di *H. erectus* (ergaster) di Nariokotome, di 1,6 milioni di anni fa, così come i fossili del Pleistocene medio di *Homo* sp. rinvenuti a Kabwe, presentano statura alta, tronco stretto e hanno lunghi segmenti degli arti distali caratteristici delle popolazioni moderne che vivono nelle regioni calde e secche dell'Africa equatoriale (Ruff, 1994). I primi abitanti dell'Europa, d'altra parte, hanno una forma del corpo più corta e più tozza, meno assottigliata, come è tipico delle popolazioni adattate ad ambienti caratterizzati da stagioni fredde. Ciò potrebbe essere vero per gli abitanti di mezzo milione di anni fa di Boxgrove, nella Gran Bretagna meridionale (Trinkaus et al., 1996), ed è sicuramente il caso dell'Uomo di Neandertal. Questi ominidi, che hanno vissuto nelle regioni periglaciali tra 200 e 30 mila anni fa, erano relativamente bassi di statura, ma avevano una corporatura massiccia, con un ampio tronco a forma di botte e arti spessi e muscolosi con segmenti distali corti (Holliday, 1995). Fisionomie simili si riscontrano nelle popolazioni artiche moderne, come gli eschimesi, e, in misura minore, in altre popolazioni viventi europee. L'Uomo di Neandertal della costa più calda del Mediterraneo, nel Vicino Oriente, aveva una fisionomia simile, sebbene con forme meno marcate. Sfortunatamente, l'anatomia postcraniale dell'*Homo* sp. arcaico dell'Asia è di fatto sconosciuta.

I resti di scheletro postcraniale dei primi umani moderni africani sono scarsi e finora non vi è nulla tra i reperti rinvenuti in siti quali Orno Kibish e Klasies River Mouth, che suggerisca che tali popolazioni fossero sostanzialmente differenti nella forma del corpo da quelle dei moderni africani. I primissimi umani moderni del Vicino Oriente e d'Europa, a differenza dell'Uomo di Neandertal di queste regioni, avevano proporzioni del corpo più simili a quelle delle popolazioni tropicali adattate al caldo e quindi statura maggiore, tronco stretto e lunghi segmenti distali degli arti. T. Holliday (1995) ha suggerito che tali cambiamenti indicano un aumento di flusso genico dalle regioni più calde, forse sotto forma di sostituzione di popolazioni, al momento della comparsa dell'uomo moderno al di fuori dell'Africa. Durante l'ultimo massimo glaciale (circa 18 ÷ 17 mila anni fa) le popolazioni europee moderne hanno evoluto nuovamente una forma corporea di tipo artico, adattata al freddo. Quindi le somiglianze fra la forma del corpo dell'Uomo di Neandertal e quella degli europei viventi potrebbero riflettere l'evoluzione parallela di un morfotipo artico in risposta a simili eventi climatici stressanti.

Uno scheletro quasi completo di *H. neanderthalensis* e alcuni resti di individui contemporanei rinvenuti al di fuori dell'Europa indicano che, fino a tempi relativamente recenti, tutti i taxa di *Homo* tardivo avevano uno scheletro robusto con spesse ossa piatte, grandi superfici articolari e siti di attacco dei muscoli grandi e resistenti. Tuttavia, poiché molte caratteristiche dello scheletro si adattano continuamente alle variazioni del carico meccanico abituale, aggiungendo o riassorbendo osso a seconda del bisogno, molto probabilmente tale robustezza riflette l'adattamento a elevati livelli di stress biomeccanico sullo scheletro, probabile conseguenza di alti livelli di mobilità e di lavoro faticoso (Ruff, 1992). In particolare, le analisi dei resti postcraniali indicano che sia l'Uomo di Neandertal sia i primi uomini moderni avevano gambe strutturalmente adatte ad alti livelli di carico, suggerendo un alto grado di mobilità (Ruff et al., 1993). La robustezza degli arti superiori, tuttavia, differisce tra *Homo* sp. arcaico e i primi *H. sapiens* (Churchill, 1994): *Homo* sp. arcaico possiede arti che tendono a essere più robusti. Tale contrasto suggerisce che si sia verificata una modificazione nella quantità di carico sugli arti superiori, forse in relazione a un cambiamento delle pratiche di

sussistenza al tempo della prima comparsa dell'uomo moderno. Tuttavia, sia i fossili umani arcaici sia quelli moderni sono caratterizzati da un alto livello di asimmetria bilaterale nella robustezza degli arti superiori (Trinkaus et al., 1994), che potrebbe riflettere l'uso di tecniche di caccia simili (per esempio, lance scagliate con un solo braccio) in entrambi questi gruppi. L'Uomo di Neandertal, inoltre, ha un'apertura nasale insolitamente ampia e una voluminosa cavità toracica, che potrebbero indicare una forte necessità respiratoria dovuta a elevati livelli di attività in ambienti freddi e secchi (Franciscus, 1989).

Tecnologia e sussistenza

Sebbene sia quasi certo che i primi ominidi, come gli scimpanzé, producessero e usassero strumenti di materiale deperibile come il legno, la più antica testimonianza della produzione di utensili duraturi in pietra viene dai siti archeologici dell'Africa orientale che risalgono approssimativamente a 2,6 milioni di anni fa. Tali strumenti, che vengono classificati come la prima variante dell'industria olduvaiana del Paleolitico inferiore, consistono in semplici ciottoli scheggiati dai quali, per percussione, venivano rimosse una o più schegge per creare un bordo tagliente. I nuclei così ottenuti e le schegge rimosse venivano inizialmente usati per tagliare materiali vegetali e per scarnificare carcasse di animali (Toth, 1987; Blumenschine et al., 1994). Non ci sono al momento prove certe su chi realizzò i primi strumenti o con quale frequenza questi venissero utilizzati; si presume che venissero fabbricati da *H. habilis* o da *H. rudolfensis*, ma forse anche dai robusti australopitecini, presenti contemporaneamente in Africa orientale (Susman, 1988). L'industria olduvaiana è stata rinvenuta in numerosi siti dell'Africa orientale e meridionale e risale a più di 1,7 milioni di anni fa, quando comparvero per la prima volta due nuove industrie del Paleolitico inferiore, quasi contemporaneamente all'evoluzione di *H. erectus* (ergaster). La più famosa di queste, l'industria acheuleana, è caratterizzata dalla produzione di asce a mano simmetriche, in cui numerose schegge venivano staccate da un nucleo per creare un grande strumento bifacciale, e le numerose piccole schegge taglienti rimosse costituivano a loro volta degli strumenti. Siti acheuleani sono stati rinvenuti soltanto in Africa, Europa e Medio Oriente e non sono presenti in Asia orientale. Un'altra industria del Paleolitico inferiore - conosciuta in Africa come industria olduvaiana evoluta, in Asia come industria del chopper-chopping tool e in Europa da varianti regionali quali industria clactoniana e industria tayaziana - è all'incirca contemporanea all'acheuleana, ma non produceva le asce a mano. Industrie non acheuleane del Paleolitico inferiore sono state trovate in gran parte del Vecchio Mondo, compresa l'Asia orientale ([tab. 2](#)).

tabella 2

Industrie litiche

PERIODO / INDUSTRIA	DATAZIONE (anni)	DISTRIBUZIONE	OMINIDI ASSOCIATI
Paleolitico inferiore			
olduvaiana	2,6 ÷ 1,8 milioni	Africa	<i>A. boisei</i> , <i>A. robustus</i> <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i>
olduvaiana evoluta	1,8 ÷ 0,2 milioni	Vecchio Mondo	<i>H. ergaster</i> , <i>H. erectus</i>
<i>chopper-chopping tool</i> acheuleana	1,7 milioni	Africa, Europa	<i>H. ergaster</i> , <i>H. erectus</i>
Paleolitico medio	200 ÷ 50 mila	Vecchio Mondo	<i>Homo</i> arcaico, <i>H. sapiens</i>
Paleolitico superiore	50 ÷ 10 mila	Vecchio Mondo Nuovo Mondo	<i>Homo sp.</i> arcaico <i>H. sapiens</i>

I pochi resti archeologici del Paleolitico inferiore associati ai primi Homo non forniscono indicazioni su un grado di complessità cognitiva e tecnologica paragonabile a quello raggiunto successivamente nel Paleolitico medio e superiore. Durante il periodo di Olduvai molto, se non tutto, l'approvvigionamento di carne derivava probabilmente dalla scarnificazione delle carcasse di animali piuttosto che dalla caccia (Blumenschine e Cavallo, 1992) ed è probabile che la dieta di *H. rudolfensis* e di *H. habilis* fosse in gran parte vegetariana. Sebbene esistano alcune testimonianze di attività di caccia da parte di *H. erectus* durante l'Acheuleano e l'Olduvaiano avanzato, cibarsi delle carcasse di animali potrebbe aver costituito ancora una strategia importante per l'acquisizione di proteine animali. La tecnica di caccia durante il Paleolitico inferiore era semplice e gli strumenti di pietra erano probabilmente usati più per macellare le carcasse che per cacciare. Testimonianze sull'uso e il controllo del fuoco da parte di *H. erectus* potrebbero essere quelle di Zhoukoudian in Cina, 500 mila anni fa, di Terra Amata in Francia, circa 400 mila anni fa, e forse dell'Africa meridionale, 1,6 milioni di anni fa. Le ipotesi sulle capacità linguistiche e cognitive delle specie più antiche di Homo sono molto speculative e difficilmente verificabili.

Tra 200 e 130 mila anni fa in Africa, Asia occidentale ed Europa, le industrie del Paleolitico inferiore aprirono la via alle strumentazioni, in qualche modo più sofisticate, del Paleolitico medio. La natura di tale evoluzione nell'Asia orientale è scarsamente documentata e datata. Denominate industria musteriana in Europa, industria levalloisiana-musteriana nel Vicino Oriente ed età della Pietra media in Africa, queste industrie del Paleolitico medio, sebbene diversificate, presentano un maggior numero di strumenti di diverso tipo e mostrano una tecnologia più avanzata rispetto a quelle precedenti. Tali innovazioni, che compaiono in molti siti a partire da 400 mila anni fa ma che diventano sempre più frequenti nel Paleolitico medio, includono l'uso diretto di un percussore più morbido per rimuovere schegge dai nuclei e l'uso di questi per produrre schegge di forma e dimensione predeterminate. Gli utensili del Paleolitico medio sono associati a *Homo sp.* arcaico in molte regioni, ma erano prodotti anche dai primi umani moderni in Africa e nel Vicino Oriente.

Molti degli utensili del Paleolitico medio, come coltelli, punte e raschiatoi, servivano probabilmente per procacciarsi e lavorare le risorse animali, come la carne e le pelli (Shea, 1989). Tuttavia, l'abilità nella caccia della gente del Paleolitico medio resta un problema dibattuto. Le rappresentazioni di

parti di animali nel Musteriano, le associazioni faunistiche dell'età della Pietra media e le ossa lavorate dall'uomo (ossa con segni di taglio), che presentano ferite causate da carnivori, hanno indotto L. Binford (1984, 1985 e 1989) a supporre che il cibarsi delle carcasse, in particolare di animali di grossa taglia, fosse una componente importante nell'approvvigionamento di carne da parte degli umani del Paleolitico medio. Binford riconosce la possibile esistenza di battute di caccia regolari su piccola e media scala nel Paleolitico medio, ma sostiene che gli umani arcaici o addirittura anche quelli moderni potrebbero non aver avuto la raffinatezza comportamentale e tecnologica sufficiente per cacciare regolarmente parecchi tipi di prede. Siti musteriani in alcune regioni d'Europa mettono in evidenza l'esistenza di un tipo di caccia focalizzata su un solo animale, indicando così la mancanza di battute di caccia cooperative e uccisioni di massa. Ciò potrebbe riflettere l'uso di pratiche di caccia opportunistiche (Freeman, 1973; Binford, 1982; Straus e Clark, 1986). Tali argomenti hanno dato luogo a una visione generale dello stile di vita dell'uomo arcaico che appare poco razionale e privo di un comportamento tattico ben pianificato e di attenzioni durature alle tecnologie per la sussistenza (Binford, 1989).

Un comportamento propriamente razionale di ricerca del cibo, quindi, potrebbe essere una caratteristica dell'uomo pienamente moderno, emersa con il moderno *H. sapiens*, se non più tardi (Binford, 1985). Le differenze nella capacità di procurarsi le risorse e nel tempo dedicato al lavoro per la sussistenza, potrebbero spiegare la differente robustezza degli arti superiori nell'uomo arcaico e in quello moderno. È importante notare, tuttavia, che esistono numerose argomentazioni a sostegno della scarsa differenza tra l'organizzazione per la sussistenza e il comportamento di caccia durante il periodo che va dal Paleolitico medio a quello superiore (Chase, 1986, 1988 e 1989; Farizye David, 1989; Patou, 1989). Gli studi di A. Jelinek e collaboratori (1989) hanno evidenziato alcune testimonianze che si pensa rappresentino uccisioni di massa nel Musteriano francese. Vi sono anche delle prove che, in alcune regioni dell'Italia centrale, una riduzione nella frequenza dell'abitudine di cibarsi delle carcasse e un intensificarsi del comportamento di caccia (Stiner, 1994; Stiner e Kuhn, 1992) si siano verificati durante il Musteriano piuttosto che durante la transizione tra il Paleolitico medio e quello superiore. A tutt'oggi, la natura del comportamento di sussistenza nel Paleolitico medio rimane oscura.

I comportamenti simbolici sembrano essere poco sviluppati nel Paleolitico medio. Forse l'Uomo di Neandertal seppelliva alcuni, ma non la maggior parte, dei morti e non è certo in che misura i suoi contemporanei fuori dall'Europa facessero lo stesso, anzi tale pratica sembra per loro ancora meno frequente. Le forme di espressione artistica non sono molto frequenti e non è affatto noto fino a che punto questi ominidi usassero una forma di linguaggio articolata.

Tra 45 e 30 mila anni fa, le industrie del Paleolitico medio vennero sostituite da quelle del Paleolitico superiore (tarda età della Pietra in Africa) che presentano una varietà maggiore di tipi di utensili, una accresciuta produzione di lame finemente lavorate e un incremento nella lavorazione di prodotti in osso e corno. Mentre una delle prime industrie del Paleolitico superiore, l'industria castelperroniana nel sud-ovest della Francia, è associata con l'Uomo di Neandertal, molti dei siti del Paleolitico superiore sono associati esclusivamente con resti di *H. sapiens* moderno. Altri cambiamenti nel Paleolitico superiore includono la comparsa di un numero crescente di armi sofisticate e diverse per la caccia e di oggetti elaborati che servivano come ornamenti personali e artistici.

Conclusioni

Il genere *Homo* si è evoluto come parte di un generale evento di radiazione degli ominidi alla fine del Pliocene. Le prime specie di *Homo*, compresi *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster* e *H. erectus*, sono

tipicamente, ma non sempre, caratterizzate da un cervello più grande in rapporto alle dimensioni del corpo, una faccia piccola e una serie di adattamenti per la locomozione bipede. Presumibilmente, alcuni di tali adattamenti permisero a *H. erectus* (forse *H. ergaster*) di migrare fuori dall'Africa, attraverso il Vecchio Mondo, e colonizzare gli habitat temperati. Eventi evolutivi successivi diedero luogo a una varietà di taxa con cervello di dimensioni maggiori, attualmente raggruppati sotto il nome di *Homo sp. indet. arcaico*, del quale la tassonomia e le relazioni evolutive restano oscure e ampiamente dibattute. Testimonianze fossili e testimonianze genetiche indicano che a un certo punto, tra 100 e 200 mila anni fa, in Africa o in Medio Oriente si è evoluto il moderno *H. sapiens*, che ha sostituito in gran parte i taxa di *Homo* preesistenti con tempi diversi in luoghi diversi. Questi uomini moderni hanno una configurazione craniofaciale particolare che non è correlata alle dimensioni del cervello, ma che potrebbe invece essere correlata ad alcuni adattamenti dovuti ai cambiamenti nella dieta e nello stile di vita, o alla produzione del linguaggio. Le testimonianze archeologiche delle variazioni comportamentali hanno scarsissime relazioni con i dati paleontologici.

Forse le due domande più interessanti al centro delle teorie sull'evoluzione del genere *Homo* sono il modo e le ragioni per cui il moderno *H. sapiens* ha rimpiazzato le popolazioni contemporanee di *Homo* arcaico come l'Uomo di Neandertal, e quanto tali eventi evolutivi sono in relazione con l'origine delle popolazioni moderne. Attualmente, la maggior parte dei fossili e dei dati genetici indicano che gli umani moderni si sono evoluti abbastanza recentemente e che le piccole differenze genetiche e morfologiche che si riscontrano tra le popolazioni viventi sono il risultato di eventi molto recenti, forse meno di 50 mila anni nella maggior parte del mondo. Tuttavia, per una soluzione più soddisfacente di questo problema è necessario un approccio più approfondito, che risolva i problemi tassonomici e filogenetici legati alla grande diversità morfologica tra le specie del genere *Homo*. I tentativi di distinguere i differenti taxa del genere *Homo* esclusivamente sulla base della variabilità morfologica si sono rivelati in gran parte inutili, perché solo una piccola parte dei caratteri conservati nei resti fossili fornisce informazioni accurate sulle relazioni progenitore/discendente in taxa strettamente correlati. È probabile che un approccio maggiormente basato su aspetti dello sviluppo sia in grado di offrire migliori contributi, aiutando a distinguere i caratteri che sono il risultato di stimoli genetici da quelli che non lo sono.

Lo studio della filogenesi delle specie umane rimane alle frontiere della biologia perché le domande che essa pone vanno al di là dell'attuale capacità esplicativa dei nostri dati, pur rivestendo un grande significato. La risoluzione delle relazioni evolutive tra le popolazioni umane viventi è cruciale per la comprensione dei dati sulla variabilità genetica umana che si stanno velocemente accumulando (per esempio, con il Progetto Genoma Umano), così come per la comprensione del modo in cui operano i processi evolutivi in animali culturali altamente dispersi e complessi dal punto di vista comportamentale. I paleontologi che studiano gli ominidi necessitano non solo di fossili più completi dal mondo intero, ma anche di integrare le tradizionali analisi morfologiche e metriche di tali fossili con studi funzionali e sullo sviluppo degli scheletri in taxa viventi. Inoltre, servono tecniche migliori per distinguere con precisione i taxa degli ominidi fossili in quanto molte, se non tutte, le controversie sulla recente evoluzione umana si fondano principalmente su questioni tassonomiche basilari. Lo studio di chi siamo e di come ci siamo evoluti resta una delle grandi sfide della biologia.

Le origini dell'uomo e l'evoluzione dei primi ominidi

Frontiere della Vita (1998)

di **Donald C. Johanson***

* Institute of Human Origins and Department of Anthropology Arizona State University Tempe, Arizona, USA

Le origini dell'uomo e l'evoluzione dei primi ominidi

Sebbene le forme mioceniche ancestrali siano poco note rispetto agli australopitecini, è stata attualmente documentata la comparsa dei primi ominidi, risalente ad almeno 4,5 milioni di anni fa, con i fossili di *Ardipithecus ramidus*; inoltre la loro diffusione geografica si è rivelata maggiore di quanto supposto in precedenza. Man mano che tra gli ominidi primitivi viene riconosciuta una diversità specifica più ampia, sia negli australopitecini sia nel genere *Homo*, il quadro delle relazioni evolutive appare sempre più complesso. Inoltre, sia la concentrazione delle ricerche sul rinvenimento e l'analisi degli australopitecini sia la scarsità generale di esemplari fossili appartenenti al genere *Homo* ostacolano la comprensione delle origini e della diversificazione del genere a cui apparteniamo. Per una chiarificazione dell'evoluzione dei primi ominidi è necessario il rinvenimento di ulteriori esemplari fossili ma forse, e soprattutto, è necessaria l'applicazione di più sofisticati metodi di analisi filogenetica e sistematica.

Il concetto di specie nella famiglia

Hominidae La famiglia dell'uomo, designata in zoologia con il nome *Hominidae*, comprende tutte le specie bipedi di *Primates*, viventi o estinte, che si sono differenziate a partire dalla loro separazione da un antenato comune con le scimmie antropoidi africane, in una data compresa tra 6 e 10 milioni di anni fa. La famiglia comprende due generi ben conosciuti, *Homo* e *Australopithecus*, e forse un terzo, *Ardipithecus*. Mentre la maggior parte dei ricercatori concorda nel riconoscere due o tre distinti generi di ominidi, non si può dire lo stesso per la collocazione tassonomica delle specie di ominidi estinte. Poiché il concetto biologico definisce la specie come un gruppo di organismi riproduttivamente isolato rispetto ad altri gruppi simili, come possiamo identificare le specie fossili, dal momento che non potremo mai conoscerne i comportamenti riproduttivi? Come principio generale, ci si riferisce a specie attuali di *Primates*, di cui è nota l'appartenenza a gruppi riproduttivi isolati, per stabilire l'intervallo di variabilità di specifici caratteri morfologici dello scheletro. Questo criterio è poi applicato a insiemi di fossili: se l'intervallo di variabilità dei caratteri morfologici di un campione fossile è uguale o minore a quello di una specie vivente, è meglio collocare i fossili in un'unica specie; se invece si riscontra nell'insieme dei fossili un'ampia variabilità che permette una suddivisione del campione in tipi morfologici differenti, allora tali fossili appartengono probabilmente a più specie.

Valutare il significato delle differenze morfologiche non è sempre semplice e in paleoantropologia rimane intensa la controversia riguardo al numero di specie di ominidi esistite. Per decidere in modo documentato circa il numero di specie nei resti fossili è essenziale possedere una vasta conoscenza della variazione interna a ogni specie vivente e di quella delle specie tra loro. Le specie costituiscono gli elementi fondamentali della classificazione, sono entità reali e distinte in natura; è quindi di estrema importanza un'accurata ricognizione delle paleospecie nella ricostruzione storica dell'evoluzione. La paleoantropologia è stata per molti versi influenzata da due scuole di

denominazione delle specie: gli splitters (gli 'spaccacapelli') e i lumpers (gli 'ammucchiatori'). Gli splitters danno un eccessivo rilievo a tratti morfologici minori, creando perciò troppe specie. I lumpers, d'altro canto, tendono a trascurare le differenze meno importanti; di conseguenza concepiscono un numero troppo basso di specie fossili. Se la verità, molto probabilmente, sta nel mezzo o quasi, recenti considerazioni suggeriscono, per una serie di ragioni, che il numero delle specie di ominidi sarà sempre sotto stimato (Tattersall, 1992).

Innanzitutto i campioni fossili sono frammentari, quindi si può semplicemente non disporre di prove sufficienti per definire una nuova specie. In secondo luogo, gli osservatori possono differire sensibilmente nell'interpretazione del significato dei tratti anatomici per definire le specie. In terzo luogo, e soprattutto, studi di vasta portata sui gruppi superstiti di Primati, quali i lemuri, suggeriscono che la correlazione tra specie e morfologia scheletrica è limitata. Specie di lemuri facilmente distinte in base al comportamento, al colore della pelle e del pelo e così via, presentano differenze scheletriche di scarsa entità; perciò, se calcolato unicamente sulla base delle ossa fossili (il comportamento e le parti molli non fossilizzano), il numero delle specie di lemuri risulterebbe sempre sotto stimato e ciò costituisce un problema serio per chi si occupa di paleospecie.

L'evoluzione degli ominidi non si differenzia da quella di altri organismi. La divergenza e la ramificazione sembrerebbero la regola e quanti più ominidi si troveranno, tanto più l'albero diverrà intricato. Da un punto di vista teorico, poiché il mutamento morfologico e la speciazione non vanno necessariamente di pari passo, è più che probabile che alcune specie restino non identificate. Anche se non si saprà mai esattamente quante specie di ominidi siano esistite, l'avanzamento della conoscenza dei principi evolutivi e della variazione anatomica permette ora di discutere e interpretare i taxa dei fossili di ominidi entro un quadro razionale (Kimbel e Martin, 1993).

Gli australopitecini e gli inizi del Miocene

Il nome del genere *Australopithecus*, inizialmente coniato da R.A. Dart, un anatomista dell'università Witwatersrand di Johannesburg, nel 1925, combina il vocabolo latino *australis*, che significa 'meridionale', con quello greco per 'scimmia', *pithekos*. Sebbene *Australopithecus* non sia una scimmia, né sia confinato all'Africa australe, il Codice internazionale di nomenclatura zoologica, che riconosce questa denominazione seppur imprecisa come una designazione generica valida, garantisce la continuità d'uso di questo nome (Meikle e Parker, 1994).

Tutte le specie di *Australopithecus* sono qui collettivamente designate come australopitecini. Il termine formale *Australopithecinae*, una sottofamiglia distinta nella gerarchia linneana, fu proposto nel 1939 da W.K. Gregory e H. Hellmann per distinguere tale gruppo dalle specie più tarde di *Homo* alle quali era stato a volte attribuito il rango di sotto famiglia degli *Homininae*. In considerazione del fatto che queste distinzioni a livello di sotto famiglia non sono universalmente accolte, per comodità e semplicità d'esposizione qui si userà, per riferirsi alle specie di *Australopithecus*, il termine informale di australopitecini.

I resti dei più antichi ominidi, oggetto di questo saggio, sono stati trovati in Africa e si situano lungo un intervallo geologico che va approssimativamente da 4 a 1 milione di anni fa (qui indicato come periodo plio-pleistocenico). Attualmente si riconoscono sette specie distinte di *Australopithecus*: *anamensis*, *afarensis*, *africanus*, *aethiopicus*, *boisei*, *robustus* e *bahrelghazali*. Gli australopitecini avevano un cervello relativamente piccolo, presentavano dimorfismo sessuale e denti grossi dallo smalto spesso, presumibilmente non fabbricavano utensili in pietra ed erano bipedi. A eccezione di un esemplare trovato a Koro Toro (Ciad), *A. bahrelghazali* (Brunet et al., 1996), tutti gli

australopitecini sono stati scoperti in due principali regioni geografiche: l'Africa orientale, prevalentemente in siti associati alla Rift Valley, e l'Africa meridionale, in caverne dolomitiche ([fig. 2](#)).

Per quanto un numero crescente di ritrovamenti di australopitecini fornisca conoscenze sempre più approfondite sull'adattamento, lo stile di vita, la diversità tassonomica e l'anatomia di questi primi ominidi, si è ancora ben lungi dal comprenderne le esatte origini nel Miocene. La radiazione evolutiva delle scimmie del Miocene (avvenuta da 5 a 20 milioni di anni fa) costituisce senza dubbio la sorgente da cui scaturiscono gli ominidi e le scimmie antropoidi attuali. Tuttavia, le lacune della documentazione paleontologica, specie nel tardo Miocene (da 5 a 11 milioni di anni fa), ci impediscono di individuare precise relazioni evolutive tra le scimmie antropoidi del Miocene da un lato e gli ominidi e le scimmie antropoidi africane dall'altro (Pilbeam, 1996).

La ricerca di un antenato comune agli ominidi e alle scimmie africane viventi resta una delle maggiori sfide per la ricerca paleoantropologica; ogni indizio tende tuttavia a suggerire che tale creatura fosse una scimmia indifferenziata, forse simile allo scimpanzé (Pilbeam, 1996). I più antichi ominidi avrebbero quindi un aspetto più somigliante alle scimmie antropomorfe rispetto agli ominidi successivi. Ovviamente, quando i resti fossili diverranno ancor più completi, si potrà arrivare a un punto della loro storia evolutiva, immediatamente successivo alla divergenza tra le scimmie e gli ominidi, in cui risulterà difficile separarli; per il momento, ciò non è ancora possibile.

Negli anni Settanta e Ottanta era ampiamente accettato che *Ramapithecus* del Miocene indiano e pakistano e la sua controparte africana, *Kenyapithecus*, rappresentassero gli ominidi più antichi. Caratteri quali lo spesso smalto dei denti, le dimensioni ridotte dei canini, una presunta arcata dentaria parabolica (in seguito dimostratasi frutto di una erronea ricostruzione), la faccia corta e via dicendo, erano paragonati ai tratti di *Australopithecus*. Risalente a circa 12÷14 milioni di anni fa, *Ramapithecus/Kenyapithecus* fu ben presto accolto come un protoominide, coerentemente con la visione, da molti condivisa, secondo la quale scimmie e ominidi si sarebbero separati 15÷20 milioni di anni fa.

L'acceso dibattito sulla posizione evolutiva di questo taxon giunse a una conclusione con la scoperta, avvenuta nel 1981 in Pakistan, di una faccia quasi completa di *Ramapithecus*, ora ampiamente riconosciuto (Pilbeam, 1982) come appartenente al genere *Sivapithecus*. Dal momento che questo esemplare presenta un insieme di caratteri craniali comuni agli oranghi, *Ramapithecus* (*Sivapithecus*) è ora considerato un progenitore di queste scimmie antropoidi odierne.

Gli sviluppi dell'antropologia molecolare, tra cui le ricerche sulle proteine del sangue e, più specificamente, le comparazioni tra il DNA delle scimmie e quello dell'uomo, dimostrano un incredibile grado di similarità tra gli uomini d'oggi e le scimmie antropoidi africane, in particolare gli scimpanzé (Sarich, 1992). Una implicazione fondamentale di questi studi è che l'antenato comune sia molto più recente, forse tra 6 e 10 milioni di anni fa, ma questa creatura ancora elude i cacciatori di fossili.

È interessante osservare in proposito che durante il Miocene, la cosiddetta Età delle Scimmie, queste Cercopithecoideae erano relativamente rare di numero e scarsamente diversificate. Grosso modo 10 milioni di anni fa le scimmie subirono una radiazione adattativa, forse in risposta alla generale tendenza di un abbassamento della temperatura e un'aridificazione, che produsse ambienti come boschi e savane meno attraenti per loro, adattate meglio a climi più caldi e umidi come le folte foreste tropicali. Le scimmie cominciarono dunque a proliferare, forse grazie all'alto livello di

flessibilità comportamentale, alla maggiore tolleranza ambientale e a certe preferenze alimentari. La capacità di mangiare e digerire foglie e frutti acerbi può aver dato loro un vantaggio sulle scimmie antropoidi, che basavano la loro dieta su frutti più maturi. Inoltre, le scimmie si riproducono assai più rapidamente e ciò può aver determinato il loro vantaggio demografico rispetto alle scimmie antropoidi, che si riproducono più lentamente. È da notare che questa tendenza al declino delle scimmie antropoidi persiste ancora oggi quando le specie esistenti si vengono a trovare in aree sempre più ristrette. La sola scimmia che continua a prosperare è la 'Scimmia Nuda', o 'Scimmia Bipede', ovvero - come siamo stati talvolta chiamati - la 'Terza Scimmia'.

Gli australopitecini dell'Africa meridionale

L'annuncio di Dart del ritrovamento di *Australopithecus africanus* ('la scimmia meridionale d'Africa'), nel 1925, fornì una sorprendente conferma a quanto predetto da Charles Darwin nel 1871, e cioè che i nostri antenati più lontani si sarebbero probabilmente trovati in Africa, poiché in quel continente abitano i nostri parenti più prossimi, gli scimpanzé e i gorilla.

Un esemplare immaturo, forse al di sotto di cinque anni d'età alla morte, il fossile di Taung, dal cervello relativamente piccolo (405 cm) suscitò una particolare attenzione per la posizione del foro occipitale. Nei quadrupedi questo foro è collocato verso la parte posteriore del cranio, ma nei bipedi, come nell'esemplare di Taung, è collocato sotto la scatola cranica. Il 'Bambino di Taung', bipede, era perciò un ominide. In Inghilterra il singolo reperto di Dart non convinse gli scienziati, affascinati da una visione eurocentrica delle origini umane sorretta dal cranio di Piltdown, più tardi rivelatosi uno dei più fortunati falsi scientifici. Alcuni studiosi europei dubitarono della legittimità di usare un esemplare immaturo per istituire una nuova specie e si spinsero fino al punto di ipotizzare che se l'individuo di Taung avesse raggiunto la maturità, esso si sarebbe evoluto in una scimmia.

La scoperta dei ricchi depositi fossiliferi nelle caverne dei siti di Makapansgat (a partire dal 1948) e Sterkfontein (a partire dal 1936), nella regione sudafricana del Transvaal, fornì numerosi esemplari adulti di *A. africanus*, confermando la concezione di Dart, secondo il quale queste creature erano veri ominidi e non scimmie antropomorfe fossili. Un'ulteriore comprensione della differenziazione degli australopitecini si ebbe con la scoperta di esemplari fossili di ominidi nelle caverne di due altri siti, Kromdraai (dal 1938) e Swartkrans (dal 1948), sempre nella regione del Transvaal. Gli ominidi di questi ultimi due siti erano di costituzione più robusta, con creste variamente sviluppate sul cranio e poderose mascelle con molari e premolari massivi. L'appellativo iniziale di *Paranthropus robustus*, conferito a questi ominidi da R. Broom, è ancora utilizzato da alcuni ricercatori, anche se la maggior parte di essi vi si riferisce con il nome di *Australopithecus robustus*.

I nostri antenati australopitecini non occupavano in realtà le caverne dei siti del Transvaal. Le loro ossa, come quelle di altri animali, caddero nelle caverne sotterranee attraverso qualche orifizio e vi si accumularono naturalmente. La formazione di breccie ossifere nelle caverne si protrasse per un lungo periodo di tempo, attraverso un insieme molto complesso di processi geologici che rendono difficile l'interpretazione della stratigrafia delle caverne. L'attribuzione cronostatigrafica degli ominidi si rivelò difficoltosa a causa della carenza di sedimenti adatti, come le ceneri vulcaniche, al fine di ottenere datazioni assolute dei depositi delle caverne.

Una cronologia locale per i depositi che contengono australopitecini è stata ottenuta usando una forma di datazione relativa. Essa si basa sull'assunto che i siti più antichi presentano una percentuale maggiore di animali estinti e una minor frequenza di forme viventi, mentre una relazione inversa caratterizza i siti più recenti. Applicando questo principio, i siti - dal più antico al più giovane -

risultano così ordinati: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai e Swartkrans. Una conclusione che può essere tratta da questa sequenza è che *A. africanus* è più antico di *A. robustus*. Comparando le specie animali trovate nei siti del Transvaal con quelle dei siti dell' Africa orientale, datati con prove radiometriche, si possono ottenere età geologiche approssimative per i depositi di australopitecini. Le stime d'età biostratigrafiche, che generalmente confermano la sequenza relativa presentata sopra, sono: Makapansgat, 2,8 milioni di anni; Sterkfontein, 2,5 milioni di anni; Taung, 2,3 milioni di anni; Kromdraai e Swartkrans, da 1,8 a 1 milione di anni fa (Delson, 1988).

Nonostante le peculiarità del deposito e la mancanza di una datazione geologica precisa, i siti del Sudafrica hanno fornito un vasto insieme di fossili di australopitecini, rappresentativi di quasi tutte le parti dello scheletro. Collezioni complessive di circa 300 esemplari a Swartkrans e di quasi 400 a Sterkfontein collocano gli australopitecini sudafricani tra le specie di ominidi fossili meglio rappresentate.

Sebbene erroneamente, le due specie sudafricane sono talvolta indicate come 'gracile' (*A. africanus*) e 'robusta' (*A. robustus*). Come taglia fisica esse non erano probabilmente molto differenti (in media, entrambe pesavano 36 kg e misuravano 1,2 m in altezza), così che i termini 'gracile' e 'robusto' non si riferiscono in realtà che allo sviluppo delle mascelle e alle dimensioni dei denti (McHenry, 1992). Sotto molti aspetti questi due taxa rappresentano delle variazioni sul tema; tuttavia numerosi tratti anatomici, specie nel cranio, li rendono facilmente distinguibili l'uno dall'altro. In generale, il cranio di *A. africanus* manca di creste ectocraniche pronunciate, mentre in *A. robustus* spesso sono presenti strutture che, in alcuni casi, si sviluppano a formare creste cervi cali e sagittali, segno di un grosso sviluppo della muscolatura masticatoria e nucale. In visione laterale, i crani 'robusti' hanno una fronte molto bassa e una faccia piatta. Gli zigomi, prominenti, nascondono l'area nasale accentuando la topografia 'a scodella' dello scheletro facciale. Al contrario, le forme 'gracili' presentano una fronte leggermente 'a duomo'; l'osso alveolare sporgente conferisce alla faccia un profilo più prognato. I 'robusti' si distinguono, inoltre, per le mascelle dalla costituzione più pesante e in particolare per le mandibole marcatamente voluminose. Sebbene vi sia qualche sovrapposizione tra le due specie riguardo alle dimensioni dei denti, gli australopitecini 'robusti' hanno molari e premolari molto grossi. Essi sono ancora caratterizzati da incisivi e canini relativamente piccoli a confronto con i grossi denti posteriori, mentre queste due serie di denti sono più armoniosamente proporzionate negli australopitecini 'gracili'.

Se, in base all'usura dei denti, entrambe le specie del Sudafrica erano verosimilmente vegetariane, la costituzione più pesante del cranio nelle forme 'robuste' suggerisce che queste avessero una considerevole potenza masticatoria. Forse *A. robustus* fu un vegetariano più tardo e più specializzato, che consumava grandi quantitativi di cibo coriaceo e di bassa qualità. Le superfici occlusive dei denti posteriori nei 'robusti' mostrano un'alta frequenza di infossature e scalfitture profonde, il che implica che la loro dieta conteneva una notevole quantità di graniglia (Grine, 1988). Tranne alcuni arte fatti in osso levigato, rinvenuti a Swartkrans e probabilmente usati per scavare tuberi e radici, vi sono poche prove dell'uso di utensili da parte degli australopitecini. Dart suggerì che certe ossa lunghe, mandibole di antilopi e coma venissero usati come attrezzi e armi dagli ominidi di Makapansgat. Si ritiene ora che la presunta 'cultura osteodontocheratica' (dell' osso, del dente, del como) altro non sia che un accumulo naturale, prodotto da iene, istrice e leopardi (Brain, 1981).

Le testimonianze attuali suggeriscono che *A. africanus* e *A. robustus* furono confinati al Sudafrica; l'estensione della loro migrazione verso nord è sconosciuta. Tuttavia, è significativo che nessuna di queste specie sia stata riportata alla luce nei siti ricchi di ominidi dell'Africa orientale.

La scienza paleoantropologica

La scoperta degli ominidi del periodo plio-pleistocenico in Sudafrica fu determinante fino al 1959, quando una singola scoperta nella gola di Olduvai, in Tanzania settentrionale, bastò a indirizzare l'attenzione degli antropologi verso la Rift Valley africana. Dopo decenni di laboriose ricerche effettuate a Olduvai, il 17 luglio 1959 M. Leakey trovò sul fianco di una collina un cranio parzialmente esposto dall'erosione superficiale. Inizialmente chiamato *Zinjanthropus boisei* (Zinj è un antico nome arabo per indicare l'Africa orientale e C. Boisei era un benefattore), l'australopitecino 'iperrobusto', dalla pronunciata cresta sagittale, dalla grande faccia concava, dagli enormi molari atti a frantumare e tritare, inaugurò una nuova epoca degli studi sull'evoluzione umana (Tobias, 1968).

Lo 'Zinj' stimolò lo studio approfondito di una singola località (la gola di Olduvai); ciò portò alla realizzazione di un nuovo approccio che integrava le competenze di discipline diverse in uno studio strategico, specificamente rivolto a ottenere una conoscenza per quanto possibile estesa delle origini dell'uomo. Questo impegno multidisciplinare è formalmente chiamato 'paleoantropologia'. Incorporando un insieme di discipline diverse, quest'ultima si spinge oltre le normali esplorazioni e scoperte per adottare un approccio attentamente articolato e mirato, al fine di rispondere alle domande sul passato evolutivo dell'uomo.

La maggior parte dei fossili trovati in Africa orientale è strettamente legata alla Rift Valley, che presenta straordinarie associazioni tra i fossili e gli strati sedimentari in cui questi si depositarono, fossilizzarono e infine vennero scavati, o portati alla luce dall'erosione. Nella Rift Valley il ricco contesto geologico degli ominidi fossili e della fauna che li accompagna consente datazioni geologiche precise, che a loro volta permettono una calibratura degli eventi evolutivi del passato. Inoltre, la conoscenza del contesto geologico aumenta notevolmente la comprensione dei paleoambienti in cui i nostri antenati vissero, morirono e si fossilizzarono. Il contesto geologico dei siti dell'Africa orientale contrasta fortemente con quello dei siti di australopitecini sudafricani, dove è meno facile ricavare informazioni sulla cronologia, le associazioni e i paleoambienti. Sin dagli anni Cinquanta la 'Nuova Paleoantropologia' (Johanson, 1996) è divenuta più sofisticata sia sul campo, sia in laboratorio. Si distinguono per la cruciale importanza del loro contributo innovativo la Orno Research Expedition nell'Etioopia meridionale, ancora in corso, le investigazioni attorno al Lago Turkana (Coppens et al., 1976), lo Hadar Research Project (Johanson, 1996) e il Middle Awash Group (White et al., 1994). Questi progetti principali, iniziati verso la fine degli anni Sessanta, posero le fondamenta dell'approccio metodologico e teorico che oggi sono alla base della paleoantropologia.

Specialisti di scienze biologiche e della terra, sotto la direzione di un paleoantropologo, lavorano in modo integrato per ricavare dal passato il maggior quantitativo possibile di informazioni. I palinologi, estraendo granuli di polline fossile dagli strati antichi, forniscono conoscenze sulle associazioni vegetali del passato. I paleontologi, studiando gruppi di mammiferi che vanno dai roditori agli elefanti, contribuiscono con preziosi dettagli alla conoscenza della fauna che viveva accanto ai primi ominidi e perciò arricchiscono la visione delle antiche comunità animali. Lo studio dei resti materiali da parte degli archeologi aiuta a concretizzare i modi di vita e gli adattamenti culturali dei primi ominidi. Tecnologie avanzate come il telerilevamento sono state di grande aiuto nel rinvenire nuovi depositi fossiliferi; i GPS (Global Positioning Systems, sistemi di posizionamento globale) permettono una localizzazione precisa dei siti fossiliferi.

I geologi non solo hanno sviluppato sofisticati metodi di datazione per stabilire un preciso quadro di riferimento cronologico dell'evoluzione umana, ma contribuiscono, con approfonditi studi sul campo, alla comprensione del contesto in cui sono stati trovati fossili nei siti di interesse paleoantropologico.

Infatti, fossili e manufatti sono di scarsa utilità se non vengono accuratamente riferiti a un preciso contesto geologico.

In laboratorio, l'anatomia comparata classica resta essenziale per analizzare e valutare la posizione tassonomica degli esemplari fossili e il posto che essi verosimilmente occupano nella filogenesi degli ominidi. Le innovazioni teoriche della biologia evolutiva hanno enormemente ampliato il tradizionale quadro filo genetico entro il quale le specie di ominidi erano comprese. Il perfezionamento di sofisticate tecnologie d'indagine permette persino di esaminare la struttura interna di ossa e denti. Ciò è stato spesso di grande aiuto nell'analisi dell'anatomia funzionale e nello sviluppo di modelli biomeccanici che forniscono informazioni sugli adattamenti locomotori e sui vincoli imposti alla struttura ossea. L'uso degli elaboratori per ricostruire e analizzare la forma dei fossili è una delle tecnologie più recenti, che accresce la nostra capacità di vedere oltre i meri frammenti fossili.

Gli australopitecini dell'Africa orientale

I primi australopitecini

I depositi fossiliferi dell'Africa orientale hanno restituito le specie più antiche e più primitive di *Australopithecus*; datate ora a oltre 4 milioni di anni fa, esse sono considerevolmente più antiche di quelle sudafricane. Risulta dunque, sulla base delle attuali testimonianze, che gli ominidi fecero la loro prima apparizione in Africa orientale e migrarono da qui verso sud. Sfortunatamente, a causa della pressoché completa assenza di siti plio-pleistocenici tra l'Africa orientale e quella meridionale, non vi sono testimonianze fossili che permettano di stabilire collegamenti tra le due aree. Nonostante questa sia l'estensione geografica a noi nota di *Australopithecus* (con l'eccezione di un solo esemplare proveniente dal Ciad), si può tranquillamente presumere che questo genere di primi ominidi fosse più ampiamente diffuso di quanto sinora documentato.

La regione del Lago Turkana (chiamato un tempo Lago Rodolfo), nel Kenya settentrionale, è senza alcun dubbio una delle aree africane più ricche di fossili. I primi fossili di vertebrati vi vennero raccolti negli anni Trenta in depositi, ora riferiti alla formazione di Shungura, situati a nord del lago, in Etiopia, poco a ovest del fiume Orno; i primi ominidi vennero tuttavia recuperati in quest'area solo alla fine degli anni Sessanta. I fossili di australopitecini ritrovati nella formazione di Shungura sono rappresentati principalmente da denti isolati oltre che da una delle più massicce mandibole di *A. boisei*, risalente a 2,1 milioni di anni fa. A metà degli anni Sessanta con il ritrovamento di due frammenti venne riconosciuto per la prima volta il potenziale della zona a sud-ovest del Lago Turkana per le scoperte di ominidi. Il reperto più antico, un frammento di mandibola provvisto di un solo molare, consunto, proviene da Lothagam ed è stato datato a oltre 5 milioni di anni fa. Sfortunatamente la porzione conservata del reperto non basta a determinare se si tratti di un ominide o di una scimmia antropomorfa. Da depositi più recenti, risalenti a circa 4 milioni di anni fa, venne recuperato a Kanapoi un omero distale, indubbiamente appartenente a un ominide.

L'identità tassonomica dell'omero di Kanapoi rimase incerta finché non si rinvennero nel sito altri nove reperti dentali, craniali e postcraniali di ominidi (Leakey et al., 1995). A seguito di un attento studio comparativo, questi reperti di 3,9÷4,1 milioni di anni d'età, nonché l'omero, furono assegnati a una nuova specie, *A. anamensis*. Il nome della specie deriva dal termine indigeno anam, che significa 'lago', e fu scelto in chiaro riferimento alla prossimità di Kanapoi sia con il Lago Turkana sia con il paleolago Lonyumun, che esisteva anticamente nell'area. L'olotipo della specie consiste di una piccola mandibola in cui le file di denti sono parallele, la parte anteriore della mascella è marcatamente sfuggente e il sostegno interno, il toro mandibolare, è fortemente sviluppato e

allungato posteriormente. Per tutti questi aspetti, come anche per i dettagli della dentatura, i caratteri di *A. anamensis* ricordano quelli di alcune scimmie antropoidi del Miocene ed esso è pertanto l'ominide più primitivo finora descritto. Significativo è il fatto che una tibia incompleta indichi con certezza che si tratta di una forma bipede, fornendo così la più antica tra le testimonianze sinora note della postura eretta dell'uomo e della sua locomozione.

Recenti scoperte di ominidi ancora più antichi, ma per il momento enigmatici, datati a 4,4 milioni di anni di età, sono state fatte nel sito di Aramis, in Etiopia (White et al., 1994). Aramis si trova nell'area del medio corso del fiume Auasc, nella regione dell'Afar, appena 75 km a sud di Radar, dove venne scoperto lo scheletro di 'Lucy'. I resti dentali, craniali e postcraniali di diciassette individui mostrano una serie di tratti anatomici molto più primitivi e simili a quelli delle scimmie rispetto agli altri australopithecini noti: essi giustificano così l'istituzione di una nuova specie, chiamata *Australopithecus ramidus*. Il nome della specie deriva dal termine ramid, che nella lingua della locale tribù afar significa 'radice'. Dopo l'annuncio iniziale, il materiale di Aramis fu trasferito a un nuovo genere, *Ardipithecus*, da T.D. White, G. Suwa e B. Asfaw (1995). Ardi significa, in lingua afar, 'terreno' o 'suolo': si conferisce così una duplice enfasi al fatto che questo taxon rappresenti per gli ominidi una specie basale.

A. ramidus differisce dagli altri ominidi per i canini relativamente grandi, i molari e i premolari piccoli, una base cranica primitiva, il primo molare inferiore da latte dm_1 (deciduous molar) molto simile a quello degli scimpanzé e uno smalto dentario sottile. Due elementi in particolare, il dm_1 simile a quello delle scimmie e il sottile smalto dentario, possono rivelarsi significativi nella valutazione della posizione filogenetica di *A. ramidus* nell'albero degli ominidi. Meticolose comparazioni, metriche e morfologiche, del dm_1 confermano la sua vicinanza ai caratteri riscontrati nei moderni scimpanzé. Se questo dente fosse stato trovato isolato, avrebbe potuto costituire la prova dell'antichità degli scimpanzé. Lo smalto dentario sottile è tipico delle scimmie antropomorfe africane, mentre uno smalto più spesso caratterizza tutti gli ominidi, specie *A. boisei* in cui è estremamente resistente. Tuttavia, uno smalto dentario spesso può costituire una risposta ad alimenti coriacei da masticare a lungo e non è immediato stabilire in quale misura tale carattere sia veramente significativo per definire le affinità filo genetiche (Pilbeam, 1996).

È cosa certa che i resti di un notevole scheletro completo, raccolti nel 1994 e nel 1995 ad Aramis (White et al., 1995), aiuteranno a definire la posizione di *A. ramidus* nella filogenesi umana. Lo scheletro conserva ancora le sottili ossa dei polsi e quelle delle dita, lunghe e arcuate. Finora gli scopritori sono stati cauti nell'affermare che *A. ramidus* sia una forma bipede, sebbene la base del cranio porti un foro occipitale situato in avanti, condizione che usualmente si considera in rapporto con la locomozione bipede. Studi approfonditi del bacino, degli arti inferiori e delle ossa del piede potrebbero forse rivelare un modo di locomozione diverso da quello di ogni altro primate, vivente o estinto. Le scoperte di Aramis hanno aperto un nuovo terreno e sono tra le prime a spalancare una finestra su depositi più antichi di 4 milioni di anni fa. È indubbio che *A. ramidus* arricchirà le nostre conoscenze su un periodo assai remoto dell'evoluzione umana. La zona del medio corso del fiume Auasc è un terreno davvero fertile per i cercatori di ominidi fossili che hanno già contemplato l'ipotesi di scrutare in strati geologici risalenti a circa 5 milioni di anni fa. Se in orizzonti così antichi dovessero essere trovati ominoidi fossili, sarebbe difficile decidere quali siano i nostri antenati e quali quelli delle scimmie antropomorfe africane.

La comparsa di *Australopithecus afarensis*

Resti di *A. afarensis* sono stati recuperati in numerosi siti: a Radar, Maka, Fejej, Belohdelie e Orno in

Etiopia, nella zona a est del Lago Turkana in Kenya e a Laetoli in Tanzania. Per ironia della sorte, il primo reperto in assoluto di questa specie, nonché il primo esemplare adulto di *Australopithecus*, un frammento di mascella, raccolto da L. Leakey nel 1935, fu catalogato come una scimmia. Nel 1981 esso fu riscoperto nelle collezioni del Museo di storia naturale di Londra e correttamente identificato come appartenente alla specie di ominidi fossili cui ora si attribuisce il nome di *A. afarensis*.

La più grande e completa raccolta di fossili di *A. afarensis* proviene da Radar, sito posto nella regione dell'Afar, in Etiopia. La collezione di ominidi fossili di Radar ora ammonta a quasi 325 reperti, incluso il notevole scheletro incompleto comunemente noto come 'Lucy' (fig. 9). I fossili di *A. afarensis* raccolti nella formazione di Radar, che ha uno spessore di circa 200 metri, rientrano in un intervallo temporale di 400.000 anni, con un'età compresa tra 3 milioni e 3,4 milioni di anni fa. Un attento campionamento geologico e l'applicazione di sofisticate tecnologie di datazione mediante argo, attraverso fusione laser di singoli cristalli, fanno di Radar una delle più calibrate sequenze di ominidi fossili (Walter, 1994; Walter e Aronson, 1993).

Oltre allo scheletro di 'Lucy' (AL. 288-1), che ha 3,2 milioni di anni, Radar si distingue per la scoperta, avvenuta nel 1975 nello stesso sito (AL. 333), di oltre 200 frammenti di ominidi, appartenenti a un singolo orizzonte geologico. A differenza di altri strati della formazione di Radar, contenenti un miscuglio di fossili di mammiferi che rispecchia il normale accumulo dei sedimenti, lo strato di AL. 333 contiene solo fossili di ominidi e ciò fa pensare a un evento deposizionale di tipo catastrofico. La catastrofe, la cui esatta natura resta ignota, potrebbe essere stata causata da un'alluvione improvvisa che uccise una comunità di ominidi, forse durante il sonno o il riposo, nel letto di un fiume in secca. Questo insieme unico, al quale talvolta si allude come alla 'Prima Famiglia', contiene almeno 13 individui, nove adulti e quattro fra adolescenti e bambini, e ci fornisce una visione istantanea senza precedenti delle variazioni scheletriche all'interno di una singola specie di ominidi fossili. Si pensa che la sostanziale differenza tra individui grandi e piccoli rifletta uno spiccato dimorfismo sessuale, con i maschi molto più grossi delle femmine. Le stime indicano che in media i maschi pesavano 45 kg e misuravano circa 1,5 m di altezza, mentre le femmine pesavano solo 29 kg ed erano alte 1,1 m (McRenry, 1992).

A metà degli anni Settanta, mentre erano in corso le ricerche a Radar, fu intrapresa una nuova campagna di scavi nel sito di Laetoli, in Tanzania (Leakey e Rarris, 1987), leggermente più antico di Radar sotto il profilo geologico. Circa 30 reperti, rappresentati per lo più da denti e mascelle, furono recuperati dai depositi di Laetoli, risalenti a 3,6 milioni di anni fa. Questo sito è però più noto per la straordinaria scoperta, nel 1978, di una pista di orme lunga 27 metri che degli ominidi impressero in una cenere vulcanica 3,6 milioni di anni fa. Tale pista (fig. 10), composta da 69 impronte, fu tracciata da due individui di *A. afarensis* mentre avanzavano nel paleopaesaggio. Fortunatamente, dopo che essi ebbero lasciato le loro impronte nella cenere vulcanica leggermente umida, uscì il sole che indurì i calchi in seguito ricoperti e conservati da un'altra eruzione vulcanica.

Studi dettagliati delle impronte rivelano un'anatomia delle parti molli molto simile alla nostra, che fornisce una prova cruciale della locomozione bipede di *A. afarensis*. Le impronte rivelano un forte colpo di tallone e una profonda impressione lasciata da un alluce non divergente che indica la non opponibilità dell'alluce stesso. Sono evidenti anche la rotondità alla base dell'alluce e gli archi, trasversale e longitudinale, del piede.

Dopo un attento studio anatomico gli ominidi di Radar e Laetoli vennero assegnati ad *Australopithecus afarensis*, una specie bipede, dal cranio e dai denti primitivi e dallo spiccato dimorfismo sessuale (Johanson et al., 1978). Un notevole numero di caratteri craniali, mandibolari e

mascellari distingue *A. afarensis* dalle altre specie di australopithecini e specialmente da *A. africanus* (Johanson, 1989). L'istituzione della specie *A. afarensis*, le sue implicazioni filo genetiche e la sua presunta locomozione aprirono, in paleoantropologia, un dibattito che dura da un quarto di secolo. Per esempio, alcuni studiosi suggerirono che gli ominidi di Radar e Laetoli fossero semplici varianti settentrionali di *A. africanus* (Tobias, 1980). Altri hanno perfino messo in discussione l'unità di *A. afarensis*, ipotizzando per Radar la presenza di più di un taxon (Olson, 1985; Senut e Tardieu, 1985). Anche il modello del dimorfismo sessuale, che per alcuni indica due specie, e la capacità locomotoria di *A. afarensis* sono stati oggetto di discussione (Susman et al., 1984).

Fortunatamente, ben 75 altri reperti di ominidi recuperati a Radar a partire dal 1990 aiutano a risolvere tali questioni (Kimbel et al., 1994). Uno degli esemplari più importanti è il primo cranio, quasi completo, di *A. afarensis* adulto, recuperato da uno strato di 3 milioni di anni fa. L'esemplare, il cranio di australopitecino più antico e più completo mai rinvenuto, ha grandi canini e reca i segni di forti muscoli, che suggeriscono trattarsi di un maschio. La maggior parte dei caratteri craniofacciali di questo eccezionale reperto conferma una precedente ricostruzione di *A. afarensis*, basata sui frammenti di individui differenti (Kimbel et al., 1984).

L'esemplare A.L. 444-2 si distingue per le grandi dimensioni e ha il più grande cranio di *Australopithecus* mai trovato, anche se il cervello aveva un volume di soli 550 cm³. Numerosi dettagli anatomici del cranio distinguono *A. afarensis* dalle altre specie di australopithecini. Per esempio, il cranio di Radar ha una cresta sagittale molto bassa e posizionata posteriormente; le fibre dei muscoli masticatori, i temporali, sono orientate orizzontalmente, forse in risposta alla pressione delle forze sviluppate dalla grossa, e assai logora, dentatura anteriore. Le fibre dei temporali nei 'robusti' (*A. robustus* e *A. boisei*) sono dirette più verticalmente, con una cresta sagittale situata in avanti, e ciò riflette un'enfasi sulla forza masticatoria verticale. La condizione di *A. afarensis* ricorda quella degli scimpanzé e dei gorilla. Un'ulna virtualmente completa (A.L. 438-1), anatomicamente identica a quella di 'Lucy' ma più lunga del 22%, conferma il modello dello spiccato dimorfismo sessuale precedentemente documentato dal campione di Radar. Un omero breve, di robusta costituzione, specie se in combinazione con un lungo avambraccio, può riaprire il dibattito sui comportamenti da arrampicatore e su quelli alimentari di *A. afarensis*. A questo riguardo alcuni ricercatori (Susman et al., 1984) hanno suggerito che, se pure *A. afarensis* poteva essere bipede a terra, esso camminava ancora con un'andatura ondeggiante, a ginocchia flesse. Non è irragionevole pensare che questi primi ominidi si siano avventurati nuovamente sugli alberi per sfuggire al pericolo, costruire rifugi per dormire, o per cercare cibo. Quasi tutti i ricercatori accettano oggi la conclusione che i reperti di Radar siano riferiti a un'unica specie, *A. afarensis*, ma una piccola minoranza continua a postulare la presenza di due taxa. Anche se è sempre possibile che a Radar vi sia una seconda specie, si è dimostrato impossibile precisare un insieme di caratteri anatomici che differenzino i due taxa. La crescente fiducia che a Radar vi sia una sola specie di *Australopithecus* deriva dal grande aumento del campione dentario e mandibolare del sito. Sebbene il campione allargato mostri maggiori variazioni dimensionali, mancano variazioni anatomiche significative, il che rinforza quindi la tesi che nei depositi di Radar vi sia una singola specie di *Australopithecus*.

Manca per ora un consenso sull'identità dell'antenato di *A. afarensis*. Secondo alcuni ricercatori i tratti primitivi, scimmieschi, di *A. ramidus* ne fanno, per gli ominidi più tardi, un antenato meno probabile rispetto ad *A. anamensis* (Leakey et al., 1995). Per contro, virtualmente tutti i tratti anatomici a noi noti di quest'ultima specie ne fanno un antenato ideale della specie *A. afarensis*. Gli stati dei caratteri della morfologia della mascella e dei denti di *A. anamensis* sono solo leggermente più primitivi di quelli riscontrati in *A. afarensis*.

Dopo che una singola specie, *A. afarensis*, visse per circa un milione di anni, l'albero genealogico degli ominidi si diversificò in due distinti percorsi evolutivi (fig. 12). Un ramo portò a *Homo*, un ceppo - forse associato ai primi utensili in pietra - in cui la selezione favorì l'espansione del cervello e la riduzione dell'apparato masticatorio. La tendenza adattativa ed evolutiva dell'altro ramo enfatizzò invece il sistema masticatorio, avendo come esito una progressiva specializzazione nel regime vegetariano e la comparsa degli australopitecini 'robusti'.

Uno degli aspetti più degni di nota dell'albero genealogico degli ominidi presentato (v. figura 12) riguarda la posizione di *A. africanus*. Generalmente gli alberi filo genetici degli ominidi pongono questa specie come l'ultimo antenato comune a tutti gli ominidi cronologicamente successivi (McRenry, 1996). Con la nuova prospettiva offerta da *A. afarensis*, è stata rivista anche la relazione evolutiva tra *A. africanus* e *Homo* (Johanson e White, 1979). Un ampio studio dei caratteri cranio dentali di questi primi ominidi ha evidenziato in *A. africanus* una moltitudine di caratteri derivati già indirizzati nella direzione degli australopitecini 'robusti'. Tali caratteri - come l'ingrossamento della dentatura posteriore, il crescente rafforzamento del corpo mandibolare, l'ampliamento delle aree di inserzione dei muscoli masticatori - preannunciano tutti la specializzazione masticatoria tipica dei 'robusti'. *A. africanus*, perciò, costituisce un'eccellente specie intermedia tra il più indifferenziato *A. afarensis* e i più specializzati 'robusti'. Inoltre, questa ipotesi predice che quando si troveranno fossili intermedi tra *A. afarensis* e *Homo* essi non somiglieranno ad *A. africanus*.

Nel 1985, la scoperta a ovest del Lago Turkana di un cranio relativamente completo, soprannominato 'Teschio nero' (Black skull), ha fatto ampia luce sul ritmo del cambiamento morfologico, sul carattere di tale variazione e sulla possibilità di molteplici linee filetiche nell'evoluzione degli australopitecini (Walker et al., 1986). Questo esemplare, KNM - WT 17000, ha circa 2,5 milioni di anni e presenta un'interessante mescolanza di tratti anatomici primitivi (tipo *A. afarensis*) e derivati (tipo *A. boisei*).

Soprattutto, il 'Teschio nero', la cui colorazione è dovuta a minerali di manganese scuri, ha una faccia larga, denti posteriori estremamente ingrossati e una grande cresta sagittale a flangia, somigliando così ai più tardi australopitecini 'robusti' e specialmente ad *A. boisei*. Tuttavia, questo esemplare possiede anche un certo numero di caratteri primitivi, apparentemente ereditati dal suo presunto antenato *A. afarensis*: tra i più evidenti vi sono la faccia prognata, la ridotta capacità cranica (410 cm³), l'arretramento della cresta sagittale e del complesso della cresta temporo-cervicale sulla parte posteriore del cranio.

Gli scopritori (Walker et al., 1986) hanno sottolineato i tratti del tipo *A. boisei* riferendo l'esemplare a questa specie. Altri ricercatori (Kimbel et al., 1988), hanno accuratamente comparato 32 caratteri craniali riscontrati in KNMWT 17000 con altre specie conosciute di *Australopithecus* e hanno raggiunto una diversa conclusione. Se da un lato l'esemplare presenta alcuni tratti morfologici esclusivi, dall'altro esso ha in comune esclusivamente con *A. boisei* solo due caratteri craniali, mentre i restanti 30 sono variamente condivisi con altre specie di australopitecini. Questa specifica commistione di caratteri unici, avanzati e primitivi, suggerì che l'esemplare rappresentasse una nuova specie, ancestrale e distinta rispetto ad *A. boisei*.

L'attribuzione specifica, *A. aethiopicus*, fu tratta dal nome dato a una mandibola di 2,5 milioni di anni proveniente dalla formazione di Shungura in Etiopia meridionale (Arambourg e Coppens, 1968). L'antichità di questa specie (2,5 milioni di anni) ne fa un antenato possibile di *A. robustus*, di *A. boisei*, o di entrambe le specie. Forse ancor più interessante è la conclusione che *A. africanus* non può essere l'antenato di tutti i più tardi 'robusti', dal momento che è privo dei tratti primitivi che *A. afarensis* e *A. aethiopicus* condividono.

Un'ipotesi plausibile suggerisce che *A. africanus* abbia dato origine ad *A. robustus* nell'Africa meridionale e che *A. aethiopicus* sia stato il precursore di *A. boisei* nell'Africa orientale. Se ulteriori rinvenimenti dovessero confermare questa ipotesi, allora due rami paralleli di australopitecini si sarebbero evoluti separatamente in specie 'robuste'. Presumibilmente in risposta ai cambiamenti ambientali e alle conseguenti specializzazioni alimentari, i due australopitecini 'robusti' si sarebbero diversificati da un antenato comune, *A. afarensis*, sviluppando adattamenti simili in modo indipendente.

Per quanto concerne la sequenza delle variazioni morfologiche, è interessante notare che nel ceppo 'robusto' dell'Africa orientale l'ingrossamento dentario e mandibolare, come anche l'ipertrofia dei muscoli masticatori, precede la riduzione del prognatismo facciale. Inoltre, l'ampia porzione anteriore dell'arco dentale superiore probabilmente ospitava degli incisivi allargati, tipici di *A. afarensis*, e non incisivi ridotti, caratteristici di *A. boisei*. Il cranio KNMWT 17000 fornisce preziosi elementi sulle modalità dei cambiamenti evolutivi in cui la selezione naturale favorisce l'espansione del sistema masticatorio prima della flessione della base cranica, con conseguente verticalizzazione della faccia e dentatura anteriore ridotta.

Origini del genere Homo

Attualmente i resti fossili del genere *Homo*, a cui apparteniamo, sono relativamente poco conosciuti. Sebbene sia stato ampiamente sostenuto che *A. africanus* costituisce il candidato più probabile come antenato di *Homo*, si può obiettare che motivi validi possono essere avanzati a sostegno di una connessione evolutiva diretta tra *A. africanus* e gli australopitecini 'robusti' (v. sopra). Se questa ipotesi si dimostrerà infine corretta, allora *Homo* non ha predecessori riconoscibili. Una possibilità è che *A. afarensis* sia stato un antenato comune non solo agli australopitecini successivi, ma anche a *Homo*. Per il momento, è impossibile verificare questa ipotesi a causa della sostanziale mancanza di reperti fossili nella linea di *Homo*, dal più recente reperto documentato di *A. afarensis* al primo reperto di *Homo*. Le pretese concernenti un *Homo* di 2,5 milioni di anni fa e fondate su un osso temporale proveniente da Cameron, in Kenya (Hill et al., 1992), e su una mandibola proveniente da Chiwondo, in Malawi (Bromage et al., 1995), sono state contestate per la dubbia datazione geologica e per la carenza di caratteri anatomici diagnostici che permettano una chiara attribuzione dei reperti al genere *Homo*.

Tradizionalmente, la ricerca rivolta alla comprensione dell'evoluzione di *Australopithecus* ha in larga misura offuscato quella rivolta alla conoscenza del genere *Homo*. Recentemente, tuttavia, la situazione sta cambiando (Wood, 1991) e si inizia a intravedere una migliore percezione dell'antichità e della varietà del nostro genere. A partire dal 1964, quando L.S.B. Leakey, P.V. Tobias e I.R. Napier dettero l'annuncio del ritrovamento di *Homo habilis*, quasi tutti gli ominidi plio-pleistocenici non riferibili agli australopitecini furono collocati in questa specie o in *Homo erectus* (l'Uomo di Giava e l'Uomo di Pechino).

Molte voci autorevoli hanno messo in dubbio queste attribuzioni tassonomiche, sostenendo da un lato che *H. erectus* era una specie esclusivamente non africana e, dall'altro, che il primo *Homo* africano presentava una maggiore diversità tassonomica di quanto precedentemente supposto. Una mandibola proveniente dal Lago Turkana fu assegnata da C.P. Groves e V. Mazak (1975) a una nuova specie, *Homo ergaster*, che include anche uno scheletro straordinariamente completo noto come KNM-WT 15000 (Walker e Leakey, 1993) e due crani (KNM-ER 3773 e 3883), anch'essi provenienti dal bacino del Lago Turkana. Un'ulteriore diversificazione in specie iniziali del genere *Homo* è attestata dall'assegnazione, avvenuta a opera di V.P. Alexeev (1986), di un ben conosciuto cranio (KNM-

ER 1470) del Lago Turkana a una nuova specie chiamata *Homo rudolfensis*.

La peculiarità di *Homo habilis* fu corroborata dal recupero nella gola di Olduvai, nel 1986, di uno scheletro parziale, di proporzioni minute (Johanson et al., 1987). Questo esemplare, noto come 'Olduvai Rominid 62', ha mascella e denti simili ad altri esemplari di Olduvai assegnati a *H. habilis*. Tuttavia, gli arti superiori relativamente lunghi e quelli inferiori corti sono più simili a quelli dei primi australopitecini, come 'Lucy'. D'altra parte, *Homo ergaster* ha una struttura fisica molto simile a quella dell'uomo moderno per taglia e proporzioni.

La scoperta a Radar in Etiopia di una mascella risalente a 2,3 milioni di anni (fig. 15) rappresenta la testimonianza certa più antica del genere *Homo* in associazione con indubbi artefatti in pietra (Kimbel et al., 1996; Kimbel et al., 1997). Il reperto, un palato quasi completo contenente dieci denti, possiede una serie di tratti anatomici comuni a *Homo* e distinti da *Australopithecus*. Essi includono l'assenza di prognatismo, una profonda volta palatale e un'arcata dentaria ampia e tondeggiante. Sfortunatamente, la limitatezza delle testimonianze fossili del primo *Homo* non permette di assegnare l'esemplare di Radar ad alcuna delle specie già esistenti, né di determinare se essa rappresenti una nuova specie di *Homo*. Per la soluzione di questo problema tassonomico occorre attendere l'eventuale ritrovamento di un materiale più completo.

Conclusioni

In questa breve panoramica sull'evoluzione dei primi ominidi è stata posta l'attenzione sugli australopitecini, con solo qualche breve considerazione sul primo *Homo*. In linea di massima, questa situazione riflette la natura del materiale fossile per i primi ominidi di cui si dispone attualmente: mentre la scoperta di nuovi fossili di australopitecini procede di buon passo, la comprensione delle origini, della diversificazione e degli adattamenti nel genere *Homo* continua a essere ostacolata dalla penuria dei reperti fossili. È auspicabile che la ricerca paleoantropologica dei prossimi anni attribuisca un'alta priorità al recupero di fondamentali, e indispensabili, fossili di ominidi da depositi fossiliferi più antichi di 2 milioni di anni.

Tuttavia, la scoperta di nuovi esemplari fossili non fornirà risposte complete se per questi ritrovamenti non verranno adottati migliori metodi di analisi filo genetica. Per quasi un secolo, il campo della paleoantropologia è stato spinto dal desiderio di fare ulteriori scoperte, nella speranza che una maggior quantità di fossili avrebbe fornito tutte le risposte alle domande sull'evoluzione umana. Una delle principali insufficienze di questa nozione è spesso consistita in una serie di assunzioni a priori, che hanno fortemente influenzato l'interpretazione e vincolato il significato evolutivo dei fossili stessi. È solo abbandonando questi preconcetti e combinando metodi più solidi di analisi filo genetica con una valutazione allargata (per esempio, al contesto geologico, all'ecologia, all'adattamento) delle testimonianze fossili che potremo cogliere la vera natura del passato evolutivo dell'uomo.

La biologia evoluzionistica e la genetica

Storia della Scienza (2004)

di **Garland E. Allen**

La biologia evoluzionistica e la genetica

Sommario: 1. L'eredità di Darwin. 2. L'opposizione al darwinismo. 3. Teorie dell'eredità e dell'evoluzione alla fine del XIX secolo. 4. Gregor Mendel e la nascita della genetica. 5. La citologia e la teoria cromosomica dell'eredità. 6. La biometria e la teoria sintetica dell'evoluzione. 7. L'evoluzione del comportamento animale. 8. Genetica ed evoluzione umana.

1. L'eredità di Darwin

Alla fine del XIX sec. la teoria dell'evoluzione per selezione naturale, pubblicata contemporaneamente da Charles Darwin e Alfred R. Wallace in due brevi articoli del 1858, e in forma estesa in *On the origin of species* da Darwin nel 1859, ebbe un profondo impatto sulla biologia in due direzioni abbastanza diverse. Come primo effetto determinò enorme interesse e attenzione per lo studio della filogenesi animale e vegetale al fine di rintracciare le linee evolutive. Una volta che il concetto base dell'evoluzione stessa venne accettato, divenne possibile, ed enormemente popolare, ripercorrere le storie filogenetiche di numerosi gruppi di organismi. Nel periodo 1860-1910, gli scopi della filogenesi acquisirono un'importanza tale che praticamente ogni disciplina biologica, eccetto forse la fisiologia generale e la biochimica, si inchinò o venne asservita alla teoria evoluzionistica. Un secondo effetto fu la metodologia evidenziata dagli studi di Darwin. In *On the origin of species* Darwin scrisse di aver proceduto per induzione, mettendo insieme una grande quantità di dati (informazioni) che la teoria della selezione naturale riuscì a sintetizzare. L'idea della selezione naturale fu per Darwin una generalizzazione induttiva che diede un significato a un gran numero di fatti altrimenti sconnessi. Studi storici hanno comunque dimostrato che Darwin procedette molto meno induttivamente di quanto avesse dichiarato o, almeno, di quanto avesse scelto di enfatizzare, tuttavia l'immagine che l'approccio darwiniano divulgò al pubblico scientifico alla fine dell'Ottocento valorizzava soprattutto le grandi teorie generali, al cui interno era possibile riunire un ampio ventaglio di problemi. Darwin, nella sua opera, raccolse le prove a favore della teoria della selezione naturale da diverse aree della ricerca biologica, tra cui la sistematica, la zootecnia, l'agricoltura, la biogeografia, l'anatomia comparata, l'ecologia e l'embriologia. In tal modo ottenne il sostegno necessario alla sua idea generale dell'evoluzione per selezione naturale; dimostrò inoltre la validità di ogni teoria che fosse in grado di includere dati provenienti da aree biologiche così diverse. Fu il trionfo del metodo della concordanza di William Whewell, in cui i dati raccolti indipendentemente da due o più fonti si supportano l'uno con l'altro. Questo retaggio fu talmente importante da condizionare le numerose teorie dell'eredità, dello sviluppo e dell'evoluzione che sorsero verso la fine del secolo.

Negli anni Novanta dell'Ottocento, la teoria darwiniana stava però incontrando numerosi problemi. Dal punto di vista del contenuto, il principale problema era costituito dall'asserzione di Darwin, senza alcuna prova diretta, che le piccole variazioni ereditate si manifestano di quando in quando in una popolazione e sono in effetti la materia prima su cui agisce la selezione (negativamente o positivamente). L'intero meccanismo di evoluzione per selezione naturale si basava infatti su questa affermazione, perché se le piccole differenze individuali non fossero ereditabili, la selezione pro o contro di esse non produrrebbe modificazioni nella generazione successiva e quindi non si avrebbe evoluzione. Di conseguenza, la natura delle variazioni (la loro origine e l'ereditarietà) divenne oggetto di considerevoli preoccupazioni nel periodo postdarwiniano.

Il principale problema metodologico dell'opera di Darwin era costituito dal meccanismo della selezione naturale, all'epoca ancora non passibile di verifica sperimentale. Mentre Darwin stesso fece riferimento a esperimenti di selezione artificiale (condotti da allevatori e agricoltori), nondimeno utilizzò questi esperimenti solo come modello (per analogia) per la selezione naturale; la teoria darwiniana sembrava dunque limitata all'inferenza logica a partire dalle osservazioni.

L'estensione e la profondità dell'influenza di Darwin possono essere apprezzate meglio se si considera l'importanza assunta dalla morfologia nel periodo 1860-1900. Il cosiddetto studio della forma comprendeva un gruppo di discipline oggi considerate indipendenti: l'anatomia comparata, l'embriologia, la paleontologia, la citologia e in qualche misura l'ecologia. Sebbene come branca della biologia la morfologia avesse già una lunga storia, con diversi scopi e metodologie, nel periodo postdarwiniano pose la sua attenzione principalmente alla determinazione delle relazioni filogenetiche tra gruppi di organismi (dalle specie alle famiglie e ai phyla) per mezzo della comparazione delle strutture omologhe nelle forme adulte ed embrionali (per es., strutture che derivano da un progenitore ancestrale comune che però nel tempo potrebbero aver subito modifiche per l'adattamento a differenti funzioni). Determinando le caratteristiche veramente omologhe (per es., le appendici frontali dei vertebrati), sarebbe stato possibile inferire le relazioni evolutive dalle prove anatomiche ed embriologiche disponibili.

Uno dei più noti tentativi di formulare ricostruzioni filogenetiche su larga scala a partire dall'anatomia comparata e dall'embriologia era stato proposto dal morfologo tedesco Ernst Heinrich Haeckel (1834-1919) nella *Generelle Morphologie* (Morfologia generale) del 1866. Fondata sulla sua idea di ricapitolazione o 'legge biogenetica' (l'affermazione che ogni organismo nel suo sviluppo embrionale attraversa i principali stadi adulti nella storia filogenetica della propria specie), Haeckel azzardò che i morfologi dovessero osservare solamente lo sviluppo di un organismo dall'uovo fecondato fino all'adulto per vedere la sequenza in miniatura del passato evolutivo della specie. Per spiegare come l'embriologia potesse riflettere la filogenesi, Haeckel introdusse il concetto di 'addizione terminale' nel quale le novità evolutive venivano aggiunte al termine dello sviluppo embrionale ancestrale, mentre gli stadi di sviluppo precedenti venivano compressi per far posto alle nuove addizioni. Anche se il modello di Haeckel è stato confutato da lungo tempo (attualmente è noto che gli stadi di sviluppo embrionale degli organismi rappresentano la derivazione degli stadi embrionali e non adulti dei progenitori), diede comunque impulso a un programma di ricerca che coinvolse un'intera generazione di morfologi. Il fatto che le prove a sostegno di molte ricostruzioni filogenetiche fossero circostanziali rese infine l'intera tradizione morfologica soggetta alla critica dei biologi più giovani. Tale tradizione enfatizzava comunque l'integrazione tra le teorie dell'eredità (quello che viene trasmesso dai genitori alla discendenza), lo sviluppo embrionale (in particolare il problema del differenziamento) e l'evoluzione. Per i morfologi della fine del XIX sec. i tre processi erano così intrecciati che ogni teoria capace di spiegarne uno doveva essere in grado di comprendere anche gli altri. Il termine 'eredità' alla fine del secolo comprendeva infatti i processi di trasmissione, sviluppo embrionale ed evoluzione.

2. L'opposizione al darwinismo

L'opera *On the origin of species* convinse un gran numero di naturalisti che l'evoluzione stessa – ossia, la discendenza con modificazioni – fosse la spiegazione più probabile per la diversità. Tuttavia, l'ipotesi avanzata da Darwin su come questa avesse avuto luogo non fu assolutamente accettata da tutti. Le critiche sollevate dai naturalisti della fine dell'Ottocento alla teoria darwiniana comprendevano: (a) incertezza sul tipo di variazioni – grandi o piccole – su cui la selezione potesse lavorare; (b) efficacia della selezione naturale nella produzione di specie interamente nuove; (c) scetticismo nella maniera in cui gli adattamenti – e in modo particolare ciò che Darwin e i suoi contemporanei chiamavano 'organi di estrema perfezione' (come l'occhio dei vertebrati) – potessero emergere da adattamenti piccoli e in gran parte casuali; (d) problemi relativi ai dati geologici e paleontologici, come la mancanza di un tempo geologico sufficiente perché l'evoluzione si verifici mediante il lento ritmo casuale di Darwin e mostri il tasso di variazione, la mancanza di forme di transizione, l'apparente presenza di tendenze di aumento di dimensioni e di complessità dagli strati

inferiori ai superiori, l'improvvisa scomparsa di forme di vita da uno strato all'altro (per es., i grandi rettili al confine tra Cretaceo e Terziario). Di conseguenza, una serie di processi evolutivi – tra cui l'eredità neolamarckiana, l'ortogenesi e il mutazionismo – vennero proposti a cavallo tra Ottocento e Novecento quali possibili meccanismi alternativi per l'evoluzione.

In parte prendendo spunto dalla fiducia dello stesso Darwin nel principio dell'ereditarietà degli effetti dell'uso, del disuso e dell'ambiente sulle strutture e le funzioni corporee, un diffuso movimento neolamarckiano crebbe nel periodo 1880-1920, associato ai nomi di Theodor Eimer in Germania, Paul Kammerer in Austria, Yves Delage in Francia, Edward D. Cope e Henry Fairfield Osborn negli Stati Uniti. Questa teoria, chiamata così in onore del naturalista francese Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829), sosteneva che le modificazioni del corpo degli organismi adulti, sia anatomiche sia fisiologiche, sia – in alcune versioni – psicologiche, potessero essere trasmesse alle cellule germinali e da queste alla discendenza. Per esempio, gli adulti utilizzando alcuni muscoli o ossa, oppure imbattendosi in nuovi tipi di cibo, acquisiscono nuovi adattamenti individuali che possono diventare parte delle caratteristiche ereditarie della specie. Il neolamarckismo offrì aiuto ai naturalisti per aggirare il problema dell'apparente improbabilità di adattamenti altamente sviluppati nati da variazioni casuali. Poiché le variazioni sarebbero state prodotte come risposta diretta alle reali condizioni ambientali alle quali l'organismo si sarebbe dovuto adattare, il processo non avrebbe dovuto attendere le variazioni casuali per aver luogo. Questo tipo di adattamento diretto avrebbe inoltre ridotto in maniera considerevole il tempo geologico richiesto perché le nuove caratteristiche potessero essere fissate nella popolazione.

Un forte colpo alla teoria neolamarckiana venne assestato dagli studi di August Weismann (1834-1914) con la sua teoria della separazione del germoplasma e del soma, che precludeva qualsiasi influenza delle cellule dell'organismo adulto sui tessuti germinali. Nei primi anni Novanta Weismann effettuò una serie di esperimenti sui topi tagliandone sistematicamente le code per circa 18 generazioni, senza osservare alcuna riduzione della lunghezza media della coda nei discendenti. Per molti, questa prova fu decisiva, ma non pose fine alla controversia sull'eredità dei caratteri acquisiti. Sebbene nel XX sec. i sostenitori del neolamarckismo continuassero ancora a esercitare qualche influenza, specialmente con l'affermarsi in Unione Sovietica delle teorie di Trofim Denisovič Lysenko (1898 - 1976), dagli anni Trenta del Novecento la maggior parte dei biologi occidentali aveva abbandonato la dottrina dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Il genetista e agronomo russo riteneva che le caratteristiche acquisite potessero essere ereditate attraverso un controllo ambientale, opponendosi in questo modo alla scuola di genetisti che al contrario le considerava innate. Un'altra alternativa al darwinismo ortodosso fu la teoria dell'ortogenesi, che considerava la direzionalità incorporata nel processo evolutivo. Appoggiata in particolare da alcuni paleontologi tra i quali Eimer e Cope, l'ortogenesi tentava di spiegare le tendenze di lunga durata osservate nei dati fossili. Un esempio particolarmente famoso era l'evoluzione dei palchi nell'alce irlandese (un grosso cervo che era vissuto nelle zone prive di alberi in Europa e nelle isole britanniche del Pleistocene) che, si riteneva, ne avesse determinato l'estinzione. Dal momento che era stata raggiunta un'ampiezza di circa quattro metri poco prima dell'estinzione, si pensava che la grande dimensione dei palchi fosse il risultato di una sorta di 'momento inerziale' dell'evoluzione. Una volta iniziata la corsa all'ingrandimento, originariamente adattativo, la dimensione del palco era cresciuta fino a diventare un impedimento per la mobilità e l'equilibrio dell'animale; di conseguenza, il 'momento' non poté essere fermato e l'alce fu portato all'estinzione. Tendenze simili furono osservate nel numero di spire dei gasteropodi marini, nei canini della tigre dai denti a sciabola e in numerosi altri casi. Studi successivi mostrarono che spiegazioni darwiniane più convenzionali avrebbero potuto render conto di ciò che appariva come una tendenza nei dati fossili (nel caso dell'alce irlandese, per es., la sua estinzione fu molto probabilmente il risultato, durante l'ultima era glaciale, della migrazione verso sud nelle aree forestali dell'Europa centrale e occidentale, dove palchi così grandi erano decisamente

svantaggiosi). Poiché il 'momento evolutivo' sembrava essere un concetto metafisico per il quale non esisteva alcun meccanismo noto, l'ortogenesi venne abbandonata dalla maggior parte dei biologi evoluzionisti a partire dai primi decenni del XX secolo.

Uno degli aspetti concettualmente più difficili della teoria della selezione naturale di Darwin era la sua affermazione che la selezione agiva principalmente su piccole differenze individuali all'interno di una popolazione, in opposizione ai cambiamenti su larga scala, noti al tempo come 'sport' o 'mostruosità'. Il problema che numerosi contemporanei ebbero con l'enfasi posta da Darwin sulla selezione di piccole differenze individuali, fu che sebbene gli agricoltori e gli allevatori avessero agito efficacemente sugli organismi grazie alla selezione artificiale di sottili differenze individuali, nondimeno non avevano mai prodotto una nuova specie con tale metodo. Quindi, si sosteneva che la selezione di queste piccole variazioni fosse in grado di produrre solamente varietà; serviva qualcos'altro per poter dare vita a una specie interamente nuova. Tra le alternative più comuni al gradualismo darwiniano vi fu la teoria della mutazione, proposta dal botanico olandese Hugo De Vries (1848-1935) in due corposi volumi del 1901 e del 1903. De Vries si basò principalmente su esperimenti effettuati sull'enagra *Oenothera lamarckiana* (detta anche rapunzia a grandi fiori), incrociando due ceppi e osservando nella discendenza numerose forme talmente diverse dal tipo parentale che sembravano appartenere a nuove specie. Queste nuove forme non si incrociavano con i loro progenitori, anche se in alcuni casi erano tra loro interfeconde. I risultati ottenuti convinsero De Vries di aver trovato un meccanismo che permetteva la nascita di nuove specie (invece delle varietà prodotte dai selezionatori). Le mutazioni erano cambiamenti massicci nella costituzione ereditaria dell'organismo che attraversavano i confini delle specie.

Anche se la teoria mutazionista ebbe un notevole seguito nei primi anni del secolo, nel 1915 venne scoperto che l'*Oenothera* è un organismo anomalo per ciò che riguarda il meccanismo riproduttivo. Le 'forme mutate' di De Vries si rivelarono essere non nuove specie bensì il risultato di un comportamento eccezionale dei loro cromosomi nel corso della formazione dei gameti. I discendenti di ogni incrocio tra due tipi rappresentano un gran numero di forme di diverso aspetto che a una prima occhiata sembrano specie nuove. Solamente quando divenne più chiaro il ruolo dei cromosomi nell'ereditarietà, si comprese che l'*Oenothera* è, dal punto di vista riproduttivo, un caso molto raro.

3. Teorie dell'eredità e dell'evoluzione alla fine del XIX secolo

Darwin riconobbe che la sua teoria dell'evoluzione aveva bisogno di un meccanismo di eredità delle variazioni permanenti e in *Variation of animals and plants under domestication* (1868) propose tale meccanismo – la sua 'teoria provvisoria della pangenesi'. L'ipotesi suggeriva che i caratteri individuali fossero controllati da particelle chiamate 'pangeni', specifiche per i differenti tessuti (muscoli, pelle, nervi, e così via) e in essi presenti. I pangeni venivano rilasciati dai tessuti e raccolti nelle gonadi, dove si riversavano nell'uovo o nello sperma. Secondo Darwin la caratteristica importante di questa teoria consisteva nella variazione. Nel momento in cui l'organismo utilizza un certo tessuto (per es., un determinato muscolo), la produzione di pangeni in quel muscolo aumenta e viene raccolta nelle cellule germinali. La teoria della pangenesi fornì a Darwin un meccanismo plausibile, anche se successivamente screditato, per l'origine e la trasmissione ereditaria delle variazioni.

Un approccio alternativo al problema dell'eredità e della sua relazione con l'evoluzione e lo sviluppo venne proposto da Weismann, zoologo di Friburgo. Microscopista di notevole abilità, Weismann osservò in alcuni idroidi marini (Cnidaria) che alla prima segmentazione dello zigote una cellula veniva messa da parte per diventare successivamente il tessuto che nell'adulto genera l'uovo o lo sperma, la linea cellulare germinale, mentre l'altra cellula dà luogo a tutti i restanti tessuti corporei, la linea cellulare somatica. Weismann aveva concluso che in tutti gli organismi pluricellulari avviene una separazione completa dei tessuti germinali e somatici, così che eventuali cambiamenti nelle

cellule somatiche non avrebbero alcun effetto sulla linea germinale. L'idea di Weismann della separazione dei tessuti germinali e somatici creò le basi per la sua strenua opposizione alle affermazioni tra cui quelle di Darwin, sull'ereditarietà degli effetti dell'uso e del disuso. Dal punto di vista evoluzionistico, le variazioni nella linea germinale avrebbero procurato i cambiamenti ereditari su cui agisce la selezione naturale; le variazioni nella linea somatica, invece, mentre in qualche modo potrebbero avere effetto sulle strutture e le funzioni dell'adulto, non possono essere ereditate e quindi non possono contribuire alla futura evoluzione della specie.

Come Haeckel, Weismann andò oltre nell'elaborazione di uno schema concettuale estremamente ambizioso, che comprendeva i processi evolutivi, ereditari e di differenziamento embrionale. Per spiegare l'eredità, Weismann ipotizzò che il nucleo cellulare avesse una gerarchia di particelle ereditarie che controllano le caratteristiche generali dell'organismo nonché i suoi tratti specifici. Queste particelle erano trasmesse alla prole attraverso l'uovo e lo sperma. Per spiegare come le cellule si diversificano durante la crescita embrionale, Weismann suggerì che queste particelle venissero distribuite successivamente a cellule differenti, in modo che alla fine ogni cellula risultasse avere solo un tipo di determinante che indirizza una cellula qualsiasi a divenire muscolo, nervo o pelle. Per spiegare l'insorgenza e l'ereditarietà delle variazioni, Weismann suggerì che la competizione per il nutrimento tra i determinanti avrebbe consentito a quelli metabolicamente più attivi di avere il sopravvento sugli altri e quindi di esprimersi, mentre i meno attivi metabolicamente sarebbero divenuti latenti. Queste erano le variazioni su cui avrebbe agito la selezione naturale. Gli studi di Weismann erano più accurati di quelli di Haeckel e in qualche modo obbligarono i biologi seri a prestargli maggiore attenzione. Comunque, come le teorie di Haeckel, le ipotesi di Weismann andarono molto oltre i dati disponibili e non furono quindi dimostrabili.

Sebbene la teoria mutazionistica fosse alla fine confutata come meccanismo di speciazione, alimentò le speranze nella possibilità di studiare sperimentalmente il processo evolutivo. I biologi più giovani, maldisposti verso le vetuste e speculative teorie morfologiche di Haeckel, Weismann e altri della loro generazione, pensavano che l'evoluzione potesse essere studiata con lo stesso rigore dei problemi di fisica e chimica. Per coincidenza, contemporaneamente a Darwin, un meccanismo verificabile empiricamente venne proposto da Gregor Mendel (che lo pubblicò nel 1866), ma rimase ignoto a Darwin e in effetti a tutta la generazione successiva di biologi. La teoria mendeliana sarebbe infine divenuta il fondamento della genetica e della teoria evoluzionistica nel XX secolo.

4. Gregor Mendel e la nascita della genetica

Tutte le teorie dell'eredità, dello sviluppo e dell'evoluzione avanzate nella seconda metà del XIX sec. postulavano che i caratteri venivano trasmessi alla prole per mezzo di particelle ereditarie. Nello stesso periodo, tra il 1856 e il 1863 Mendel, un monaco agostiniano di Brünn in Austria (ora Brno, Repubblica Ceca), stava conducendo esperimenti di coltivazione con il pisello comune, *Pisum sativum*. Il lavoro di Mendel era molto diverso da quello dei suoi contemporanei, sia concettualmente sia metodologicamente. Dal punto di vista concettuale, per quanto la teoria di Mendel fosse compatibile con le teorie particellari dell'eredità proposte negli stessi anni, non era stata formulata come una grande teoria unificata dell'eredità, dello sviluppo e dell'evoluzione. Gli interessi di Mendel erano limitati al processo di ibridazione e alla trasmissione di tratti specifici negli incroci tra varietà che presentavano differenze in una singola caratteristica – per esempio, altezza (alto o basso), colore del baccello (giallo o verde). Con una formazione di insegnante di scienze naturali e matematica, Mendel importò nello studio dell'ibridazione una metodologia quantitativa e sperimentale che rifuggiva da speculazioni teoriche di vasta portata. Per quanto Mendel postulasse l'esistenza, nelle cellule dell'uovo e del polline dei suoi ibridi, di una qualche sorta di 'fattori' per ogni tratto dell'adulto, la sua enfasi era nella progettazione di esperimenti che avrebbero dovuto dimostrare come questi

fattori venivano trasmessi e ricombinati nella discendenza. Per esempio, incrociando una pianta di una linea pura per il carattere 'alto' con una linea pura per il carattere 'basso', scoprì che tutta la prima generazione (F_1) era di carattere 'alto'. Incrociando tra loro le piante F_1 , invece, trovò che su 1064 piante di seconda generazione F_2 , 787 erano alte e 277 erano basse. Grazie a una mente matematica, e in particolare alle leggi della probabilità, Mendel riconobbe rapidamente che i rapporti si approssimavano a 3:1. Inoltre, le piante basse erano in media della stessa altezza dei loro progenitori di linea pura – ossia la combinazione con i fattori per l'altezza nell'ibrido F_1 non ne modificava l'espressione.

Per spiegare questi e altri risultati simili, Mendel ipotizzò che per ogni tratto o carattere dell'organismo esistessero due fattori, uno ereditato dalla madre e l'altro dal padre. Per ogni tratto possono quindi esserci almeno due forme: per esempio, per quanto riguarda l'altezza le forme alta e bassa, mentre per il rivestimento del seme quella liscia o rugosa. Per ogni tratto studiato, Mendel si accorse che una forma sembrava 'dominare' sull'altra, come nel caso dell'altezza, dove la forma alta era dominante su quella bassa. Il fattore 'alto' nascondeva l'effetto del fattore 'basso' ma, come dimostravano i risultati in F_2 , quest'ultimo riappariva immutato. Inoltre, Mendel sviluppò una notazione per questo processo, che avrebbe reso possibile verificare la sua ipotesi. Se la forma 'alta' viene simbolizzata con una lettera maiuscola (T) e quella 'bassa' con una lettera minuscola (t), allora i progenitori di linea pura possono essere scritti in simboli come TT e tt. Mendel ipotizzò ulteriormente che nella formazione dei gameti (in questo caso, polline e cellula uovo), i due fattori per ogni tratto si dividessero e si distribuivano in gameti separati (ciò divenne noto come principio di segregazione). Nel caso delle linee pure, da piante alte nascono solo gameti con il fattore T, mentre le piante basse producono gameti con il solo fattore t. La notazione usata da Mendel rese possibile indicare che, sebbene le piante F_2 sembrassero uguali alle piante alte di linea pura, erano in realtà ibridi, o eterozigoti (Tt), e quindi potevano dar vita a discendenti sia alti sia bassi. Per esempio, retroincrociando un ibrido F_1 con una pianta di linea pura bassa, il risultato F_2 dovrebbe essere una divisione a metà tra ibridi alti e linee pure basse. I risultati sperimentali confermarono questa previsione.

Mendel esaminò allora l'andamento dell'eredità di due tratti per volta, per esempio altezza e colore del seme (il giallo, Y, è dominante sul verde, y), riuscendo a scoprire che durante la segregazione ogni tratto si separava in maniera indipendente dall'altro, così che negli ibridi F_1 (TtYy) erano possibili quattro classi di polline o cellule uovo: TY, Ty, tY, ty. Quando questi doppi ibridi venivano incrociati, la discendenza risultava divisa in quattro categorie: alto-giallo, alto-verde, basso-giallo, basso-verde, in un rapporto, rispettivamente, di 9:3:3:1. Ciò è esattamente quanto ci si sarebbe aspettati se i fattori dei due caratteri si assortissero indipendentemente nel corso della formazione dei gameti nelle cellule germinali dei genitori.

I lavori di Mendel non suscitarono molta attenzione nei suoi contemporanei, e coloro i quali avrebbero maggiormente potuto apprezzare le sue conclusioni, come Darwin o Weismann, non videro il suo articolo del 1866. Solamente una ventina di riferimenti alla pubblicazione originale di Mendel sono stati rintracciati nella letteratura sulla coltivazione, l'ibridazione e lo studio dell'eredità nel periodo 1866-1900. In quest'ultimo anno tuttavia, diversi ricercatori, in particolare Carl Erich Correns (1864-1933) in Germania e De Vries in Olanda, notarono che i rapporti trovati da Mendel erano molto simili a quelli osservati nei propri esperimenti di ibridazione.

Sia Correns sia De Vries, negli articoli pubblicati separatamente nel 1900, fecero riferimento all'opera di Mendel (un terzo riferimento da parte dell'austriaco Erich Tschermak von Seysenegg non viene più riconosciuto come una riscoperta veramente indipendente), e compresero il significato dei rapporti costanti nella discendenza degli ibridi. Quando in Inghilterra William Bateson (1861-1926) venne a conoscenza del saggio di Mendel e lo lesse per la prima volta in treno, da Cambridge (dove abitava) a Londra, dove avrebbe dovuto tenere una conferenza, fu talmente colpito che inserì una breve

descrizione dei risultati di Mendel nel testo preparato per quella sera. Bateson diventò presto il maggiore sostenitore della teoria mendeliana nel mondo anglofono, traducendone l'articolo e scrivendo numerosi saggi per esporre la teoria mendeliana ai biologi e ai selezionatori. Con i colleghi Reginald C. Punnett (1875-1967) ed Edith R. Saunders (1865-1945), Bateson mostrò nuovi casi di eredità mendeliana in diversi animali e piante. La promozione del mendelismo da parte di Bateson fu particolarmente ben accolta tra i selezionatori agricoli in Inghilterra e negli Stati Uniti, dove un'intera generazione di ricercatori cominciò ad applicare (sottofondendola a ulteriori elaborazioni) la teoria alle pratiche selettive.

L'aperto sostegno di Bateson al mendelismo lo portò in diretto conflitto con un'altra scuola di ricercatori britannici, i biometrici. Ispirandosi agli studi di Francis Galton (1822-1911), cugino di primo grado di Darwin, i biometrici cercarono di sviluppare non soltanto metodi per la misurazione delle caratteristiche biologiche, ma anche una serie di strumenti statistici per analizzare tali misure (per es., le curve di distribuzione normale, la media, la mediana e la varianza, nonché i principi di correlazione e regressione per analizzare la distribuzione dei caratteri all'interno di una popolazione). I biometrici si dedicarono in particolare al problema dell'eredità visto in una prospettiva statistica. Essi calcolavano i coefficienti di correlazione per caratteri come la statura di genitori e figli o di fratelli e sorelle, analizzandone dal punto di vista statistico i cambiamenti nelle popolazioni da una generazione all'altra.

Come Darwin, i biometrici erano interessati alle relazioni tra eredità ed evoluzione, enfatizzando l'importanza delle piccole differenze individuali tra membri di una popolazione come materia prima per l'evoluzione. La loro idea del processo evolutivo era quindi gradualista, in aspra opposizione al saltazionismo, come la teoria di De Vries. Agli occhi dei biometrici la riscoperta dell'opera di Mendel apparve dunque solamente un altro esempio di discontinuità. Mentre alcuni biometrici, quale Galton, pensavano che i principi mendeliani fossero compatibili con la teoria biometrica, la maggioranza riteneva che tali principi fossero contraddittori, o potessero essere ignorati perché si riferivano solamente a caratteri insignificanti dal punto di vista evolutivo (come il colore dei semi nei piselli). Una lunga, e a volte molto aspra, disputa tra i mendeliani guidati da Bateson e i biometrici capeggiati da un allievo di Karl Pearson, Walter F.R. Weldon (1860-1906), determinò una frattura nella comunità dei biologi, specialmente in Gran Bretagna – direttamente dal 1901 al 1906, quando Weldon morì, e successivamente per almeno una generazione – fino agli anni Trenta del Novecento. Anche se in altri paesi, come gli Stati Uniti, il dibattito non raggiunse la stessa intensità, era comunque largamente condivisa l'idea che la teoria mendeliana, per quanto interessante e utile nell'ibridazione e in agricoltura, fosse in grado di apportare poche aggiunte alla comprensione della selezione. L'applicazione della teoria mendeliana al darwinismo fu costretta ad aspettare ancora; nel frattempo, i principi di Mendel venivano via via messi alla prova in un numero sempre maggiore di organismi, compresi quelli umani, e legati alle strutture e alle funzioni delle cellule (il dominio della citologia).

5. La citologia e la teoria cromosomica dell'eredità

Immediatamente dopo la riscoperta di Mendel, due questioni diventarono rilevanti nel dibattito sulla teoria: fino a che punto i fattori mendeliani fossero da considerare entità reali e materiali contenute nelle cellule germinali e quale fosse il processo fisico della loro trasmissione da una generazione all'altra. Le basi materiali per la teoria mendeliana vennero costituite tra il 1880 e il 1920 con la teoria cromosomica dell'eredità, secondo la quale veniva ipotizzato che i fattori, o geni come furono definiti da Wilhelm Johannsen nel 1909, potessero essere considerati segmenti specifici dei cromosomi, strutture filiformi visibili nel nucleo cellulare. La teoria cromosomica dell'eredità rappresentava la fusione di due tradizioni della biologia tra la fine dell'Ottocento e l'inizio del Novecento: la sperimentazione agrozootecnica, esemplificata dagli studi di Mendel, Bateson, Johannsen (in Svezia)

e William E. Castle (negli Stati Uniti), e la citologia, lo studio delle strutture cellulari, in particolare del nucleo cellulare, caratterizzato dai lavori di Edouard van Beneden e Richard Hertwig in Germania, ed Edmund B. Wilson, Nettie M. Stevens e Walter S. Sutton negli Stati Uniti. La fusione di questi due filoni di ricerca venne realizzata nel laboratorio di Thomas H. Morgan alla Columbia University di New York tra il 1910 e il 1925, e poi allargata dagli anni Venti agli anni Cinquanta del Novecento, dagli studi sul mais del gruppo di Rollins A. Emerson alla Cornell University, dal laboratorio di citogenetica di Cyril D. Darlington in Inghilterra, e da molti altri.

Negli ultimi due decenni dell'Ottocento gli indizi di un coinvolgimento dei cromosomi nel processo ereditario erano aumentati notevolmente: (1) ogni specie ha il suo numero caratteristico di cromosomi; (2) ogni cellula degli organismi multicellulari contiene lo stesso numero di cromosomi; (3) i cromosomi si presentano a coppie, uno che sembra provenire dal padre, l'altro dalla madre; (4) prima della divisione cellulare i cromosomi si condensano in strutture non più filiformi, ma a forma di bastoncino, intraprendono la replicazione e vengono distribuiti nel corso di un complesso processo noto come mitosi, in modo che alla fine ogni cellula figlia riceva lo stesso numero e tipo di cromosomi della cellula originaria; (5) durante la formazione dei gameti, le coppie di cromosomi vengono divise in un processo noto come meiosi, e i membri della coppia vengono suddivisi tra gameti separati. Questo dimezzamento, o aploidia, è caratteristico dei gameti di quasi tutte le specie (sia animali sia vegetali) a riproduzione sessuale; la condizione doppia, o diploidia, viene ricreata con la fecondazione. Le osservazioni più convincenti, che indicavano un ruolo centrale dei cromosomi nell'eredità, scaturirono dallo studio sulla determinazione del sesso. Stevens del Bryn Mawr College (Pennsylvania) e Wilson, della Columbia University (New York) notarono contemporaneamente che tra gli animali il sesso sembra essere determinato da una delle coppie di cromosomi, chiamati appropriatamente cromosomi sessuali. Diversamente dalle altre coppie presenti nel genoma, i due cromosomi sessuali hanno strutture visibilmente diverse l'uno dall'altro. Il più grande fu chiamato cromosoma 'X' e il più piccolo 'Y'. Nella gran parte delle specie (tra cui i mammiferi, la maggioranza degli altri vertebrati e quasi tutti gli artropodi) i maschi sono XY e le femmine XX; negli uccelli, nelle falene e nelle farfalle, i maschi sono XX mentre le femmine XY. In alcune specie di insetti, i maschi sono XO (a indicare che manca il cromosoma Y). Tutte queste osservazioni furono confrontate e riassunte nel 1901 dallo zoologo Thomas H. Montgomery, che si basò sui dati di 42 specie diverse. Con la riscoperta di Mendel nel 1900, molti ricercatori tra i quali Sutton, uno studente di Wilson, suggerirono un possibile parallelo tra il comportamento dei cromosomi durante la meiosi e la 'segregazione' delle due forme alternative dei caratteri (per es., A e a) che era stata ipotizzata da Mendel. Era chiaro che ogni cromosoma non potesse controllare un solo carattere, poiché ogni organismo possiede di gran lunga più caratteri che cromosomi. La risposta alla domanda se i fattori mendeliani fossero in qualche modo parti dei cromosomi, disposti linearmente lungo le strutture filiformi cominciò ad arrivare nel 1910 con i lavori di Morgan e dei suoi studenti, anche loro della Columbia University. Uno degli studenti di Morgan aveva allevato il moscerino della frutta, *Drosophila melanogaster*, nota al tempo anche come la mosca dell'aceto, *Drosophila ampelophila*, facendola crescere al buio per molte generazioni, allo scopo di verificare la teoria dell'ereditarietà dell'uso e del disuso delle parti. Nonostante l'esperimento avesse dato risultati negativi (non fu osservata alcuna perdita o diminuzione né per quanto riguarda la dimensione né la funzione dell'occhio), Morgan intuì la potenzialità del piccolo insetto come organismo sperimentale da laboratorio. Si riproduce velocemente (una nuova generazione ogni 10-12 giorni), ha una prole numerosa, e può essere allevato facilmente, in bottiglie da latte in un semplice mezzo di banana e agar. Tra il 1900 e il 1910, lo stesso Morgan era stato molto critico nei confronti sia della teoria mendeliana sia della teoria darwiniana (e in particolare della selezione naturale), considerate troppo speculative e non verificabili sperimentalmente. In realtà, Morgan aveva aderito entusiasta alla teoria mutazionista di De Vries, come proficua alternativa sia a Mendel sia a Darwin. Tra il 1908 e il 1910,

aveva perfino iniziato esperimenti di allevamento con *Drosophila* per verificare se fosse possibile rintracciare (o produrre, per irradiazione con tavolette di radio) in una specie animale macromutazioni, confrontabili con le osservazioni realizzate da De Vries su *Oenothera*. Nel 1910 Morgan trovò nelle colture di *Drosophila* un maschio con gli occhi bianchi, invece del normale colore rosso mattone; si trattava sicuramente di una variazione discontinua ed evidente, ma ovviamente non era una nuova specie. Tuttavia, Morgan incrociò questa mosca con una femmina con gli occhi rossi, creando una discendenza (F_1) solamente con occhi rossi. Facendo accoppiare nuovamente la generazione F_1 , trovò che nella generazione successiva F_2 circa $3/4$ delle mosche avevano gli occhi rossi e $1/4$ gli occhi bianchi. Era esattamente il rapporto mendeliano che ci si sarebbe aspettati per un carattere completamente dominante. Morgan, però, notò anche qualcosa che si accordava male con il modello mendeliano: tutte le mosche dagli occhi bianchi erano maschi. Che il colore degli occhi fosse in qualche modo legato al sesso era l'ovvia interpretazione, ma Morgan non formulò esplicitamente questa ipotesi. Continuò ad allevare *Drosophila*, osservando altri caratteri, tra cui diversi colori degli occhi, del corpo e differenti forme delle ali, che avevano diverse varianti distinte. Sebbene alcuni caratteri non sembrassero avere maggiore correlazione con un sesso o con l'altro (vale a dire, sembravano seguire il principio di Mendel dell'assortimento casuale), un certo numero si comportava come il carattere occhio bianco, con le forme recessive che apparivano più frequentemente nei maschi. Morgan chiamò questo fenomeno 'eredità limitata al sesso' (in seguito eredità legata al sesso) e nel 1911 gli sembrò che i fatti avrebbero avuto una semplice spiegazione ipotizzando che i fattori legati al sesso fossero parte del cromosoma X. Le femmine, essendo XX, avrebbero avuto minor probabilità di mostrare il carattere occhio bianco recessivo, perché l'omologo (l'altro X) avrebbe probabilmente avuto il gene dominante normale; i maschi invece, non avendo un secondo X, avrebbero sempre mostrato il carattere recessivo occhio bianco nel caso lo avessero ereditato per via materna.

Nel biennio 1911-1912 Morgan portò nel suo laboratorio due laureandi della Columbia, Alfred H. Sturtevant e Calvin B. Bridges; nel corso del 1912, si unì al laboratorio Hermann Joseph Muller. Il gruppo si espanse rapidamente, includendo altri dottorandi e ricercatori. Con l'aumento dei caratteri presi in esame, Morgan e i suoi studenti osservarono un fenomeno che Bateson aveva già rilevato: mentre alcuni fattori si segregavano secondo le previsioni mendeliane, altri erano 'accoppiati' (termine usato da Bateson) e sembravano ereditati insieme (ma non associati a un sesso piuttosto che all'altro). Bateson aveva anche notato che in molti casi i caratteri 'accoppiati' si separavano in una piccola percentuale dei discendenti. Per diverse ragioni (soprattutto il suo antimaterialismo), Bateson aveva rifiutato l'interpretazione cromosomica dell'accoppiamento e della separazione, sviluppando invece una teoria piuttosto complessa nota come ipotesi della riduplicazione. Morgan pensava invece che l'accoppiamento fosse forse da ascrivere all'associazione sui cromosomi, ma la 'separazione' appariva come un'anomalia.

La risposta al problema dell'accoppiamento si presentò abbastanza casualmente. Un giorno Wilson richiamò l'attenzione di Morgan su un curioso articolo del 1904 del citologo belga Frans Alfons Janssens: nei preparati microscopici di cromosomi durante la fase di meiosi, Janssens aveva notato che nel processo chiasmatico, in cui i due membri di una coppia di cromosomi (omologhi) si arrotolano l'uno sull'altro, i cromosomi sembravano rompersi e scambiarsi alcune parti. Morgan dedusse subito che questo processo, detto crossing-over, avrebbe spiegato l'accoppiamento e la separazione di Bateson. In una discussione immediatamente successiva, Morgan e Sturtevant compresero che se veramente i fattori di Mendel erano disposti linearmente lungo i cromosomi, allora la frequenza delle rotture durante i chiasmi sarebbe stata più o meno direttamente proporzionale alla distanza tra i fattori stessi; di conseguenza, la frequenza con cui i fattori accoppiati vengono separati sarebbe potuta risultare utile per costruire mappe per ogni cromosoma. Il giorno successivo, Sturtevant preparò una mappa di molti dei fattori mutanti noti sul cromosoma X di

Drosophila ([Tav. I](#)).

La mappatura divenne l'obiettivo principale del gruppo della *Drosophila* per il decennio successivo. La procedura fu applicata anche ad altri organismi quali topi e mais. Sebbene alcuni ricercatori (tra gli altri Bateson e Richard Goldschmidt in Germania) mostrassero un perdurante scetticismo nei confronti della teoria cromosomica dell'eredità, nel 1931 furono ottenute le prove citologiche del crossing-over per il mais (Barbara McClintock e Harriet Creighton) e per *Drosophila* (Curt Stern), eliminando ogni dubbio. Non sfuggì d'altra parte all'attenzione di alcuni scienziati, tra cui lo stesso Morgan, che le variazioni mendeliane (a partire dal 1915 chiamate 'mutazioni', indicando però mutamenti di grandezza minima) insieme alla ricombinazione dei caratteri per mezzo del crossing-over, creavano una grande variabilità su cui la selezione naturale poteva agire, in misura maggiore di quanto ipotizzato fino ad allora. Era inoltre diventato chiaro che il modello di Mendel non si poteva ritenere una formalizzazione puramente speculativa.

Allo stesso tempo Morgan e il suo laboratorio, insieme al gruppo – in rapida crescita – del mais di Emerson, iniziarono a trovare esempi di interazione tra geni, che indicavano, come gli embriologi avevano previsto da tempo, che i geni non erano semplicemente caratteri in miniatura, bensì erano coinvolti (in un modo che all'epoca non era ancora compreso) nella direzione dello sviluppo. Tra gli esempi di questa interazione c'era la cosiddetta 'epistasi', in cui gli effetti combinati di due geni in diverse posizioni o loci sul cromosoma agivano sulle rispettive funzioni, e l'effetto posizionale, in cui alcuni cambiamenti cromosomici (causati dalla duplicazione di regioni cromosomiche, o dalla rottura di un pezzo del cromosoma durante il chiasma e la sua reinserzione in senso inverso – chiamata 'inversione') possono modificare la posizione di un gene e quindi anche la sua espressione. Nonostante queste scoperte, l'immagine prevalente che si affermò fu quella di geni mendeliani indipendenti, allineati lungo il cromosoma, i quali producono caratteri adulti invariati (il fenotipo). Questa visione è ancora prevalente in molti manuali e libri di divulgazione, con espressioni del tipo 'Il gene per...' che, anche se fuorvianti, sono divenute parte della genetica moderna.

6. La biometria e la teoria sintetica dell'evoluzione

Per quanto il movimento biometrico si fosse occupato direttamente dei problemi dell'evoluzione, di per sé la biometria non formulava meccanismi evolutivi nei termini della nuova genetica. La durevole opposizione dei biometrici al mendelismo portò al rifiuto di qualsiasi ruolo per i geni nel processo evolutivo. Il vero contributo dei biometrici alla sintesi evolutiva che ebbe inizio negli anni Trenta del Novecento fu il ragionamento in termini statistici e il riconoscimento dell'importanza della matematica come strumento per affrontare l'evoluzione a livello popolazionale. Questo modo di vedere fu condiviso negli anni Venti da diversi studiosi, quali John B.S. Haldane e Ronald A. Fisher in Inghilterra, Sewall Wright negli Stati Uniti, e Sergej Četverikov in Unione Sovietica. Una delle prime applicazioni del pensiero statistico riguardò la questione dei caratteri recessivi, ossia se la loro scomparsa avvenga o meno in modo graduale. Nel 1908, il matematico inglese Godfrey H. Hardy e il fisico tedesco Wilhelm Weinberg dimostrarono matematicamente – in maniera indipendente l'uno dall'altro – che le frequenze geniche rimangono stabili in una popolazione se vengono mantenute alcune condizioni: una popolazione abbastanza grande da evitare errori di campionamento, un accoppiamento casuale, nessuna apprezzabile selezione, niente mutazioni né migrazioni. Noto come 'equilibrio di Hardy-Weinberg', questo semplice enunciato è divenuto la base per la comprensione dell'evoluzione in termini di genetica mendeliana. Sono fattori come l'accoppiamento non casuale, le mutazioni e altre forme di variazione (incluse le inversioni cromosomiche et similia), le migrazioni e la nascita di nuove piccole popolazioni isolate, e la selezione naturale, che producono l'evoluzione. Questa poteva ora essere considerata in termini di cambiamento di frequenze geniche nel tempo, prodotto da uno di questi processi. L'equilibrio di Hardy-Weinberg rappresentò il principale punto di

partenza per gli studi di Fisher, Wright e Haldane dalla seconda metà degli anni Dieci fino agli anni Trenta del Novecento.

La prima fase della sintesi evoluzionistica

Fisher, Wright e Haldane, per quanto lavorando indipendentemente, erano tutti e tre interessati in particolare a misurare quantitativamente l'effetto della selezione naturale in determinate condizioni. Essi affrontarono però il problema da diverse angolazioni. Fisher era il più avvezzo all'uso della matematica, avendo studiato astronomia a Cambridge con Sir James Jeans e avendo poi lavorato, successivamente alla laurea, come attuario presso una compagnia di assicurazioni. Non c'è da meravigliarsi del fatto che i suoi studi risultassero i più astratti e teorici, e i meno orientati alle popolazioni reali in Natura. Haldane era, fin dal principio, più indirizzato verso la biologia, avendo studiato matematica, genetica e fisiologia a Oxford e biochimica con Frederick Gowland Hopkins a Cambridge. Wright conseguì invece il suo dottorato a Harvard sotto la guida del genetista Castle, e successivamente lavorò presso lo United States Department of Agriculture (USDA), sviluppando programmi di selezione delle colture; inoltre, da autodidatta, studiò matematica e statistica. Tra i tre studiosi, Fisher era il più interessato nell'applicazione dei suoi modelli matematici al miglioramento della razza umana tramite programmi di eugenetica; addirittura, l'ultimo terzo del suo pionieristico volume, *The genetical theory of natural selection* (1930), è interamente dedicato all'eugenetica. Gran parte degli storici considera gli studi di Fisher come il fondamento della sintesi evoluzionistica, dal momento che enuncia i principi della genetica di popolazione e sviluppa metodi statistici per quantificare i modelli. Il titolo del libro di Fisher è significativo perché indica i limiti che si autoimpose. Egli scelse appositamente un ambito ristretto, mettendo in relazione la genetica mendeliana con il processo di selezione naturale, senza prendere in considerazione le altre questioni come le migrazioni, l'isolamento, le interazioni epistatiche e la ricombinazione genetica. Fisher comincia la sua discussione da ciò che denomina il parametro malthusiano di incremento della popolazione, cioè le statistiche vitali degli organismi in relazione al loro ambiente come descrizione del relativo tasso di crescita delle popolazioni. Il parametro malthusiano misura i valori produttivi degli individui di ogni età o in ogni stadio dei loro cicli vitali, e dunque si prevede una variazione a seconda del genotipo; esso fornisce un indice della capacità di sopravvivenza di un genotipo in specifiche condizioni ambientali. A questa definizione, Fisher aggiunse il concetto di varianza genetica, che esprime quantitativamente lo spettro di variazioni che un particolare carattere genetico può mostrare in diverse condizioni ambientali (stagioni differenti, cicli riproduttivi, ecc.). Ogni singola misura in una popolazione sarà dunque l'espressione non solo della variabilità genetica, ma anche delle interazioni tra i geni e delle influenze ambientali. Tuttavia, se le misurazioni sono fatte su un campione abbastanza ampio da comprendere l'intero spettro di ambienti in cui vive la popolazione, è possibile distinguere le variazioni realmente genetiche da quelle indotte dall'ambiente. Questo fu un passo cruciale per Fisher (ciò che lui denominò analisi della varianza), perché gli permetteva di analizzare gli effetti della selezione su variazioni mendeliane reali, e forniva un modello grazie al quale si potevano prevedere quantitativamente gli effetti di numerosi fattori, come la quantità di variabilità nella popolazione o l'intensità della selezione. Fisher mise poi in relazione la sua analisi della varianza genetica con il processo di selezione naturale. La prima componente di questo modello è la variabilità genetica, che Fisher pensava dovuta quasi totalmente alle mutazioni. Basandosi sugli studi di Muller sulle mutazioni indotte dalle radiazioni, condotti negli anni Venti del Novecento, ipotizzò che la mutazione di un gene in una delle sue forme alleliche avvenisse a un ritmo prevedibile (anche se i ritmi sono bassi, nell'ordine di 1:10.000 o 1:100.000 gameti), consentendo quindi una misura quantitativa della rapidità con cui nuove variazioni entrano in una popolazione. Più grande è la popolazione, maggiore è la variazione: per

Fisher le grandi popolazioni erano quindi i luoghi chiave in cui l'evoluzione avveniva con maggior efficacia. Il secondo componente del modello di Fisher era la selezione naturale medesima, i fattori ambientali che determinavano le possibilità del gene o di un gruppo di geni di essere trasmessi, e con quale frequenza, alla generazione successiva.

Il concetto centrale proposto da Fisher in *The genetical theory* definì il teorema fondamentale della selezione naturale. Argomentando in maniera puramente quantitativa, Fisher metteva in evidenza che, se un cambiamento di 1 mm in un carattere ha un valore selettivo di x , allora un cambiamento di 0,1 mm avrebbe un valore di $0,1x$. Il tasso con cui una mutazione incrementa la propria frequenza non dipende dal vantaggio selettivo che essa conferisce al singolo individuo, ma dalla variazione totale ereditabile nella popolazione (senza essere influenzata dall'entità delle singole variazioni). Questo rappresentava un importante preludio al teorema fondamentale stesso, perché in un colpo solo eliminava la distinzione tra variazioni continue e discontinue (rispettivamente, piccole o grandi mutazioni) che Fisher considerava inutile e che tanto aveva ostacolato nel passato l'applicazione della genetica mendeliana ai problemi dell'evoluzione. Il teorema fondamentale continua definendo il concetto di fitness, o grado di vantaggio (o svantaggio) selettivo che un particolare gene possiede in confronto ai suoi alleli, stabilendo che il tasso di incremento di fitness per ogni organismo in qualsiasi momento è uguale alla varianza genetica della fitness in quel momento. Il valore selettivo diventava dunque una caratteristica dei geni, non degli organismi nella loro interezza. *The genetical theory* riduceva gli organismi a collezioni di geni (quello che è detto pool genico della popolazione), rendendo il processo evolutivo trattabile con le modellizzazioni matematiche e le analisi quantitative che Fisher prediligeva.

I modelli di Fisher erano molto semplificati, ma proprio nella semplicità risiede la loro importanza. Egli separò attentamente i fili più importanti nella trama della variazione popolazionale, mostrando che l'ampiezza della variabilità in una data popolazione era il risultato di tre fattori separati: la reale variazione genetica, gli effetti ambientali e l'errore di campionamento da parte dell'osservatore. In questo processo, Fisher affermava di fare per la teoria evoluzionistica ciò che le leggi dei gas avevano fatto per la fisica: fornire gli strumenti per l'analisi statistica di eventi casuali, così da poter produrre risultati regolari e prevedibili. Come i sistemi fisici, le popolazioni di Fisher erano pensate infinitamente grandi e panmittiche, cioè tali che gli individui delle popolazioni potessero incrociarsi liberamente. Sebbene egli ammettesse che non tutte le popolazioni avrebbero avuto queste caratteristiche, pensò tuttavia che i cambiamenti evolutivi significativi si verificassero soprattutto all'interno di grandi popolazioni.

L'approccio di Fisher fu criticato da Haldane, che pensava fosse eccessivamente idealizzato e semplificato. Marxista molto legato culturalmente alla *Dialektik der Natur* (Dialettica della Natura) di Friedrich Engels (uno scritto postumo che applica il materialismo dialettico a diversi sistemi naturali), Haldane era particolarmente interessato alle interazioni tra i geni e gli altri parametri nelle popolazioni. Considerando i sistemi di Fisher 'troppo meccanici', si concentrò sui processi interattivi, come la dominanza incompleta, i sistemi multigenici, come l'epistasi, l'incrocio casuale in opposizione all'incrocio selettivo, e l'autofecondazione rispetto all'incrocio. Per mezzo dei calcoli basati sui dati di *Biston betularia* (una farfalla notturna per la quale la varietà melanica più scura aveva sostituito in meno di un secolo la forma normale bianca nelle aree industriali come Manchester), Haldane aveva concluso che in generale la pressione selettiva dovesse essere maggiore di quanto avesse pensato Fisher, aumentando quindi, in media, la velocità dell'evoluzione. Con una formazione in biochimica e matematica, Haldane, al pari di Fisher, sviluppò modelli basati su supposizioni – riguardanti le popolazioni, le loro dimensioni, la variabilità, le diverse pressioni selettive e l'esistenza di differenti parametri – non direttamente tratti dall'osservazione naturalistica. Sia per Fisher che per Haldane, le popolazioni erano astrazioni da descrivere in termini di frequenze di particolari genotipi.

Gli studi di Sewall Wright erano invece attentamente costruiti in base ai dati raccolti sulle popolazioni reali, per quanto anch'egli sviluppò modelli altamente matematizzati che per molti biologi dell'epoca erano difficili, se non impossibili, da capire. Entrando in scena qualche anno dopo rispetto a Fisher e Haldane, Wright approfittò delle loro precedenti pubblicazioni, riconoscendo in maniera esplicita l'importanza del pensiero di Haldane per il proprio crescente interesse nella genetica di popolazione. Provenendo dal laboratorio di Castle a Harvard, era sicuramente ben preparato per cogliere la relazione tra la genetica mendeliana e la selezione (Castle aveva eseguito una serie di esperimenti selettivi sulle cavie e i ratti per dimostrare che la selezione spingeva realmente i geni mendeliani a cambiare secondo la direzione della pressione selettiva). Il punto di partenza di Wright era una situazione semplice in cui l'equilibrio genetico prevaleva, per poi osservare i fattori che potevano spostare questo equilibrio. I fattori studiati nel dettaglio da Wright comprendevano la mutazione, la selezione, la dimensione delle popolazioni e la migrazione; egli introdusse quindi condizioni che le analisi di Fisher e Haldane avevano in larga misura ignorato.

La deriva genetica

Wright enfatizzò l'importanza della struttura e della dimensione della popolazione per il processo evolutivo. Al contrario di Fisher, Wright non considerava le popolazioni in natura infinitamente grandi ed equamente distribuite sul territorio, ma piuttosto le pensava disperse in piccole sottopopolazioni, o demi, che abitano nicchie locali all'interno dell'area geografica di tutta la popolazione. Queste piccole popolazioni occupano ciò che Wright chiamava un 'picco adattativo' all'interno di questo paesaggio. I picchi adattativi erano più metaforici che reali, ma ognuno di essi rappresentava una composizione genetica unica che aumentava la propria fitness nel microambiente del deme. Data la piccola dimensione delle popolazioni, queste risentivano in misura maggiore degli effetti dei processi casuali, come le migrazioni, le mutazioni, le ricombinazioni, la casualità dell'accoppiamento e i cambiamenti ambientali. Wright introdusse il concetto di 'deriva genetica' per descrivere le modalità in cui le frequenze genetiche si fissano nelle popolazioni per effetto di agenti diversi dalla selezione naturale. Pur senza negare il ruolo della selezione naturale, Wright sostenne che altri fattori hanno una parte importante nel creare le differenze di frequenze geniche tra demi. Allo stesso tempo, le piccole popolazioni di Wright erano in equilibrio precario sui loro picchi adattativi, poiché ogni mutamento ambientale, ogni migrazione o l'accoppiamento casuale avrebbe potuto alterare significativamente le frequenze geniche nello spazio di una generazione. Diversamente dal modello di Fisher, nel quale la selezione spingeva costantemente una grande popolazione verso una fitness crescente, il modello di Wright suggeriva che la maggior parte delle piccole popolazioni alla fine va incontro all'estinzione. Il vantaggio per la popolazione nel suo complesso risiedeva nelle collezioni uniche di geni che ogni deme rappresentava, fornendo dunque un serbatoio di variabilità maggiore di quanto accadesse per le grandi, ma più omogenee, popolazioni di Fisher. Inoltre, i demi potevano rapidamente evolvere da un picco adattativo all'altro, fintanto che riuscivano a sopravvivere alla traversata attraverso la 'valle' di valore adattativo minore. Il modello dei paesaggi adattativi fu introdotto da Wright in un articolo del 1932 e divenne uno strumento molto utile per visualizzare e descrivere la deriva genetica e le altre conseguenze delle dimensioni ridotte delle popolazioni.

Lo schema della deriva genetica di Wright venne però fortemente criticato da darwiniani ortodossi come Ernst Mayr, perché all'epoca sembrava sminuire o addirittura escludere un ruolo importante per la selezione e inoltre riduceva il potere dell'adattamento come principale 'ragion d'essere' del cambiamento evolutivo. Le ipotesi di Wright, per quanto sempre riconosciute, entrarono a far parte a pieno titolo della sintesi evolutivista solo negli anni Sessanta.

Studi sulle popolazioni naturali

La prima fase della sintesi evoluzionistica fece dunque convergere la genetica mendeliana e la teoria darwiniana della selezione (insieme al suo assunto del gradualismo) in un insieme di modelli altamente matematizzati e astratti. Mancava quindi l'applicazione e/o la verifica di questi modelli nelle popolazioni naturali. Tali applicazioni vennero realizzate da Theodosius Dobzhansky negli Stati Uniti (in parte collaborando con Wright), Edmund B. Ford in Inghilterra (in collaborazione con Fisher), George G. Simpson negli Stati Uniti (che applicò la genetica di popolazione ai dati fossili) e Mayr, utilizzando l'approccio popolazionale per trattare il problema della specie.

Dobzhansky (1900-1975) nacque a Odessa, Russia, e nei primi anni Venti del Novecento fu allievo di uno dei più importanti naturalisti russi, Sergej Četverikov. Con una formazione da sistematico, Četverikov divenne anche decisamente darwiniano e, quando Muller visitò l'Unione Sovietica nel 1922, gli comunicò l'entusiasmo che circondava la genetica di *Drosophila*.

Abile negli studi sul campo, Četverikov tentò di applicare i principî della genetica mendeliana alle popolazioni naturali, raccogliendo organismi (soprattutto *Drosophila*) e portandoli in laboratorio, dove li incrociava con individui di composizione genetica nota per osservarne la variabilità. Da questi studi, egli concluse che tutte le popolazioni dovevano ospitare una gran quantità di variazione nascosta o 'criptica', che avrebbe potuto avere conseguenze importanti sull'evoluzione. Per Četverikov, così come per il suo allievo Dobzhansky, il lavoro sul campo e in laboratorio erano complementari.

Nel 1927 Dobzhansky ricevette un borsa di studio dalla Rockefeller Foundation per recarsi negli Stati Uniti a lavorare nel laboratorio di Morgan alla Columbia University; egli avrebbe dovuto cominciare da zero lo studio dei dettagli della genetica e della citogenetica di *Drosophila*. In parte per le fruttuose collaborazioni avviate negli Stati Uniti, in parte per i crescenti attacchi alla genetica mendeliana in Unione Sovietica da parte dei neolamarckiani come Trofim Denisovič Lysenko, Dobzhansky rimase negli Stati Uniti per il resto della sua carriera.

Quando Morgan si trasferì dalla Columbia al California Institute of Technology (Caltech) nel 1928, Dobzhansky fu invitato a seguirlo. La vicinanza del deserto a sud-ovest di Pasadena fu lo stimolo che spinse Dobzhansky a intraprendere gli studi sul campo come nei primi anni Venti aveva fatto Četverikov. Dalla California meridionale all'Arizona orientale e al Texas, egli raccolse campioni di popolazioni di *Drosophila* a diverse altitudini, in habitat e stagioni differenti. Utilizzando le tecniche citologiche originariamente sviluppate da Theophilus S. Painter della University of Texas, ampiamente sfruttate dal gruppo di Morgan, Dobzhansky identificò le diverse configurazioni delle bande cromosomiche (utilizzando i cromosomi giganti delle ghiandole salivari delle larve). In questo modo riuscì a seguire diverse inversioni cromosomiche e altre alterazioni da popolazione a popolazione e da stagione a stagione, variando le condizioni che considerava correlate ai cambiamenti nelle frequenze cromosomiche. Sebbene non fosse possibile dimostrare rigorosamente che la selezione per alcune configurazioni cromosomiche specifiche fosse adattativa in particolari ambienti, Dobzhansky riuscì a riprodurre cambiamenti stagionali nelle frequenze cromosomiche modulando i parametri fisici del laboratorio.

Dobzhansky pubblicò i suoi studi in *Genetics and the origin of species* (1937) e in una serie di articoli dagli anni Trenta agli anni Cinquanta con il titolo di *Genetics of natural populations*. Egli mostrò chiaramente che le popolazioni naturali ospitavano una gran quantità di variabilità criptica, maggiore di quanto si fosse pensato, confermando di fatto i precedenti studi di Četverikov. Inoltre, fornì un metodo diretto per stabilire la dimensione della variabilità per mezzo dei metodi citologici osservativi, mentre Četverikov aveva bisogno di allevare diverse generazioni di mosche per svelare la variazione criptica. Da ultimo, creò un legame tra la tradizione di studi sul campo della storia naturale (dalla quale provenivano Darwin e Wallace) e la tradizione di laboratorio dei genetisti, colmando una

distanza che negli anni Venti del Novecento era divenuta uno dei principali ostacoli allo sviluppo di una visione unitaria dell'evoluzione: i naturalisti pensavano che i genetisti di laboratorio lavorassero con scenari artificiali, mentre i genetisti ritenevano che i naturalisti fossero incapaci di testare le proprie ipotesi e fossero quindi obbligati a teorie speculative. In parte grazie alle sue ricerche, Dobzhansky poté scrivere nel 1947 che l'evoluzione per selezione naturale poteva essere soggetta a prove quantitative e sperimentali: gli esperimenti controllati potevano allora sostituire la speculazione rispetto a ciò che la selezione naturale è in grado o meno di fare. Inoltre, non ci si poteva più accontentare della mera verifica dell'esistenza della selezione naturale. Il meccanismo della selezione naturale poteva essere studiato in casi concreti e, di conseguenza, la genesi dell'adattamento, probabilmente il problema centrale della biologia, rientrava nell'ambito del metodo sperimentale.

Molti degli esperimenti sul campo e in laboratorio di Dobzhansky erano progettati in collaborazione con Wright; questi proponeva i modelli e il tipo di dati da raccogliere e Dobzhansky portava il problema sul campo, raccogliendo gli esemplari ed effettuando le analisi citogenetiche. Rispetto al problema chiave della biologia evolutiva, l'adattamento, Dobzhansky, come Wright, enfatizzava il fatto che esso fosse il risultato dell'interazione di molteplici geni, e non la caratteristica di singoli alleli. La selezione agiva sulla totalità del complesso cromosomico, non sui singoli geni come aveva evidenziato Fisher. Dobzhansky sostenne che la selezione naturale poteva agire in diversi modi. I tipi cromosomici potevano essere caratterizzati dalla mortalità differenziale, o dalla longevità differenziale, o dalla fecondità o dalle differenze nell'attività sessuale, o dalla combinazione di due o più di queste e altre variabili. Durante questa seconda fase della sintesi (1940-1960) la teoria evuzionistica è stata inserita, metodologicamente, tra le scienze tradizionali.

Specie e speciazione

Un altro dei problemi a cui si dedicarono i protagonisti della sintesi fu la natura delle specie e il processo di speciazione. I tentativi, sia precedenti che successivi a Darwin, di definire le specie in un qualsiasi modo abbastanza generale da includere un vasto insieme di organismi (dai procarioti unicellulari agli eucarioti pluricellulari) erano caratterizzati da un approccio idealistico e tipologico. In parte come risposta a questa visione prevalente, Darwin assunse una posizione maggiormente nominalista: i limiti tra le specie sono in larga misura creazioni umane e artificiali. La distinzione tra specie e varietà era per Darwin necessariamente sfumata, poiché molte cosiddette specie erano solamente varietà in corso di diversificazione, ma ancora non abbastanza diverse da poter essere catalogate come vere specie separate. Tale confusione portò alcuni critici di Darwin a sottolineare come il titolo del suo libro fosse fuorviante, perché non dimostrava 'l'origine delle specie' ma evidenziava solamente come esse si modificassero entro certi limiti. Negli anni Quaranta del Novecento, tuttavia, naturalisti come Mayr, Simpson, Julian Huxley e George L. Stebbins avevano formulato un'idea più definita della specie, nota come 'concetto biologico di specie'. Questo concetto prevede che le specie siano entità reali in Natura, definite in generale dalla loro incapacità di incrociarsi con altri gruppi simili, e che esse condividano un pool genico comune insieme ad altri caratteri morfologici e fisiologici. Il concetto biologico di specie è 'multidimensionale', nel senso che non esiste alcun singolo criterio sufficiente a distinguere una specie da un'altra, e quindi i tassonomisti e i biologi evuzionisti devono valutare tutte le caratteristiche ecobiologiche di una popolazione per determinarne lo statuto di specie o di semplice varietà. Sebbene per i microbiologi e per molti botanici il concetto biologico di specie non fosse di grande aiuto nella loro ricerca tassonomica, esso è rimasto un importante elemento della sintesi evuzionistica dai primi anni Quaranta del Novecento in poi.

Il processo di speciazione emerse come controversia durante gli anni Cinquanta, opponendo i

sostenitori della speciazione allopatrica e della speciazione simpatica. Sviluppata da Darwin e poi fortemente rielaborata a cavallo tra XIX e XX sec. da autori quali John Thomas Gulick e David Starr Jordan, la speciazione allopatrica si rifà all'idea che una condizione necessaria per la differenziazione di una specie in due o più discendenti sia l'isolamento geografico. Mayr, Huxley e altri, a partire dal 1940 avevano sostenuto che fintanto che una popolazione condivide un pool genico comune caratterizzato da incrocio incondizionato tra i suoi membri, non si può avere diversificazione tra specie. Tuttavia, se alcune porzioni della popolazione venissero a trovarsi separate fisicamente dalle altre, o a causa della formazione di una barriera (fiume, una catena montuosa), o per mezzo della migrazione di alcuni individui in un nuovo territorio separato dall'originario, allora ci si dovrebbe aspettare una diversificazione in seguito a mutazioni casuali e a diverse pressioni selettive nei due ambienti. L'ipotesi alternativa, la speciazione simpatica, sosteneva invece che tale rigoroso isolamento non fosse necessario per la speciazione, poiché alcuni esempi, come le zecche, stavano a dimostrare che due o più specie potevano nascere in una stessa area geografica limitata. La speciazione simpatica era giudicata impossibile dai principali architetti della sintesi, come Mayr, poiché, fintanto che gli organismi fossero stati a contatto tra loro e liberi di incrociarsi, non si sarebbero mai accumulate differenze genetiche tra una parte e l'altra della popolazione sufficienti a dar luogo all'isolamento riproduttivo. Il successivo dibattito si concentrò sulla definizione dell'isolamento geografico: per esempio, due popolazioni di talpe possono essere effettivamente isolate pur vivendo a pochi metri di distanza, poiché la loro mobilità e le abitudini ecologiche escludono praticamente ogni contatto. Gli umani, d'altro canto, sono rimasti un'unica specie per almeno un milione di anni, anche se distribuiti geograficamente sull'intero Pianeta. Il concetto biologico di specie e i meccanismi di speciazione sviluppati durante la sintesi misero la parola fine a qualsiasi ipotesi che identificasse i diversi gruppi razziali umani con differenti specie. Altri aspetti della sintesi evuzionistica includevano la sistematica (tassonomia e il problema della specie), la biogeografia e la paleontologia. La questione della specie fu affrontata direttamente nel volume del 1942 di Mayr, *Systematics and the origin of species*. Le specie, sia animali sia vegetali, erano definite come popolazioni interfeconde con un insieme condiviso di caratteri anatomici, fisiologici, ecologici e comportamentali (se rilevanti). La biogeografia era rappresentata da un gran numero di ricercatori da Darwin in poi, particolarmente negli anni Venti e Trenta del Novecento, quando iniziò ad allontanarsi dalla semplice descrizione verso ricerche generalmente più dinamiche e causali, nei lavori di Emmett R. Dunn, Simpson e Philip J. Darlington. Le distribuzioni geografiche furono correlate con la speciazione, l'isolamento, il flusso genico e l'ibridazione interspecifica. La paleontologia fu portata nella sintesi da Simpson, che applicò i metodi statistici (compresa l'allometria) all'analisi delle tendenze dei dati fossili e alle distribuzioni delle popolazioni estinte. Gli aspetti botanici della sintesi furono rappresentati da George L. Stebbins e da Edgar Anderson i quali, al contrario di molti botanici, sottolinearono l'estensione (con qualche eccezione, in particolare la loro capacità di ibridazione) dell'applicazione alle piante del concetto biologico di specie come enunciato da Mayr e Huxley.

La denominazione 'sintesi evuzionistica' fu mutuata dal titolo del libro di Huxley del 1942, *Evolution, the modern synthesis*. Come il volume di Dobzhansky di cinque anni prima, quello di Huxley fornì il riassunto più chiaro e aggiornato di ciò che rappresentava, o non rappresentava, la nuova biologia evuzionistica. La sintesi moderna escludeva tanto quanto includeva. Una delle caratteristiche della sintesi fu il progressivo consolidamento intorno a un rigido insieme di idee riguardo ciò che sarebbe dovuto essere incluso o escluso dalla teoria evuzionistica vera e propria. Nella sintesi nel periodo 1930-1950, quindi, furono incorporati la genetica mendeliana, la teoria darwiniana della selezione, il problema della specie, l'isolamento geografico (e il problema della speciazione) e la paleontologia. Venivano invece escluse le vecchie nozioni del neolamarckismo, dell'ortogenesi e le macromutazioni (così come proposte da De Vries), ritenute senza alcun ruolo nel

processo evolutivo. Venne inoltre escluso, per quanto ritenuto comunque di un certo rilievo, il collegamento con l'embriologia, che era stata considerata a pieno titolo parte della teoria evoluzionistica dalla generazione precedente di Haeckel e Weisman. Era chiaro che la selezione poteva agire sia sui caratteri embrionali sia su quelli adulti, ma non era disponibile alcun metodo per studiare il processo noto al tempo come 'genetica dello sviluppo'. Uno dei risultati della sintesi fu quindi che lo sviluppo venne considerato una scatola nera; sebbene gli architetti della sintesi avessero riconosciuto che alcuni fattori potevano alterare l'espressione genica nel corso dello sviluppo, furono obbligati nella realtà dei fatti a trattare i geni come se non avessero alcun ruolo in questo processo. A partire dagli anni Ottanta del Novecento, tuttavia, grazie ai nuovi strumenti della biologia molecolare, e in particolare della genomica, un maggiore interesse è stato dimostrato per la relazione tra geni, sviluppo ed evoluzione. All'inizio del XXI sec. uno dei campi di ricerca biologica in maggiore crescita, noto cripticamente come 'evo-devo' (evolution-development), ha attratto l'attenzione di una nuova generazione di ricercatori; i biologi tornano a distanza di un secolo ai problemi centrali del paradigma haeckeliano.

7. L'evoluzione del comportamento animale

Darwin aveva sollevato il problema dell'evoluzione del comportamento animale nella sua opera *On the origin of species*, con un intero capitolo dedicato all'istinto. L'argomento occupò anche gran parte dei successivi *The descent of man* (1871) e *The expression of emotions in man and animals* (1872). Wallace, scopritore con Darwin della selezione naturale, si dedicò all'evoluzione della 'mente' umana e della morale, escludendola infine dai processi materiali come la variabilità ereditaria e la selezione naturale. Sebbene a cavallo tra XIX e XX sec. molti scienziati lavorassero sull'evoluzione del comportamento, lo studio sistematico in questo campo, poi battezzato 'etologia', non ebbe seguito fino agli anni Quaranta del Novecento.

Etologia

L'etologia è distinta dalla psicologia animale, una disciplina importante ma separata, nata nell'Ottocento. La psicologia animale era in gran parte incentrata sullo studio dell'apprendimento negli animali e quindi si occupava principalmente delle cause prossime. Gli studiosi di psicologia animale tendevano a pensare che l'organismo nascesse come una sorta di tabula rasa, su cui le esperienze fatte dall'animale venivano trascritte. Per quanto gli istinti fossero riconosciuti come importanti, non fu loro accordato il posto principale nello studio del comportamento. La psicologia animale fu profondamente influenzata dalle teorie comportamentistiche di Ivan Petrovič Pavlov, John Watson e Burrhus F. Skinner. L'etologia, invece, considerava il comportamento come una componente della costituzione fisiologica, e particolarmente neuropsicologica, dell'organismo, con un interesse specifico per la comprensione del suo significato adattativo e quindi evolutivo. Uno dei pionieri dell'etologia negli anni Trenta del Novecento fu lo zoologo austriaco Konrad Lorenz. Studiando diversi animali, Lorenz sottolineò il ruolo adattativo dei comportamenti innati (o istintivi). Egli fondò la sua teoria sul ruolo che gli stimoli esterni hanno su quelle che definì 'pulsioni' dell'organismo. Man mano che l'organismo percepisce – i morsi della fame, la vista di una preda o di un predatore, o di un possibile compagno – questi stimoli si sommano aumentando la pulsione. In risposta all'aumento della pulsione, l'animale incrementa il livello di reattività nel suo ambiente, cercando (ma non consciamente in senso umano) il modo di rilasciare il surplus energetico accumulato. Quando l'animale trova una modalità adatta nel suo ambiente, reagisce di conseguenza, e la pulsione viene ridotta o eliminata. Tale modello spiegava non solo le risposte specifiche a stimoli specifici (alla vista di un compagno si reagisce con il rituale dell'accoppiamento), ma anche come

stimoli specifici potessero provocare comportamenti alternativi o fuori luogo (l'animale cui è negato il rituale dell'accoppiamento reagisce cercando cibo). Lorenz sostenne inoltre che le reazioni istintive possono comunque avere anche una componente di apprendimento. Nel corso delle sue ricerche, osservò che i pulcini delle oche selvatiche creano un legame immediato con il primo organismo con cui vengono a contatto, che di solito è la madre (un processo detto 'imprinting').

Le piccole oche seguono da vicino la madre da cui hanno l'imprinting, senza mai staccarsi.

L'imprinting ha un ovvio valore adattativo, dal momento che fornisce protezione e nutrimento ai giovani animali. Lorenz sottolineò la natura istintiva, meccanica, di questo processo, mostrando che, sostituendosi all'oca madre vicino alla covata nel momento della schiusa delle uova, l'imprinting avrebbe riguardato lui stesso. Secondo la teoria di Lorenz, la selezione naturale aveva creato la possibilità di avere un imprinting, mentre l'ambiente ne definiva lo specifico oggetto.

Lorenz era un fervente darwiniano che enfatizzava il ruolo della lotta e della 'sopravvivenza del più adatto' nelle società umane come in quelle animali. Sostenne anche che i diversi gruppi etnici e razziali, come specie animali differenti, ereditano diverse forme di funzioni mentali, simili agli 'istinti', alcuni dei quali sono più adattativi di altri. Queste idee lo portarono molto vicino alle teorie naziste sulla razza, che appoggiò nei suoi scritti del periodo nazionalsocialista (1933-1945). Nel dopoguerra l'etologia si sviluppò ulteriormente grazie agli studi dello zoologo olandese Nikolaas Tinbergen. Mentre Lorenz fu un aperto oppositore degli esperimenti sugli animali – preferendo l'osservazione nei loro habitat naturali – Tinbergen fece largo uso dei metodi sperimentali. Senza negare il valore della ricerca sul campo, Tinbergen dimostrò che la sperimentazione poteva rendere maggiormente rigorosi modelli generali come quelli sviluppati da Lorenz. I suoi primi lavori riguardarono una vespa velenosa (*Philantus triangulum*) che costruisce un elaborato intrico di tunnel nel terreno, rifornendolo con api che la femmina punge e paralizza per cibare le proprie larve. Per verificare se la vespa usasse la vista o l'olfatto per localizzare le api, Tinbergen pose un'ape paralizzata sul fondo di una provetta in un terrario chiuso, con un ventilatore sopra la provetta. Se la vespa avesse usato l'olfatto, ragionò Tinbergen, si sarebbe diretta verso l'estremità aperta della provetta, mentre nel caso avesse utilizzato la vista, sarebbe andata verso l'altro estremo. Tinbergen osservò che le vespe si dirigevano immediatamente controvento verso l'apertura della provetta, supportando l'ipotesi che fosse l'olfatto, e non la vista, che per primo permetteva alla vespa di localizzare la preda. Questi esperimenti erano semplici e chiari e allinearono l'approccio maggiormente naturalistico di Lorenz alla nuova enfasi che la biologia del XX sec. nel suo complesso poneva sulla sperimentazione come componente necessaria alla ricerca biologica.

Al contrario di Lorenz e Tinbergen, l'etologo americano Daniel Lehrman si oppose all'idea che i comportamenti ritualizzati, altamente specifici, fossero direttamente ereditati, o istintivi. Lehrman sottolineava che solamente i processi fisiologici – per esempio, alcune reti neuronali, o la produzione di specifici ormoni – possono essere ereditati; questi, in combinazione con i comportamenti casuali, con tentativi ed errori, che normalmente vengono esperiti dagli organismi, sarebbero alla base dell'apprendimento di alcuni comportamenti, a prima vista istintivi. Lehrman studiò sperimentalmente come i pulcini di tortora, subito dopo la schiusa, imparano a beccare dal gozzo della madre che contiene un liquido nutriente ('latte del gozzo'). Gli uccelli che covano producono un ormone, la prolattina, che stimola la produzione del latte, riempiendo e gonfiando il gozzo. Lehrman ipotizzò che i pulcini nascessero solo con il riflesso casuale dell'azione del beccare. Quando beccano accidentalmente il gozzo della madre, viene rilasciato il latte, che ricompensa non solo i pulcini ma anche il genitore in quanto, secondo Lehrman, il gozzo rigonfio risulta fastidioso. Lehrman verificò la sua ipotesi iniettando prolattina in due gruppi di uccelli: uno, che aveva già allevato almeno una covata (e quindi, presumibilmente, aveva imparato la risposta di rilascio) e uno che non aveva mai avuto questa esperienza. I risultati confermarono l'ipotesi di Lehrman: mettendo pulcini adottivi in entrambi i nidi, gli uccelli iniettati che già avevano cresciuto la prole iniziavano da subito a dar da

mangiare ai pulcini, mentre gli uccelli 'inesperti' dovevano sentire lo stimolo dei pulcini prima di reagire. Per quanto dopo un decennio fosse poi dimostrato che il modello di Lehrman era eccessivamente semplificato, i suoi studi risultarono fondamentali per capire che i comportamenti, anche quelli cosiddetti istintivi, possono essere considerati una combinazione di risposte innate e apprese, passibili di studio sperimentale.

Negli anni Cinquanta e Sessanta del Novecento gli etologi affrontarono i comportamenti stereotipati che si trovano in molti organismi, dai plattelminti (vermi) agli insetti (*Drosophila*, mantidi, mosconi e una miriade di specie di vespe) fino a un vasto gruppo di vertebrati. Il comportamento per l'accoppiamento, i comportamenti aggressivi o agonistici (minacce ostentate) e il comportamento rispetto al territorio vennero messi al centro dell'indagine etologica nel suo divenire un settore importante della biologia evolutiva. Ernst Mayr, tra gli altri, sottolineò l'importanza della comprensione del comportamento non solo nella storia evolutiva di una specie ma, come anche Oskar Heinroth, nella classificazione e nella definizione delle specie come taxa naturali.

L'etologia è stata applicata anche agli esseri umani, particolarmente negli scritti divulgativi di Lorenz (*Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression*, Il cosiddetto male. Per una storia naturale dell'aggressione, 1963; *Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen*, L'anello di Re Salomone, 1952), di Robert Ardrey (*The territorial imperative*, 1966), e di Desmond Morris (*African genesis*, 1961). Questi studi diedero l'impressione che gli esseri umani si comportassero in base agli stessi 'istinti' – come la territorialità e l'aggressione innata – degli altri animali e che fenomeni come guerra, stupro o espansione territoriale fossero connaturati all'essere umano. Un corollario di questa teoria era che le tendenze animali negli umani non fossero eliminabili, ma solamente controllabili per mezzo dell'educazione e altre influenze 'civilizzatrici'. Queste affermazioni, basate soprattutto sull'analogia, furono duramente contestate da alcuni etologi, che criticarono l'extrapolazione acritica dagli animali agli umani, e dai sociologi e gli psicologi, che considerarono queste ipotesi contrarie alle prove disponibili che dimostravano l'importanza dell'apprendimento e la flessibilità, piuttosto che la fissità, del comportamento umano.

Sociobiologia

Nel corso degli anni Settanta del XX sec., la vecchia etologia veniva progressivamente allargata in un nuovo campo, la sociobiologia, che combinava lo studio del comportamento nel più ampio contesto della socialità umana, utilizzando concetti e metodi della genetica di popolazione, dell'ecologia, della statistica e delle simulazioni matematiche. La pietra miliare della sociobiologia è considerato il monumentale volume di Edward O. Wilson, *Sociobiology, the new synthesis* (1975). Biologo evoluzionista al Museum of Comparative Zoology di Harvard e specialista delle formiche, Wilson tentò di coordinare tutti gli aspetti della biologia animale in un unico paradigma darwiniano. Il volume rappresentava una dettagliata rassegna della letteratura sul comportamento animale, la genetica, le strutture delle popolazioni e l'ecologia, in riferimento all'evoluzione di comportamenti complessi. Organizzato per gruppi tassonomici (in gran parte secondo i phyla), *Sociobiology* presentava un considerevole numero di prove a favore dell'evoluzione graduale di molti comportamenti animali ritualizzati (istintivi) come caratteri adattativi specie-specifici. Wilson mise insieme i nuovi risultati della genetica del comportamento animale, dell'ecologia evoluzionistica, dell'analisi strutturale delle popolazioni, della demografia e dei modelli di accrescimento delle popolazioni, con le proprie teorie sulla biogeografia delle isole (nella quale le piccole sottopopolazioni all'interno di specie ad ampia distribuzione sono considerate semiisolati insulari). Sintesi della letteratura disponibile in quel momento, il libro di Wilson raccolse larghi consensi. Nell'ultimo capitolo del libro Wilson, tuttavia, applicava la sua 'nuova sintesi' all'evoluzione del comportamento umano. Nella prospettiva sociobiologica, il comportamento è una caratteristica

innata di tutte le popolazioni umane (poiché tutti gli umani sono membri della stessa specie). Lo scopo di Wilson era quindi di spiegare ciò che considerava gli universali del comportamento umano, caratteristici della specie nel suo insieme. I comportamenti sono per una parte significativa controllati geneticamente e sono stati conservati dalla selezione naturale come utili adattamenti. Tra i caratteri considerati da Wilson ci sono la selezione del partner, la territorialità, il comportamento materno, l'indottrinamento, la religiosità e l'aggressività.

Wilson e i suoi seguaci, particolarmente Richard Dawkins in Inghilterra e Irven DeVore negli Stati Uniti, hanno anche invocato il controverso principio della 'selezione parentale', secondo cui la selezione opera sulla fitness del gruppo di consanguinei piuttosto che su quella del singolo individuo. La selezione parentale è stata utilizzata per spiegare il comportamento di una madre o di un altro stretto consanguineo che mettono a repentaglio la propria vita per salvare un bambino o un altro membro del gruppo parentale: quanto più DNA (geni) è condiviso dagli individui di un gruppo di consanguinei, tanto più grande sarà la possibilità che un individuo metta a rischio il proprio benessere a vantaggio di un parente. Il valore adattativo della selezione parentale sta dunque nel fatto che aiutando uno stretto parente (per esempio, un fratello o una sorella, con cui viene condiviso il cinquanta per cento dei geni) l'individuo sta in realtà aiutando i propri geni a perpetuarsi.

La teoria sociobiologica umana sottolineò in particolare la divisione del lavoro tra uomini e donne che Wilson e altri affermavano essere praticamente universale nelle società passate e presenti. Secondo questa ipotesi, i genotipi maschili erano stati selezionati per l'aggressività, le abilità di caccia, l'alta mobilità e la promiscuità sessuale. I genotipi femminili, d'altro canto, erano stati selezionati per la raccolta di cibo, la passività, la nutrizione e la cura dei bambini. Il concetto di 'scelta femminile' (cioè che le femmine scelgono i partner tra i maschi in competizione, un'idea basata sui modelli animali risalenti a Darwin) era invocata dai sociobiologi per suggerire che le femmine preservano i migliori genotipi della popolazione selezionando con cura quei maschi, tra i tanti disponibili, che faranno da padri alla propria discendenza. L'applicazione forse più controversa delle teorie sociobiologiche alle differenze maschio-femmina scaturì, alla fine degli anni Novanta del Novecento, dalla pubblicazione di *A natural history of the rape* (2000) dello studioso di comportamento animale Randy Tornhill, che interpretava lo stupro come naturale conseguenza (per quanto chiaramente indesiderabile) della selezione per l'aggressività maschile e per la competizione per le femmine. Gli studi di modelli animali (in particolare relativi alle anatre selvatiche, nelle quali apparentemente è stato descritto lo 'stupro di gruppo' di molti maschi contro una femmina) costituivano un significativo supporto delle affermazioni riguardo una presunta base biologica della pulsione allo stupro tra i maschi di ogni specie.

L'avvento della sociobiologia nel 1975, e la sua costante elaborazione, provocò notevoli controversie tra i biologi, i sociologi e gli antropologi. Di poco successiva all'accalorata discussione sulla razza e sulla presunta base genetica del Q.I. (correlata ai lavori dello psicologo di Berkeley Arthur Jensen e del fisico di Stanford William Shockley), che ebbe luogo tra il 1969 e il 1975, la sociobiologia – in particolare le sue applicazioni all'uomo – fu considerata l'ennesima forma di determinismo biologico, l'idea che il comportamento e la cultura umani siano in gran parte controllati dai geni. Le teorie sociobiologiche umane furono criticate perché considerate speculative, dal momento che Wilson e i suoi seguaci non avevano mai trovato possibili geni per le pratiche culturali. Gli specialisti (i genetisti di popolazione, gli antropologi, i sociologi, le femministe) ritennero i dati citati e le conclusioni nelle loro rispettive discipline esagerati, ingenui o semplicemente sbagliati. Un forte movimento antisociobiologia nacque negli Stati Uniti e in Europa, accusando Wilson e i suoi sostenitori di costruire una teoria in favore dello status quo politico, in particolare rispetto alla posizione delle donne nella società (Wilson sostenne che, nonostante l'istruzione e le accresciute opportunità nel mondo del lavoro, le donne avrebbero sempre avuto un ruolo minore degli uomini in campi come la scienza, la politica e il militare). Wilson e i suoi risposero che le critiche erano politiche, mentre i

sociobiologi seguivano semplicemente le evidenze scientifiche. Non è ancora stata raggiunta una piena risoluzione della controversia, tuttavia per i biologi evuzionisti e gli antropologi gli argomenti, e i dati riportati, in favore della sociobiologia umana erano ancora problematici. Negli anni Novanta, all'interno dei domini psicologici e psichiatrici una nuova teoria, nota come 'psicologia evuzionistica', con tutte le caratteristiche della vecchia sociobiologia, ha iniziato ad attirare notevolmente l'attenzione. Il problema fondamentale che la maggior parte dei critici trovava nell'approccio sociobiologico al comportamento umano era la tendenza al riduzionismo nel correlare comportamenti complessi con l'azione diretta dei geni, mentre il percorso tra il gene e il comportamento è lungo e complicato, e in gran parte ancora da capire. Per parte loro, i sociologi e gli antropologi sostenevano che i fenomeni sociali andassero studiati a livello sociale e che non fosse possibile alcun tipo di correlazione lineare con elementi come i geni a un livello di organizzazione molto inferiore. I critici consideravano dunque particolarmente ingenua la conclusione di Wilson secondo cui tutte le materie umanistiche e le scienze sociali sarebbero arrivate a essere sussunte in un paradigma darwiniano e sociobiologico.

8. Genetica ed evoluzione umana

L'applicazione di alcuni aspetti della genetica all'evoluzione umana cominciò nella prima parte del secolo, principalmente con le analisi della distribuzione dei gruppi sanguigni nelle diverse popolazioni. Si scoprì che la distribuzione degli alleli dei gruppi sanguigni del più comune e diffuso sistema A-B-O è molto differente tra i diversi gruppi umani: per esempio, gli africani hanno una frequenza maggiore (0,7) del tipo sanguigno O rispetto ai caucasici (0,6), mentre questi ultimi hanno una frequenza maggiore del tipo A (0,3) rispetto ai primi (0,18). Differenze più marcate si notano nel fattore Rh, per il quale gli africani hanno una frequenza di 0,73, i caucasici 0,16 e gli asiatici 0,04. I profili di distribuzione dei principali alleli dei gruppi sanguigni fornirono un mezzo per ricostruire le parentele ancestrali, i percorsi migratori e l'evoluzione delle popolazioni umane. Gli studi pionieristici in questo campo furono condotti da Ludwig e Hermann Hirschfeld nel 1918 e da Luigi Luca Cavalli-Sforza a partire dagli anni Sessanta del Novecento. Per diversi aspetti i risultati andavano in parallelo con le scoperte degli antropologi che usavano gli strumenti tradizionali (tracciando le migrazioni per mezzo dei manufatti, la linguistica, le tecniche edilizie e simili). A complicare le cose c'era ovviamente il costante incrocio tra le popolazioni umane, che in alcuni casi rendeva impossibile determinare se la presenza di certi alleli fosse il risultato di relazioni ancestrali o fosse stata introdotta da contatti recenti. Gli studi sui gruppi sanguigni mostrarono comunque le possibilità aperte dalla genetica per la comprensione sia delle migrazioni umane sia delle linee evolutive.

Con l'avvento della biologia molecolare, a partire dagli anni Cinquanta del Novecento con gli studi di Linus C. Pauling sulla struttura delle proteine, nuovi mezzi si resero disponibili per la ricerca sulle relazioni genetiche tra popolazioni. Se le proteine sono il diretto prodotto dei geni (come era stato stabilito dalle ricerche di George W. Beadle e Edward L. Tatum negli anni Quaranta), allora le differenze tra queste molecole possono essere utilizzate – per inferenza a livello genetico – per distinguere una popolazione dall'altra. Le tecniche cromatografiche (utilizzando colonne di polveri di cellulosa, o carte molto assorbenti) ed elettroforetiche (per mezzo di uno strato di gel al quale viene applicato un determinato voltaggio, creando un gradiente di carica elettrica) furono impiegate a partire dagli anni Quaranta e Cinquanta per separare composti di macromolecole come le proteine (e successivamente gli acidi nucleici). Le bande separate su una colonna cromatografica o di una elettroforesi su gel rappresentano ognuna una singola proteina, per esempio l'emoglobina, separata da un omogenato ottenuto dalla lisi delle cellule. La presenza o l'assenza di una banda può indicare se una proteina è presente o meno; piccole differenze nella posizione lungo la colonna o nella banda possono distinguere le diverse varianti di una stessa proteina. Quando Pauling, chimico del Caltech,

applicò l'analisi elettroforetica alle emoglobine umane nel 1949, diede perciò inizio alla scoperta di un intero insieme di varianti, tra cui la più nota è l'emoglobina degli eritrociti falciformi. In questo caso la sostituzione di un singolo amminoacido in una delle due catene polipeptidiche causa un cambiamento drastico nella struttura e nella funzione (trasporto dell'ossigeno) della molecola. Successivamente, la scoperta che ciò rappresentava una mutazione in una coppia di basi del DNA degli individui affetti dalla malattia detta anemia falciforme fornì la prima prova della base molecolare di una malattia genetica umana. Il fatto che l'anemia falciforme fosse diffusa soprattutto, ma non solo, nelle popolazioni provenienti dall'Africa centroccidentale, appoggiò l'idea che le variazioni genetiche, come i gruppi sanguigni, fossero distribuite in modo disomogeneo tra le popolazioni umane e quindi potessero essere usate come misure delle parentele e delle linee evolutive. Il caso dell'emoglobina falciforme indicava anche che alcune differenze genetiche possono essere deleterie in alcuni ambienti e adattative in altri. In Africa centrale e occidentale, dove la malaria è endemica, gli individui eterozigoti per il gene falciforme (recessivo) hanno una resistenza alla malattia maggiore degli individui normali, che si riflette in una maggiore frequenza del gene mutante nelle popolazioni di quelle aree.

Un problema cui si sono dedicati i genetisti molecolari nella seconda metà del XX sec. è stato quello della razza. Argomento di contesa sin dal XVI sec., ha visto numerosi tentativi di distinguere biologicamente razze e gruppi etnici; i primi, fondati sulla distinzione di caratteri fisici come l'angolo facciale e il volume cranico non produssero risultati netti; da più parti si sperava che la genetica ne portasse di migliori. Il lavoro preliminare sui gruppi sanguigni sembrava promettente, ma esaminare soltanto tale caratteristica non corrispondeva al criterio sociale usuale di determinazione della razza, vale a dire il colore della pelle. La tecnica che si è dimostrata più utile al riguardo è stata il sequenziamento del DNA, per mezzo del quale le somiglianze e le differenze genetiche potevano essere confrontate a livello molecolare. I risultati di questi confronti dimostrarono tuttavia che tutti gli umani hanno il 99,8 % ca. del DNA in comune e che lo 0,2 % di differenze non è in relazione ai criteri standard come il colore della pelle, il tipo di capelli. La razza è dunque un concetto biologicamente privo di significato. Gli esseri umani si sono incrociati lungo tutta la loro storia evolutiva e pertanto l'idea che ci siano state razze 'pure', con una costituzione genetica unica e distinta, è considerata tipologica. Pur rimanendo un fondamentale costrutto sociopolitico, la razza non può essere considerata biologicamente reale.

Più costruttiva è stata l'utilizzazione dei dati molecolari, in particolare delle sequenze nucleotidiche del DNA, per tracciare l'evoluzione umana. I due maggiori paradigmi sull'origine geografica di Homo sapiens vennero sottoposti a verifica dopo il 1960, per mezzo delle sequenze di DNA ottenute dalle popolazioni odierne. Entrambe le ipotesi concordavano sull'evoluzione di Homo sapiens dalla specie ancestrale Homo erectus, erano invece in questione quando e dove ciò fosse avvenuto. L'ipotesi della 'sostituzione' o dell'origine africana sosteneva che Homo erectus migrò verso l'Europa, l'Asia e l'Australia all'incirca uno o due milioni di anni fa; successivamente, intorno ai 100.000 anni fa, la popolazione africana evolvette in Homo sapiens, intraprendendo una seconda migrazione e sostituendo le popolazioni di Homo erectus nelle altre aree (fig.14). L'ipotesi del differenziamento regionale affermava invece che Homo erectus migrò dall'Africa verso l'Europa e l'Asia uno o due milioni di anni fa, andando incontro parallelamente alla speciazione di Homo sapiens in ognuna di queste regioni, poiché vi era un continuo contatto (e flusso genico) tra le diverse popolazioni. Se l'ipotesi del differenziamento regionale fosse risultata corretta, le differenze genetiche fra i tre maggiori gruppi di discendenza (asiatico, caucasico, negroide) sarebbero state maggiori, poiché la divergenza sarebbe stata più lontana nel tempo; se fosse stata esatta l'ipotesi della sostituzione, le differenze genetiche tra i moderni gruppi umani sarebbero state considerevolmente minori. La strategia seguita fu quindi quella di confrontare le somiglianze e le differenze del DNA mitocondriale (usato perché, diversamente dal DNA nucleare, esso viene ereditato solamente dalla madre ed è

quindi meno soggetto agli effetti dell'incrocio), tra rappresentanti odierni delle popolazioni asiatiche, africane ed europee. I risultati ottenuti si sono rivelati maggiormente compatibili con l'ipotesi della sostituzione.

Un nuovo campo di ricerca, noto come 'evoluzione molecolare' e relativo alla ricerca sull'evoluzione delle molecole a partire dalle loro forme ancestrali, è emerso a partire dagli anni Settanta del Novecento. L'emoglobina, per esempio, è considerata il frutto dell'evoluzione da elementi ancestrali simili ai citocromi, a causa di una duplicazione di un gene seguita dalla differenziazione di una delle due copie in una nuova direzione. L'introduzione dei computer ha considerevolmente aiutato questi studi, velocizzando il processo della comparazione tra le coppie di basi o delle sequenze amminoacidiche, alla ricerca di omologie e possibili scenari di divergenze.

Evoluzione genetica dell'uomo

Enciclopedia della Scienza e della Tecnica (2007)

di **Sean B. Carroll**

Evoluzione genetica dell'uomo

Che cosa è l'uomo, se il suo supremo bene e tutto il prezzo del suo tempo restringesi nel mangiare e nel dormire? Un brutto, e null'altro. Certo quegli che ne dotò di questa sublime ragione, che può veder nel passato e nell'avvenire, non ci ha data questa intelligenza, celeste facoltà, perch'ella in noi si rimanga inerte. Questo si legge nell'Amleto di William Shakespeare.

Comprendere la base genetica dei tratti fisici e comportamentali che distinguono gli esseri umani dagli altri Primati rappresenta una delle nuove grandi sfide della biologia. Dei milioni di differenze nelle coppie di basi tra esseri umani e scimpanzé, quali particolari cambiamenti hanno contribuito all'evoluzione delle caratteristiche dell'uomo in seguito alla separazione delle discendenze Pan e Homo qualche milione di anni fa? Cosa rende gli esseri umani moderni diversi dalle grandi scimmie antropomorfe e dai primi Ominidi? In quali Ominidi e quando nel processo evolutivo sono apparsi i tratti fisici e i comportamenti significativi? Dove, nei nostri cervelli più grandi, risiedono le facoltà specifiche degli esseri umani? Si tratta di interrogativi di vecchia data in paleoantropologia e in anatomia comparata, fin dai tempi della scoperta dei teschi di Neanderthal e dai primi studi sulle grandi scimmie antropomorfe nel XIX secolo. Oggi risolvere il mistero delle origini dell'uomo significa andare oltre la descrizione e la storia dei suoi tratti distintivi, indagando i meccanismi genetici che stanno alla base della loro formazione ed evoluzione. Con la caratterizzazione del genoma umano, e quella del nostro 'cugino' scimpanzé in arrivo, le indagini per scoprire la base genetica dei tratti fisici e comportamentali che ci distinguono dalle altre scimmie antropomorfe stanno rapidamente acquistando slancio.

I genomi divergono in funzione del tempo e la maggior parte dei cambiamenti che si accumulano nella sequenza tra due qualsiasi specie imparentate tra loro sono selettivamente neutri o quasi neutri, poiché non sembrano contribuire a creare differenze funzionali o fenotipiche che possano costituire dei vantaggi adattativi. È molto importante sviluppare metodi per distinguere le 'prove incontrovertibili' dell'evoluzione genetica dell'uomo, dovuta soprattutto alla selezione naturale, dal normale e non significativo ticchettio dell'orologio dell'evoluzione molecolare. La misura e la velocità dell'evoluzione morfologica negli Ominidi suggeriscono molti cambiamenti evolutivi indipendenti e incrementali che, sulla base delle recenti scoperte in animali modello, si ritiene siano di natura poligenica e regolatrice. La genomica comparativa, la genetica delle popolazioni, le analisi dell'espressione genica e la genetica medica hanno iniziato a fare incursioni, in modo sinergico, nella complessa architettura dell'evoluzione umana. La grande sfida consiste nello spiegare il numero,

l'identità e le funzioni dei geni, nonché i cambiamenti specifici al loro interno, che hanno dato forma all'evoluzione dei tratti distintivi del genere Homo e in particolare di Homo sapiens. Questo traguardo è stato realizzato solo per alcuni tratti distintivi in sistemi modello: si tratta infatti di un compito difficile applicare questo tipo di indagine alle caratteristiche umane sulle quali sappiamo così poco, e in una prospettiva ampia quanto l'intero arco dell'evoluzione umana.

sommario

1. L'albero degli Ominidi. 2. Una mente meravigliosa. 3. L'evoluzione umana rappresentò un'eccezione? 4. L'aritmetica dell'evoluzione della sequenza umana. 5. Genomica comparativa. 6. Migliaia di cambiamenti adattativi nel proteoma umano? 7. L'evoluzione dell'espressione genica umana. 8. Geni candidati nell'evoluzione umana. 9. L'evoluzione di un gene che influisce sul linguaggio. 10. Le funzioni dei geni selezionati. □ Bibliografia.

1. L'albero degli Ominidi

Per avvicinarsi alle origini dei tratti distintivi dell'uomo a livello genetico, è essenziale avere come sistema di riferimento una storia della nostra discendenza e dei caratteri che la distinguono. È inadeguato e fuorviante considerare soltanto l'anatomia e lo sviluppo comparativi (o i genomi) degli esseri umani, degli scimpanzé e delle altre scimmie antropomorfe ancora esistenti, e poi tentare di dedurre come le differenze esistenti potrebbero essere codificate ed espresse. Ciascuna di queste specie ha una discendenza indipendente che risale a quella degli Ominini o persino più indietro nel tempo, il termine Ominini si riferisce agli esseri umani e ai nostri antenati nella scala dell'evoluzione, risalenti al tempo della separazione della discendenza umana da quella delle scimmie antropomorfe; Ominidi è riferito agli esseri umani e alle scimmie antropomorfe africane ([fig. 2](#)).

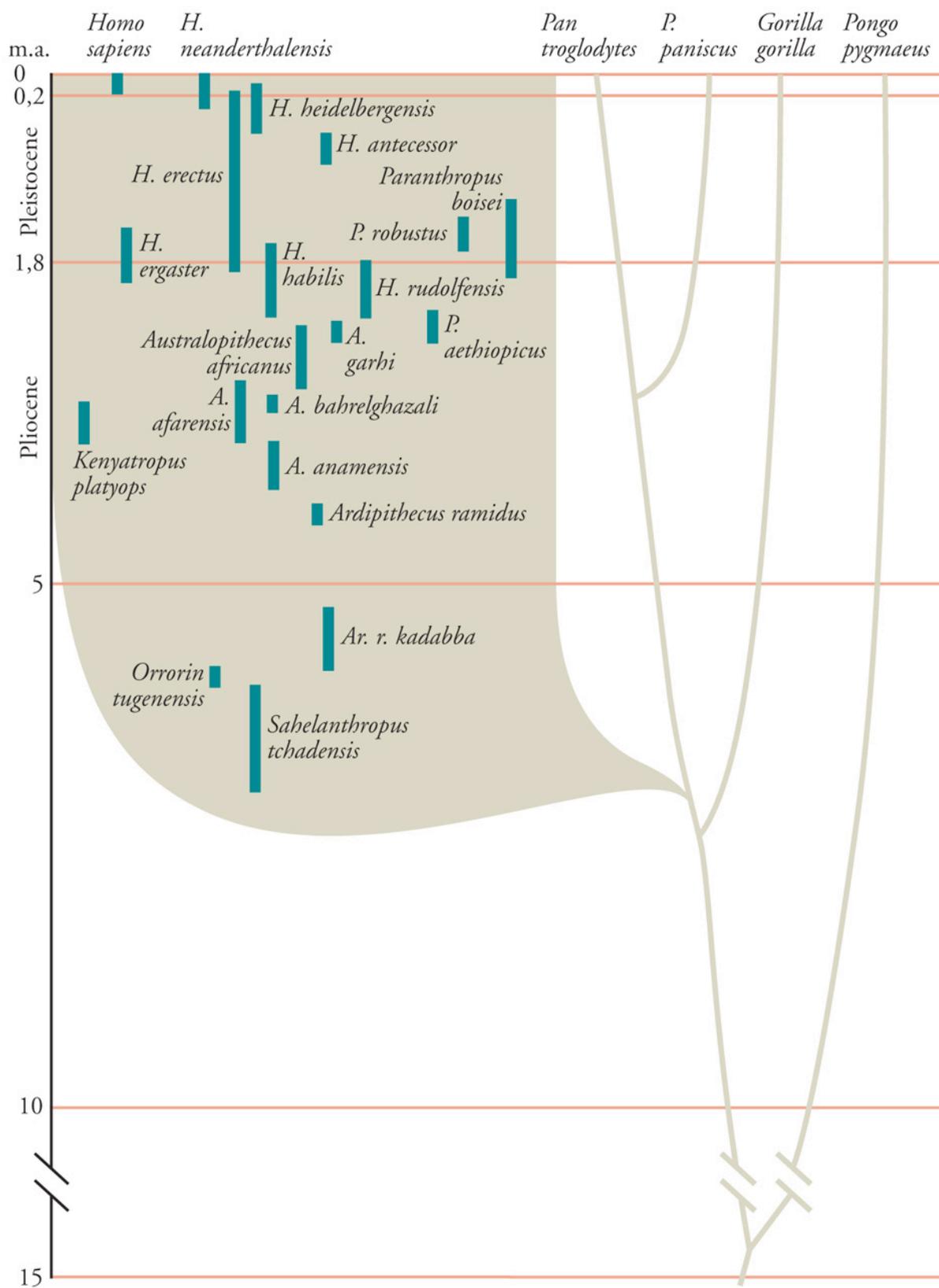


Fig. 2. La cronologia e la filogenesi degli Ominidi. Le relazioni tra le scimmie antropomorfe sono mostrate in grigio per gli scimpanzé (*Pan troglodytes*), i bonobo (*P. paniscus*), i gorilla e gli orangutan (*Pongo pygmaeus*). I periodi approssimativi

di differenziazione sono derivati dai dati molecolari. Le relazioni filogenetiche tra gli Ominidi sono incerte. Le barre blu indicano l'intervallo temporale delle specie fossili e/o l'incertezza delle età fossili. L'identità dell'ultimo antenato comune degli scimpanzé e degli esseri umani è sconosciuta. Si noti che l'età stimata di *Sahelanthropus tchadensis* precede nel tempo le stime molecolari del momento della separazione tra scimpanzé e uomo. Queste specie potrebbero essere antecedenti o posteriori all'ultimo antenato comune. Si noti inoltre che *Homo sapiens* rappresenta soltanto l'ultimo 3% dell'intervallo temporale dell'evoluzione degli Ominini.

L'evoluzione dei tratti distintivi moderni non fu un processo cumulativo, lineare, e le idee sul ritmo, sul modello e sulla grandezza del cambiamento possono essere verificate solo attraverso i reperti fossili, che però sono sempre suscettibili di revisione in seguito a nuovi ritrovamenti. Le testimonianze fossili continuano a determinare i punti di vista su tre questioni cruciali relative all'evoluzione degli Ominidi. Primo, cosa distingue gli Ominini dalle scimmie antropomorfe? Secondo, cosa distingue gli esseri umani moderni (*Homo sapiens*) dai primi Ominini? E terzo, quale era la natura dell'ultimo antenato comune degli Ominini e della discendenza Pan?

Le conclusioni circa l'ordine cronologico e la grandezza dell'evoluzione dei caratteri degli Ominini dipendono da un modello di albero della loro evoluzione. Si tratta di una questione controversa e tuttora irrisolta, in parte a causa della frequenza degli entusiasmanti ritrovamenti fossili nel corso degli ultimi due decenni. Un punto di vista che si sta facendo strada rappresenta l'evoluzione degli Ominini come una serie di **radiazioni adattative** durante le quali ebbero origine molte diverse ramificazioni della discendenza degli Ominini, che però si estinsero. Uno dei presupposti di questo modello è che varie caratteristiche anatomiche si sarebbero ritrovate in diverse combinazioni negli Ominini per effetto della loro indipendente acquisizione, modificazione e perdita in specie diverse. Per esempio, la scoperta di un cranio fossile di *Sahelanthropus tchadensis*, risalente a 6-7 milioni di anni fa, che presentava un cervello delle dimensioni di uno scimpanzé ma caratteristiche facciali e dentali simili a quelle di un ominine, rappresenta il tipo di morfologia che sarebbe compatibile con una radiazione di animali simili a scimmie antropomorfe, da cui affioravano le linee principali della discendenza ominina (anche se l'interpretazione delle affinità di questo fossile è controversa).

Tendenze evolutive negli Ominini fossili

In teoria, se si identificassero tutte le specie umane e di scimmie antropomorfe fossili e se avessimo a disposizione molti esemplari quasi completi si potrebbe ricostruire la comparsa degli aspetti distintivi dell'uomo e dello scimpanzé nel corso del tempo. Ma per la maggior parte delle discendenze ciò non accade; infatti non sono stati identificati fossili di scimpanzé arcaici. Dobbiamo accontentarci di un quadro parziale e spesso confuso dell'evoluzione dei tratti distintivi dell'uomo. Tra tutta una serie di caratteristiche qualitative e quantitative che distinguono gli esseri umani da altre scimmie antropomorfe ([tab. 1](#)), il cervello grande, il bipedismo, i canini piccoli, le avanzate capacità di utilizzare il linguaggio e di realizzare degli utensili sono stati al centro dell'attenzione della paleoantropologia.

Tab. 1 Evoluzione delle dimensioni cerebrali e corporee degli Ominidi

SPECIE	EPOCA STIMATA (milioni di anni fa)	DIMENSIONI CORPOREE (kg)	DIMENSIONI CEREBRALI (cm ³)
<i>Homo sapiens</i>	0-0,2	53	1355
<i>H. neanderthalensis</i>	0,03-0,25	76	1512
<i>H. heidelbergensis</i>	0,3-1	62	1198
<i>H. erectus</i>	0,2-1,9	57	1016
<i>H. ergaster</i>	1,5-1,9	58	854
<i>H. rudolfensis</i>	1,8-2,4	-	752
<i>H. habilis</i>	1,6-2,3	34	552
<i>Paranthropus boisei</i>	1,2-2,2	44	510
<i>Australopithecus africanus</i>	2,6-3	36	457
<i>A. afarensis</i>	3-3,6	-	-
<i>A. anamensis</i>	3,5-4,1	-	-
<i>Ardipithecus ramidus kadabba</i>	5,2-5,8	-	-
<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	6-7	-	-320-380

Questa lista non comprende tutte le specie riconosciute.

I tratti fisici principali non sono generalmente degli elementi singoli, ma richiedono dei cambiamenti concomitanti negli elementi scheletrici coinvolti nella locomozione (per es., nella colonna vertebrale, nel bacino e nei piedi, e nelle proporzioni degli arti), nella presa (la morfologia della mano e un pollice allungato e opponibile) e nella masticazione del cibo (la mandibola e la dentizione), come anche i tratti relativi al ciclo vitale come la lunghezza della vita. È una fortuna che la maggior parte delle caratteristiche scheletriche si prestino a dettagliati studi quantitativi delle testimonianze fossili. Tra gli Ominini, alcune tendenze nell'evoluzione della grandezza del corpo, del cervello e della dentizione sono evidenti. Le specie più recenti sono caratterizzate da una massa corporea maggiore, dei cervelli relativamente più grandi, gambe più lunghe rispetto al tronco e denti più piccoli, mentre le specie più antiche avevano in generale cervelli e corpi di dimensioni inferiori ([tab. 1](#)), gambe più corte rispetto al tronco e denti più grandi. Questi tratti caratteristici vanno evidenziati per concentrare l'attenzione sulla grandezza e sulla cronologia dell'evoluzione dei caratteri, e sul numero (crescente) di taxa complessivamente riconosciuti relativi agli Ominini. Qualunque sia stato lo schema di ramificazione dell'albero degli Ominini, i cambiamenti relativi sostanziali hanno avuto luogo in un arco di tempo prolungato e nel corso di un significativo numero di **eventi di speciazione**. Ci fu un marcato aumento della dimensione assoluta del cervello a partire dal Pleistocene inferiore e di nuovo nel Pleistocene medio, con un lungo intervallo di forse un milione di anni durante il quale le dimensioni del cervello non cambiarono in modo significativo. Per quanto riguarda *Homo sapiens* moderno, è interessante notare che in *Homo neanderthalensis* le dimensioni del corpo e del cervello erano persino maggiori; non esiste alcuna ovvia spiegazione fisica che

giustifichi il successo di Homo sapiens e la scomparsa dell'Homo neanderthalensis.

2. Una mente meravigliosa

L'incremento relativo nelle dimensioni del cervello, seppure marcato, rappresenta soltanto un'indicazione generica di un potenziale aumento delle capacità cognitive. Dal momento che ci si è resi conto già da molto tempo che esistono aree distinte del cervello preposte all'elaborazione delle diverse funzioni cognitive, motorie e sensoriali, i neuroanatomisti comparativi hanno tentato di identificare quelle aree che potrebbero essere centrali per l'evoluzione delle capacità umane. C'è una vecchia teoria secondo la quale la corteccia frontale (coinvolta nella pianificazione, nell'organizzazione, nella personalità, nel comportamento e in altre funzioni cognitive 'più alte') sarebbe sproporzionatamente più grande negli esseri umani, ma sembra che non sia così (è più grande, ma non in modo eccessivo). Poiché le evidenti differenze anatomiche non spiegano le capacità cognitive, si è andati alla ricerca delle differenze relative nelle dimensioni, nella composizione cellulare, nella dettagliata citoarchitettura e/o connettività delle aree del cervello degli esseri umani e delle grandi scimmie antropomorfe, per spiegare la comparsa delle capacità umane. Di sommo interesse sono la produzione e la comprensione del linguaggio. Due aree in particolare hanno suscitato l'attenzione maggiore. Una è l'area di Broca nel lobo frontale della neocorteccia ([fig. 3](#)).

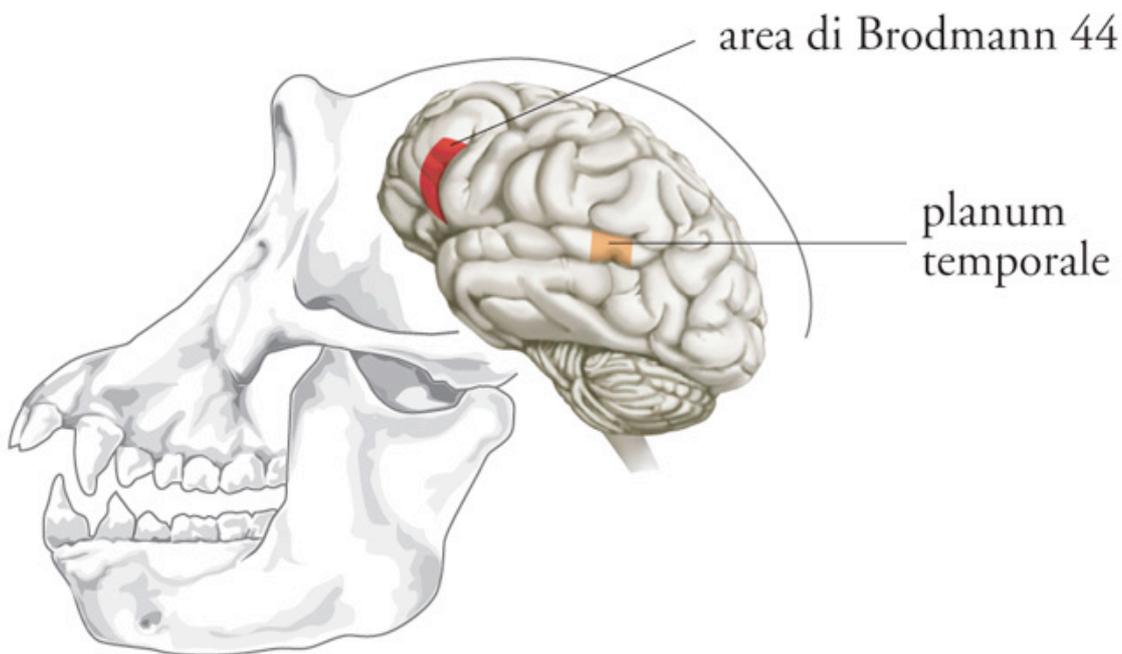
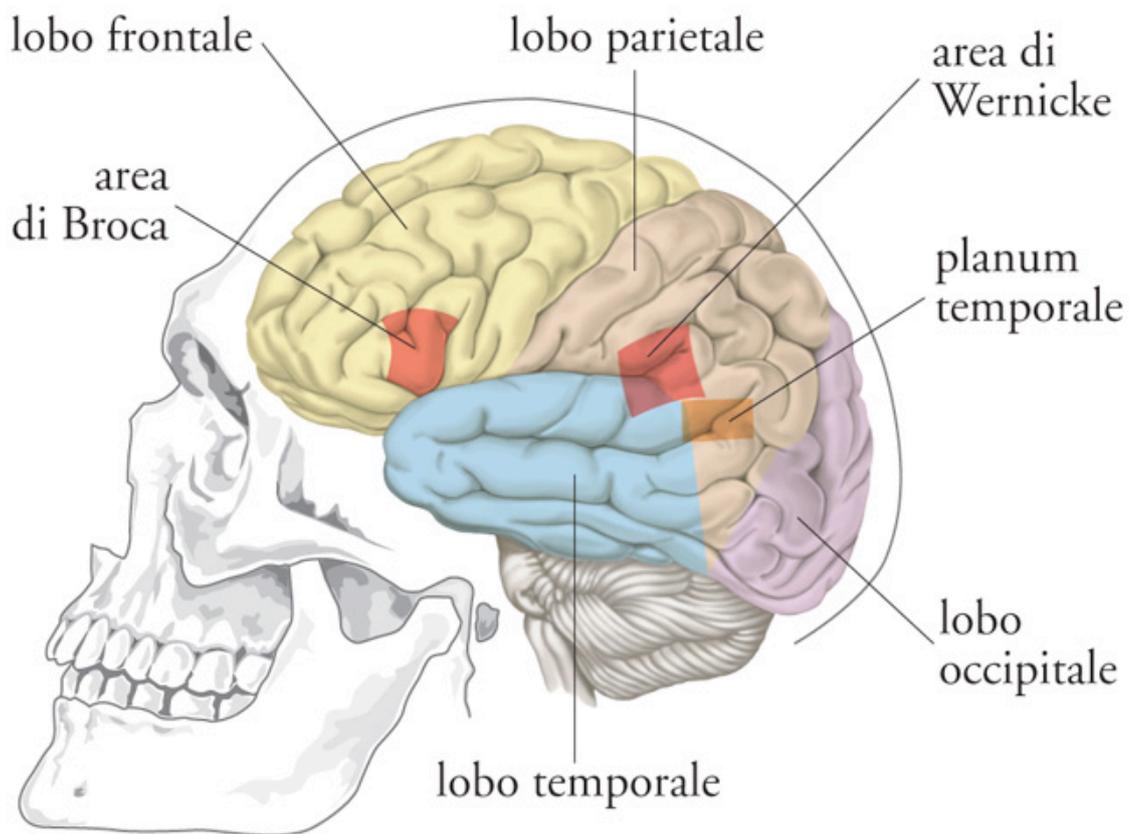


Fig. 3. Neuroanatomia comparativa degli esseri umani e degli scimpanzé. Visione laterale dell'emisfero sinistro del cervello di un essere umano moderno e di uno scimpanzé. Sebbene le dimensioni craniche complessive siano approssimativamente comparabili, la capacità cranica e il cervello dell'uomo sono molto più grandi. (A) Sono evidenziate in rosso due aree del cervello umano associate alla comunicazione: l'area di Broca nel lobo frontale e l'area di Wernicke, che si sovrappone al lobo temporale posteriore e a parti del lobo parietale. Nell'emisfero sinistro, l'area di Broca è più

grande, come anche il planum temporale, che si trova sotto la superficie nell'area di Wernicke. (B) Queste asimmetrie sono state rinvenute nelle regioni corrispondenti del cervello dello scimpanzé, a suggerire che le aree presenti negli esseri umani potrebbero essere elaborazioni di un centro di comunicazione preesistente in un comune antenato delle scimmie antropomorfe e degli esseri umani.

Questa regione è più ampia nell'emisfero sinistro del cervello rispetto a quello destro, una asimmetria che è stata correlata con la facoltà del linguaggio. Grazie alle immagini alla risonanza magnetica di scimpanzé, bonobo e gorilla, in queste grandi scimmie antropomorfe è stata individuata una asimmetria sinistra-destra simile. Ciò indica che il substrato neuroanatomico della dominanza dell'emisfero sinistro nella elaborazione del linguaggio precedette la nascita degli Ominini. L'emisfero sinistro, inoltre, controlla di solito il destrismo: è perciò interessante notare come nelle scimmie antropomorfe in cattività i gesti manuali siano influenzati dalla mano destra e come questa tendenza risulti aumentata quando la vocalizzazione si combina all'espressione gestuale, a indicare un processo di comunicazione controllato dall'emisfero sinistro.

Una seconda area di interesse è la ricettiva area di Wernicke, posizionata posteriormente nel lobo temporale e preposta al linguaggio. Un luogo all'interno di quest'area, il planum temporale, è coinvolto nella comunicazione umana (sia parlata sia gestuale) e nell'attitudine musicale, e anche questo mostra una dominanza dell'emisfero sinistro. Nella maggior parte degli esseri umani, la scissura di Silvio associata al planum temporale sinistro si estende più posteriormente. Prova di questa asimmetria si è rintracciata nei calchi endocranici fossili di *H. habilis*, *H. erectus* e *H. neanderthalensis*. Cosa ancora più importante, l'esistenza di una tipologia asimmetrica di planum temporale è stata di recente individuata negli scimpanzé.

Sono state avanzate parecchie ipotesi per spiegare la presenza nelle grandi scimmie antropomorfe di queste due caratteristiche neuroanatomiche associate alla comunicazione umana. Sebbene sia possibile che siano comparse e abbiano acquisito le proprie funzioni in modo indipendente in ciascuna discendenza, la spiegazione più semplice è che l'antenato comune delle grandi scimmie antropomorfe e degli esseri umani avesse dei centri asimmetrici che erano coinvolti nella comunicazione, e che queste strutture abbiano subito delle modificazioni evolutive indipendenti negli scimpanzé e negli Ominini. Se fosse davvero così, allora la sfida a cui la neuroanatomia comparativa si troverebbe di fronte consisterebbe nell'identificare ulteriori sottili differenze nella sottorganizzazione (cioè nella microanatomia) che interessano le interconnessioni delle regioni corticali, nella parte circuitale locale e/o nella citoarchitettura, e che potrebbero essere presenti solo nei cervelli umani. Recentemente, si è scoperto che le dimensioni delle colonne verticali di neuroni presenti nella corteccia, noti come 'minicolonne', differiscono tra esseri umani e scimpanzé nel planum temporale. Inoltre, è stato dimostrato che l'area 10 della corteccia prefrontale, che è coinvolta nelle funzioni cognitive più alte, è più estesa e specializzata negli esseri umani rispetto alle scimmie antropomorfe. Queste osservazioni suggeriscono che le capacità umane siano più il prodotto dei cambiamenti quantitativi nelle aree specializzate che delle novità neuroanatomiche.

Sviluppo delle caratteristiche degli Ominidi

Le differenze morfologiche tra gli esseri umani moderni, i primi Ominini e le grandi scimmie antropomorfe sono, naturalmente, il prodotto di cambiamenti intercorsi durante lo sviluppo. Studi comparativi sullo sviluppo dei crani umani e di scimpanzé, esami straordinariamente dettagliati sull'ontogenesi craniofacciale di *H. neanderthalensis* e sulla formazione della dentatura negli antichi Ominini, hanno consentito di comprendere un gran numero di cambiamenti evolutivi che sono alla base della dimensione e della morfologia dei crani degli esseri umani moderni.

Una delle differenze fondamentali da lungo tempo apprezzate nello sviluppo degli scimpanzé e degli esseri umani è la velocità relativa di crescita e maturazione del cranio. I neonati umani hanno crani

meno maturi dal punto di vista della forma rispetto ai giovani scimpanzé, ma crani (e cervelli) molto più grandi. Questi vengono tradizionalmente descritti come **cambiamenti eterocronici**, i quali generano **caratteri neotenic** nei quali la maturazione viene ritardata, le dimensioni aumentano e la forma assomiglia alle forme giovanili degli antenati. Alla fine i crani degli scimpanzé e degli esseri umani arrivano ad avere le stesse dimensioni, mostrando ulteriori modificazioni relative ai periodi di crescita infantile e adolescenziale e marcate differenze nelle dimensioni del volto e nel volume cerebrale. È importante notare che tutti i mutamenti scheletrici associati al bipedismo sono innovazioni strutturali indipendenti dalla neotenia. Queste osservazioni suggeriscono che il cervello umano non è il prodotto di semplici cambiamenti nelle relazioni di crescita, ma di molteplici modifiche indipendenti e sovrapposte.

Rispetto a specie di Ominini più recenti, la forma craniofacciale degli esseri umani moderni sembra essere stata modellata dai cambiamenti negli elementi che influenzano la posizione spaziale del volto, del neurocranio e della base cranica. Gli esseri umani moderni sono caratterizzati da una volta cranica più arrotondata e da retrazione facciale (la posizione anteroposteriore del volto in rapporto alla base del cranio e al neurocranio). Raffronti con lo sviluppo cranico di *H. neanderthalensis* desunti da fossili di individui di età differente, fanno pensare che le tipiche differenze craniche tra le caratteristiche di *H. neanderthalensis* e dell'essere umano moderno compaiano in una fase iniziale dell'ontogenesi.

L'infanzia prolungata, la ritardata maturazione sessuale e la lunghezza della nostra vita sono tratti del ciclo vitale che determinano aspetti importanti della società umana. Spunti per comprendere lo sviluppo di questi cambiamenti evolutivi nel corso dell'evoluzione vengono offerti da una dettagliata analisi comparativa dello sviluppo dei denti, il quale è correlato agli stadi di crescita e di sviluppo dei Primati. I ritmi di formazione dello smalto in Ominini fossili suggeriscono che i tempi di sviluppo dentale fossero più brevi negli Australopithecini e nei primi membri del genere *Homo* rispetto agli esseri umani moderni. Ciò indica che lo schema moderno di sviluppo dentale e i tratti evolutivi a esso associati apparvero in una fase tarda dell'evoluzione umana. Quando lo consideriamo nel contesto degli altri tratti distintivi, come le dimensioni cerebrali e le proporzioni corporee, emerge un modello di evoluzione a mosaico, con tratti differenti che compaiono in momenti diversi e forse in combinazioni diverse nella storia degli Ominini.

3. L'evoluzione umana rappresentò un'eccezione?

L'importanza, la velocità e lo schema del cambiamento durante l'evoluzione degli Ominini, dedotti dalle testimonianze fossili, dalla neuroanatomia e dall'embriologia comparative, forniscono il fondamento essenziale per avvicinarsi alla genetica dell'evoluzione umana. Dagli studi sopra discussi emergono cinque punti chiave che sono in relazione con i tentativi di ricostruire gli eventi genetici che stanno alla base dell'origine e delle modificazioni dei tratti caratteristici degli esseri umani. Per prima cosa, l'evoluzione dei tratti caratteristici non fu lineare. L'incremento di ~1000 cm³ nelle dimensioni cerebrali nel corso di 5-7 milioni di anni non avvenne alla stessa velocità relativa nella filogenesi degli Ominini: a volte fu molto lento, e poi più veloce in alcuni intervalli, e in periodi più recenti sembra tornato a uno stadio precedente. In secondo luogo, la maggior parte dell'evoluzione dei tratti caratteristici consiste in semplici cambiamenti quantitativi (cioè, i tratti caratteristici sono continui). In terzo luogo, i ritmi evolutivi non furono affatto eccezionali in merito all'evoluzione dei Mammiferi. Ad esempio, le discendenze equine fossili del tardo Pliocene-Pleistocene mostrano ritmi di cambiamento nella dimensione corporea e nelle altre caratteristiche simili a quelle degli Ominini. In quarto luogo, buona parte dei cambiamenti evolutivi precedettero l'origine del genere *Homo* e di *H. sapiens*: la storia della nostra specie rappresenta appena l'ultimo 3% dell'intervallo temporale dell'evoluzione degli Ominini. In quinto luogo, infine, molte caratteristiche sono presenti non solo

negli esseri umani ma anche nelle scimmie antropomorfe. Ciò vuol dire che alla base della maggior parte dell'evoluzione umana c'è la modifica delle strutture esistenti e dei percorsi evolutivi, piuttosto che l'invenzione di nuove caratteristiche. Queste osservazioni indicano che l'evoluzione morfologica negli Ominini non rappresentò un'eccezione, ma fu il prodotto di cambiamenti genetici ed evolutivi tipici di altri Mammiferi e animali.

Architettura genetica dell'evoluzione dei tratti distintivi

Date le dimensioni dell'evoluzione degli Ominini, dedotta dalle testimonianze fossili e dall'anatomia comparata, cosa possiamo aspettarci per ciò che riguarda la complessità genetica che sta alla base dell'evoluzione dei tratti distintivi? Per esempio, secondo una vecchia e consolidata tendenza, quegli eventi che in base alla documentazione fossile sono percepiti come relativamente rapidi vengono ascritti a una o forse a più mutazioni radicali, e tra questi c'è anche la recente evoluzione dell'uomo. L'incremento relativo delle dimensioni cerebrali nell'arco di 5 milioni di anni, o la sua estesa funzione cognitiva, potrebbero essere dovuti soltanto a uno o ad alcuni cambiamenti genetici? I migliori criteri guida (e, al momento, gli unici a disposizione) per rispondere a questo quesito provengono da dettagliati studi di genetica su organismi modello, che sono riusciti a esaminare minuziosamente la genetica della formazione, variazione ed evoluzione dei tratti complessi.

Nei sistemi modello si sono stabiliti sei essenziali concetti generali che riguardano la potenziale architettura genetica dell'evoluzione dei tratti distintivi dell'uomo: (a) la variazione nei tratti quantitativi e continui è generalmente poligenica. Studi sulla variazione in specie modello rivelano che molti geni hanno scarso effetto, mentre a volte uno o più geni sono di grande effetto e controllano i parametri dei tratti. Negli esseri umani, uno studio della variazione in 20 variabili antropometriche condotto in due diversi gruppi etnici ha rivelato che più del 50% della variazione è poligenica; (b) la velocità di evoluzione dei tratti distintivi non ci dice nulla circa il numero di geni coinvolti. Studi sulla **selezione artificiale** e sulla **divergenza interspecifica** indicano che l'intensità della selezione e l'ereditabilità sono determinanti dalla velocità evolutiva più importanti di quanto non sia la complessità genetica dei tratti distintivi sottoposti a selezione. Esiste una considerevole variazione costante nei tratti distintivi, comprese caratteristiche che si potrebbero considerare altamente vincolate, come la morfologia degli arti nei Tetrapodi. In generale, i ritmi evolutivi che si sono osservati sotto l'effetto della selezione naturale sono molto più lenti di quanto non sia potenzialmente possibile. La variazione genetica o la complessità genetica non è il fattore limitante; anzi, la considerevole variazione genetica sta persino alla base dei tratti fenotipicamente invarianti. Dal momento che la velocità a cui un tratto distintivo appare nella documentazione fossile non ci dice nulla circa l'architettura genetica, si deve resistere alla tentazione di appellarsi a **modelli macromutazionali** per i cambiamenti rapidi in assenza di prove genetiche; (c) la variazione e la divergenza morfologiche sono associate ai geni che regolano lo sviluppo. Confronti tra le basi evolutive dello sviluppo dello schema corporeo negli animali suggeriscono che l'evoluzione morfologica è il prodotto di cambiamenti nella distribuzione spazio-temporale dei geni regolatori e dell'evoluzione delle reti regolatorie dei diversi geni. Si ritiene che i cambiamenti evolutivi nella discendenza umana siano associati a geni che influenzano i parametri evolutivi, come quelli che codificano i fattori di trascrizione e gli elementi dei percorsi di trasduzione del segnale; (d) le mutazioni responsabili della variazione dei tratti distintivi sono spesso in regioni regolatorie non codificanti. Quando è stato possibile identificare la variazione in geni che stanno alla base di variazioni fenotipiche o di differenze nei livelli proteici, si è visto che la causa della variazione è spesso ascrivibile a inserzioni o sostituzioni nelle regioni regolatorie e nelle regioni non codificanti; (e) le sostituzioni multiple del nucleotide spesso caratterizzano gli alleli. Analisi dettagliate dei loci per i tratti quantitativi hanno spesso mostrato che le differenze funzionali tra gli alleli sono dovute a differenze multiple del nucleotide; esse indicano inoltre che le interazioni non additive tra i siti

all'interno di un locus potrebbero essere la chiave per il differenziamento degli alleli, e che il contributo di ogni singolo sito potrebbe essere modesto (e difficile da scoprire); (f) esiste una qualche concordanza tra i geni responsabili della **variazione intraspecifica** e della divergenza interspecifica. L'analisi genetica della divergenza interspecifica è possibile solamente in certe circostanze, quando la riproduzione in laboratorio riesce a superare gli ostacoli dovuti alla specie e si può fare una mappatura dei tratti distintivi. In alcuni casi, si è scoperto che alcuni degli stessi loci sono coinvolti sia nella variazione all'interno della specie sia nella divergenza tra specie. Ciò fa sperare che gli studi sulla variazione intraspecifica negli esseri umani possano portare alla scoperta di geni che sono stati importanti nella storia dell'umanità.

Dal momento che l'evoluzione dei tratti distintivi dell'uomo ha seguito un corso incrementale del tutto simile a quello dei tratti distintivi studiati in sistemi modello, questi sei concetti indicano che dovremmo aspettarci una base altamente poligenica per tratti complessi come le dimensioni cerebrali, la morfologia e lo sviluppo craniofaciale, le aree corticali della parola e del linguaggio, la morfologia della mano e delle dita, la morfologia dei denti e dello scheletro postcranico. Dovremmo inoltre anticipare che i molteplici cambiamenti nelle regioni regolatorie non codificanti e nei geni regolatori sono di grande importanza. Ma come facciamo a trovarli?

4. L'aritmetica dell'evoluzione della sequenza umana

Tutti gli approcci genetici alle origini dell'uomo sono fondamentalmente comparativi e cercano di identificare i cambiamenti genetici che hanno avuto luogo in particolare nella discendenza umana e che hanno contribuito alla differenziazione degli esseri umani dal nostro ultimo antenato comune con le scimmie antropomorfe o con altre specie di Homo. Il riferimento comparativo principale è il genoma dello scimpanzé (*Pan troglodytes*), il nostro parente più prossimo tra gli esseri viventi, con cui condividiamo un antenato che visse 5-7 milioni di anni fa. Una buona parte delle differenze esistenti tra i due genomi potrebbero essere costituite dagli elementi trascurabili delle sostituzioni neutre e dall'aumento e dalla perdita di elementi ripetitivi nel corso di lunghi periodi di tempo (più del 46% del DNA umano è composto da ripetizioni distribuite a intervalli), ma una piccola parte dei cambiamenti nella sequenza genomica è responsabile delle differenze ereditarie tra le specie. Il punto nodale della sfida sta nel come distinguere quei cambiamenti specifici che sono biologicamente significativi dai molti che non lo sono.

Nel caso dell'evoluzione umana, ci sono tre questioni genetiche fondamentali che vorremmo cercare di comprendere. Primo, quanti geni furono direttamente coinvolti nella nascita dell'anatomia, della fisiologia e del comportamento umani (alcuni, dozzine, centinaia o migliaia)? Secondo, quali geni specifici contribuirono alla nascita di particolari tratti distintivi dell'uomo? E terzo, che tipo di cambiamenti in questi geni contribuirono all'evoluzione (per es., duplicazioni dei geni, sostituzioni degli amminoacidi o evoluzione della sequenza di regolazione)? Nei pochi pionieristici studi che si stanno occupando direttamente della base genetica della divergenza tra uomo e scimpanzé, si sono perseguite strategie differenti ma in qualche modo complementari che stanno iniziando a mettere in luce la portata dell'evoluzione genetica dell'uomo e, in alcuni casi, geni specifici che potrebbero essere stati sottoposti a selezione nel corso della recente evoluzione umana.

5. Genomica comparativa

Le differenze tra i genomi animali rilevate più facilmente sono espansioni o contrazioni di famiglie di geni. Sebbene il genoma completo dello scimpanzé non sia ancora disponibile, una parziale mappa comparativa indica che ci sono regioni del genoma umano che potrebbero non essere rappresentate negli scimpanzé o in altre scimmie antropomorfe. Tali regioni potrebbero essere dovute a

duplicazioni o inserzioni che ebbero luogo nella discendenza degli Ominini o a delezioni nella discendenza degli scimpanzé. Una famiglia di geni, denominata morpheus, subì un processo di espansione nel corso di una duplicazione segmentale sul cromosoma umano 16. Questa espansione è condivisa da altre grandi scimmie antropomorfe, ma sembra che ci fossero anche duplicazioni che sono specifiche della discendenza umana.

Sulla base dei confronti con altri genomi, in particolare con la sequenza del topo, tali duplicazioni specifiche delle discendenze non sono una sorpresa. Nei 75 milioni di anni o più intercorsi dalla separazione dell'antenato comune dei topi e degli esseri umani, si formarono parecchie dozzine di gruppi di geni, specifici del topo, che sono generalmente rappresentati da un singolo gene nel genoma umano. Il fatto che gli esseri umani e le scimmie antropomorfe si siano separati in tempi più recenti suggerisce che la serie genica specifica degli esseri umani sarà più esigua. È interessante notare che una parte significativa del gruppo genico del topo codifica proteine che giocano un ruolo nella riproduzione, nell'immunità e nell'olfatto. Ciò indica che la selezione sessuale, gli agenti patogeni e l'ecologia sono in grado di dare forma alle principali differenze tra i Mammiferi nel contenuto del codice genetico. Si deve inoltre notare che l'80% dei geni dei topi hanno un ortologo di 1:1 nel genoma umano, e che più del 99% hanno un qualche omologo. Queste cifre e questi dati sintetici suggeriscono che esiste un repertorio genico che è qualitativamente quasi identico tra i Mammiferi. La presenza o assenza di particolari duplicati genici potrebbe riflettere un cambiamento causato dall'adattamento, ma saranno necessarie ulteriori prove per determinare se sui geni abbia agito la selezione positiva.

6. Migliaia di cambiamenti adattativi nel proteoma umano?

Il primo luogo in cui si sono cercati i cambiamenti genetici adattativi è nelle sequenze codificanti per le proteine. Se le sostituzioni che hanno caratterizzato l'evoluzione umana sono uniformemente distribuite attraverso tutto il genoma, ci si aspetterà che solo una piccola parte cada all'interno delle regioni codificanti, parte delle quali potrebbe inoltre essere sostituzioni sinonimiche. Si sono sviluppati vari metodi per rilevare se le sostituzioni degli amminoacidi potessero essere il risultato della selezione positiva, cioè dell'evoluzione adattativa. Per stimare la misura della selezione positiva nell'evoluzione proteica umana, sono stati esaminati i dati relativi alla divergenza nella sequenza per 182 geni umani e delle scimmie del Vecchio Mondo, nonché i dati relativi al polimorfismo per un numero simile di geni umani. Prendendo in considerazione la frequenza dei polimorfismi comuni (ignorando gli alleli rari), è stato osservato un grado di sostituzioni degli amminoacidi più grande di quanto non ci si aspettasse, la qual cosa costituisce la prova della selezione.

La proiezione sull'intero **proteoma** ha stimato che il 35% delle sostituzioni degli amminoacidi tra l'uomo e le scimmie del Vecchio Mondo sono state causate dalla selezione positiva. Questa proporzione è sostanzialmente maggiore di quanto non ci si aspetterebbe se la maggior parte delle mutazioni fossero neutre o quasi neutre. Se si tratta dell'ordine di grandezza corretto, rappresenta un vero e proprio incubo per l'identificazione dei geni chiave sottoposti a selezione, perché questa cifra suggerisce che, in media, negli ultimi 5 milioni di anni in ogni proteina umana abbiano avuto luogo due o più sostituzioni adattative. È possibile che la cifra, basata sullo studio di meno dello 0,5% del proteoma umano, rappresenti una sovrastima della parte o della distribuzione delle sostituzioni adattative. È chiaro che alcune proteine siano sottoposte a una forte pressione per rimanere costanti, mentre altre, specialmente quelle coinvolte nelle cosiddette 'corse agli armamenti molecolari', sono sottoposte a pressione per cambiare. Per esempio, le proteine del complesso maggiore di istocompatibilità, che interagiscono con sostanze estranee varie e sempre diverse, mostrano chiari segni di selezione. Le proteine coinvolte nella riproduzione, che giocano un ruolo nella competizione spermatica o nel riconoscimento tra i gameti, sembrano anch'esse evolvere più velocemente e sotto l'azione di un certo grado di selezione positiva. Un gran numero di proteine umane della riproduzione

maschile hanno un livello superiore alla media di sostituzioni degli amminoacidi. Sebbene l'evoluzione accelerata delle proteine possa essere anche la conseguenza di un rilassamento dei vincoli, la corrispondenza di livelli più alti di sostituzioni di amminoacidi nelle proteine che giocano un ruolo nella riproduzione e nell'immunità sembra essere determinata dalla biologia e dalla selezione.

Le stime statistiche dell'evoluzione adattativa basate sulla genetica delle popolazioni e sulle sequenze proteiche rendono necessari tre avvertimenti a proposito di quanto ci dicono circa l'evoluzione umana. Primo, non esistono di solito dati funzionali diretti che provino o dimostrino se una proteina umana sia davvero differente da un punto di vista funzionale da un ortologo di scimmia antropomorfa. Secondo, le proteine per le quali si sono individuati segni di selezione di solito non incidono sullo sviluppo. Terzo, il proteoma fa solo parte del quadro d'insieme dell'evoluzione genomica. Le sequenze non codificanti, compresi gli elementi cis-regolatori della trascrizione, le regioni non tradotte degli RNA messaggeri, e i segnali di splicing dell'RNA, contribuiscono considerevolmente all'evoluzione, incidendo sul tempo, il luogo e il livello dell'espressione genica. Già a partire dalla pionieristica analisi comparativa della divergenza nella sequenza proteica tra scimmie antropomorfe ed esseri umani, quasi tre decenni fa, ci si è convinti in generale che nell'evoluzione morfologica e comportamentale degli Ominini i cambiamenti nella regolazione genica siano un forza propulsiva più importante rispetto all'evoluzione della sequenza codificante.

7. L'evoluzione dell'espressione genica umana

Quanto è grande il compartimento funzionale delle sequenze non codificanti l'altro 98% del genoma? Una stima recente indica che forse una quantità due volte maggiore di DNA non codificante è sottoposta a selezione rispetto a quanto avviene per il DNA codificante. Perciò, ci aspetteremmo anche un grande numero di sostituzioni nella discendenza umana, dell'ordine di parecchie centinaia di migliaia, con potenziali conseguenze funzionali nel DNA non codificante. Anche se si fa una stima molto più piccola e più cauta del numero di sostituzioni adattive nel DNA non codificante, per esempio il 2%, si arriva ancora a una cifra di più di 10.000 sostituzioni adattive nei geni umani e nelle loro regioni regolatorie. Il problema è che le sequenze regolatorie sono più difficili da analizzare: non esistono algoritmi che possano dedurre la funzione biologica dai tratti della sequenza intergenica o intronica, per non parlare della possibilità di decifrare come i cambiamenti delle coppie di basi incidano sulla funzione. È pertanto comprensibile il motivo per cui le regioni non codificanti abbiano ricevuto poca attenzione a livello della genetica delle popolazioni. Tuttavia, un numero crescente di studi in genetica quantitativa e sull'evoluzione dello sviluppo ha mostrato che le sequenze regolatorie sono centrali per i cambiamenti nell'espressione e nella morfologia geniche. Si sono rese necessarie nuove metodologie per scoprire l'evoluzione dell'espressione genica e delle sequenze regolatorie. Un primo passo in avanti verso l'identificazione degli schemi dell'espressione genica specifica dell'uomo è stato fatto di recente utilizzando [microarray genomici](#) per analizzare le differenze intraspecie e interspecie nell'espressione genica dei Primati. L'analisi dei profili di espressione dell'RNA provenienti dal lobo prefrontale sinistro (area 9 di Brodmann, che si pensa sia coinvolta nelle funzioni cognitive) di maschi adulti di uomo, scimpanzé e di un orangutan, e provenienti dalla neocorteccia di esseri umani, scimpanzé e macachi, hanno indicato un'apparente accelerazione delle differenze di espressione genica nel cervello umano rispetto ad altri Primati e ad altri tessuti. Le analisi di espressione proteica concordavano inoltre con l'idea che i cambiamenti relativi nei livelli di espressione proteica risultassero accelerati nell'evoluzione del cervello umano e potessero essere rilevati per il 30% circa delle proteine esaminate. La corrispondenza tra i dati relativi all'RNA e quelli relativi al livello proteico indica che i cambiamenti regolatori hanno avuto luogo in un notevole numero di geni. Anzi, un recente esame di esseri umani, eterozigoti in corrispondenza di 13 loci, ha

rivelato una variazione allelica nei livelli di espressione genica in corrispondenza di 6 loci. Sia le variazioni intraspecifiche sia la divergenza interspecifica nell'espressione genica sono probabilmente dovute a sostituzioni nelle regioni non codificanti che influenzano la trascrizione o l'abbondanza proteica attraverso meccanismi trascrizionali o post-trascrizionali. Questi dati suggeriscono inoltre che i cambiamenti quantitativi nell'espressione genica non sono altro che una caratteristica generale che accompagna la divergenza tra specie, e che la materia prima per i cambiamenti evolutivi nell'espressione genica sembra ampiamente disponibile nel DNA non codificante.

Gli esperimenti con i microarray propongono molte sfide per gli sviluppi futuri. In particolare, come si possono selezionare i cambiamenti che contribuiscono all'anatomia, alla fisiologia o al comportamento umani rispetto a quelli che non contribuiscono? I dati sull'espressione genica sono correlativi, non definitivi per ciò che riguarda l'identificazione di causa ed effetto. Sono molti i meccanismi evolutivi e genetici che potrebbero contribuire allo schema complessivo che si è osservato. Nel caso di un cambiamento nella composizione di un tessuto (per es., le proporzioni relative dei tipi cellulari), questo sarà accompagnato da profili di espressione alterati, ma molte di queste variazioni saranno una conseguenza indiretta di un mutamento evolutivo, non la causa. Analogamente, i cambiamenti nei livelli o nelle attività delle proteine regolatorie potrebbero influenzare la serie di geni a valle, ma di nuovo sono indiretti e non comportano necessariamente delle sostituzioni in corrispondenza dei loci la cui espressione cambia. Perciò, si debbono intraprendere approcci differenti per identificare i cambiamenti primari nei percorsi di regolazione.

8. Geni candidati nell'evoluzione umana

Il traguardo finale delle analisi di microarray, della genetica dei tratti quantitativi, della genetica delle popolazioni o di altri metodi di genetica comparativa è l'identificazione di quei geni che sono candidati a essere associati in modo causale alla divergenza fenotipica. Sebbene gli esami su larga scala nell'intero genoma forniscano una panoramica generale, gli esperimenti rigorosi della causalità richiedono un approccio gene per gene. Nella scelta dei geni da studiare più in dettaglio, i genetisti molecolari tenderanno a essere opportunistici, concentrandosi su quei loci per i quali informazioni aggiuntive provenienti dalla biologia umana o da quella degli animali modello suggeriscono un'associazione con un tratto distintivo di maggiore interesse evolutivo, come lo sviluppo craniodentale. Perciò, è improbabile che si ricerchino tutti i tratti distintivi con eguale vigore o successo.

Per dimostrare che un gene è coinvolto nell'evoluzione umana, è necessario valutare due tipi di dati. Primo, sono necessarie le prove funzionali che un gene sia coinvolto in un tratto evolutivo, comportamentale o fisiologico, per formulare delle ipotesi circa il ruolo di un singolo gene. Ciò può derivare dall'analisi delle mutazioni umane in corrispondenza di un locus. Secondo, è necessario analizzare l'evoluzione molecolare e la genetica delle popolazioni del locus per cercare la prova della selezione naturale. Il confronto tra ortologi provenienti da scimpanzé e altri Primati e Mammiferi, e le analisi della variazione intraspecifica negli esseri umani, possono rivelare segni di selezione positiva al livello della sequenza o di una recente 'spazzata selettiva' attraverso un locus (Tav. I). Prove della selezione positiva sono state rintracciate in corrispondenza di parecchi loci umani. Sebbene questi potrebbero essere fisiologicamente importanti (per es., nell'immunità o nella riproduzione), si ritiene che la maggior parte dei geni studiati sinora non contribuiscano alla divergenza dei tratti morfologici o comportamentali. Più recentemente, si è rivolta l'attenzione a geni candidati identificati a partire da mutazioni umane che influenzano tali tratti caratteristici.

9. L'evoluzione di un gene che influisce sul linguaggio

La genetica medica umana ha fatto progressi notevoli, e le sofisticate tecniche di mappatura per i polimorfismi stanno accelerando la caratterizzazione dei geni coinvolti nei tratti complessi, in particolare quelli di interesse medico. Uno degli studi più interessanti degli ultimi tempi ha portato all'identificazione del gene FOXP2, le mutazioni del quale sono associate a un disturbo della parola e del linguaggio. Il gene codifica un fattore di trascrizione e pertanto si ritiene che controlli l'espressione di altri geni. L'interesse che circonda FOXP2 deriva dall'osservazione che individui che ne sono affetti sembrano presentare non un danno evidente ma una lesione ai circuiti neurali che interessano i processi del linguaggio.

Si tratta di un nuovo gene umano 'del linguaggio'? No, il gene si trova in altre specie. Infatti, la proteina umana FOXP2 differisce dalla sequenza del gorilla e dello scimpanzé in appena due residui, e dalle sequenze dell'orangutan e del topo in tre e quattro residui rispettivamente. Questa storia è tipica dei geni umani e di altre specie, per il fatto che la maggior parte dei geni hanno ortologhi in altri Mammiferi e animali. Tuttavia, c'è la possibilità che le due sostituzioni nella proteina FOXP2 che evolsero nella discendenza umana siano di importanza funzionale per l'origine del linguaggio.

Per verificare se il gene FOXP2 sia stato il bersaglio della selezione nel corso dell'evoluzione umana, è stato compiuto un esame dettagliato della variazione del nucleotide per una sottoregione di 14 chilobasi (kb) del grande locus FOXP2, del polimorfismo degli amminoacidi in un segmento della proteina e delle sequenze dello scimpanzé e dell'orangutan. Si trovò un insolito eccesso di rari alleli in corrispondenza del locus di FOXP2 umano, e di alleli ad alta frequenza. La ridotta variazione genetica nelle regioni neutre collegate è la conseguenza prevista di una spazzata selettiva, perciò queste osservazioni concordano con l'azione della selezione naturale sul locus di FOXP2. Stime del tempo di fissazione delle due sostituzioni di amminoacidi le collocano nell'arco degli ultimi 200.000 anni dell'evoluzione umana, una correlazione intrigante con l'età stimata di *H. sapiens*.

Tuttavia, si dovrebbe notare che non ci sono dati biologici a sostegno dell'ipotesi che queste sostituzioni di amminoacidi sono funzionalmente importanti. Nella regione di 14 kb esaminata, esistono più di 100 differenze fisse; l'intero locus di FOXP2 è esteso (267 kb), e si ritiene esistano più di 2000 differenze tra i geni di FOXP2 degli esseri umani e degli scimpanzé. Non è stata fatta alcuna valutazione delle potenziali sequenze regolatorie non codificanti che potrebbero aver contribuito alla divergenza nel ruolo di FOXP2 negli Ominidi. Le differenze dei tratti distintivi sono spesso dovute a cambiamenti nelle reti regolatorie che governano lo sviluppo, e non è necessario siano in regioni codificanti (anche se ciò sarebbe molto più conveniente, dati gli appena due cambiamenti nella proteina FOXP2 dell'uomo). Poiché FOXP2 è un fattore di trascrizione, i cambiamenti nell'espressione di FOXP2 potrebbero essere di importanza funzionale ed evolutiva.

La tipica architettura genetica che sta alla base dei tratti complessi rende estremamente improbabile che FOXP2 fosse l'unico gene sottoposto a selezione nell'evoluzione delle nostre capacità linguistiche. Tuttavia, non abbiamo modo di valutare il contributo relativo di FOXP2 e di altri geni candidati. La lezione incoraggiante di FOXP2 è che la genetica medica ha fornito una interessante chiave di lettura per una rete regolatoria che influenza lo sviluppo della capacità linguistica. Studi ulteriori di FOXP2 dovrebbero portare, come minimo, a una migliore comprensione della biologia neuroevolutiva della parola e del linguaggio, e forse alla scoperta di più geni con interessanti storie evolutive.

10. Le funzioni dei geni selezionati

I tre approcci su scala genomica qui evidenziati – genetica delle popolazioni, genomica comparativa e studio dell'espressione genica – sono tutti riusciti a trovare ciò che stavano cercando: migliaia di potenziali sostituzioni adattative codificanti, differenze regolatorie nell'espressione genica e duplicazioni e riarrangiamenti genici. Ciascuno ha prodotto molti candidati da vagliare scrupolosamente e, curiosamente, a causa dei diversi sistemi di ricerca utilizzati, non c'è praticamente

nessuna sovrapposizione nelle serie di cambiamenti genetici che sono stati esaminati. È quasi certo che, come in altre discendenze, tutti questi tipi di meccanismi genetici hanno contribuito all'evoluzione degli Ominidi. La sfida cruciale adesso è quella di ottenere dei dati funzionali per i singoli geni e di esaminare minuziosamente l'evoluzione molecolare dei candidati in cerca di segni di selezione.

Per collocare un qualsiasi gene candidato in un contesto funzionale dell'evoluzione dei tratti umani, saranno essenziali progressi nella neurobiologia evolutiva dei Primati e dell'uomo. I non Primati hanno un valore limitato come modelli dello sviluppo e della funzione della neocorteccia nei Primati e negli Ominidi, e pure come modelli della funzione di proteine come FOXP2 nello sviluppo e nell'elaborazione delle reti neurali.

Il lavoro empirico diretto sui Primati in fase di sviluppo, che si trova ad affrontare seri limiti metodologici così come autentiche questioni etiche, sarà sempre più necessario se si vuole andare oltre le associazioni e le correlazioni. Esaminare il ruolo funzionale di quelli che potrebbero essere cambiamenti impercettibili negli orologi umani dei geni dei primati, un compito sconcertante nella maggior parte delle specie modello tecnicamente sviluppate, sarà ancora più difficile.

Esistono due modi diretti per accrescere il potere della genetica dell'evoluzione umana. In primo luogo, si potrebbe incrementare il valore della genomica comparativa scimpanzé-uomo stabilendo la sequenza del genoma del gorilla, che rappresenta la scimmia antropomorfa più prossima che si è separata dagli esseri umani e dagli scimpanzé. Ciò ci aiuterebbe a determinare la polarità dei cambiamenti genetici distinguendo i cambiamenti presenti nella discendenza umana da quelli presenti nella discendenza degli scimpanzé. In secondo luogo, 6×10^9 esseri umani incrociatisi tra loro rappresentano una risorsa molto ampia per l'identificazione di mutazioni rare (per es., nel FOXP2) con impercettibili effetti comportamentali o evolutivi, e per la mappatura della variazione genetica che sta alla base della variazione morfologica; entrambe le cose potrebbero portare all'individuazione dei geni che governano la formazione dei tratti distintivi dell'uomo e che potrebbero aver avuto un ruolo nell'evoluzione degli Ominidi.

Nonostante la nostra maggiore comprensione dell'architettura genetica funzionale, resta la tendenza ad associare lo sviluppo, la funzione o l'evoluzione di un tratto con i singoli geni (geni 'per' la parola, il cancro, ecc.). Il fantasma del 'mostro di belle speranze' ancora infesta la biologia ed è, sfortunatamente, un errore molto frequente nelle pubblicazioni scientifiche e non specialistiche.

Forse anche il velleitarismo è una parte sostanziale della natura umana, ma sembra improbabile che i tratti che ci interessano di più – il bipedismo, la morfologia scheletrica, la morfologia craniofaciale, le dimensioni cerebrali e la parola – siano il prodotto della selezione di pochi geni di maggior rilievo. Proprio come la paleoantropologia adesso riconosce l'esistenza di un complesso schema di filogenesi degli Ominini e ammette alcune incertezze nell'identificazione degli antenati comuni a lungo cercati, e la neurobiologia comparativa va alla ricerca di spiegazioni più accurate per giustificare le capacità umane, le lezioni della genetica dei sistemi modello e della genomica comparativa dovrebbero farci giungere alla conclusione che la genetica dell'evoluzione dei tratti distintivi degli Ominidi è, in realtà, impercettibile e complicata.

Non sottolineare questo, e abbandonarsi a facili sensazionalismi infondati, offre inutilmente il fianco a chi nega la realtà dell'evoluzione.

EVOLUZIONE GENETICA E CULTURALE

XXI Secolo (2010)

di **Luigi Luca Cavalli-Sforza, Francesco Cavalli-Sforza**

Evoluzione genetica e culturale

Fino a duecento anni fa, era convinzione generale che gli esseri viventi non cambiassero nel corso del tempo. Poi si è lentamente imposta l'evidenza che gli organismi si trasformano attraverso le generazioni. È un cambiamento che determina una continua differenziazione nello spazio come nel tempo, cui diamo il nome di evoluzione. Quale ne è la presenza e quale l'importanza nella cultura d'oggi? Cerchiamo qui di darne una visione d'insieme sulla base delle più recenti acquisizioni del sapere scientifico.

L'evoluzione biologica è una proprietà inevitabile degli organismi viventi, in quanto capaci di autoriprodursi, cioè di produrre copie di sé stessi. In qualsiasi processo di copia si generano inevitabilmente errori, o più in generale cambiamenti. Che si tratti di cambiamenti volontari oppure involontari, essi compariranno nella copia (i figli) come novità, attese o inattese, osservate oppure inosservate. Se queste sono ereditarie, cioè trasmissibili ai figli dei figli e così di seguito a tutti i discendenti, è inevitabile che vi sia evoluzione. Gli errori o i cambiamenti possono avere costi e/o benefici: se il costo è maggiore del beneficio, saranno probabilmente eliminati; nel caso opposto, invece, saranno assimilati.

In che cosa si traduce l'evoluzione nella vita reale? È una variazione nel tempo e nello spazio. Non riguarda soltanto gli organismi viventi, ma tutto il mondo fisico e chimico. Un tempo non c'erano le montagne che esistono oggi; altre esistevano già, ma erano più alte. Più anticamente, non c'era la Terra, ma c'era il Sole. In un tempo ancora più antico non c'era neanche il Sole.

In questo saggio dedicheremo un'attenzione particolare alla nostra specie. Anche noi siamo cambiati: per es., sessantamila anni fa in Europa vivevano solo uomini diversi da noi, di cui si conservano molti scheletri. Il primo è stato scoperto a metà dell'Ottocento scavando nella valle di Neandertal, in Germania occidentale, e ha dato il nome agli altri suoi simili, di cui sono stati trovati in seguito parecchi esemplari. Questi uomini erano più bassi di noi, ma relativamente più grossi, con ossa pesanti, mento e fronte sfuggenti. Non se ne sono trovati resti databili a meno di trentamila anni fa. Nelle ultime decine di migliaia di anni in Europa si sono rinvenuti solo resti di uomini molto simili a noi. Fino a pochi decenni orsono gli archeologi avevano creduto che i Neandertal si fossero trasformati negli europei moderni, ma poi sono state scoperte e datate molte altre ossa e, combinando dati archeologici e genetici, si è compreso che tutti gli uomini oggi viventi provengono da una piccola tribù che viveva in Africa orientale e che si è moltiplicata e diffusa nel mondo intero nell'arco di cinquantamila anni.

La sostituzione dei Neandertal da parte degli uomini 'anatomicamente moderni', cioè noi, è stata aiutata dal nostro linguaggio certamente molto più sviluppato, per cui è giusto interessarci anche di evoluzione culturale, ossia del progressivo cambiamento dei nostri costumi, delle nostre credenze e conoscenze, del perché continuiamo a inventare e a imparare nuove idee, parole, cose, o a dimenticarne. L'evoluzione culturale non è limitata alla specie umana, ma fra noi ha raggiunto una velocità molto elevata, grazie al linguaggio, alla struttura e alla storia delle nostre società.

Che cos'è l'evoluzione?

L'evoluzione della vita comporta sia la differenziazione sia la trasformazione delle specie, con un aumento in genere della varietà dei tipi esistenti. Questo può fornire a ogni specie maggiori

probabilità di riuscire a sopravvivere e generare discendenza, in quanto la presenza di più tipi genetici diversi all'interno di una popolazione rende più facile superare le crisi che si prospettano quando l'ambiente cambia e pone sfide nuove. Se, per es., compare una nuova malattia infettiva che fa strage nella popolazione, una maggiore variazione può aumentare le probabilità che ci sia almeno un individuo resistente. Se la resistenza è genetica, cioè ereditaria, sarà trasmessa ai discendenti e potrà diffondersi nel corso del tempo.

Evoluzione non è necessariamente sinonimo di progresso o miglioramento. Differenziazione e trasformazione portano un aumento della varietà disponibile. La trasformazione comporta spesso, ma di nuovo non necessariamente, un aumento di complessità, che aiuterà ad adattarsi ai cambiamenti che intervengono di continuo nell'ambiente. L'evoluzione è stata molto lunga e numerosi organismi viventi presentano una struttura estremamente complicata ed efficiente. Tuttavia, ogni organismo è stato in grado di adattarsi ad ambienti diversi che presentano problemi differenti, e la complessità non è un fenomeno universale. I parassiti, per citare un esempio, si sono evoluti perdendo gran parte del proprio macchinario biologico, ma in compenso hanno affinato e sviluppato le funzioni che permettono loro di penetrare nell'ospite, di sfruttarlo e di uscirne per infettare altri ospiti, in modo sempre più efficiente.

Evoluzione significa soprattutto miglioramento della capacità di vivere nel proprio ambiente. Questo concetto è stato espresso sin dal tempo di Jean-Baptiste Lamarck, che all'inizio dell'Ottocento parlò di adattamento progressivo. La capacità di interagire positivamente con il proprio ambiente è ciò che decide, in definitiva, la sorte delle specie viventi, che possono esistere proprio perché si conformano all'ambiente in cui si trovano a nascere e vivere. L'aumento di varietà e complessità è favorito perché di solito fornisce alle specie più alternative e maggiore efficienza nell'ambito del proprio adattamento.

Un esempio dell'aumento di variazione determinato dalla necessità di adattamento è rappresentato dal caso della dafnia, un microscopico crostaceo che vive in ambienti di acqua dolce.

Normalmente le dafnie sono tutte femmine, non vi sono maschi. La riproduzione avviene per partenogenesi: nascono cioè solo figlie femmine, in tutto uguali alle madri e quindi perfettamente adattate all'ambiente in cui sorgono. Quando, però, interviene un cambiamento nell'ambiente, magari una variazione di temperatura, un inquinante che minaccia la sopravvivenza della popolazione, per es. un nuovo predatore, le dafnie rispondono cominciando a generare figli dei due sessi, maschi e femmine, che si incrociano tra loro, determinando una notevole diversità ereditaria nelle generazioni successive. Qualcuno dei nuovi tipi può contribuire in modo importante a superare la crisi ambientale, se questa non è troppo grave. Dopo un periodo in cui la maggiore variazione permessa dalla comparsa dei maschi e della generazione sessuale consente un migliore adattamento al nuovo ambiente, le dafnie riprendono a generare solo figlie femmine, uguali alla madre e quindi di nuovo ben adatte all'ambiente mutato, finché questo non cambia di nuovo. Anche la capacità di alternare cicli di partenogenesi e di riproduzione sessuale è un adattamento ereditario, di cui dispongono poche specie animali, ma che è assai comune tra le piante.

Il materiale biologico dell'evoluzione

La vita ha avuto origine più di tre miliardi di anni fa, con lo sviluppo di molecole formate da catene di acidi nucleici. Questi sono lunghi filamenti composti di unità dette nucleotidi, capaci di riprodurre sé stessi e anche di produrre sostanze più complesse: le proteine, di cui esiste un'enorme varietà, incapaci di riprodurre sé stesse, ma in grado di svolgere funzioni diverse molto specifiche. I processi vitali che costruiscono gli esseri viventi, formandone tutti i tessuti e gli organi che li compongono e

permettono loro di crescere, vivere e moltiplicarsi, sono il prodotto di questi due tipi di molecole, gli acidi nucleici e le proteine.

In una prima fase dell'esistenza degli organismi viventi prosperava probabilmente un solo tipo di acidi nucleici, detti RNA (RiboNucleic Acids) o acidi ribonucleici. A questa prima fase ha fatto seguito una seconda, con la comparsa di altre molecole molto simili agli RNA, gli acidi deossiribonucleici o DNA (DeoxyriboNucleic Acids), molecole più rigide e chimicamente meno reattive dell'RNA, capaci di riprodurre sé stesse con meno errori. Il DNA ha così assunto maggiore importanza dell'RNA nello svolgere la funzione di patrimonio ereditario, cioè trasmissibile, dell'individuo (il suo genoma). Nella molecola di questo acido nucleico sono contenute tutte le informazioni necessarie per produrre nuovi individui quasi identici ai loro genitori, sulla base dell'ordine in cui si susseguono i quattro tipi di nucleotidi (A,G,C,T) che svolgono la stessa funzione delle lettere dell'alfabeto in un libro.

Oggi esistono ancora organismi che si riproducono esclusivamente a base di RNA, ma il patrimonio ereditario della gran maggioranza degli esseri viventi è formato di DNA che, grazie alla sua maggiore stabilità relativa, può dare origine più facilmente a organismi complessi. In questi, il primo prodotto del DNA è costituito da diversi RNA, composti anch'essi di quattro nucleotidi, di cui tre identici a quelli del DNA. Le proteine prodotte dal DNA, attraverso l'RNA che funziona da intermediario, sono le sostanze che costituiscono la massima parte del corpo dei figli e che ne assicurano il funzionamento.

Mutazione e selezione naturale

La prima fase della creazione di un nuovo individuo è la generazione di una copia del DNA, praticamente identica al DNA del genitore. Nella produzione di una copia si verificano inevitabilmente errori, ma nell'evoluzione vi è stata una tendenza automatica alla diminuzione del numero di errori di copia nel creare nuovo DNA. La copia del genoma che forma un figlio diviene ciò che il figlio usa per fare nuove copie da trasmettere ai suoi discendenti, per cui gli errori di copia avvenuti nel DNA di una generazione vengono trasmessi a tutte le generazioni successive. Questi cambiamenti trasmissibili, detti mutazioni, sono molto rari in quasi tutti gli organismi: dell'ordine di uno per milione di unità di DNA per generazione, ma con frequenza assai variabile a seconda del carattere ereditario considerato.

Un breve frammento di DNA potrebbe essere, per es., ACAACGATTTTCG, e la mutazione più semplice e più comune ACATCGATTTTCG, cioè la sostituzione di un'adenina (quarto nucleotide della prima sequenza) con una timina. La maggioranza delle mutazioni non ha effetto visibile, così come noi possiamo di solito comprendere il senso di una parola, anche se una lettera è cambiata. Tuttavia alcune mutazioni possono provocare un cambiamento importante: per es. l'incapacità dell'ala di un insetto di svilupparsi quando l'insetto adulto esce dalla crisalide e la sua ala si espande a partire da un minuscolo moncone. Una mutazione del moscerino drososila rende impossibile l'espansione dell'ala, che rimane un moncherino, per cui l'insetto è incapace di volare e quindi, in pratica, di vivere normalmente.

La mutazione è un fatto casuale, non predeterminato a svolgere uno scopo preciso, e alcune mutazioni possono essere mortali. Ma anche mutazioni che sembrano incompatibili o quasi con la vita possono avere un effetto benefico. Il genetista francese Philippe L'Héritier negli anni Trenta del 20° sec. effettuò un famoso esperimento con la drososila, mescolando individui normali con mutanti incapaci di sviluppare le ali, e pose la miscela in una regione della costa bretone ove soffiava un vento da terra verso il mare. I moscerini con le ali normali venivano trasportati verso il mare e morivano,

mentre quelli con le ali tozze, incapaci di volare, riuscivano a vivere a terra e persino a prosperarvi. È l'ambiente a scegliere chi è maggiormente in grado di riprodursi, cioè è più adatto. Nelle condizioni ambientali sperimentate da L'Héritier potevano sopravvivere solo i moscerini senza ali.

Il mantenimento della vita richiede soltanto di poter riprodurre sé stessi. La mutazione nel DNA si limita a trasmettere ai figli e ai loro discendenti le istruzioni per costruire il proprio corpo, con i vantaggi e gli svantaggi che ne discendono, come per il tipo ad ali normali e quello ad ali non sviluppate del nostro esempio, tuttavia vantaggi e svantaggi sono determinati dall'ambiente in cui si vive. Un altro esempio: i miopi sono incapaci di leggere senza occhiali, ma lo possono fare portando lo scritto molto vicino all'occhio; in tal modo vedono cose che chi è dotato di vista normale non riesce a vedere, come se disponessero di una lente molto forte. Pare che nell'antico Egitto, quando non esistevano lenti e occhiali, i miopi trovassero un buon impiego come orefici, dovendo fare spesso lavori di grande precisione, per i quali oggi si impiega una lente.

L'esperimento di L'Heritier è un esempio di selezione naturale indotta dallo sperimentatore. Vi sono parecchi casi di differenze provocate nell'uomo da fattori naturali quali, per es., il clima. Il colore nero della pelle serve come protezione contro la radiazione solare ultravioletta, ove essa è molto forte (ai tropici, quanto più si è vicini all'equatore), mentre è importante che la pelle sia bianca quando l'alimentazione è povera di vitamina D, la cui mancanza provoca rachitismo. La pelle bianca infatti permette ai raggi ultravioletti di giungere negli strati inferiori della cute, ove un enzima produce vitamina D a partire da altre sostanze presenti in cibi poveri di tale vitamina, come il frumento. In modo analogo, ai tropici, dove l'aria è calda e umida e non danneggia i polmoni, le narici sono larghe e corte, mentre sono lunghe e affilate dove l'aria è fredda e secca. La forma delle palpebre comune in Asia orientale, che lascia una fessura sottile alla vista, protegge gli occhi nelle regioni, come per es. la Mongolia, dove il vento è forte e gelido.

Mutazione e selezione naturale sono le cause principali dell'evoluzione biologica. La mutazione assicura un contributo costante di novità negli organismi viventi, che in circostanze speciali può rivelarsi utile. È la prima causa di evoluzione: potrebbe essere pericolosa se vi fossero troppi errori di copia, ma la frequenza di errori è mantenuta al livello giusto, per così dire, in modo automatico dalla selezione naturale. Si crea quindi abbastanza diversità nelle popolazioni perché a ogni cambiamento dell'ambiente vi possano essere tipi nuovi, anche se rari, in grado di risolvere problemi che potrebbero ridurre o sopprimere la capacità di sopravvivenza della specie.

Per mantenersi, però, gli organismi viventi devono sempre riprodursi più di quanto sarebbe strettamente necessario per il mantenimento del numero di individui esistente. La base del successo evolutivo è la possibilità di sostituire i tipi ereditari meno adatti fra quanti vivono oggi con altri leggermente diversi, che mostrino un migliore adattamento a un ambiente costantemente mutevole; per evitare il rischio di estinzione un organismo deve così riprodursi al di sopra della stretta necessità.

È fondamentale rendersi conto che la selezione naturale è un fenomeno del tutto automatico che avviene continuamente, perché quegli individui che hanno e trasmettono ai figli caratteri che danno loro un vantaggio rispetto alla media della popolazione produrranno più figli rispetto alla media degli altri individui. Di conseguenza il miglioramento evolutivo è automaticamente garantito dal meccanismo di autoriproduzione, che permette ai più adatti all'ambiente di produrre relativamente più figli in grado di crescere e riprodursi. Anche la frequenza di mutazione è sotto il controllo della selezione naturale.

Drift e migrazione

Vi sono, oltre alla mutazione e alla selezione naturale, altri due meccanismi importanti per l'evoluzione: la migrazione e i fenomeni casuali che prendono il nome di drifts, i quali dipendono dalle dimensioni di una popolazione (indicata dal numero dei riproduttori attivi all'interno di essa a ogni generazione). Gli effetti del drift sono dovuti al fatto che non tutti gli individui che formano una generazione contribuiscono a dare origine alla generazione successiva, e che il numero dei figli varia comunque da un individuo all'altro.

Come già accennato, tutti discendiamo da una popolazione di qualche migliaio di individui circa, che viveva in Africa orientale prima di 100.000 anni fa e che iniziò a riprodursi superando il limite di sopravvivenza nei luoghi di origine. Alcuni dei suoi componenti, in piccoli gruppi, crearono colonie vicine e vi si riprodussero con successo dando origine a nuove popolazioni, cresciute nel corso del tempo e dalle quali partirono in seguito altri gruppi di pionieri, per fondare nuove colonie a maggiore distanza. Nel corso dell'espansione originata da un piccolo nucleo iniziale di colonizzatori vi sono stati così centinaia o migliaia di episodi successivi di colonizzazione, che in seguito si sono estesi a tutto il mondo abitabile. Intorno a 60.000 anni fa queste popolazioni si sono diffuse al di fuori del continente africano: sono occorsi circa 50.000 anni per raggiungere il punto più lontano dall'origine, la Patagonia, attraversando tutta l'Asia e penetrando in America Settentrionale attraverso lo Stretto di Bering (un percorso di circa 25.000 chilometri).

Un piccolo gruppo di fondatori produce un effetto statistico (il drift) che tende a diminuire la diversità genetica dei discendenti rispetto a quella del gruppo di origine, per la semplice ragione che non tutti i vari tipi genetici presenti nella popolazione madre possono essere rappresentati tra i pochi pionieri che fondano una colonia. Questa perdita di diversità genetica all'interno delle singole colonie ha contribuito alla creazione di differenze genetiche tra i discendenti delle diverse colonie che troviamo oggi nel mondo, formatesi nel corso dell'espansione in più direzioni e a diverse distanze. Queste differenze sono dovute anche al fatto che, nel corso della propagazione nel mondo abitato, si sono verificate, e in seguito diffuse localmente, nuove mutazioni: alcune sono state favorite dalla selezione naturale perché hanno rivelato migliore adattamento rispetto ad ambienti diversi, soprattutto perché ogni regione della Terra ha offerto climi, cibi e parassiti differenti.

Si hanno stime ancora molto grossolane su quante delle differenze osservate nelle variazioni locali della frequenza di nucleotidi siano dovute a mutazione e selezione naturale, cioè ad adattamento differenziale, piuttosto che a fenomeni di natura casuale, come il drift. Le differenze genetiche fra popolazioni create dal drift sono state controbilanciate in parte da nuove mutazioni, ma vengono ridotte anche dalle migrazioni reciproche fra popolazioni, che sono comuni e continue soprattutto fra gruppi geograficamente vicini. Lo scambio migratorio fra due comunità ha effetto opposto al drift: tende a rimescolare il pool genetico delle due popolazioni (l'insieme dei geni presenti in esse) e a ridurre la diversità relativa.

Per questi motivi, drift e migrazione si aggiungono ai due fattori evolutivi classici, mutazione e selezione naturale. Il drift è l'effetto statistico del caso su ogni nuova generazione, legato al numero di individui che le dà origine: provoca differenze tra popolazioni, che sono tanto più grandi quanto minore è il numero di individui che compongono le popolazioni stesse. È interessante notare che tre di questi quattro fattori (selezione naturale, drift e migrazione) sono misurabili e prevedibili esattamente in base a dati demografici, ossia dati di natalità, mortalità, fertilità, numero di individui e migrazione.

Nei fatti la demografia può permettere di fare previsioni straordinariamente esatte sull'andamento dell'evoluzione. Risulta, fra l'altro, che gli effetti statistici del drift hanno un'influenza di gran lunga

superiore rispetto a quanto si supponeva all'inizio degli studi di genetica delle popolazioni, e permettono di spiegare molte apparenti stranezze nella distribuzione geografica ed etnica di parecchie malattie ereditarie, e anche di caratteri non patologici.

Mutazione, selezione e drift tendono ad aumentare le differenze tra le varie popolazioni umane presenti sul pianeta; la migrazione, all'opposto, tende a ridurle. Anche la selezione naturale può ridurre la diversità tra popolazioni, quando queste, benché lontane fra loro, siano sottoposte a identici fattori selettivi (come, per es., uno stesso clima). Quale può essere l'importanza relativa di queste cause distinte di evoluzione, e quale equilibrio si stabilirà fra categorie di cause con effetto opposto?

La diversità fra esseri umani

La differenziazione fra le popolazioni umane viventi è avvenuta in un tempo molto breve, poiché tutti gli uomini presenti nel mondo oggi discendono da quel piccolo gruppo africano che nel corso dell'espansione si è differenziato in numerose popolazioni locali. L'evoluzione si misura in generazioni, e poiché è breve il tempo in cui siamo evoluti (in 100.000 anni si succedono circa 4000 generazioni), le popolazioni odierne presentano poche differenze genetiche fra loro.

Lo studio del genoma, eseguito su un gran numero di nucleotidi, ha mostrato che la variazione fra individui della stessa popolazione è l'89% della variazione totale, mentre quella fra le diverse popolazioni di tutto il mondo esaminate finora è il resto, cioè appena l'11%. A questa stima del rapporto tra la variazione genetica entro popolazioni e quella fra popolazioni umane distinte si è giunti al principio del 2008, esaminando 650.000 nucleotidi del nostro genoma in circa 1000 individui provenienti da 52 popolazioni indigene di tutti i continenti (Li, Devin, Tang et al. 2008). Il numero totale di nucleotidi che formano il genoma umano è di oltre tre miliardi, tuttavia la stragrande maggioranza dei nucleotidi non mostra alcuna diversità da un individuo all'altro (o forse la mostra assai più raramente di quanto in effetti sia stato finora possibile accertare).

La stima della proporzione di nucleotidi che possono variare fra due genomi umani è di uno su duecento: indica che circa 15 milioni di nucleotidi sono variabili. Con i 650.000 nucleotidi studiati sono stati quindi esaminati circa uno su venti dei nucleotidi variabili fra individui. La stima dell'11% è molto accurata, essendo quasi identica sui 23 cromosomi dell'uomo, e corregge stime precedenti del 15%, meno accurate anche perché era più ridotto il numero di popolazioni e geni che si potevano studiare allora.

La stima odierna del numero di nucleotidi che variano fra due genomi umani è stata ottenuta sul primo genoma umano esaminato per intero (pubblicato nel 2007): quello di John Craig Venter, il ricercatore di Celera genomics che ha terminato l'analisi in tempo molto più breve dei concorrenti diretti dal governo statunitense. La stima si basa sul confronto completo fra i genomi trasmessi a Venter dai suoi genitori: il 99,5% dei nucleotidi dei suoi due genomi, paterno e materno, sono identici. La disponibilità di dati di questo genere crescerà nel prossimo futuro e aumenterà quindi la loro precisione.

Lo sviluppo dell'uomo moderno

Oggi sono stati ricostruiti molti dettagli dell'evoluzione umana negli ultimi 150.000-100.000 anni. L'espansione dall'Africa avvenne alla bassa densità di popolazione determinata dalle limitazioni dell'economia di caccia, pesca e raccolta di vegetali, che sola permetteva allora di procurarsi il cibo.

Lo stimolo alla crescita demografica derivò senza dubbio da alcune importanti invenzioni, come la navigazione, le nuove tecnologie litiche, gli strumenti e le strategie di caccia; ma già prima che l'espansione avesse inizio, il grande motore dell'evoluzione culturale umana, il linguaggio, doveva avere raggiunto il suo attuale sviluppo. La buona comunicazione che esso permette rese particolarmente rapida l'evoluzione culturale e favorì l'aumento numerico della popolazione, facilitando una serie di espansioni demografiche successive alle prime, che portarono alla colonizzazione del mondo intero. Al tempo stesso, la crescita demografica aumentò il numero potenziale di inventori e di invenzioni che il linguaggio, l'espansione dei gruppi sociali e le migrazioni reciproche poterono diffondere rapidamente. Non vi è accordo fra i linguisti sull'origine unica delle lingue, ma la capacità di qualunque gruppo di uomini vivente di imparare egualmente bene qualsiasi linguaggio dei 6000 ancora parlati oggi prova che l'uomo moderno possedeva i mezzi biologici quando è iniziata l'espansione. Il gruppo iniziale doveva essere piccolo, probabilmente delle dimensioni di una tribù che, per definizione, parla la stessa lingua.

L'archeologia mostra che l'uomo moderno aveva sviluppato un'arte avanzata già quasi quarantamila anni fa, come dimostrato dalle pitture della Grotta Chauvet nel Sud della Francia.

Dopo la diffusione dall'Africa al resto del mondo, alcune regioni che offrivano un ambiente particolarmente favorevole allo sviluppo demografico, per ecologia e clima, raggiunsero una densità di popolamento che non permetteva ulteriore crescita, e in diverse parti del pianeta comparvero sviluppi culturali che condussero alla produzione di cibo mediante l'introduzione dell'agricoltura e dell'allevamento degli animali. La prima regione ove comparve l'economia agro-pastorale fu tra il Medio Oriente e l'Anatolia, a partire da circa 11.500 anni fa. Seguirono nuovi inizi nei millenni successivi, apparentemente autonomi, nella Cina del Nord e del Sud, in Messico, in Nuova Guinea, in Africa settentrionale e in quella occidentale. La maggiore disponibilità di cibo determinò un ulteriore sviluppo demografico.

Negli ultimi diecimila anni la popolazione umana è aumentata di mille volte, e una forte urbanizzazione si è avviata già 8000 anni fa. Il grande sviluppo demografico dell'uomo moderno (dalle poche migliaia di individui di 100.000 anni fa ai pochi milioni di 10.000 anni fa, quando comparve l'agricoltura, sino ai quasi sette miliardi odierni) è interamente dovuto all'evoluzione culturale, cioè alle nuove tecnologie sviluppate in questo periodo di tempo. Non si è trattato quindi di mutazioni genetiche, ma di 'mutazioni' di tipo completamente diverso: idee nuove. Le idee più utili hanno potuto diffondersi rapidamente dall'inventore che le ha originate, grazie alla comunicazione resa possibile dal linguaggio e ai nuovi sistemi sociali che si sono sviluppati per la necessità di vivere a densità di popolazione sempre più alte.

La trasmissione delle conoscenze

Se si usa il termine cultura per indicare le conoscenze che si accumulano in una specie nel tempo e nello spazio, è possibile comprendere i meccanismi dell'evoluzione culturale applicando molti dei concetti che permettono di capire l'evoluzione biologica, naturalmente trasformandoli per poterli applicare alla diversa natura di ciò che evolve: nella biologia geni (cioè DNA), nella cultura idee.

Un organismo vivente ne genera altri quasi identici a sé stesso perché esiste una trasmissione ereditaria per via genetica che oggi è ben compresa, grazie allo studio del DNA. Il passaggio delle nostre conoscenze da un individuo all'altro e il loro mantenimento sono resi possibili invece dalla trasmissione culturale, che è molto più ricca e complessa di quella genetica.

Negli animali, come nelle piante, la trasmissione genetica avviene esclusivamente da genitori a figli. Anche la trasmissione culturale ha luogo così, ma solo in parte: la si designa come trasmissione verticale, tenendo il termine orizzontale per contrassegnare invece tutti gli scambi che avvengono fra individui che non sono genitori e figli. La trasmissione culturale si realizza in molti modi e può essere ben più rapida di quella biologica, in cui ogni novità viene trasferita dai genitori a pochi figli e deve attendere una nuova generazione per diffondersi ulteriormente.

Per prevedere la velocità di evoluzione culturale occorre studiare questi meccanismi di trasmissione, e un'utile classificazione viene offerta dall'esame del rapporto tra il numero di coloro che trasmettono e quello di coloro che ricevono le informazioni, o di chi insegna e di chi impara. Se la novità viene passata da una persona all'altra per contatto diretto, come nel caso della diffusione di barzellette o di altre informazioni, che è molto simile a quella delle malattie contagiose, la diffusione è lenta, ma è pur sempre più rapida di quella biologica, perché l'unità di tempo che separa il momento in cui uno impara (o viene contagiato) da quello durante il quale uno insegna (o contagia a sua volta) è di solito più breve di una generazione, e può essere anzi brevissima.

Si parla in questo caso di trasmissione da uno a un altro, o comunque fra pochi, o fra piccoli gruppi. Ma se un maestro insegna a molti, e può trattarsi di moltissimi con i moderni mezzi di comunicazione, la diffusione di una novità qualunque può essere rapidissima e avvenire su una scala spaziale elevata (da uno a molti). Il numero dei possibili fruitori di una novità e la rapidità di trasmissione sono andate sempre aumentando nel corso della storia umana, a partire dall'invenzione della scrittura, che ha reso le informazioni disponibili anche a chi non è presente al momento e a generazioni non ancora nate, e poi della stampa, del telegrafo e del telefono, della radio e della televisione, del computer e della rete informatica. Quanto ai 'maestri', possono essere persone di forte potere o prestigio, che in qualche modo influenzano o controllano grandi masse: re e papi, autorità politiche e religiose, ma anche artisti, attori e cantanti. Più grandi sono l'autorità o il prestigio del trasmettente, maggiore è la penetrazione del messaggio che egli trasmette. Con lo sviluppo della rete informatica si è poi configurata una forma di trasmissione nuova, da molti a molti, con parecchi trasmettitori e parecchi ascoltatori, da cui è lecito attendersi una nuova accelerazione della velocità di evoluzione culturale.

Si è visto che la trasmissione biologica è, di necessità, molto conservatrice. Un organismo tende a formare una copia esatta di sé stesso: le piccole novità portate nella nuova generazione da mutazioni casuali non possono incidere che in misura assai modesta sull'assetto complessivo del nuovo organismo, perché altrimenti ne minaccerebbero la sopravvivenza, data la complessità delle strutture e delle funzioni che molti organismi viventi hanno sviluppato. Se organismi e popolazioni sopravvivono a lungo è perché si integrano bene nel proprio ambiente di vita. Anche la trasmissione culturale verticale tende a essere, alla stessa stregua, molto conservatrice.

La trasmissione orizzontale tende invece a introdurre novità e cambiamenti, che possono essere particolarmente vasti e veloci quando essa avviene da uno a molti (basti pensare alla rapida diffusione delle mode). Vi è però un caso opposto, che può rendere anche la trasmissione orizzontale quanto mai conservatrice: è la trasmissione da molti a uno, che tende a uniformare l'individuo ai comportamenti e ai valori del gruppo cui appartiene. Così si diffondono le leggi dello Stato e le norme del vivere civile; così l'esercito e le chiese ottengono obbedienza e disciplina; così le mafie impongono l'omertà ai propri associati, e la società detta le sue regole all'immigrato.

Può essere, naturalmente, che una novità sia difficile da accettare. Chi la comunica a un gruppo può trovare allora una risposta negativa dello stesso: la novità non riuscirà a superare la barriera del

conformismo, o sarà giudicata inutile e scartata. In questo caso vi è una resistenza di molti che renderà poco probabile l'accettazione. La trasmissione vincente sarà allora quella da molti a uno, a meno che il trasmittente abbia grande potere, prestigio o fascino, o che la nuova idea sia invincibile.

Le idee

Le novità, le mutazioni culturali, sono rappresentate dalle idee. La nuova idea ha la stessa funzione che la mutazione ha in biologia, specie se gli inventori sono solamente una piccola frazione di una popolazione; in una popolazione di dimensioni più grandi, invece, vi sarà un numero maggiore di inventori e quindi un'evoluzione culturale più rapida.

Purtroppo non si hanno ipotesi precise su che cosa sia un'idea, se non un'attività fondamentale del cervello. Deve essere una manifestazione di circuiti neuronali, ma oggi non si sa nemmeno quando si comincerà a capire di cosa esattamente si tratti. Fino al 1953, del resto, non si conosceva la natura del patrimonio ereditario, e quindi cosa fosse una mutazione biologica. Pure, quando la genetica ignorava ancora tutto sull'argomento, è stato egualmente possibile capire molte cose e generare numerose leggi scientifiche tuttora usate, a cominciare da quelle di Gregor Mendel sull'eredità dei caratteri semplici.

Un'idea si riproduce quando viene passata al cervello di un altro, e questo passaggio è l'equivalente di un'autoriproduzione. Come in ogni processo di autoriproduzione, bisogna però che l'apprendimento abbia successo, cioè che l'idea sia adottata, altrimenti è come se la trasmissione non fosse avvenuta. Questa fase equivale a quella della selezione naturale in biologia: è la selezione culturale.

La misura del successo evolutivo

In natura, il successo riproduttivo di una specie coincide in pratica con il suo successo evolutivo. La selezione naturale si misura in base alla variazione individuale della fitness darwiniana di un tipo ereditario, che è definita come la differenza relativa tra il numero medio di figli di un tipo biologico e la media della popolazione. Se un nuovo tipo ereditario ha fitness superiore alla media si diffonderà nella popolazione, se ne avrà una minore diminuirà e alla fine andrà perduto: il segno e il valore della fitness determinano la direzione e la velocità della selezione naturale. In modo simile, la selezione culturale promuove le invenzioni che sono più adatte.

Chi adotta le invenzioni, però, si troverà in ogni caso sottoposto a selezione naturale per queste stesse invenzioni, come più in generale per ogni costume che ha appreso o adottato o inventato. Imparare a nuotare, o a costruire un'imbarcazione, può permettere di traversare un fiume o un tratto di mare altrimenti invalicabili, ma espone anche al rischio di affogare, travolti da una corrente o da una tempesta: un pericolo che non corre chi rimane a terra. Chi cade in balia di una droga pericolosa può morire anzitempo, o in altri modi procurarsi una fitness darwiniana negativa.

L'Italia è da tempo in decremento demografico perché la natalità è scesa moltissimo. La popolazione non diminuisce di numero solo perché vi è sufficiente immigrazione dall'estero. Le popolazioni mondiali numericamente importanti che mostrano questo eccezionale calo delle nascite sono pochissime: Germania, Giappone e Italia e, in modo meno chiaro, altre popolazioni della costa settentrionale del Mediterraneo, in genere ad alta densità.

Vale la pena notare che l'aumento numerico non è più auspicabile per la nostra specie, che da tempo ha superato la capacità portante dell'ambiente: lo dimostrano innanzitutto la fame e la miseria che affliggono oltre un terzo dell'umanità. Benché l'ingegnosità umana possa essere in grado di sviluppare

nuove fonti di cibo, il fortissimo impatto della cultura umana sull'ambiente sta determinando un progressivo degrado degli ecosistemi che hanno fornito il nutrimento fino a oggi. La spontanea diminuzione numerica di alcune popolazioni può essere vista come la prima manifestazione di un nuovo adattamento culturale a condizioni ambientali in via di mutamento. La tendenza demografica della popolazione mondiale suggerisce, in ogni caso, un andamento della crescita numerica che porterà al raggiungimento di uno stato di relativo equilibrio nel decennio 2040-2050.

La cultura non è fenomeno esclusivo della nostra specie: l'uomo non è l'unico animale culturale, benché sia certo di gran lunga il più attivo, grazie alla comunicazione resa possibile dal linguaggio. La cultura si fonda sulla comunicazione, per cui non stupisce che le specie più sociali siano anche le più culturali. Gli insetti eusociali (api, formiche ecc.) hanno raggiunto livelli di socialità molto più elevata della nostra, perché hanno avuto più tempo per evolvere e hanno differenziato geneticamente i loro ruoli sociali, stabilizzando la struttura delle loro comunità. Hanno sviluppato linguaggi e anche capacità numeriche tutt'altro che trascurabili. Forme avanzate di cultura si ritrovano tra i mammiferi e gli uccelli, ma anche tra organismi molto semplici si continuano a scoprire esempi di socialità.

Istituzioni e organizzazioni

Vi sono strutture sociali, come istituzioni e organizzazioni, divenute ormai simili a organismi complessi, con una propria capacità di autoriprodursi e dunque di evolvere indipendentemente. Ogni organismo vivente, soprattutto gli eucarioti (composti di una o molte cellule assai complesse, a differenza dei procarioti come batteri e virus) ha all'interno delle proprie cellule l'ambiente adatto affinché il suo patrimonio ereditario (il suo genoma, cioè il DNA) possa creare copie di sé stesso, assicurando l'autoriproduzione dell'intero organismo. In modo analogo agiscono le organizzazioni e le istituzioni che sono diventate indispensabili alla vita sociale. Naturalmente, possono mantenersi solo finché la nostra specie continuerà a esistere e ne avrà bisogno.

Queste istituzioni e organizzazioni hanno nature diverse: governi e politici, leggi e tribunali, giudici e avvocati, scuole e insegnanti, eserciti, banche, industrie, sindacati, cinema e teatri, negozi, ristoranti, caffè e bar, abitazioni, e si potrebbe continuare a lungo. Come vi è una teoria matematica dell'evoluzione culturale, così ne esiste una per queste organizzazioni, che è importante anche per gli animali, centrata soprattutto, per il momento, sulle abitazioni (teoria delle nicchie, Odling-Smee, Laland, Feldman 2003).

Un processo 'quasi-intelligente'

L'autoriproduzione comporta automaticamente anche mutazioni, ma nell'evoluzione culturale il processo elementare di mutazione presenta una differenza fondamentale rispetto alla mutazione biologica: non è casuale e non va in direzione imprevedibile. È invece cosciente, e spesso volontario, diretto verso un preciso scopo, benché anche nelle scoperte e nelle invenzioni vi sia spesso un elemento casuale. Questa sua caratteristica tende a rendere il processo culturale più rapido, benché comunque limitato dalla rarità delle invenzioni (forse dovuta anche al semplice fatto che gli inventori sono pochi). L'invenzione importante potrebbe essere tanto rara quanto la mutazione biologica importante; ma mentre quest'ultima si può diffondere solo molto lentamente per trasmissione verticale, le mutazioni culturali importanti – ovverosia le invenzioni veramente utili, o almeno facilmente adottate – possono spargersi per trasmissione orizzontale con grande rapidità.

Un movimento nato negli Stati Uniti da particolari gruppi finanziari e religiosi ha cercato negli ultimi anni di diffondere, e di portare persino nell'insegnamento scolastico delle scienze, una spiegazione

delle diversità tra le specie opposta all'evoluzione, che va sotto il nome di intelligent design (progetto intelligente), e attribuisce a enti sovranaturali (ovviamente divini, anche se spesso non nominati) le differenze tra le specie, in particolare quella tra la nostra specie e le altre. Naturalmente, l'introduzione di spiegazioni sovranaturali rende impossibile considerare questo approccio come parte della scienza.

In un certo senso, l'evoluzione culturale può essere descritta come un processo 'quasi-intelligente' (senza con questo segnalare alcuna simpatia per il 'progetto intelligente'). La nostra specie fa ampio uso di capacità scientifiche, sia razionali sia intuitive. La limitazione fondamentale suggerita dal dubbio introdotto dalla parola 'quasi' trae origine dalla nostra incapacità di valutare costi e benefici di ogni innovazione.

L'impatto della cultura

L'esperienza dimostra che ogni innovazione, anche la più importante, ha costi oltre che benefici. L'agricoltura ha permesso di aumentare di mille volte il numero degli esseri umani, ma ha anche dato avvio alle prime forme di inquinamento ambientale su vasta scala, con l'erosione e la salificazione dei suoli e la progressiva desertificazione di intere regioni, già a partire dai primi millenni dopo la sua comparsa. Nel Settecento, il carbone ha sostituito la legna come sorgente di energia e ha permesso la rivoluzione industriale, ma ha oscurato i cieli, specie in Inghilterra, portando rachitismo e malattie broncopolmonari, per non parlare dello sfruttamento dei minatori. L'era del petrolio e del gas a basso costo ha permesso lo sviluppo di gran parte del mondo contemporaneo, ma ha portato gravissimi problemi di impatto ambientale. La sua fine potrà coincidere con la fine delle società che ha contribuito a creare. Non è chiaro se l'invenzione dell'energia atomica fornirà un aiuto fondamentale nella transizione a modelli energetici sostenibili, o se provocherà una guerra catastrofica per l'umanità (come ebbe a dire Albert Einstein: «Non so esattamente con che armi sarà combattuta la terza guerra mondiale, ma la quarta sarà combattuta con bastoni e pietre»). La rete telematica planetaria promette un livello finora inimmaginabile di comunicazione interumana, con straordinaria accelerazione del processo di diffusione delle novità, ma è intrinsecamente fragile, e ogni suo crollo o discontinuità è destinato ad avere conseguenze molto gravi su società che ne divengono via via più dipendenti. Una recentissima invenzione, il suicidio con cinture esplosive in luoghi pubblici per conquistarsi il paradiso islamico, è una perenne minaccia all'integrità fisica di individui del tutto incolpevoli in più regioni del mondo. È una pericolosa forma di egoismo e la prova migliore di quanto possano divenire dannose le religioni, anche se fondate con le migliori intenzioni.

L'evoluzione culturale non ha ancora portato al vero trionfo dell'intelligenza, almeno nell'uomo. Del resto, anche dell'evoluzione culturale si può dire quanto si afferma dell'evoluzione biologica: che non produce necessariamente un miglioramento, ma genera diversità e trasformazione, cioè aumento della varietà disponibile di tratti culturali umani. Questo comporta spesso, ma non sempre, un aumento di complessità. Significa infine miglioramento della capacità di interagire con l'ambiente, perché ogni innovazione, dopo essere passata al filtro della selezione culturale esercitata dall'ambiente umano, per potere ottenere successo deve superare il filtro della selezione naturale.

Quando gli europei raggiunsero la Tasmania, scoprirono che gli aborigeni non erano più in grado né di accendere il fuoco né di costruire imbarcazioni. Non si trattava necessariamente di un segno di regressione: non avevano più bisogno di accendere il fuoco, perché i fuochi erano mantenuti sempre accesi; le barche probabilmente non servivano, perché il pesce abbondava in mare e potevano pescarlo a riva. La cultura, esattamente come la biologia, è ciò che ci permette di interagire con l'ambiente, ed è solo naturale che un'invenzione sia abbandonata o rimpiazzata, una volta che non se

ne veda più il vantaggio. In modi simili, organi divenuti inutili vengono scartati nel corso dell'evoluzione: i pipistrelli, come altri animali che abitano nell'oscurità delle caverne, hanno perso l'uso degli occhi o gli occhi stessi e hanno sviluppato nuovi organi che permettono loro di andare in giro, cambiando quindi in modi che non implicano necessariamente regressione, ma piuttosto un adattamento più efficace al proprio ambiente, dal momento che nell'oscurità la vista non serve, mentre è facile ferirsi gli occhi al buio e sviluppare infezioni pericolose.

La cultura come strumento di adattamento

Esattamente come la biologia, la cultura evolve in funzione dell'adattamento di una specie al suo ambiente. Nel caso umano, si è rivelata il più potente strumento di adattamento a disposizione della nostra specie. Chi attualmente si trovi ad abitare i climi rigidi dell'estremo Nord del mondo non ha più bisogno di sviluppare adattamenti biologici che richiederebbero molti millenni: la tecnologia gli procura tutto quanto può servire.

La cultura quindi fornisce estensioni del nostro assetto biologico. In aggiunta a questo, permette di controllare la nostra biologia, in misura maggiore o minore. Lo vediamo ogni volta che un farmaco o un intervento chirurgico salvano la vita di una persona altrimenti condannata a morire. Alcune innovazioni culturali hanno influenzato in modo importante la nostra stessa biologia: l'agricoltura e l'allevamento degli animali, per es., hanno diffuso ampiamente fra le popolazioni umane le mutazioni che permettono di digerire il glutine contenuto nei cereali, o di digerire ancora il latte dopo che l'allattamento al seno ha avuto termine. Hanno anche aumentato la diffusione tra gli uomini di malattie contagiose responsabili di importanti epidemie e prima limitate quasi esclusivamente agli animali oggi domestici, quando erano selvatici. Queste invenzioni si sono così trasformate in potenti fattori selettivi. I nostri strumenti culturali possono portare persino al di là della nostra stessa biologia, come quando un astronauta viaggia nello spazio, oltre i confini che la natura ha assegnato ad animali come noi, grazie all'ambiente artificiale assicurato da un veicolo e da una tuta spaziali.

In misura immensamente superiore a ogni altra specie animale, l'uomo ha adattato l'ambiente alle proprie esigenze, incidendo in profondità sugli habitat naturali e creandone altri artificiali in cui vivere. Si può dire anzi che l'ambiente planetario sia oggi un ambiente umano, poiché non vi è praticamente area del pianeta che non rechi i segni dell'intervento dell'uomo. La sorte di parecchie decine di migliaia di specie viventi è ora affidata all'azione umana. Se la progressiva perdita di biodiversità si risolverà in una nuova estinzione di massa, come numerosi indicatori sembrano suggerire, la prossima estinzione non sarà stata indotta da un meteorite, ma dall'uomo.

L'Ottocento: biologia. La paleontologia

Storia della Scienza (2003)

di **Nicolaas A. Rupke**

La paleontologia

Sommario: 1. L'estinzione. 2. La colonna stratigrafica e il tempo geologico. 3. I fossili e lo sviluppo progressivo. 4. La paleontologia evolutiva. □ Bibliografia.

Durante la prima metà del XIX sec. la paleontologia fu una delle discipline scientifiche maggiormente innovative; tra i suoi studiosi annoverava alcuni dei più eminenti naturalisti del tempo, come Georges Cuvier, Richard Owen e Jean-Louis-Rodolphe Agassiz, importanti promotori e organizzatori di collezioni di storia naturale. Essa divenne una parte integrante della geologia, che nel corso di questo periodo aprì un'ampia e inconsueta prospettiva sulla storia della Terra, paragonabile, per le sue implicazioni intellettuali, alla rivoluzione copernicana: la geologia, infatti, riduceva l'importanza dell'uomo nel tempo geologico, così come l'astronomia al principio dell'Età moderna l'aveva ridimensionata rispetto allo spazio. Lo studio delle rocce e dei fossili mostrò che la storia della Terra non coincideva nella sua estensione temporale con la storia dell'umanità, ma precedeva di gran lunga la comparsa della specie umana. Ancor più importante fu la scoperta che la storia della Terra, prima della comparsa dell'uomo, non era stata caratterizzata da un unico periodo continuo, ma da un susseguirsi di periodi geologici, ciascuno contraddistinto da una particolare flora e fauna, in seguito estintesi. Inoltre, la successione storica sembrava essere stata progressiva: i mondi successivi assomigliavano sempre più al nostro mondo attuale, sia per quanto riguarda gli esseri viventi che li abitavano sia per le condizioni ambientali.

1. L'estinzione

L'estinzione, ossia la scomparsa di specie, non era affatto una nozione scontata nel XVIII sec. e furono necessari molti decenni di lavoro e di dibattiti per stabilirne la realtà. I teologi naturali dell'epoca sostenevano che l'annientamento anche di una sola specie non sarebbe stato permesso dalla Provvidenza e credevano in una 'catena degli esseri' ininterrotta e perfetta. Altri affermavano che tale catena poteva essere vista in una prospettiva storica e che le forme di vita estinte ne colmassero i vuoti e ne arricchissero la contemplazione. Un passo importante verso l'accertamento dell'estinzione fu lo studio di ossa fossili di mammiferi rinvenuti all'interno di grotte dell'Europa settentrionale, in particolare in Germania. Alla fine del XVIII sec., studiosi di formazione medica con conoscenza dell'anatomia comparata riuscirono a identificare con precisione i resti di alcuni mammiferi delle caverne. L'orso delle caverne (*Ursus spelaeus*), per esempio, fu riconosciuto come una specie a sé stante quando, nel 1795, Johann Christian Rosenmüller presentò nella sua dissertazione di dottorato una comparazione dettagliata, lato per lato, dei crani di un orso delle caverne, di un orso bruno (*Ursus arctos*) e di un orso polare (*Ursus maritimus*) dimostrando le differenze fra le tre specie. Poco dopo, nel 1806, un membro dell'Academia Scientiarum Imperialis Petropolitana di San Pietroburgo sottopose all'attenzione internazionale il mammut, di cui nel 1799 era stato rinvenuto nel permafrost siberiano un esemplare intero, incluse carne e pelliccia. Chi negava l'estinzione credeva che la forma e le dimensioni inconsuete dei fossili rinvenuti fossero state prodotte da influenze ambientali, quale il clima; o suggeriva, per esempio, che il mammut fosse un mostro favoloso, come il centauro, ancora sopravvissuto in regioni inesplorate del mondo. Tuttavia, l'identificazione dell'orso delle caverne e di molti altri resti di quadrupedi accertò l'estinzione al di là di ogni dubbio e divenne chiaro che non soltanto le specie ma anche i generi e le unità tassonomiche superiori erano scomparsi dalla superficie della Terra. Cuvier fu lo scienziato che più di chiunque altro applicò il metodo zoologico comparativo alla geologia. Abilissimo zoologo, s'interessò soprattutto alla paleontologia dei vertebrati – anfibi, rettili, uccelli e mammiferi – dei quali però è più frequente trovare ossa o denti sparsi piuttosto che esemplari interi. Grazie all'anatomia comparata, tuttavia, era possibile identificare l'animale da cui questi frammenti provenivano e persino ricomporre l'intero scheletro. Tale ricostruzione era ottenuta in base alla 'legge della corrispondenza organica', formulata da Cuvier nei termini seguenti: "Ogni individuo organizzato costituisce di per sé un sistema unico e chiuso, le cui parti corrispondono l'una all'altra e concorrono a produrre un certo risultato definito, per reazione reciproca. Alcune di queste

parti possono cambiare senza che anche le altre cambino; e pertanto ognuna di esse, presa separatamente indica tutte le altre" (Cuvier 1825, p. 95). Egli concludeva con qualche eccesso di fiducia "cominciando da ciascun [singolo osso] chi possieda razionalmente le leggi dell'economia organica, potrebbe rifare tutto l'animale" (ibidem, p. 99).

Nelle *Recherches sur les ossements fossiles* (1812) Cuvier presentò una descrizione sistematica dei resti dei mammiferi provenienti dai depositi superficiali del cosiddetto diluvium (oggi Pleistocene, la metà inferiore del Quaternario, che copre il periodo da 1,6 milioni di anni a 10.000 anni fa). Da rocce più antiche, cioè del Terziario (da 66,7 milioni di anni a 1,6 milioni di anni fa), egli trasse ulteriori esempi di mammiferi estinti, per esempio il palaeotherium o l'anoplotherium, pachidermi fossili rinvenuti nelle cave di gesso di Montmartre, nei pressi di Parigi, e ne tracciò lo schema del tessuto molle: furono le prime ricostruzioni del corpo dei vertebrati estinti. Questi e altri esempi fecero sì che l'estinzione fosse accettata dalla maggior parte dei naturalisti del tempo.

I fossili che nella fase iniziale della paleontologia moderna contribuirono alla formazione dell'immagine popolare della vita estinta e dei mondi precedenti non furono, tuttavia, quelli dei grandi mammiferi, ma di due rettili acquatici, l'ittiosauro e il plesiosauro, e due terrestri, il megalosauro e l'iguanodonte. Il primo a scoprire resti di dinosauro fu William Buckland (1784-1856) nel 1818, ma nonostante la convinzione di Cuvier che da un unico osso si potesse ricostruire in maniera affidabile l'animale intero, le rappresentazioni dei dinosauri rimasero per diversi decenni decisamente poco accurate. Il megalosauro e l'iguanodonte furono descritti come quadrupedi, mentre si scoprì in seguito che erano bipedi, e lo sperone osseo del pollice dell'iguanodonte fu collocato sul naso, come un corno di rinoceronte. Soltanto la scoperta di scheletri molto più completi di iguanodonte, compiuta nel 1878, a Benissart in Belgio, rivelò la natura bipede di questa particolare razza di dinosauro. Infine, gli scheletri di grandi dinosauri, che sarebbero divenuti gli esemplari tipici esposti nelle sale dei musei di storia naturale, furono rinvenuti in America Settentrionale. In quest'area Joseph Leidy (1823-1891) iniziò la revisione della morfologia e della locomozione del dinosauro, attribuendo all'esemplare che chiamò Hadrosaurus una postura simile a quella del canguro.

Sebbene la scoperta dei fossili di vertebrati fosse stata esaltante, interessanti ritrovamenti avvennero anche nella paleontologia degli invertebrati, in particolare artropodi, molluschi ed echinodermi. La conoscenza acquisita sui fossili di invertebrati divenne, alla fine degli anni Venti dell'Ottocento, uno strumento efficace per delineare, suddividere e mettere in relazione le formazioni rocciose.

2. La colonna stratigrafica e il tempo geologico

Una delle conquiste della cosiddetta 'epoca eroica' della geologia (1790-1820) fu la scoperta che il disordine che sembrava caratterizzare le formazioni rocciose era soltanto apparente, poiché di fatto queste sono organizzate in maniera sistematica: la posizione di una particolare formazione in rapporto ad altre sovrastanti e sottostanti è fissa e identica in tutte le parti del mondo.

La tavola di classificazione che mostra la successione verticale delle formazioni rocciose è stata denominata 'colonna stratigrafica' ed è una delle più grandi e intricate costruzioni della scienza moderna. Nella sua versione antica questa colonna era definita in base al confronto di sezioni geologiche di parti separate dell'Europa, correlate sulla base delle sovrapposizioni, della composizione e, in misura minore, del contenuto fossile. Durante la prima metà del XIX sec. ricevette una forma pressoché definitiva. I periodi (unità di tempo) o i sistemi principali (le corrispondenti formazioni rocciose) furono quasi tutti denominati fra il 1799 e il 1841 (il Terziario già nel 1759; l'Ordoviciano fu aggiunto nel 1879). Fino al 1820 i geologi continuarono a non essere concordi sulla possibilità di ottenere una stratigrafia globale unica; però la correlazione delle formazioni rocciose in Europa, dovuta a Buckland, e quelle intercontinentali, a opera di Alexander von Humboldt (1769-

1859), suffragarono la congettura che le sequenze stratigrafiche riscontrate a livello locale in Inghilterra, in Francia e in Germania fossero dappertutto fundamentalmente identiche e che l'ordine di successione degli strati osservato in Europa valesse anche per l'America Settentrionale e Meridionale, anzi per tutta la Terra.

I più antichi sistemi stratigrafici erano basati principalmente sulla composizione mineralogica delle formazioni rocciose e la più influente scuola di stratigrafia mineralogica ebbe origine grazie ad Abraham Gottlob Werner (1749-1817). Una prima versione della sua stratigrafia apparve sotto il titolo *Kurze Klassifikation und Beschreibung der verschiedenen Gebirgsarten* (Breve classificazione e descrizione dei diversi tipi di rocce, 1787), ma Werner sviluppò più compiutamente le sue idee nelle ultime lezioni. Egli attribuì l'origine di tutte le rocce ignee a fenomeni di sedimentazione marina; la sua teoria, però, fu superata da quella del naturalista scozzese James Hutton (1726-1797), il quale, correttamente, sosteneva l'origine magmatica del basalto. Il sistema di Werner, tuttavia, non fu soltanto una teoria di litogenesi chimica ma una stratigrafia mineralogica che stimolò e orientò la geologia storica, mentre l'uniformismo di Hutton, con la sua teoria ciclica della dinamica terrestre, non si rivelò altrettanto proficuo. Cuvier elogiò il sistema di Werner e insieme al suo collaboratore Alexandre Brongniart (1770-1847) ne sviluppò la parte superiore, relativa al Terziario, studiando in dettaglio la successione di rocce nel bacino di Parigi. Cuvier e Brongniart scoprirono che il criterio più affidabile per caratterizzare un letto di rocce e correlarlo con rocce uguali ma distanti non è la composizione mineralogica, bensì il contenuto fossile. "Il mezzo che abbiamo impiegato per riconoscere, fra un così gran numero di letti calcarei, un letto già osservato in una zona molto lontana, viene ricavato dalla natura dei fossili racchiusi in ogni strato; questi fossili sono generalmente sempre gli stessi negli strati corrispondenti e presentano differenze di specie abbastanza notevoli da un sistema di strati a un altro" (Cuvier 1808b, pp. 307-308). Più di Werner, Cuvier e, in Inghilterra, William Smith (1769-1839) richiamarono l'attenzione dei contemporanei sull'importanza dei fossili quali veri e propri documenti della storia della Terra e indicatori dell'età relativa nella cronologia geologica.

Verso il 1830 una colonna stratigrafica standard era ormai ben determinata e non suscitava più controversie e disaccordi, anche se molte divergenze, talvolta importanti, si sarebbero manifestate su alcune definizioni e sull'uso statistico dei fossili per designare singoli sistemi e ridefinirne le suddivisioni. Una tavola stratigrafica abbastanza uniforme, proposta da Jean-Baptiste d'Omalius d'Halloy (1783-1875), venne largamente accettata; tavole analoghe, realizzate in seguito, non furono più collegate al nome di un particolare autore, ma piuttosto divennero proprietà comune dei manuali, parte dell'alfabeto della geologia. Si diffusero carte murali che in modo più o meno dettagliato raffiguravano la crosta terrestre in sezione trasversale come una successione, fissa e universale, di formazioni rocciose.

Buckland s'impose sui contemporanei per la ricostruzione, non soltanto dell'anatomia e della morfologia di varie specie di vertebrati estinte, ma anche delle loro abitudini di vita e del loro ambiente. Molto prima di Louis Dollo (1857-1931), Buckland si occupò di paleoecologia, un argomento centrale per la ricostruzione dei mondi precedenti. Nelle *Reliquiae diluvianae* (1823) egli illustrò l'"ultimo mondo" (o periodo geologico), quando le iene e gli orsi delle caverne predavano nelle regioni settentrionali dell'Europa. Un mondo ancora più antico era quello in cui rettili giganteschi vagavano per la Terra, un periodo che il chirurgo-paleontologo inglese Gideon A. Mantell (1790-1852) designò come 'l'era dei rettili' e che Buckland, insieme a Henry T. De la Beche (1796-1855), primo direttore del British Geological Survey, contribuì a ricostruire.

3. I fossili e lo sviluppo progressivo

Secondo Cuvier e molti altri paleontologi, i fossili che caratterizzano in tutto il mondo singole

formazioni rocciose, o gruppi di esse, non erano semplicemente indicatori dell'età relativa, ma la registrazione di periodi di storia della Terra. Determinati periodi, infatti, apparivano dominati da specifiche forme di vita; i rettili, per esempio, avevano contrassegnato il cosiddetto Secondario o 'Medioevo' della storia della Terra (da 250 milioni di anni a 66,7 milioni di anni fa), mentre il dominio dei mammiferi coincise con il Terziario. Un'attenzione particolare fu dedicata dalla geologia storica alla relazione tra una determinata concentrazione di fossili e quella successiva. Ci si chiedeva se esistesse una sequenza concatenata o una legge di successione degli organismi. Nel corso dei primi decenni del XIX sec. si stabilì, in modo unanime, che i mondi fossili che si erano succeduti mostravano un rapporto di progressione nel tempo, cioè uno sviluppo progressivo.

Il progresso era definito con riferimento a due diversi criteri, uno tassonomico e l'altro ambientale. In rapporto alla tassonomia, progresso significava che le forme di vita più remote nella registrazione geologica erano anche le più semplici e che le categorie tassonomiche più alte e complesse erano apparse successivamente, come nel caso della sequenza dai rettili del Secondario ai mammiferi del Terziario, agli umani del Quaternario. Il criterio ambientale collegava la successione degli organismi al cambiamento dell'ambiente e il progresso era definito come una capacità crescente della Terra di ospitare forme superiori di vita e, in particolare, gli umani. La forma dominante di vita durante uno specifico periodo della storia della Terra era stata quella che più si era adattata alle condizioni contingenti di temperatura, umidità, composizione dell'atmosfera, e così via. Quindi, i rettili a sangue freddo erano stati la forma di vita predominante con il clima caldo e uniforme, mentre i mammiferi a sangue caldo avevano dominato quando la Terra si era nel tempo raffreddata e le variazioni stagionali erano diventate più marcate. Questo criterio riduceva il progresso tassonomico a un effetto complementare del cambiamento ambientale e collegava la paleontologia allo studio della Terra come pianeta.

Cuvier riteneva che non fosse mai venuto alla luce alcun fossile attribuibile con certezza all'uomo e poiché Buckland, avendo cercato invano fossili umani del diluvium, sostenne con decisione la posizione di Cuvier, i geologi usarono i resti umani come marcatore stratigrafico per l'Olocene, l'epoca più recente della storia della Terra. Nel 1858, tuttavia, in una grotta nei pressi di Brixham, in Inghilterra, furono scoperti, insieme a ossa di mammiferi estinti del Pleistocene, alcuni strumenti primitivi in selce scheggiata. Questo rinvenimento, che attestava senza dubbio alcuno che gli umani avevano vissuto fra i mammut, diede inizio a ulteriori ricerche sulla presenza dell'uomo in tempi preistorici; il culmine di tali indagini si ebbe nel 1863 con la pubblicazione dell'opera *Geological evidences of the antiquity of man* di Charles Lyell.

In Francia, George-Louis Leclerc conte di Buffon, nelle *Époques de la nature* (1778), aveva sostenuto la nozione di un calore centrale, secondo cui la Terra originariamente era stata una massa incandescente raffreddatasi in seguito, conservando tuttavia un nucleo caldo. Sempre in Francia il paleobotanico Adolphe-Théodore Brongniart (1801-1876), figlio di Alexandre, il collaboratore di Cuvier, propose un'interpretazione particolarmente convincente del cambiamento climatico nel *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles* (1828), dedicato alla storia geologica delle piante fossili. Egli raggruppò le piante secondo la loro età geologica e compilò numerose tavole statistiche che mostravano come queste, al pari degli animali, nel corso della storia della Terra avessero presentato uno sviluppo progressivo. Dapprima, nel Carbonifero (periodo dell'era paleozoica che va da 360 milioni di anni a 290 milioni di anni fa), dominarono felci primitive ma gigantesche e altre piante crittogamiche; più tardi, ossia durante il 'Medioevo' della storia geologica, vi fu una preponderanza di gimnosperme, come le conifere e le cicadine; successivamente, si diffusero le angiosperme (dicotiledoni superiori) che diventarono il tipo di pianta dominante sulla Terra. Brongniart credeva che questi cambiamenti fossero dovuti non soltanto al raffreddamento climatico, ma anche a una diminuzione del contenuto di anidride carbonica nell'atmosfera nonché a un aumento dell'estensione della terra emersa.

In Gran Bretagna l'esposizione più completa della teoria secondo cui il progresso organico è funzione del cambiamento ambientale fu fornita dall'eminente chimico Humphry Davy nel suo curioso *Consolations in travel: or the last days of a philosopher* (1830). Tuttavia, il perfezionamento in senso paleontologico di questa teoria fu opera soprattutto di Buckland, secondo il quale un fossile non era soltanto un'entità tassonomica, ma rappresentava un elemento di un'antica comunità; egli rifiutava l'idea che il progresso fosse semplicemente un'ascesa lungo la scala tassonomica, da un livello meno perfetto a uno più perfetto di organizzazione. La perfezione doveva essere riconosciuta nell'adattamento a un particolare ambiente, e simili adattamenti potevano essere riscontrati appunto tanto in tempi antichi quanto in periodi più recenti della storia della Terra. Il principale trattato paleontologico sullo sviluppo progressivo di Buckland fu un libro pubblicato nella serie dei "Bridgwater Treatises", *Geology and mineralogy considered with reference to natural theology* (1836), scritto allo scopo ultimo di dimostrare "la potenza, la sapienza e la bontà di Dio, manifestata nel Creato".

Sebbene nelle *Recherches sur les ossements fossiles* Cuvier avesse prestato scarsa attenzione ai pesci fossili, il potenziale interesse di questa classe di vertebrati per la geologia e la teoria dello sviluppo progressivo era considerevole: i pesci sono comparsi molto prima dei rettili e coprono un lunghissimo segmento di storia geologica. Tale lacuna fu colmata negli anni Trenta da Agassiz, che nelle *Recherches sur les poissons fossiles* (1833-1843) introdusse una classificazione dei pesci in quattro ordini, basata sulle squame, e dimostrò che la loro distribuzione geologica e stratigrafica era progressiva. Due ordini (Ganoidi e Placoidi) ebbero origine nelle prime cosiddette 'rocce di transizione' (parte del Primario o Paleozoico, da 570 milioni di anni a 250 milioni di anni fa), gli altri due (Cicloidi e Ctenoidi) apparvero più tardi, durante il Cretaceo (periodo dell'Era secondaria che va da 140 milioni di anni a 66,7 milioni di anni fa). Il progresso si era dunque verificato non soltanto al livello delle classi di vertebrati, ma anche degli ordini all'interno di una classe particolare.

Agassiz non aderì all'idea ambientalista di progresso, benché fosse patrocinata da Buckland. Educato nella tradizione dell'idealismo tedesco, egli propose una definizione trascendentalistica, strettamente tassonomica di progresso. Ciò riportava la successione paleontologica sul piano astratto dell'analogia tassonomica o persino embrionale. Agassiz considerò la successione di pesci, rettili, mammiferi e uomo come una sequenza internamente coerente nel quale si manifestava un piano divino, premeditato, di Creazione. Ogni stadio successivo costituiva una modificazione del tipo precedente di organizzazione, secondo una logica di perfezionamento anatomico, e preannunciava il tipo seguente. Gli stadi successivi erano internamente correlati fra loro come gli stadi evolutivi della crescita embrionale e Agassiz riteneva che la storia geologica di una classe fosse ricapitolata nei diversi stadi dei suoi attuali rappresentanti. Nel 1859 – nell'*Essay on classification* – egli definì il progresso con un triplice parallelismo di successione paleontologica, ordine di classificazione tassonomica e sviluppo embrionale.

Questi concetti astratti dell'idealismo tedesco erano completamente estranei all'empirismo anglicano di Buckland, ma penetrarono in Gran Bretagna attraverso la Scozia calvinista e in particolare con l'Università di Edimburgo. Un seguace del trascendentalismo edimburghese fu Owen; inizialmente cuvieriano e bucklandiano, nel corso degli anni Quaranta divenne un vigoroso promotore dell'epistemologia trascendentalistica e della sua applicazione in paleontologia e usò questo tipo di approccio per combattere Lyell e il suo antistorico uniformismo huttoniano. A questo scopo adottò la legge embriologica di Baer in riferimento alla successione dei fossili, dimostrando che il progresso può essere definito come un modello radiante, dal generale allo specifico. La legge di Baer, che sostituì la semplicistica nozione di ricapitolazione, affermava che i successivi stadi embrionali degli animali superiori assomigliano agli stadi permanenti, adulti, di quelli inferiori; e ciò accade non perché essi li ricapitolino, ma perché strutture più eterogenee o specifiche derivano da quelle più omogenee o generali. A tutto questo, Owen aggiunse che le fasi embrionali attraverso le quali passa

un animale superiore assomigliano agli stati adulti dei precedenti membri estinti della sua classe. Così, le forme estinte mostrerebbero le strutture più generali, mentre le forme attuali quelle più specifiche.

Il punto debole della definizione tassonomica di progresso fossile consisteva nell'incapacità di spiegare le irregolarità della documentazione geologica. Un famoso esempio di tali irregolarità era l'opossum o didelfide, un piccolo mammifero marsupiale, scoperto in cave d'ardesia del Giurassico (periodo dell'Era secondaria che va da 210 milioni di anni a 140 milioni di anni fa) di un villaggio presso Oxford. Ciò significava che i mammiferi, per quanto in forme primitive, avevano vissuto durante 'l'era dei rettili' e molto prima del Terziario, quando si riteneva che avessero avuto origine. La posizione apparentemente anomala dei didelfidi suscitò molto interesse: alcuni suggerirono che il fossile non fosse stato trovato in quel luogo; altri misero in discussione l'età giurassica delle ardesie; altri ancora sostennero che la creatura trovata non fosse un mammifero, ma un animale a sangue freddo, molto probabilmente un rettile. Per Agassiz, l'anomalia era inquietante e non trovava spiegazione. Secondo Buckland, invece, l'esistenza di un mammifero primitivo durante il regno dei rettili costituiva un problema di scarsa importanza, come quello dell'attuale presenza di piccoli rettili durante il regno di mammiferi e umani. Un'altra ben nota anomalia era rappresentata dalla presenza già nel Triassico (inizio del Secondario, ovvero da 250 milioni di anni a 210 milioni di anni fa) di quelle che si reputavano impronte di zampe di uccelli giganteschi. In seguito si scoprì che queste impronte appartenevano a dinosauri bipedi.

4. La paleontologia evuzionistica

Secondo il parere della maggioranza dei naturalisti della prima parte del XIX sec., lo sviluppo progressivo non aveva nulla a che fare con la trasformazione delle specie. Cuvier, Buckland, Agassiz e molti altri consideravano il progresso fossile come una successione nel tempo, non come una sequenza genetica di discendenza. Inoltre, lo sviluppo progressivo sosteneva una visione teleologica, di tipo specifico, nel caso del progresso ambientale, con la sua enfasi sull'adattamento individuale alle condizioni esterne, oppure, al contrario, generale, nel caso del progresso tassonomico, che si riteneva diretto verso *Homo sapiens*.

La definizione ambientale di progresso includeva anche una teleologia generale, in quanto lo sviluppo dell'ambiente fisico – tanto l'atmosfera quanto la crosta terrestre con le sue risorse minerali – era interpretato in funzione dello sfruttamento da parte dell'uomo che ne avrebbe tratto beneficio. Tuttavia, già verso il 1830, la documentazione paleontologica fu usata per attestare la trasformazione delle specie, sostenuta in precedenza da Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829). Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) ipotizzò, nelle *Recherches sur les grands sauriens trouvés à l'état fossile* pubblicate nel 1831, che vari rettili fossili (ittiosauro, plesiosauro, pterodattilo, teleosauro) costituissero una sequenza sia temporale sia genetica, nel senso che ciascuna forma aveva dato origine a quella successiva, e il teleosauro a mammiferi come il megaterio. Le reazioni furono perlopiù negative, specialmente in Inghilterra, dove soltanto Buckland sottolineò che i reperti paleontologici non documentavano semplici trasformazioni lineari.

Vi era comunque un elemento di originalità nel considerare l'evoluzione organica nel contesto della geologia storica. Ciò divenne evidente quando Robert Chambers (1802-1871) pubblicò, anonima, l'opera *Vestiges of the natural history of creation* (1844), una cosmogonia popolare che ebbe un enorme successo editoriale nonostante fosse poco più che un sommario della geologia storica dell'epoca e trattasse anche di tassonomia, di società umana e della condizione mentale degli animali. Chambers faceva proprio il nucleo essenziale della geologia storica allo scopo di sostenere che l'evoluzione organica si era attuata per vie naturali, limitando quindi l'intervento della potenza divina. Questa credenza nella 'creazione attraverso leggi naturali' venne condivisa da molti eminenti

scienziati del tempo. Un'analogia interpretazione dello sviluppo progressivo fu sostenuta dal paleontologo e zoologo heidelberghese Heinrich Georg Bronn (1800-1862), in un saggio del 1850 sulla distribuzione dei fossili organici in tutta la documentazione sedimentaria, nel quale affermò che ogni particolare forma di vita ebbe origine quando si realizzarono le condizioni ambientali adatte per la sua formazione.

Il ragionamento di Chambers provocò anche attacchi sprezzanti, come quelli del professore di geologia di Cambridge Adam Sedgwick (1785-1873) e del giovane Thomas H. Huxley (1825-1895), che più tardi sarebbe diventato un convinto sostenitore di Darwin. Queste aggressioni e le critiche scientifiche che le accompagnavano potrebbero aver indotto Darwin a introdurre con cautela, nel suo *On the origin of species* (1859), l'argomento della 'successione geologica degli esseri viventi' antepoendogli un capitolo sull'"imperfezione della documentazione geologica". Sebbene includesse soltanto due capitoli su questioni geologiche e paleontologiche, l'opera influenzò programmaticamente il pensiero paleontologico di fine Ottocento. Secondo la 'teoria della discendenza con modificazione' di Darwin, la relazione tra le forme di vita più recenti e quelle più antiche era genetica. Inoltre, il gradualismo lyelliano della selezione naturale richiedeva l'esistenza di innumerevoli anelli di transizione, i quali però non erano noti, per cui Darwin dovette postulare e sottolineare l'imperfezione della documentazione geologica. Ne conseguì un'intensa ricerca di queste forme di transizione o dei cosiddetti 'anelli mancanti' e molta pubblicità fu data alla scoperta di particolari esemplari. Un famoso esempio fu l'*Archaeopteryx*, scoperto in Germania nel 1861 nel calcare litografico del Giurassico superiore di Solnhofen (Baviera); fu acquistato dal British Museum e descritto dall'allora sovrintendente di storia naturale Owen, che interpretò il fossile come un uccello primitivo con bocca dentata e una lunga coda scheletrica. Huxley affermò che l'*Archaeopteryx* era per molti aspetti simile al piccolo dinosauro *Compsognathus* e l'uccello-rettile giurassico divenne ben presto un riconosciuto 'anello mancante' di collegamento fra rettili e uccelli.

Anche l'estinzione fu considerata sotto una nuova luce. Non si insisteva più tanto sulle catastrofi naturali e altri tipi di cambiamento ambientale, ma si sottolineava l'interazione biotica come causa principale della scomparsa delle specie. La competizione nella 'lotta per la vita' avrebbe portato alla 'conservazione delle razze avvantaggiate' e all'annientamento delle forme di vita sfortunate. Anche l'estinzione, così come l'origine delle specie, doveva essere stata un processo graduale e Darwin ridimensionò la prova delle estinzioni di massa, asserita ogni volta che, al di là di un importante limite stratigrafico, molte forme di vita scomparivano, attribuendo le improvvise comparse o estinzioni di specie all'imperfezione della documentazione geologica.

Un altro tratto tipicamente darwiniano della paleontologia evolucionistica fu che non si diede più gran peso alla natura progressiva della documentazione paleontologica. Per Darwin, 'superiore' e 'inferiore' avevano significato soltanto in relazione al successo nella lotta per la sopravvivenza. Una simile competizione può aver luogo solo fra specie o gruppi di specie contemporanee, non fra animali e piante di diversi periodi geologici. Nell'unica illustrazione che correda *On the origin of species*, Darwin non presentava il modello progressivo-direzionale previsto dai sostenitori del progressionismo, ma un'evoluzione più divergente, secondo la quale alcune forme di vita abitano ambienti stabili e non cambiano (linea verticale), mentre altre specie, soggette a condizioni esterne mutanti, tendono a formare varietà, fra cui solamente una o due possono sopravvivere formando nuove specie.

Pochi paleontologi evolucionisti seguirono Darwin nel ridurre l'importanza della natura progressiva della documentazione fossile. Uno dei massimi sostenitori di Darwin, lo zoologo Ernst Heinrich Haeckel (1834-1919), fece propria la sintesi progressivista della geologia del primo Ottocento e la trasformò nell'argomento più interessante a favore di un'origine evolucionistica delle specie. Egli si specializzò nella compilazione di dettagliate ed estese linee filogenetiche di discendenza, in cui la storia fossile della vita era illustrata come un albero. Inoltre, la ricerca degli 'anelli mancanti' portò

alla costruzione programmatica di sequenze fossili ortogenetiche, tra le quali la linea filogenetica del cavallo divenne una delle migliori prove note dell'evoluzione, mostrando una serie praticamente continua, ortogenetica, di cambiamenti anatomici che portavano a una riduzione delle dita e di modificazioni verso una maggiore complessità dei denti.

Il culmine della paleontologia del XIX sec. fu segnato da uno sviluppo architettonico-istituzionale. Infatti, in seguito alle sensazionali scoperte e alle nuove conoscenze, vennero costruiti grandi edifici per musei paleontologici o musei di storia naturale con importanti sezioni paleontologiche; fra questi, il Natural History Museum di South Kensington a Londra, istituito nel 1882. Altri esempi di grandi musei con collezioni di fossili furono l'American Museum of Natural History di New York e lo Smithsonian Natural History Museum di Washington. Il possesso di particolari esemplari o collezioni era motivo di orgoglio e talvolta musei privati, provinciali e metropolitani gareggiavano fra loro per l'acquisizione di esemplari rari e ben conservati.

L'evoluzionismo darwiniano: successi e controversie

Storia della Scienza (2003)

di **Giuliano Pancaldi**

L'evoluzionismo darwiniano: successi e controversie

Sommario: 1. Evoluzione o creazione. 2. Le critiche alla selezione naturale. 3. Darwinismo e politica. 4. Un bilancio a vent'anni dall'Origin. 5. Eredità darwiniane. □ Bibliografia.

La pubblicazione dell'opera *On the origin of species* nel 1859 rappresenta un evento fondamentale nella storia della biologia e della scienza in generale. Come accade per gli avvenimenti che assumono un valore simbolico, d'altra parte, è difficile distinguere con precisione gli elementi che hanno contribuito a decretarne il successo. La difficoltà è ancora maggiore nel caso di un'opera come quella di Charles Darwin che, nonostante il profondo radicamento nell'Inghilterra dell'età vittoriana, conteneva idee e suggestioni che continueranno a esercitare una forza straordinaria un secolo e mezzo più tardi, in una varietà di contesti anche assai lontani da quelli originari.

Per rendere ragione di tale successo, gli storici della scienza hanno trattato i motivi scientifici, filosofici, religiosi, ideologici e politici che hanno scandito la storia del darwinismo, privilegiando questo o quel filo della complessa trama. In quel che segue si dovranno distinguere i diversi aspetti del fenomeno. Prima, tuttavia, occorre sottolineare che forse in nessun momento questi aspetti furono del tutto separati gli uni dagli altri, così come non lo erano nella paziente, rigorosa e insieme accorta azione di Darwin a favore dell'evoluzionismo. In questo senso il darwinismo appartiene a un'epoca (in cui tuttora ci troviamo) nella quale alcune idee fondamentali della scienza godono di una visibilità pubblica che interagisce in profondità con l'opera stessa degli scienziati. Darwin era perfettamente consapevole di questa interazione: finché fu in suo potere esercitò un ruolo diretto e importante nella diffusione del darwinismo presso gli esperti e il pubblico colto del suo tempo orientandolo, per quanto poteva, con le sue nuove pubblicazioni e con la rete di corrispondenti che manteneva attiva in diversi continenti. Le idee, d'altra parte – anche quelle della scienza e della tecnica, godono di una notevole autonomia nei confronti di chi le ha originate: neppure la sistematica e tenace regia di Darwin poté indirizzare le vicende del darwinismo, che assunse una varietà di accenti tale da far dubitare a volte della loro coerenza e della comune origine nell'opera di colui che

intanto era diventato uno dei simboli più celebrati di quella che molti consideravano l'epoca del trionfo della scienza.

Le pagine che seguono si concentrano sul periodo che va dal 1859 alla morte di Darwin e adottano come filo conduttore – ma spesso anche come contrappunto – la regia da lui tessuta per i darwiniani, ossia l'insieme delle proposte conoscitive e delle mediazioni su diversi fronti che consentirono a Darwin e ai suoi ammiratori di assicurare, a partire dagli anni Settanta dell'Ottocento, l'affermazione dell'evoluzionismo. Esse posero le importanti premesse di quello che, con qualche eccezione e in forme imprevedibili agli stessi protagonisti di allora, è stato il suo successo fino a oggi.

1. Evoluzione o creazione

Il titolo *On the origin of species*, concordato tra autore ed editore, richiamava l'attenzione sull'idea che Darwin considerava più importante nella lunga argomentazione contenuta nell'opera, ossia quella di una trasformazione naturale di tutte le forme viventi da forme precedenti, contrapposta all'idea, ritenuta fino ad allora dominante, della creazione indipendente di ciascuna specie per cause soprannaturali. Darwin, com'è noto, aveva esitato a lungo prima di pubblicare il testo e anche in esso proponeva quella contrapposizione in termini prudenti. Nell'ultima pagina, per esempio, invitava a considerare la sua teoria come capace di spiegare l'origine delle specie per trasformazioni successive a partire da una o poche forme viventi create in principio da Dio.

La contrapposizione fra la trasformazione naturale delle specie – nell'*Origin* Darwin non usava la parola evoluzione, che però fu presto adottata dagli specialisti e dal pubblico – e l'idea di una loro Creazione divina, si prestava ovviamente a confronti drammatici. Fin da quando, nell'età dell'Illuminismo, la possibilità di una trasformazione delle forme viventi si era fatta strada tra i sostenitori di una concezione laica e naturalistica del mondo, essa aveva sollevato polemiche e attirato condanne. Darwin aveva deciso di non entrare nel merito delle implicazioni filosofiche e religiose dell'evoluzionismo e nelle 500 pagine del libro aveva piuttosto accumulato una serie di prove che mettevano in gioco le conoscenze da lui acquisite in vent'anni di lavoro sull'argomento e il suo consolidato prestigio scientifico. Tuttavia, quelle implicazioni furono immediatamente rievocate dalla pubblicazione dell'opera. Le recensioni apparse nei primi mesi del 1860 non lasciavano dubbi sulla propensione del pubblico e di molti esperti a considerare l'*Origin* come l'occasione per un nuovo confronto tra i sostenitori di diverse concezioni dei rapporti tra scienza e religione.

Thomas H. Huxley (1825-1895), per esempio, zoologo e anatomista che a differenza dell'amico Darwin amava quel genere di polemiche, nel momento in cui, nell'aprile del 1860, coniava il termine 'darwinismo', per designare la teoria della selezione naturale, dipingeva l'*Origin* come 'un'arma' sofisticata e micidiale nelle mani del liberalismo. Negli stessi mesi il vescovo anglicano di Oxford, Samuel Wilberforce, recensendo l'opera protetto dall'anonimato, com'era consuetudine, ricordava le vecchie simpatie evoluzionistiche e illuministiche del nonno di Darwin, Erasmus (1731-1802), considerato dai nemici un seguace dei giacobini, e dipingeva le idee di entrambi come una minaccia per l'ordine morale e spirituale. Con il successivo confronto tra il vescovo e Huxley, avvenuto nel giugno dello stesso anno a Oxford davanti alla comunità scientifica britannica riunita e a un folto pubblico, ogni valutazione dell'opera di Darwin risultava presa nelle strettoie di un conflitto tra scienziati e teologi relativo a quale dei due gruppi avesse il diritto di pronunciarsi sull'origine delle specie e, in particolare, su quella dell'uomo.

Di fronte a tanto clamore Darwin dovette correre ai ripari. Per lui voleva dire – e continuò a significare per una parte degli anni Sessanta – attenuare le polemiche con concessioni tattiche agli avversari e fare leva sulle ricerche originali che intanto continuava a produrre con alacrità, anche in settori nei quali non aveva ancora pubblicato, come la botanica, e occupandosi in particolare dei meravigliosi adattamenti tra i fiori e gli insetti che ne assicurano la fecondazione.

Quegli adattamenti erano un tradizionale argomento per sostenere l'esistenza di un piano divino in Natura. Darwin dedicò ai fiori e agli insetti l'opera sulle orchidee del 1862 – ancora nel mezzo delle polemiche sollevate dall'Origin – concentrandosi sul caso particolare delle orchidee e senza menzionare la spiegazione evoluzionistica che, a suo giudizio, rendeva ragione di quegli adattamenti evitando il ricorso a qualsiasi piano divino e basandosi su quella che oggi si chiamerebbe la coevoluzione di fiori e insetti per lunghi periodi di tempo nelle stesse regioni. La ricchezza e la varietà degli adattamenti descritti, d'altra parte, erano tali da sedurre anche i lettori propensi a un'interpretazione religiosa. Con tale opera Darwin svolgeva così un'azione moderatrice, volta a smorzare i toni più accesi delle polemiche in corso, e contemporaneamente sembrava avvicinarsi a quelli tra i suoi ammiratori che, come il botanico statunitense Asa Gray (1810-1888), sostenevano la possibilità di conciliare la teoria darwiniana e la 'teologia naturale' della tradizione religiosa. Gray, che intratteneva con Darwin una corrispondenza schietta, vide nell'opera sulle orchidee una "manovra di aggiramento del nemico" lanciata da Darwin per disorientare gli avversari dell'evoluzionismo. Altri, come, per esempio, il botanico italiano Federico Delpino (1833-1905) – anch'egli incline a una conciliazione fra l'evoluzionismo darwiniano e una concezione vitalistica e finalistica della Natura –, ne trassero lo spunto per nuove e originali ricerche sul campo. Pur dissentendo sul piano teorico e filosofico, Darwin considerò con attenzione e fece circolare a sue spese in traduzione inglese alcuni scritti di Delpino. Allo stesso modo aveva favorito, all'inizio degli anni Sessanta, la diffusione in Inghilterra dell'interpretazione religiosa della teoria darwiniana proposta da Gray in America.

Verso la fine degli anni Sessanta, tuttavia, la situazione stava cambiando sensibilmente. Attraverso l'incomparabile osservatorio offertogli dalla corrispondenza internazionale, dai contatti che intratteneva con i circoli scientifici londinesi, dalle traduzioni dei suoi scritti e dagli attestati di stima che gli giungevano da ogni parte del mondo, Darwin si convinse che la battaglia a favore dell'evoluzionismo – che in principio aveva anteposto all'affermazione della sua particolare teoria del cambiamento evolutivo, la teoria della selezione naturale – poteva considerarsi vinta. Nelle nuove condizioni egli ritenne di poter contrastare le obiezioni che intanto erano state mosse alla selezione e, insieme, affermare senza più reticenze una concezione radicalmente naturalistica del mondo vivente e dell'uomo, capace di ricondurre anche le credenze religiose, i sentimenti morali e quant'altro era considerato esclusivo dell'uomo a un graduale processo evolutivo, che non supposeva alcun piano preordinato in Natura, né un posto privilegiato per la specie umana.

Era questa la concezione che Darwin propose nel 1871 in *The descent of man and selection in relation to sex*, in cui riprendeva alcuni temi che aveva affrontato nei suoi quaderni privati fin dagli anni Trenta, ma con una ricchezza di argomentazioni e di documentazione che mettevano in luce ancora una volta le qualità del 'laboratorio' privato che aveva saputo realizzare nel suo (apparente) ritiro nella campagna inglese.

Coerentemente, a partire dai primi anni Settanta, Darwin incoraggiò tra i suoi seguaci soprattutto quelli che aderivano a un naturalismo evoluzionistico vicino al suo, come Huxley, o addirittura alle filosofie monistiche e materialistiche contemporaneamente sviluppate da altri ammiratori, tra cui Ernst Heinrich Haeckel (1834-1919). Darwin, d'altra parte, evitava di aderire in prima persona a quelle filosofie, così come rifiutava di unirsi alle campagne dei propagandisti del libero pensiero e dell'ateismo ansiosi di utilizzare il suo nome. Questa linea di condotta contribuì a tenere l'autore dell'Origin fuori dall'Indice dei libri proibiti della Chiesa cattolica; ma non impedì a Karl Marx di proclamarsi "suo sincero ammiratore" nella copia del Capitale che resta, non letta, nella biblioteca personale di Darwin.

Gli storici che hanno esplorato la diffusione internazionale dell'evoluzionismo sono concordi nel collocare intorno al 1870 il picco delle vecchie e nuove adesioni a quel modo di concepire un vasto settore delle scienze biologiche, che veniva in tal modo potenzialmente sottratto ad argomentazioni di

tipo religioso con le conseguenze che erano ormai sotto gli occhi di tutti, dibattute in libri e pamphlets ad alta tiratura e sulla stampa di numerosi paesi.

Per quanto riguarda esattamente le caratteristiche dell'evoluzionismo, che intanto si era affermato, gli storici convengono sul fatto che esso era assai eterogeneo e, a volte, molto poco darwiniano. Lo confermano in quegli stessi anni le vicende della teoria della selezione naturale, oggi considerata il contributo più importante di Darwin.

2. Le critiche alla selezione naturale

I naturalisti della generazione di Darwin si erano formati in una tradizione di ricerca che dedicava un'attenzione preminente alla classificazione delle forme viventi, alla loro morfologia e all'individuazione di leggi della fisiologia che insistevano sulla peculiare organizzazione interna degli organismi. A gran parte di costoro il meccanismo proposto da Darwin per spiegare la trasformazione delle forme viventi appariva difficile da accettare e in ogni caso insufficiente rispetto ai compiti ambiziosi che gli erano stati assegnati nel grande affresco delineato in *On the origin of species*, successivamente in *The variation of animals and plants under domestication* (1868) e infine in *The descent of man*.

Chi per esempio, come Richard Owen (1804-1892), aveva condotto raffinati studi sull'anatomia comparata degli organismi, ipotizzando l'esistenza di alcuni piani fondamentali di organizzazione che l'anatomia e la fisiologia dovevano svelare, si trovava di fronte a una teoria che postulava una lenta ma inesorabile trasformazione di ogni forma nel tempo, prodotta da forze che sembravano incommensurabili rispetto alle leggi note dell'anatomia e della fisiologia. Tali sembravano le 'variazioni' darwiniane (oggi si direbbe mutazioni) che si verificano di tanto in tanto nel processo riproduttivo per cause non ancora note, e secondo Darwin accidentali, dando vita a individui o gruppi con caratteristiche distinte all'interno della specie. Tale sembrava la 'lotta per l'esistenza', che Darwin considerava prodotta, senza alcun piano o scopo, dalla tendenziale eccedenza delle popolazioni animali (e umane) rispetto alla disponibilità di cibo. Tale, inoltre, si presentava la "selezione naturale delle variazioni favorevoli nella lotta per l'esistenza", secondo Darwin anch'essa priva di un orientamento o di un fine. Se si aggiunge che Darwin ammetteva che la sua teoria non era in grado di spiegare perché una specie particolare avesse preso il posto di un'altra nella storia della vita sulla Terra, né tanto meno di prevederne il destino futuro, si comprende quali lacerazioni l'adozione della teoria darwiniana del cambiamento evolutivo poteva comportare nei confronti della biologia del tempo e rispetto ad alcune idee generali circa gli obiettivi delle scienze naturali prevalenti nell'Ottocento.

Le caratteristiche della teoria darwiniana appena ricordate generarono difficoltà ed equivoci, tanto tra i nemici quanto tra i sostenitori dell'evoluzione. Anche chi non avvertiva il bisogno di postulare un piano divino trovava difficile conciliare la teoria della selezione con gli studi tassonomici, anatomici e fisiologici contemporanei. Perfino Huxley, che a un certo punto adottò per sé la definizione di "bulldog di Darwin", preferiva considerare la selezione naturale un'ipotesi su cui lavorare, anziché una compiuta teoria dell'evoluzione. Così, proprio quando la battaglia per l'evoluzionismo sembrava ormai vinta e Darwin pronto a rilanciare la sua spiegazione particolare del cambiamento evolutivo, la selezione naturale fu sottoposta a critiche insidiose.

William Thomson (lord Kelvin, 1824-1907) annunciò nel 1866 che, secondo la termodinamica e le stime correnti sul raffreddamento del Sole, l'età della Terra come pianeta abitabile doveva essere calcolata in non più di cento milioni di anni o forse meno (oggi la stima è dell'ordine dei 3,5 miliardi di anni, tenuto conto di fattori come la radioattività allora sconosciuti) e oppose quel dato alla tradizione della geologia britannica, che aveva ipotizzato tempi geologici praticamente illimitati. Darwin, che si riconosceva in quella tradizione geologica e aveva concepito la selezione naturale come

un fattore particolarmente lento e graduale di evoluzione, si trovò in difficoltà. Nella prima edizione dell'*Origin* aveva stimato in trecento milioni di anni il periodo in cui si era formata una particolare regione del Sud dell'Inghilterra: era questo l'ordine di grandezza della dimensione temporale entro cui aveva concepito la sua teoria del cambiamento evolutivo. Ora si vedeva costretto ad aprire la porta a fattori diversi dalla selezione naturale, capaci di 'accelerare' l'evoluzione e di renderla compatibile con il dato proposto dai fisici per l'età della Terra.

Obiezioni non meno insidiose alla selezione naturale furono mosse nel 1867 da Henry C.F. Jenkin (1833-1885), un ingegnere, collega di Thomson a Glasgow. Oltre ad adottare la cronologia breve per la storia della Terra proposta da Thomson, Jenkin sviluppò alcune argomentazioni originali. Esse svelavano una comprensione – rara tra i contemporanei di Darwin – del carattere statistico delle leggi postulate dalla teoria della selezione per spiegare il cambiamento evolutivo e, insieme, sottolineavano nell'uso darwiniano di quelle leggi alcune incongruenze capaci di vanificare i propositi di Darwin. Dall'esperienza degli allevatori – utilizzata da Darwin per dimostrare che le piccole variazioni individuali possono essere accumulate (nel caso degli animali domestici a opera dell'allevatore, mosso dai suoi fini particolari; in Natura a opera della selezione naturale, senza alcun fine) – Jenkin traeva una conclusione opposta. L'esperienza mostrava, secondo Jenkin, che le variazioni individuali si distribuiscono in "una sfera di variazione possibile", al centro della quale sta l'"animale medio" della specie. Mentre era relativamente facile per l'allevatore selezionare in tempi brevi gli individui con le caratteristiche a lui più gradite entro quella sfera di variazione, era arbitrario supporre che la stessa variabilità potesse estendersi indefinitamente fino al punto di produrre la trasformazione di una specie in un'altra, secondo quanto sosteneva l'argomentazione darwiniana.

Ancora più insidiosa era la trattazione cui Jenkin sottoponeva la questione dei gruppi di individui di una certa specie portatori di un insieme di caratteristiche nuove e della loro capacità di soppiantare con il tempo, riproducendosi in proporzioni più elevate degli altri, gli individui della medesima specie privi di quelle caratteristiche. Darwin aveva sostenuto che qualunque piccolo vantaggio dei primi nella lotta per l'esistenza avrebbe fatto pendere la bilancia a loro favore, consentendo ai loro discendenti di diffondersi nella popolazione della specie trasformandola. Jenkin sosteneva che l'argomentazione era tutt'altro che sicura se si utilizzavano le congetture probabilistiche che Darwin sembrava disposto a seguire solo fino a un certo punto. Secondo Jenkin il vantaggio di possedere certe caratteristiche nella lotta per l'esistenza andava posto a confronto con lo svantaggio rappresentato, al primo insorgere di una variazione del genere, dal numero ridottissimo di individui che ne sono portatori. Considerato quest'ultimo aspetto, era assai più probabile che la nuova variazione restasse sommersa, per così dire, dai numeri, piuttosto che mettere radici. Una possibile via d'uscita di fronte a questa obiezione consisteva nel supporre che ogni nuovo gruppo di individui del genere presentasse caratteristiche già profondamente distinte dal resto della specie, in modo da annullare l'effetto dei numeri a suo sfavore. Per Jenkin, tuttavia, ciò equivaleva a supporre tante piccole 'creazioni' del tipo che i darwiniani volevano escludere.

Per rispondere a critiche come queste, nelle edizioni successive dell'*Origin* che si continuavano a stampare (le 24.000 copie vendute nella sola Inghilterra durante la vita dell'autore rappresentavano un numero notevole in quegli anni per un trattato ponderoso), Darwin introdusse una lunga serie di revisioni e integrazioni che davano spazio a fattori evolutivi ai quali, inizialmente, non aveva riconosciuto alcun ruolo. Nella sesta edizione, la più popolare, apparsa nel 1872, tra questi spiccavano i fattori lamarckiani dell'uso e non uso delle parti, l'azione diretta dell'ambiente nel favorire il processo evolutivo e l'ereditarietà dei caratteri acquisiti, che la biologia successiva avrebbe ritenuto incompatibili con una concezione propriamente darwiniana dell'evoluzione. A quei fattori, per lui nuovi, Darwin intanto aveva aggiunto anche una teoria per spiegare i fenomeni dell'ereditarietà – la pangenesi – e la teoria della selezione sessuale, per rendere ragione di quei caratteri degli organismi che, in quanto apparentemente inutili nella lotta per l'esistenza, non sembravano riconducibili

all'azione della selezione naturale.

Non diversamente da quanto accadeva nel dibattito pubblico sull'evoluzionismo, le controversie tra gli specialisti stavano favorendo l'affermarsi di una dottrina dai tratti profondamente eclettici. La parallela, vistosa adozione da parte di Darwin dell'espressione "sopravvivenza del più adatto" come sinonimo di selezione naturale – espressione, la prima, coniata da Herbert Spencer (1820-1903) per designare la teoria darwiniana inserendola in una ancor più vasta concezione evoluzionistica del Cosmo e della società, dalle implicazioni controverse per qualsiasi riflessione sulle nazioni occidentali e sulle loro proiezioni planetarie nell'età degli imperi coloniali – non giovava alla chiarezza circa i tratti distintivi dell'evoluzionismo darwiniano.

Una delle manifestazioni più acute delle tensioni, scientifiche e ideologiche insieme, che percorrevano l'evoluzionismo all'inizio degli anni Settanta fu un attacco sferrato da St. George J. Mivart (1827-1900), con le reazioni che provocò in campo darwiniano. Anatomista, fautore di un evoluzionismo compatibile con l'autorità della Chiesa cattolica, e con un'esperienza di avvocato, Mivart pubblicò nel 1871 un trattato di successo, *The genesis of species*, in cui criticava la selezione naturale facendo leva su concetti come l'assurdità di "un'ala sviluppata soltanto a metà" e insistendo sulla frequente incapacità di riprodursi delle varietà che Darwin presentava invece come specie incipienti. Mivart aveva fatto sapere a Darwin di voler attaccare, più che lui e la sua teoria, i suoi seguaci, responsabili di una propaganda antireligiosa ritenuta pericolosissima. Darwin a quel punto, però, riteneva ormai di potersi schierare con i suoi alleati più naturali; fu lui a replicare personalmente all'attacco di Mivart e lo fece con una durezza pari o superiore a quella tipica di Huxley.

3. Darwinismo e politica

Antichi resti umani, di datazione incerta e dai tratti particolarmente 'selvaggi', erano stati individuati nella valle di Neander, vicino Düsseldorf, già nel 1857. Commentando il ritrovamento dopo la pubblicazione dell'*Origin*, un naturalista inglese aveva sottolineato le caratteristiche scimmiesche di quei resti. Nel 1863 Huxley ne discusse in un'opera fortunata, *Evidence as to man's place in nature*, e argomentò che, considerata la notevole capacità cranica, quei tratti scimmieschi potevano rientrare comunque nei margini di variabilità di *Homo sapiens*. L'anno seguente fu coniata l'espressione *Homo neanderthalensis* e si diffuse la convinzione che dovesse trattarsi di uno stadio intermedio nell'evoluzione che aveva portato dalle scimmie all'uomo. Nonostante le cautele iniziali di Darwin, l'idea di un'origine animale dell'uomo si impose prepotentemente al centro delle controversie sull'evoluzionismo e produsse, tra l'altro, una lunga serie di caricature sulla stampa popolare raffiguranti Darwin in veste di scimmia. Fu così che, durante la cerimonia con cui fu conferita a Darwin la laurea ad honorem della Cambridge University nel 1877, gli studenti fecero scendere sul corteo togato il ritratto di una scimmia in abiti accademici, suscitando il trambusto generale. Le incertezze sull'antichità dei resti di Neander e il dubbio, alimentato da autorità quali Rudolf Virchow (1821-1902), che si trattasse di un individuo dai tratti patologici furono sopiti solo nel 1886 dopo nuovi ritrovamenti. I fossili capaci di gettare luce sulle origini dell'uomo restarono comunque una rarità fino all'ultimo decennio dell'Ottocento, quando il ritrovamento in Asia di resti dai tratti ancora più scimmieschi indusse a proporre la denominazione di *Pithecanthropus erectus* per designare quel probabile, precedente stadio evolutivo della specie umana. Nel frattempo le controversie si concentrarono su due questioni che sembravano poter prescindere dall'incertezza della documentazione fossile: la definizione del grado e dei modi della parentela tra l'uomo e i primati attuali, che già Linneo (Carl von Linné) nel Settecento aveva classificato in una stessa grande famiglia; la necessità o meno di postulare qualche evento speciale per spiegare l'origine dell'uomo. Va da sé che la propensione a risolvere in un senso o nell'altro quest'ultima alternativa si combinava, tipicamente, con una diversa interpretazione del grado di parentela tra l'uomo e le scimmie.

Le ovvie implicazioni religiose e il carattere congetturale di molte discussioni sull'origine dell'uomo erano tali da lasciar trasparire facilmente alcuni dei motivi che stavano alla base delle aspettative degli evoluzionisti più accesi, da un lato, e della prudenza dei molti che invece, verso la fine degli anni Settanta, si consideravano evoluzionisti ma preferivano dissociarsi dalle conclusioni più radicali dall'altro.

Il confronto tra Haeckel e Virchow in occasione dell'assemblea dei naturalisti e dei medici tedeschi tenutasi a Monaco nel 1877 è esemplare al riguardo. Virchow, che si riteneva un evoluzionista ma giudicava non provata l'origine animale dell'uomo, accusò gli evoluzionisti radicali di voler fare della loro scienza una religione capace di sostituirsi a quella dei padri nell'opinione pubblica e nell'insegnamento scolastico. L'accusa coglieva nel segno se si pensa che antropologi e divulgatori dell'evoluzionismo come l'italiano Paolo Mantegazza (1831-1910) da anni parlavano della scienza come "religione dell'avvenire" e presentavano le origini animali dell'uomo come una prova della capacità della specie di progredire indefinitamente con le sue sole forze, emancipandosi dai vincoli della superstizione. Tuttavia Virchow, da anni impegnato in politica con i moderati, si spingeva oltre e, rivolgendosi a un pubblico ancora spaventato dalla Comune di Parigi e preoccupato per la diffusione del movimento socialista, additava quelle che giudicava le pericolose affinità tra l'evoluzionismo radicale e il socialismo. Haeckel si affrettò a sottolineare che, semmai, l'evoluzionismo favoriva una concezione aristocratica della società. Nello strascico che la polemica ebbe anche in Inghilterra Huxley negò a sua volta ogni simpatia socialista. A molti, però, doveva essere ormai chiaro che il dibattito pubblico stava svelando alcune possibili conseguenze del programma evoluzionistico che non tutti avevano preventivato e che, nel clima politico del tempo, non pochi nel pubblico borghese consideravano con timore.

4. Un bilancio a vent'anni dall'"Origin"

Intorno al 1880 le valutazioni degli esperti e il dibattito pubblico sull'evoluzionismo continuavano a interagire attraverso mille canali. A vent'anni dalla prima edizione del classico trattato di Darwin sulle specie alcune conseguenze di quell'interazione erano ormai evidenti. L'adozione di un punto di vista evoluzionistico tra gli esperti e l'opera di proselitismo condotta da molti di loro sulla stampa e nel corso delle conferenze pubbliche avevano indotto la maggior parte dei commentatori, specialisti o dilettanti che fossero, a pronunciarsi a favore dell'evoluzionismo. La strategia flessibile adottata da Darwin di fronte alle polemiche dei primi anni e la risoluta azione successiva, svolta di concerto con i suoi alleati che con l'evoluzionismo perseguivano un ridimensionamento della tradizione religiosa nella scienza e nella vita pubblica, avevano raggiunto l'obiettivo desiderato. Tuttavia era evidente anche un'altra conseguenza dell'interazione tra esperti e dibattito pubblico, che Darwin non aveva preventivato, né tanto meno auspicato, vale a dire il declino della selezione naturale, che si manifestava tanto tra i seguaci di Darwin quanto tra i suoi avversari, i quali spesso si dichiaravano evoluzionisti quanto i primi.

La situazione emerge con chiarezza dal bilancio che Huxley delineò in occasione della raggiunta 'maggiore età' dell'Origin. Egli registrava con soddisfazione una serie di risultati scientifici che inducevano a pronunciarsi a favore della teoria della "discendenza con modificazione". Ricordava per esempio che il ritrovamento dei resti di *Archaeopteryx*, nel 1862, aveva mostrato che anche gruppi di organismi ora ben distinti quali i rettili e gli uccelli erano stati un tempo collegati, come richiedeva la teoria della discendenza. Lo stesso Huxley aveva individuato i tratti anatomici che dovevano aver consentito il passaggio dai rettili a quattro zampe agli uccelli a due zampe. Negli anni Settanta, nei depositi cretacei dell'America Settentrionale, Othniel C. Marsh (1831-1899) aveva scoperto i resti di uccelli dotati di denti. Marsh aveva anche mostrato i possibili passaggi dalle forme più antiche del cavallo e di altri mammiferi superiori a quelle attuali. Se la transizione dagli invertebrati ai vertebrati

restava ancora oscura, le ricerche di Alexandr Onufrievič Kovalevskij (1840-1901) sull'anfiosso e sui tunicati avevano mostrato che la barriera tra i due grandi gruppi di organismi non era impenetrabile. Lo stesso poteva dirsi per la linea che, nel mondo vegetale, separava le piante dotate di fiori da quelle prive: le ricerche di Wilhelm Hofmeister (1824-1877), secondo Huxley, avevano dimostrato che esistevano forme di transizione.

La possibilità di quei passaggi nella serie dei viventi, la cui ammissione nel 1859 era considerata il segno di un'inclinazione per le speculazioni più audaci, nel 1880 era ritenuta una conclusione ragionevole da parte di qualsiasi onesto ricercatore: "L'evoluzione – concludeva Huxley – non è più una speculazione, ma l'enunciazione di un fatto storico".

Nel redigere la cronaca dei successi ventennali dell'evoluzionismo, d'altra parte, Huxley non menzionava la teoria della selezione naturale. Per il 'bulldog di Darwin', che fin dall'inizio si era mostrato tiepido nei confronti della spiegazione del mutamento evolutivo proposta dall'amico, era un silenzio eloquente. La reticenza di Huxley non era un'eccezione tra gli ammiratori di Darwin in quegli anni. Rispondendo alle accuse di Virchow in occasione della polemica già ricordata, Haeckel aveva cercato di mettere ordine nel dibattito sull'evoluzionismo operando tre distinzioni. La prima era 'la dottrina generale dello sviluppo', cosmico e insieme biologico, che egli chiamava monismo e di cui si considerava paladino; la seconda era la 'teoria della discendenza con modificazione', che attribuiva a Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) in quanto suo primo enunciato. Soltanto al terzo posto Haeckel metteva la 'teoria della selezione' di Darwin, considerata la più importante, ma non la sola tra le teorie che si contendevano la spiegazione del cambiamento evolutivo. L'ordine nell'elenco non lasciava dubbi sulle priorità che Haeckel avrebbe adottato nella sua difesa dell'evoluzionismo.

Intorno al 1880, tra i numerosi sostenitori di un'evoluzione conciliabile con la tradizione religiosa la selezione naturale darwiniana aveva ancora meno fortuna che tra gli alleati di Darwin. L'incarico di sferrarle un nuovo attacco a nome dei primi se lo assunse nel 1879 Samuel Butler (1825-1902), che non era un naturalista ma uno scrittore di successo, attirato come tanti altri dal clamore del dibattito pubblico sull'evoluzionismo. Butler, che si dichiarava evoluzionista, mostrava la sua abilità polemica nell'esaltare i contributi degli evoluzionisti pre-darwiniani a spese di quelli di Darwin. Riusciva così ad affermare i meriti di quasi tutti gli evoluzionisti – da Georges-Louis Leclerc de Buffon a Erasmus Darwin, da Lamarck a Spencer – denunciando contestualmente le ambiguità e le insufficienze della teoria della selezione.

Sul piano delle obiezioni scientifiche l'analisi di Butler aggiungeva poco alle critiche già sollevate da Mivart. Butler, del resto, consapevole delle sue limitate credenziali, si dedicava piuttosto a una riflessione di carattere storico e filosofico. È su questo fronte che le sue critiche possono aiutarci a capire alcune delle ragioni che continuavano a opporsi all'accettazione della selezione naturale, nonostante il trionfo dell'evoluzionismo. Se si considera poi che alcune ragioni della sfortuna della teoria darwiniana messe in evidenza da Butler richiamano concetti che, a partire dagli anni Trenta del Novecento, ne hanno invece favorito il recupero nella biologia e in alcune filosofie contemporanee, può essere utile esaminarle brevemente.

Quello che Butler trovava soprattutto inaccettabile nella teoria di Darwin era il carattere fortuito delle piccole variazioni su cui agiva la selezione naturale e sulle cui cause Darwin confessava la propria ignoranza. Occorreva spiegare come variazioni accidentali e cause sconosciute, sommandosi, potessero dare luogo alla meravigliosa serie evolutiva degli esseri viventi sulle cui caratteristiche fondamentali, intanto, gli evoluzionisti di ogni convinzione sembravano potersi mettere d'accordo. In mezzo alle annotazioni polemiche Butler comprendeva bene che, nonostante le concessioni fatte ai meccanismi lamarckiani nelle ultime edizioni dell'*Origin*, Darwin non era disposto a rinunciare completamente all'elemento 'accidentale' e 'fortuito' del cambiamento evolutivo. Questo era l'aspetto della teoria della selezione che continuava ad apparire ostico a molti contemporanei di Darwin. Butler da parte sua non aveva dubbi; preferiva supporre che ogni pianta o animale avesse la capacità di

orientare in qualche modo le proprie variazioni in risposta alle condizioni ambientali. Per questo rilanciava le idee 'antiche' dell'evoluzione lamarckiana contro la dottrina 'nuova' di Darwin. L'intero processo evolutivo risultava così in qualche modo orientato. Un'idea che, per ragioni diverse, piaceva anche a quei seguaci di Darwin che propendevano per un'interpretazione laica e progressiva della 'sopravvivenza del più adatto', spingendoli ad anteporre la teoria della discendenza alla difesa della selezione naturale.

Considerare la nascita della teoria neodarwiniana dell'evoluzione nel Novecento esula dai limiti di queste pagine. Quanto detto a proposito dell'evoluzionismo intorno al 1880 offrirà termini di confronto utili per comprendere le ragioni che, nel nuovo secolo, favorirono l'affermazione in biologia e in diversi settori delle scienze umane di nozioni nuovamente ispirate alla selezione naturale darwiniana, che riconoscevano ampio spazio alla componente 'accidentale', raramente accolta dai contemporanei di Darwin.

5. Eredità darwiniane

L'enfasi raggiunta dalle controversie pubbliche sull'evoluzionismo rendeva difficile separare la valutazione del merito scientifico di una nuova prova o proposta interpretativa dall'eco delle dispute che si erano susseguite fin verso la fine del secolo. Sarebbe sbagliato tuttavia dedurre che quelle controversie ostacolarono la ricerca biologica. Al contrario, la quantità degli studi condotti e messi in campo dai seguaci e dagli avversari del darwinismo nei vent'anni qui considerati fu poco meno che prodigiosa. Per rendersene conto basterà ricordare, per i darwiniani, i lavori di Alfred R. Wallace (1823-1913), Huxley, Gray, Haeckel o John Lubbock (1834-1913), oltre naturalmente a quelli di Darwin; per gli antidarwiniani, le opere di Jean-Louis-Rodolphe Agassiz (1807-1873), Owen o Mivart, cui si dovrebbero aggiungere i lavori di coloro che esploravano strade non riconducibili immediatamente agli schieramenti prevalenti. Anche per effetto delle controversie innescate dall'evoluzionismo, le opere di costoro e di tanti altri ottennero una vasta risonanza internazionale. Se a quegli studi poi si aggiunge la letteratura a circolazione eminentemente nazionale prodotta nei paesi dove l'evoluzionismo aveva raggiunto un alto livello di penetrazione – come la Germania, gli Stati Uniti, l'Italia, la Francia, i paesi di lingua spagnola e la Russia – si ha un'idea della vastità dell'impatto diretto e indiretto prodotto dalle controversie ottocentesche sull'evoluzione.

È importante notare, d'altra parte, che in quegli stessi decenni le ricerche collegate all'evoluzionismo si erano spesso affiancate, senza sostituirla, alla letteratura prodotta in settori importanti della biologia e non avevano modificato in maniera profonda quelle che restavano tradizioni di ricerca radicate, ben distinte, e talvolta impervie alla nuova prospettiva. Anche questo stato di cose andrà utilmente confrontato con la situazione che si produsse invece nel Novecento con l'affermazione della teoria neodarwiniana dell'evoluzione.

Nonostante le aspettative dei sostenitori e le paure degli avversari proclamate nei dibattiti pubblici, l'evoluzionismo di quei decenni dell'Ottocento aveva generato qualcosa che assomigliava più all'annuncio di un nuovo continente da esplorare che al sovvertimento delle conoscenze consolidate nei settori più importanti delle scienze della vita. Come Darwin aveva ben compreso mentre scriveva l'Origin, il successo di lunga durata dell'evoluzionismo sarebbe dipeso dalla sua capacità di convincere della centralità della prospettiva evoluzionistica gli esperti delle discipline tradizionali, come la tassonomia, la paleontologia, l'embriologia o la fisiologia, su cui poggiavano le competenze tecniche e professionali di chi praticava le scienze biologiche. Intorno al 1880 diversi segnali indicavano che un numero crescente di questi esperti, anche tra coloro che si dichiaravano evoluzionisti, non riteneva opportuno anteporre la questione dell'evoluzionismo alle ricerche che intanto si stavano moltiplicando in molti paesi per effetto dell'estensione dei corsi universitari e dei laboratori di scienze biologiche.

Per ogni ricercatore come Felix Anton Dohrn (1840-1909) – il naturalista tedesco che nel 1872 aveva fondato a Napoli la stazione zoologica con un programma di ricerche embriologiche sugli invertebrati di ispirazione darwiniana – ce n'erano molti altri che preferivano affermare una crescente autonomia dalle controversie sull'evoluzionismo. Ciò valeva soprattutto per la nuova generazione di biologi formata nei laboratori di fisiologia, specialmente nelle università tedesche, in cui cominciava a diffondersi uno stile di ricerca basato sull'uso di strumenti e tecniche sofisticate; al confronto i metodi di lavoro di Darwin e dei suoi seguaci apparivano antiquati, legati a una tradizione della storia naturale che non sembrava al passo con le nuove competenze professionali.

Darwin era consapevole della svolta sperimentale che si stava verificando in biologia. Nelle ricerche degli ultimi anni – in lavori come *Climbing plants* (1875), *The power of movement in plants* (1880) oppure *The formation of vegetable mould through the action of worms* (1881) – aveva introdotto, grazie anche al figlio Francis (1848-1925) che intanto aveva studiato fisiologia con Julius von Sachs (1832-1897) a Würzburg, un certo numero di tecniche sperimentali, che del resto non aveva mai trascurato nel suo peculiare laboratorio domestico. Tuttavia il contrasto tra i modesti strumenti della storia naturale, nel cui ambito Darwin continuava a muoversi, e quelli della nuova biologia – in cui i microscopi più potenti si affiancavano alle tecniche messe a disposizione dalla chimica e dall'elettromagnetismo per esplorare e registrare i fenomeni della vita – appariva a molti insanabile. Così per esempio Sachs criticò alcune delle ultime ricerche di Darwin e anche Francis Darwin notò, a proposito dei metodi di lavoro utilizzati da suo padre, di avere sempre trovato curioso che colui che aveva trasformato drasticamente la scienza biologica, e in questo senso era stato il primo dei moderni, avesse scritto e lavorato con uno spirito e dei modi tanto poco moderni nella sostanza.

Non erano in gioco soltanto le aporie della modernità, come pensava Francis. Negli ultimi anni di vita di Darwin lo sviluppo delle tecniche di laboratorio in biologia si combinava con le difficoltà della selezione naturale nel rendere manifesta una circostanza di cui Darwin era in parte consapevole, ma che i dibattiti sull'evoluzionismo spingevano a sottovalutare e in ogni caso non potevano modificare: le scienze della vita, in effetti, accoglievano al loro interno una varietà di tradizioni di ricerca e di metodi di lavoro profondamente eterogenei tra loro, che non si lasciavano ricondurre facilmente a un'unica, per quanto grandiosa prospettiva come quella fornita dalla teoria dell'evoluzione. Nel vivo delle controversie ottocentesche sull'evoluzionismo l'eterogeneità delle tradizioni della ricerca biologica poteva forse essere trascurata, o scambiata facilmente per qualcos'altro. Tuttavia, ora è noto, per radicare l'evoluzionismo nella tradizione e nell'insegnamento delle scienze della vita sarebbero occorse ancora diverse generazioni di ricercatori, ancor più numerose generazioni di manuali scientifici, nuove controversie sui rapporti tra scienza e religione e, infine, confronti a volte drammatici sui rapporti tra scienza e politica, dentro e fuori la comunità degli esperti.

La 'nuova sintesi' evoluzionistica elaborata nel Novecento dal neodarwinismo tentò un'altra volta di ricondurre a unità la diversità delle tradizioni di ricerca in biologia. Il nome di Darwin – intanto diventato mitico – fu utilizzato di nuovo per convogliare tra gli specialisti e presso il pubblico il messaggio secondo cui l'ideale di una scienza del vivente unificata all'insegna dell'evoluzionismo era un obiettivo ragionevole e opportuno. Non sorprenderà a questo punto osservare che, come ai tempi di Darwin anche se in forme diverse, quel messaggio ha continuato e continua tuttora a caricarsi di implicazioni contrastanti, non soltanto scientifiche.

DARWINISMO O DISEGNO INTELLIGENTE?

XXI Secolo (2010)

di **Edoardo Boncinelli**

Darwinismo o disegno intelligente?

Sotto il profilo scientifico la teoria dell'evoluzione non è più, da decenni, una semplice teoria, bensì una solida combinazione di fatti e di concetti che riceve ogni giorno nuove conferme teoriche e sperimentali. Possiamo dire anzi che l'evoluzione biologica rappresenta oggi come ieri l'unico vero concetto unificante della biologia. Non è possibile comprendere, infatti, alcun fenomeno biologico se non alla luce del processo evolutivo che ha condotto, lentamente ma inesorabilmente, alle forme di vita attuali e che, per quanto lentamente, continua a modellare e rimodellare i genomi degli individui delle varie specie e, attraverso questi, le strutture e le funzioni di ciascuna di esse.

Proposta in origine da Charles Darwin (1809-1882) intorno alla metà del 19° sec., la teoria ha visto innumerevoli perfezionamenti e ampliamenti che ne hanno fatto una disciplina sempre più solida e onnicomprensiva. Nella sua versione attuale, il neodarwinismo sostiene e accompagna il lavoro quotidiano di ogni biologo, operante in laboratorio o sul campo.

Che cos'è il darwinismo?

È opportuno innanzi tutto chiedersi che cosa c'è da spiegare; quali sono cioè i fenomeni biologici più importanti per i quali dobbiamo trovare una spiegazione scientifica. Il primo fenomeno da definire è rappresentato dall'enorme varietà degli organismi viventi. Oggi si valuta che esistano più di dieci milioni di specie, delle quali quasi due milioni appartenenti alla sola categoria degli insetti. Come spiegare tutta questa varietà di specie e di individui?

Il secondo fenomeno è rappresentato dalla ubiquitarietà della vita stessa. In ogni sperduto angolo della superficie terrestre, non appena le condizioni fisiche e chimiche lo permettano, si trova qualche forma di vita. Anzi, nella maggior parte dei casi se ne trovano molte, stipate l'una accanto all'altra e organizzate in modo tale da dar luogo a un loro proprio, si direbbe privato, microambiente.

Il terzo problema è rappresentato dall'adattamento. I membri di molte specie ci paiono possedere caratteristiche biologiche mirabilmente adatte a vivere negli ambienti dove vivono. Definire in maniera rigorosa il concetto di adattamento pone qualche problema, ma tutti capiamo che cosa vogliamo dire con tale termine.

La teoria dell'evoluzione deve dar conto di queste tre osservazioni, ma non può non tenere in considerazione almeno altri due fatti. In primo luogo è noto da qualche secolo che le specie di oggi non sono quelle del passato. Scavando il terreno in diverse parti del globo, si possono osservare resti fossili di specie che non esistono più, mentre spesso non si trovano resti di animali e piante che ci sono oggi familiari. È chiaro poi che le diverse specie si assomigliano tra di loro, quali più e quali meno, e possono essere raggruppate in schiere appartenenti a livelli gerarchici diversi: specie, generi, famiglie, ordini, classi e via discorrendo. Questo fatto appare come la testimonianza di una varietà di apparentamenti più o meno stretti, che non possono essere spiegati se non sulla base di una discendenza comune.

Tutte queste osservazioni sono confluite nella formulazione della teoria evolutiva, originariamente concepita da Darwin nella prima metà dell'Ottocento, e che si articola su due affermazioni chiave. Secondo la prima, tutte le specie viventi oggi sulla Terra derivano da uno stesso gruppo di organismi primitivi vissuti nel tempo passato. Attualmente, sappiamo che questo passato risale a circa 3,8

miliardi di anni fa. In base alla seconda affermazione, il processo di differenziazione è avvenuto per variazione (che oggi possiamo chiamare mutazione) e selezione (naturale).

Chiaro e semplice per la maggior parte degli scienziati, va detto però che il grado di accettazione pubblica delle due precedenti affermazioni è assai diverso. Sulla veridicità della prima proposizione credo che oggi non ci sia più nessuno che nutra dubbi. Molto diversa è la condizione della seconda proposizione, che appare effettivamente di una semplicità disarmante. Per comprenderla appieno occorre però fare un paio di precisazioni a proposito dei due concetti di mutazione e di selezione. In primo luogo le mutazioni sono intrinsecamente ineliminabili e di natura casuale. In ogni generazione non può non esservi qualche mutazione, quindi verosimilmente qualche mutante. Perché? Sappiamo oggi che la mutazione deriva da un errore più o meno rilevante nella sequenza del DNA (DeoxyriboNucleic Acid) che costituisce il patrimonio genetico di un dato organismo. La maggior parte di tali errori risulta da una copiatura imperfetta del DNA dei genitori al momento della sua replicazione. Il meccanismo di replicazione è eccezionalmente accurato, ma non perfetto. Introduce infatti un errore ogni miliardo di caratteri (A, adenina, G, guanina, C, citosina, o T, timina) copiati. Sembra una frequenza di errore assolutamente irrilevante ma, se si considera che il nostro genoma consiste di tre miliardi di caratteri, si comprende come qualche errore sia praticamente inevitabile a ogni evento di duplicazione, cioè a ogni divisione cellulare. La frequenza di tali errori può inoltre aumentare molto in presenza di radiazioni o di sostanze chimiche inquinanti, ossia di tutti quegli agenti che noi chiamiamo mutageni.

Le mutazioni avvengono a caso e non hanno alcuna direzione, né finalità. Agli esseri umani non piace l'idea di caso e ancora meno il fatto che siamo divenuti quello che siamo grazie a esso. Va precisato però che il termine caso non allude a niente di magico o misterioso. Un fenomeno avvenuto per caso non è un fenomeno che non ha una causa. Ne avrà certamente una, o più probabilmente molte, ma noi non le conosciamo e spesso non abbiamo neppure alcun interesse a conoscerle. Se in una certa posizione del genoma, al posto di una A si è venuta a trovare una G, ciò sarà certamente dovuto a una causa, ma è difficile sapere quale e, soprattutto, non sembra avere alcuna importanza. Quello che si vuole dire in realtà con l'affermazione che le mutazioni sono casuali è che queste non seguono un piano prestabilito né una linea di tendenza. Il fatto che si senta la necessità di ribadirlo ha un motivo storico ben preciso. Prima di Darwin il naturalista francese Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) aveva infatti avanzato una sua teoria sull'evoluzione dei viventi, che aveva una natura direzionale. La teoria di Lamarck implicava il fenomeno della cosiddetta eredità dei caratteri acquisiti. In base alla sua ipotesi un animale poteva acquisire durante la sua vita una determinata caratteristica biologica: una callosità in una specifica posizione o l'allungamento di una specifica appendice. Dopo qualche generazione i suoi discendenti nascevano un po' diversi, perché fin dalla nascita avevano già alcune di queste caratteristiche acquisite: una callosità dove serviva o l'appendice in questione un po' più lunga. Dopo molte generazioni gli individui di quella specie avevano acquisito stabilmente tali caratteristiche. Va detto che molte persone pensano ancora oggi che la questione stia in questi termini e molti, che ragionano più o meno correttamente quando si tratta di caratteristiche organiche, tendono a pensarla in questa maniera per quanto concerne le caratteristiche comportamentali, soprattutto quelle più complesse e apparentemente astratte. Si tratta di una forma strisciante ma pervasiva di neolamarckismo.

Il motivo di questa predilezione è semplice. La spiegazione lamarckiana o neolamarckiana è molto più accettabile psicologicamente di quella darwiniana. Il suo problema è che non corrisponde alla realtà delle cose. Negli ultimi duecento anni nessuno ha mai dimostrato che esiste un'ereditarietà di un carattere acquisito durante la vita, e il motivo è chiaro: il patrimonio genetico, o genoma, vive,

fortunatamente, una vita sostanzialmente separata da quella del corpo che lo ospita. Ciò è chiaro da molto tempo per quanto riguarda gli animali superiori, ma per un certo periodo qualcuno ha continuato a pensare che nel caso dei batteri le mutazioni potessero non essere del tutto casuali e che, al contrario, potessero seguire una linea di tendenza. È noto infatti che in una popolazione batterica compaiono molto presto alcuni ceppi resistenti ai farmaci, per es. a qualche antibiotico. La velocità con cui ciò accade aveva fatto pensare ad alcuni che fosse possibile un progressivo adattamento genetico alla situazione esistente. Ossia che le mutazioni comparissero nella popolazione con uno specifico orientamento verso la resistenza a quella sostanza chimica particolare.

Negli anni della Seconda guerra mondiale un gruppo di scienziati, fra i quali Salvatore Edoardo Luria (1912-1991), affrontò direttamente la questione, osservando in dettaglio come comparivano le diverse mutazioni spontanee in una popolazione batterica trattata con un particolare agente farmacologico, e giunse a una conclusione incontrovertibile: i batteri non avevano niente di particolare e si comportavano, come tutti gli altri esseri viventi, secondo il modello darwiniano. Nascevano ogni tanto batteri più resistenti al farmaco, ma non con maggior frequenza rispetto a tutti gli altri tipi di mutazioni: essi potevano indifferentemente divenire in modo spontaneo più resistenti oppure ugualmente resistenti ma con altre caratteristiche, diverse o addirittura più vulnerabili al farmaco stesso. Ovviamente i batteri più resistenti crescevano e si moltiplicavano mentre quelli meno resistenti scomparivano. Ciò avveniva e avviene tutt'oggi con tale prontezza da non sembrare dovuto al caso ma all'esistenza di una linea di tendenza genetica. Questa impressione è legata però soltanto all'altissima velocità con la quale i batteri si moltiplicano: ogni mezz'ora si ha una nuova generazione.

Analizziamo adesso il termine selezione naturale. Non si tratta né di un'entità specifica né di una forza che decide e dispone. È un processo, lungo e silenzioso, i cui effetti sono osservabili solo a posteriori, attraverso il quale l'ambiente circostante premia alcuni individui appartenenti a una data specie e ne penalizza altri, concedendo loro una fertilità differenziale, in inglese definita *fitness*, che possiamo tradurre «idoneità biologica».

Si usa dire spesso che, secondo la teoria di Darwin, «la selezione naturale assicura la sopravvivenza del più adatto». L'affermazione in sé non è terribilmente sbagliata, ma contiene un paio di imperfezioni, che vale la pena di prendere in considerazione. Chi è il più adatto? Quello che sopravvive. E chi sopravvive? Il più adatto. È chiaro che in questa sequenza di affermazioni c'è un vizio logico, cioè una petizione di principio. In realtà la selezione naturale favorisce alcuni organismi a danno di altri, senza alcun'altra specificazione. Siamo noi che tendiamo a chiamare più adatto quello che viene selezionato positivamente, perché ci piace mettere in risalto l'azione generalmente positiva della selezione stessa. Nella maggior parte dei casi gli organismi favoriti sono più adatti all'ambiente nel quale vivono per certi aspetti, ugualmente adatti per altri o addirittura meno adatti per altri ancora.

Quello di adattamento è in ogni caso un concetto relativo a un determinato ambiente e solo a quello. Un carattere adatto a un certo ambiente può infatti risultare assolutamente inadatto a un altro, e in genere lo è. È per questo motivo che i cambiamenti evolutivi più sorprendenti avvengono quando si verifica un cambiamento, più o meno consistente, nell'ambiente dove vive una data popolazione.

Quella che è in gioco, infine, non è la semplice sopravvivenza, ma la capacità riproduttiva. Se è vero che un organismo che non raggiunge vivo l'età della riproduzione non si potrà riprodurre, è anche vero che alcuni esemplari possono presentarsi come forti e robusti, ma lasciare dietro di sé una scarsa discendenza. Quella che è veramente in gioco è in conclusione la prolificità di un individuo, che può dipendere da moltissimi fattori e che spesso non è spiegabile in dettaglio. La frase giusta ieri come

oggi dovrebbe essere allora: «La selezione naturale offre ai diversi individui di una data popolazione una diversa opportunità di lasciare una prole numerosa». Quelli che la lasciano più numerosa si affermeranno, e assicureranno così la sopravvivenza e la diffusione del proprio genoma, mentre quelli che la lasciano meno numerosa tenderanno a essere minoritari o a scomparire del tutto, insieme al loro genoma.

La selezione naturale

Vediamo di illustrare in concreto il meccanismo d'azione delle forze che regolano la selezione naturale. Cominciamo con il notare che in genere una nuova mutazione produce effetti negativi e gli individui che la portano vengono perciò sfavoriti dalla selezione. In una popolazione relativamente ben stabilita la maggior parte delle novità biologiche proposte dalla comparsa di nuovi mutanti viene infatti eliminata in tempi più o meno brevi. La popolazione viene così mantenuta relativamente stabile dall'azione normalizzatrice della selezione naturale. Si parla in questi casi di selezione stabilizzante. Il ruolo della selezione stabilizzante è fondamentale per il mantenimento delle caratteristiche biologiche di generazioni e generazioni di individui appartenenti a un dato raggruppamento tassonomico. In questa maniera però non si ha né innovazione, né diversificazione. Per ogni specie la situazione rimane essenzialmente la stessa.

L'osservazione della natura ci dice però che le cose non possono essere andate sempre e soltanto in questo modo. Bisogna supporre che di tanto in tanto sia avvenuto qualcosa di diverso. In effetti di tanto in tanto qualcosa di diverso accade. Qualche nuova mutazione non solo non viene eliminata dalla selezione, ma al contrario viene favorita al punto di diffondersi sempre di più all'interno di una popolazione e divenire maggioritaria.

Immaginiamo una popolazione di piccoli mammiferi insettivori abitanti una regione che è naturalmente soggetta a qualche sbalzo climatico. Questi animaletti si saranno adattati alle condizioni delle varie stagioni dell'anno, specialmente per quanto riguarda la temperatura e l'umidità. Supponiamo adesso che per una mutazione spontanea sia nato in questa popolazione un certo numero di individui capaci di resistere più a lungo senza bisogno di procurarsi altro liquido che quello derivante dalla digestione delle loro prede. Se questi individui non hanno nessuno svantaggio rispetto agli altri, cioè ai cosiddetti normali, verranno mantenuti per un certo tempo nella popolazione, mentre se hanno uno svantaggio anche minimo tenderanno a essere eliminati e potranno ricomparire solo in seguito a nuove mutazioni, identiche o simili. Supponiamo adesso che improvvisamente il periodo annuale di siccità si faccia molto più lungo. La maggior parte degli animali 'normali' si troverà allora in grave crisi, mentre i nuovi mutanti spontanei si mostreranno più adatti a queste nuove condizioni, perché potranno affrontare meglio i problemi derivanti dalla scarsità d'acqua.

È raro che avvenga un fenomeno del tipo 'tutto o nulla', anche se qualche volta ciò si può verificare. Sopravviveranno quindi sia alcuni individui di tipo mutante sia alcuni individui di tipo 'normale', ma cambierà il rapporto numerico fra gli uni e gli altri. Dopo qualche anno e qualche generazione il numero degli individui che prima erano i 'normali' diverrà sempre più esiguo, mentre quello dei nuovi mutanti crescerà in proporzione. Gli individui portatori della nuova mutazione invaderanno progressivamente il campo e la loro frequenza si approssimerà al 100%: essi in sostanza sbaraglieranno il campo. A questo punto possono accadere due cose: nel caso più semplice la popolazione si trasforma in toto e viene a comprendere solamente i nuovi mutanti con la scomparsa progressiva dei vecchi individui 'normali'; si osserva così un trapasso più o meno continuo da una popolazione con certe caratteristiche a una con altre caratteristiche. Il sostituirsi di una popolazione

portante una nuova mutazione a un'altra precedentemente ben adattata alle condizioni ambientali esistenti è il nocciolo del processo evolutivo. A lungo andare questo significa anche che si è passati da una specie a un'altra. Si è registrata cioè la comparsa di una nuova specie, un fenomeno chiamato speciazione. Potrebbe anche succedere però (seconda possibilità) una cosa un po' diversa. Fermo restando il fatto che i nuovi mutanti si presentano come più adatti alle nuove condizioni ambientali, potrebbe accadere qualcosa all'interno del gruppo dei vecchi individui 'normali' che li preservi dall'estinzione: tale elemento di novità potrebbe essere costituito da una seconda mutazione, diversa dalla prima, che assicura anche a questi individui una migliore sopravvivenza nell'ambiente di partenza. Il problema di resistere più a lungo ai periodi di siccità può essere risolto infatti in vari modi: l'acqua può essere, per es., meglio 'spremuta' dal cibo, oppure trattenuta più a lungo nell'organismo. Entrambe le soluzioni sono praticabili ed entrambi i tipi di mutazione sarebbero utili. Se ciò accade, il vecchio gruppo dei 'normali' ha trovato ora un suo modo di persistere e di sopravvivere accanto a quelli che portano la prima mutazione. Alternativamente, alcuni individui che costituivano precedentemente la massa dei 'normali' potrebbero spostarsi e rifugiarsi in un altro territorio, dove, grazie alle loro caratteristiche, potrebbero vivere ancora bene e magari anche meglio dei nuovi mutanti. In entrambi questi casi si osserverà l'evolversi della popolazione originaria verso due popolazioni distinte, che a lungo andare diverranno probabilmente due specie diverse. Se ciò accade sullo stesso territorio, come nel primo caso che abbiamo immaginato, si parla di speciazione simpatica (in una stessa patria); se ciò accade in due territori non coincidenti o chiaramente distinti, come nel secondo caso, si parla di speciazione allopatrica (in due patrie diverse).

Abbiamo fin qui considerato ciò che può accadere in una popolazione che stia affrontando cambiamenti ambientali. Va da sé però che quasi tutto quello che abbiamo detto può aver luogo anche in assenza di tali cambiamenti. Basterà supporre che i nuovi eventi introducano mutazioni più vantaggiose delle precedenti per gli individui di una data popolazione anche nell'ambiente nel quale questa vive da tempo e al quale è già adattata. La comparsa di nuove mutazioni che avvantaggino i loro portatori costituisce un evento raro, ma non rarissimo. I loro effetti possono surclassare la capacità di sopravvivere dei precedenti individui 'normali' anche in assenza di novità ambientali, così che i nuovi mutanti possano andare progressivamente a sostituirsi ai 'normali'. Il nuovo può andare a sostituirsi all'antico progressivamente o bruscamente, ma nella sostanza il quadro evolutivo non cambia.

Vediamo adesso l'azione della selezione naturale con un paio di esempi, uno immaginario e l'altro reale. Consideriamo per prima cosa il classico esempio dell'origine del collo della giraffa. Supponiamo che la giraffa derivi da un quadrupede ungulato erbivoro, diciamo una 'protogiraffa', in tutto e per tutto simile a essa, ma con un collo di dimensioni normali. La spiegazione dell'origine della giraffa che ci offre il lamarckismo è semplice e seducente. La 'protogiraffa' si nutre sia di fili d'erba sia di foglie tenere situate sugli alberi. Può succedere che a un certo punto l'erba cominci a scarseggiare per un cambiamento climatico o per l'invasione di una popolazione di prolifici piccoli erbivori che ne fanno razzia. Ecco allora che alla protogiraffa conviene concentrarsi sulle foglie degli alberi, soprattutto su quelle che si trovano fuori dalla portata dei piccoli erbivori voraci o degli altri compagni di specie. Moltissime protogiraffe tenteranno quindi quotidianamente di raggiungere le foglie degli alberi situate più in alto. Questo continuo sforzo avrà come effetto che una protogiraffa di una certa età avrà il collo un po' più lungo di quando ha cominciato a nutrirsi: la funzione, si sa, sviluppa l'organo.

Fino a questo punto è tutto normale. La 'magia' interviene qualora si supponga che a questo allungamento del collo per necessità alimentari cominci a corrispondere un leggero allungamento del

collo già nei neonati della generazione successiva. Il carattere acquisito durante la vita, un collo leggermente più lungo, comincerebbe così a venire ereditato, diverrebbe cioè un carattere congenito. Il resto è semplice. Con il passare delle generazioni le protogiraffe avrebbero il collo sempre più lungo per l'esercizio e i 'protogiraffini' nascerebbero con il collo sempre più lungo finché non si raggiungerebbe lo stadio di giraffa vera e propria. Si tratta di un quadro semplice e plausibile e un gran numero di naturalisti e ricercatori si è dato da fare per dimostrare l'attendibilità di questo fenomeno. A tutt'oggi però nessuno è riuscito a dimostrare il passaggio di un solo carattere acquisito da una generazione all'altra e dobbiamo ritenere che ciò sia impossibile.

La spiegazione offerta dal neodarwinismo è assai diversa e consegue da tutto ciò che abbiamo detto fino a questo momento. Nelle condizioni ambientali che abbiamo descritto nascono, per caso, individui con il collo più lungo. Costoro risultano avvantaggiati e così la nuova mutazione si impone. Questo fenomeno – generazione casuale di mutazioni e selezione – si può ripetere finché si arriva alla giraffa vera e propria. Molto semplice, ma troppo semplice per alcuni.

Vediamo un altro esempio, questa volta preso dalla realtà. Nelle campagne del Sud dell'Inghilterra vivono delle farfalline della specie *Biston betularia*, con ali di un colore bianco picchiettato che permette loro di mimetizzarsi sullo sfondo dei tronchi di betulle, anch'essi bianchicci per la presenza di un rivestimento perenne di licheni. Con l'avvento del processo di industrializzazione, a partire dalla metà del 19° sec. si osservò la presenza sempre più insistente di esemplari di questa specie con ali di colore scuro. Verso la fine del 19° sec. le popolazioni di certe zone erano composte quasi esclusivamente di individui con ali scure. Al fenomeno in questione è stato dato anche un nome, ossia melanismo industriale. Dopo la presa di coscienza dell'esigenza di proteggere l'ambiente e l'adozione di provvedimenti volti a limitare l'inquinamento dell'atmosfera nelle aree industrializzate si è riproposto negli ultimi due decenni un panorama di farfalline con le ali di nuovo in prevalenza chiare. L'osservazione della sequenza di fenomeni appena descritta ha suggerito un'interpretazione relativamente immediata del fenomeno. Nella fase preindustriale gli individui chiari erano avvantaggiati perché si mimetizzavano sullo sfondo del tronco delle betulle. I pochi mutanti scuri, nati per caso in conseguenza di una mutazione in uno o più geni, non avevano la stessa idoneità biologica di quelli con le ali chiare perché erano facilmente distinguibili sullo sfondo delle cortecce chiare. L'agente selettivo era rappresentato dai volatili che si cibano di questi insetti. I predatori di questo tipo individuavano più facilmente gli esemplari con le ali scure e si cibavano in prevalenza di quelli. La frequenza degli individui con le ali scure era perciò mantenuta bassissima. Quando l'inquinamento conseguente al processo di industrializzazione cominciò a far morire i licheni che si trovavano sulle cortecce delle betulle, queste divennero più scure. Furono allora gli individui chiari a essere svantaggiati, perché spiccavano in modo evidente su uno sfondo divenuto più scuro. Non furono le mutate condizioni ambientali a creare i mutanti scuri ma, una volta che questi comparivano spontaneamente in seguito a eventi casuali di mutazione, venivano avvantaggiati e selezionati positivamente.

Questa ipotesi è in linea con la visione neodarwiniana del processo evolutivo e poté anche essere verificata sul campo. Molti studi furono infatti compiuti una trentina di anni fa per verificarne sperimentalmente la tenuta. Furono rilasciati sul terreno un certo numero di individui con le ali chiare e un certo numero di individui con ali scure in varie zone inquinate in misura molto diversa e si osservò l'evolversi della situazione. Ci si preoccupò anche di osservare quali e quante erano le prede che costituivano il bottino delle specie predatrici. A parte qualche leggera complicazione, gli esperimenti confermarono in pieno la visione che abbiamo delineato: nelle zone poco inquinate gli esemplari con ali scure erano più frequentemente oggetto di predazione degli esemplari con ali

chiare, mentre nelle zone molto inquinate accadeva esattamente il contrario. Come risultato di questa sopravvivenza differenziale, si poteva osservare un netto predominio di individui con le ali chiare nelle prime e uno di individui con le ali scure nelle seconde.

Questo fenomeno è divenuto una delle illustrazioni classiche dell'azione della selezione naturale perché all'analisi del fenomeno naturale si è potuto associare anche un certo grado di 'sperimentazione' o, per meglio dire, di osservazione in condizioni controllate. Il fenomeno si è rivelato inoltre reversibile, perché con il successivo ritorno delle cortecce delle betulle al loro primitivo colore chiaro si sono riaffermati gli esemplari con ali chiare. Sulle cortecce ridiventute chiare la vita degli individui scuri si è rifatta assai più rischiosa. Le vicende di queste farfalline sono divenute così una storia esemplare e di fatto una delle pietre miliari della teoria neodarwiniana dei processi evolutivi.

Validità del darwinismo

Abbiamo completato l'illustrazione dei principi del darwinismo. È opportuno adesso chiedersi che cosa spieghi la teoria stessa. Dovrebbe essere chiaro infatti che una teoria scientifica non può spiegare tutto. Ogni teoria scientifica ha un suo ambito di validità. All'interno di questo dovrebbe spiegare qualsiasi fenomeno, ma al di fuori di questo può essere incompleta o addirittura impotente.

Per rispondere alla domanda è opportuno fissare qualche data. La Terra si è formata più o meno 4,5 miliardi di anni fa, ma non è stata subito in condizione di ospitare qualche forma di vita. Si ritiene che 4,2 miliardi di anni fa sia divenuta adatta alla vita, ma occorrerà aspettare ancora 400 milioni di anni perché si osservi qualche forma vitale, per quanto primitiva. I primi segni di vita risalgono infatti a circa 3,8 miliardi di anni fa. Si trattava di organismi unicellulari assai diversi da tutto ciò che conosciamo oggi. Dopo si sono succeduti tantissimi avvenimenti evolutivi, dei quali abbiamo una conoscenza abbastanza incompleta. Tra questi spicca indubbiamente la comparsa degli organismi pluricellulari.

Più o meno 600 milioni di anni fa si è registrata poi una sorta di esplosione evolutiva, almeno per quanto riguarda gli animali, chiamata esplosione del Cambriano. In pochi milioni di anni si sono formate tutte le maggiori categorie di animali che popolano attualmente il mondo, dagli insetti agli echinodermi, dagli anellidi ai cordati. Da allora si sono poi evolute e perfezionate tutte le classi, le famiglie e le specie che osserviamo oggi, attraverso la comparsa, la trasformazione e la scomparsa di intere schiere di individui; 6-7 milioni di anni fa è comparsa infine la linea evolutiva che ha portato direttamente all'uomo. La storia della vita sulla Terra può essere allora suddivisa in almeno tre grandi fasi: ciò che è accaduto prima della comparsa delle prime forme viventi, circa 3,8 miliardi di anni fa; ciò che è accaduto fra questa data e l'esplosione del Cambriano, più o meno 600 milioni di anni fa; ciò che è accaduto da allora a oggi. Anche se i principi generali della spiegazione neodarwiniana si possono applicare a tutte le epoche, la versione corrente della teoria dell'evoluzione meglio si addice a ciò che è successo in quella che noi abbiamo chiamato terza fase, cioè quella dal Cambriano a oggi, l'unica per la quale possediamo una teoria ben corroborata e accettabile.

La teoria non è in grado di spiegare ciò che è successo prima della comparsa della vita, nel periodo che viene spesso indicato come quello dell'evoluzione chimica o prebiotica, e non è in grado di spiegare bene tutti gli eventi che hanno caratterizzato la seconda fase, quella che va da 3,8 miliardi di anni fa a 600 milioni di anni fa. Ci può dare solo qualche indicazione di ciò che è avvenuto in concomitanza con l'esplosione del Cambriano, mentre spiega molto bene ciò che è avvenuto dopo, il che non è poco, perché alla fine del Cambriano osserviamo al palo di partenza una serie di tipi

animali e vegetali che corrispondono approssimativamente alla maggioranza di quelli che possiamo contemplare oggi. Nel suo complesso il panorama era ben diverso. Gli antenati degli insetti erano molto diversi da quelli che oggi popolano la Terra, così come gli anellidi e i molluschi, non c'erano i mammiferi e neppure gli anfibi. Da allora, all'interno di ciascuna categoria fondamentale si sono andati evolvendo nuovi organismi portatori di sempre nuove caratteristiche biologiche, strutturali o comportamentali. Sono nate le api e le formiche, sono nati i procioni e le tartarughe, il lupo e il leone, le rose e i meli, ciascuno all'interno della propria divisione tassonomica fondamentale. Quello che sappiamo spiegare è appunto ciò che è accaduto in questi frangenti, ed è anche quello che ci interessa di più.

Un problema a parte è rappresentato dalla comparsa e dall'evoluzione della specie umana. Non perché tali eventi presentino un carattere particolare e si ritenga che debbano seguire schemi esplicativi diversi, ma semplicemente perché ci interessano molto più di tutti gli altri eventi. Le domande che affiorano alla mente per quanto riguarda l'evoluzione della nostra specie sono così numerose, e di tale complessità, prime fra tutte quelle che concernono la comparsa del linguaggio e del pensiero simbolico, che dobbiamo onestamente dichiarare come molte di esse siano al momento ancora al di fuori della nostra portata; non vi è però ragione di ritenere che i principi biologici necessari per la comprensione di questi eventi non siano assolutamente gli stessi di tutti gli altri fenomeni evolutivi.

Fondamenti genetici dell'evoluzione

Della teoria dell'evoluzione esistono prove infinite, di natura paleontologica, sistematica e soprattutto genetica e molecolare. È proprio in questo campo che la teoria mostra tutta la sua forza, soprattutto dopo la determinazione della sequenza dei genomi di numerosissime specie, realizzata negli ultimi anni. Moltissime cose sono successe infatti nei 150 anni che ci separano dalla prima formulazione della teoria da parte di Darwin. Questi non era a conoscenza dei meccanismi attraverso i quali si ereditano i caratteri biologici e non aveva la più pallida idea di che cosa fossero i geni, né di quale fosse il loro meccanismo d'azione. Come pure ignorava del tutto la natura delle mutazioni. Nell'ultimo secolo si è scoperto tutto questo e molto di più. Si sono prima intravisti e poi studiati meccanismi genetici sempre più complessi e si è appresa un'enorme quantità di nozioni a proposito dei processi dello sviluppo, embrionale e postembrionale.

Queste scoperte hanno messo in luce una cosa sopra a tutte: l'incredibile unitarietà dei fenomeni viventi. I processi fondamentali e i meccanismi che li controllano sono essenzialmente gli stessi in ogni specie. Si è così scoperto, per es., che per fare uno storione, un ranocchietto, un topo o un uomo è richiesta l'azione programmata e coordinata di un certo numero di geni dello sviluppo che gli animali di tutte queste specie hanno in comune e che sono presenti anche nel patrimonio genetico degli insetti e dei molluschi. Anzi, tutto è partito proprio dallo studio degli insetti e precisamente dal moscerino della frutta, la famosa drosophila.

Un secondo dato emerso da questi studi è pure eccezionalmente meritevole di nota. I geni non sono tutti dello stesso tipo e, quando mutano, non presentano tutti effetti comparabili. Esiste una gerarchia fra i geni: alcuni si limitano a svolgere le loro funzioni specifiche, altri, detti in genere geni regolatori, controllano l'attività di decine o di centinaia di altri geni. È chiaro che una mutazione a carico di un gene regolatore può avere un effetto tutt'altro che trascurabile o addirittura devastante, perché è come se mutassero moltissimi geni contemporaneamente. Gli effetti delle mutazioni non sono sempre modesti, il che comporta un cambiamento graduale; possono essere anche enormi e causare cambiamenti radicali.

Uno dei problemi più seri posti dall'originaria formulazione del darwinismo è rappresentato dall'origine e dall'evoluzione di organi particolarmente complessi come l'occhio o il rene. Come è possibile, in sostanza, che un organo complesso e mirabilmente organizzato come un occhio sia potuto evolvere a poco a poco attraverso piccole variazioni graduali derivanti da una serie di mutazioni che si sono succedute nelle generazioni? Non è una domanda da poco e lo stesso Darwin confessava che l'interrogativo non lo faceva dormire e gli dava anzi 'un brivido freddo'. Oggi la questione è più chiara e, se non possiamo dire di avere ancora colto ogni dettaglio, la risoluzione di tale problema è divenuta l'ennesimo punto di forza della spiegazione evoluzionistica. È stata proprio la scoperta dei geni regolatori e della loro eccezionale importanza che ha posto su basi completamente nuove il problema dell'origine delle grandi novità evolutive. Basta il sopraggiungere di una mutazione in un gene regolatore di alto livello gerarchico e il cambiamento sarà tutt'altro che piccolo e graduale. In seguito a una sola mutazione possono apparire gambe, ali o antenne oppure scomparire organi e appendici che prima erano appannaggio di un certo tipo di organismi.

Da notare che in questa maniera si possono anche registrare cambiamenti multipli. Una mutazione in un gene regolatore può alterare nello stesso tempo la forma del cranio, la mobilità della laringe e la funzionalità renale di un vertebrato, oppure la forma del fiore, la maturazione del frutto e la disposizione delle radici di una pianta. Si vede così come le variazioni prodotte nel corso dei secoli dalle singole mutazioni possano anche non essere affatto piccole. Ecco come dalla continuità dell'azione combinata di mutazione e selezione possono derivare la discontinuità e la vera e propria innovazione evolutiva. Le nuove mutazioni insomma non portano sempre piccoli cambiamenti e possono cambiare in una sola volta l'intero schema corporeo di un animale o di una pianta. Ma c'è di più. Una stessa mutazione di questo tipo può produrre due, o più, effetti diversi sul corpo o sul comportamento di chi ne è affetto. È possibile che uno di questi due effetti venga selezionato molto positivamente dall'ambiente circostante; ma, poiché i due cambiamenti sono il frutto della stessa mutazione, può succedere che il secondo effetto segua passivamente il successo del primo, a patto ovviamente che non sia troppo deleterio. In tale maniera si può affermare anche un carattere che non ha un vantaggio evolutivo immediato. Questo cambiamento si impone cioè 'a rimorchio' dell'altro, ma è comunque presente nella popolazione e pronto a essere eventualmente 'sfruttato' o 'riciclato' nel contesto di successivi eventi evolutivi.

Il darwinismo dopo Darwin

Fin dal suo primo apparire la teoria dell'evoluzione è stata oggetto delle contestazioni più diverse, talvolta violentissime. Ovviamente esistono critiche scientifiche e critiche che di scientifico non hanno niente. Le prime sono state e sono tuttora benvenute e costituiscono il pane quotidiano della scienza attiva. Se la teoria evoluzionistica è cambiata e cresciuta, passando attraverso diverse fasi, dal darwinismo originario alla cosiddetta sintesi moderna degli anni Trenta del secolo scorso, per giungere all'attuale formulazione neodarwiniana, lo si deve anche al continuo alternarsi di argomentazioni critiche, avanzate su una base puramente teorica o in seguito a nuove risultanze sperimentali, e di controargomentazioni.

Negli ultimi cinquant'anni, in particolare, la teoria si è molto arricchita in conseguenza di una nutrita serie di rilievi teorici e di nuove osservazioni sperimentali. Molto importanti sono state a questo proposito le critiche portate su due fronti; quelle provenienti dalla cosiddetta teoria neutralista e da quella saltazionista, detta anche teoria degli equilibri punteggiati. Queste critiche nascevano da due osservazioni sperimentali.

La prima osservazione, che risale a quarant'anni fa, quando si cominciarono a confrontare tra loro le

proteine presenti nei diversi esseri viventi, riguarda la quantità di mutazioni esistenti in tutti gli individui: sono moltissime, molto più numerose di quanto si potesse mai immaginare un tempo, e non tutte arrivano ad alterare l'aspetto esterno degli organismi che le portano. Si tratta per lo più di mutazioni ininfluenti sull'aspetto e sul comportamento, e perciò dette anche neutrali, da cui il nome della corrispondente posizione teorica. Ma se la grande maggioranza delle mutazioni è neutrale, su che cosa agisce la selezione naturale, capace per definizione di operare soltanto sulla base delle differenze effettivamente riscontrabili nei diversi individui?

La seconda osservazione deriva dalla paleontologia e mette in chiaro che non ci sono stati eventi evolutivi rilevanti in tutte le epoche, ma sono esistiti lunghi periodi nei quali non è successo praticamente niente e periodi nei quali si è susseguito un gran numero di novità evolutive. Il processo evolutivo si realizzerebbe quindi a salti, da cui il nome di saltazionismo. In altre parole, a brevi periodi di grandi cambiamenti si alternerebbero lunghi periodi di equilibrio, da cui il nome di equilibri punteggiati. Di conseguenza, l'evoluzione non sarebbe stata affatto un fenomeno continuo che procede per piccoli passi.

Queste obiezioni, basate su osservazioni sperimentali concrete, sono servite ad attirare l'attenzione su alcune complicazioni dell'assetto evolutivo passate precedentemente inosservate, e non hanno fatto che completare e rafforzare il quadro concettuale della teoria. Il loro contributo è consistito nel far comprendere sempre di più quanto sia imponente l'intervento del caso nell'andamento del processo evolutivo, con le sue discontinuità. Le grandi rivoluzioni evolutive, che hanno dato origine a una costellazione di innovazioni biologiche, sono state infatti spesso il prodotto di eventi naturali casuali, quali inondazioni o gravissime siccità, eruzioni vulcaniche che hanno creato o distrutto specifici territori, terremoti e maremoti, caduta di meteoriti e simili; oppure di sconvolgimenti ambientali di natura biologica, come l'invasione di nuove specie, l'estinzione di altre, l'espansione o la contrazione del numero degli organismi componenti la popolazione; oppure anche di veri e propri sconvolgimenti genetici interni agli individui della popolazione in questione, come cambiamenti nel numero complessivo dei cromosomi, fusioni o rotture di cromosomi, grandi riassortimenti di intere regioni genomiche. Ma anche reali 'terremoti genetici' permessi, per es., dalla presenza di un enorme numero di mutazioni neutrali 'sommerse'.

Quello che rende forte una teoria scientifica sono le migliaia di cose che riesce a spiegare e spesso a prevedere, come pure la velocità con la quale un numero sempre maggiore di difficoltà teoriche viene risolto e quindi vanificato nel tempo. È proprio la capacità di risolvere le questioni controverse, inglobarne le conclusioni e farle diventare a loro volta altrettanti punti di forza a costituire la dimostrazione dell'attualità e della vitalità di una teoria scientifica. Considerando quante cose ancora non sappiamo dei processi vitali, è importante constatare quanto forte sia, nonostante tutto, l'apparato teorico della teoria dell'evoluzione e come questo ci appaia sempre più saldo con il trascorrere degli anni.

Teoria dell'evoluzione e creazionismo

Nonostante i suoi successi, la teoria dell'evoluzione ha sempre incontrato grandi resistenze, essenzialmente di natura psicologica. Chiunque di noi è colpito dal fatto che la teoria manca di una direzione, di una finalità, di un progetto, tutte questioni che a noi piacciono tanto. Ogni cosa sembra inoltre opera del caso, e questo è ancora più vero oggi che la teoria ha dovuto riconsiderare alcune sue formulazioni in risposta ai diversi rilievi critici. Con il passare degli anni lo spazio esplicativo dedicato al caso è aumentato, e non diminuito, nella descrizione dei principali eventi evolutivi. Per non parlare del problema rappresentato dall'origine dell'uomo: noi ci sentiamo molto speciali e ci piace credere di

avere avuto un'origine anch'essa speciale. Non solo non sembra che l'evoluzione abbia alcun fine, ma è anche chiaro che il suo procedere è essenzialmente imprevedibile, in quanto di natura erratica. Non si osserva infatti mai la progettazione di qualcosa ex novo, ma l'utilizzazione forzata di ciò che è disponibile al momento. Tutto questo non impedisce che di tanto in tanto si osservi la comparsa di vere e proprie novità biologiche, talvolta clamorose, almeno dal nostro punto di vista.

La teoria dell'evoluzione, soprattutto applicata alla nascita di Homo sapiens, condivide con le altre due grandi rivoluzioni scientifiche dei nostri tempi, la teoria della relatività e quella dei quanti, un'intrinseca controintuitività, un inconfondibile sapore di estraneità al nostro modo di vedere e di pensare. Eppure nessuno si sognerebbe al giorno d'oggi di mettere in discussione la relatività o i quanti. Per l'evoluzione è diverso. Tutti si ritengono competenti in materia e capaci di giudicare su un argomento come questo. D'altra parte, la nostra difficoltà ad accettare la teoria neodarwiniana ha una spiegazione evolutiva e coinvolge direttamente la struttura del nostro apparato mentale. Noi siamo infatti portati, per natura, a cercare una causa e uno scopo in ogni avvenimento: una causa, perché tutto il mondo, animato e inanimato, procede attraverso un gioco di cause e di effetti; uno scopo, perché la chiave della comprensione del mondo vivente, soprattutto animale, è la ricostruzione degli scopi che stanno dietro il comportamento di questo o quell'organismo ed eventualmente la prevenzione del loro raggiungimento. Tale disposizione mentale ci accomuna a tutti gli animali; di nostro ci mettiamo poi l'eventuale individuazione delle responsabilità e delle colpe, anche se non sempre appoggiata a qualcosa di reale. Il complesso di queste disposizioni e di questi atteggiamenti mentali si adatta perfettamente al mondo nel quale viviamo, e soprattutto nel quale vivevano i nostri antenati di qualche decina di migliaia di anni fa; ma estenderlo a eventi che si dispiegano su scale spaziali e temporali incommensurabili con quelle rispetto alle quali siamo abituati a vivere è quanto meno arbitrario, anche se appare comprensibile. La causa e lo scopo del tutto non sono la stessa cosa della causa e dello scopo di singoli eventi del nostro mondo.

Proprio questa è la lezione delle scienze naturali degli ultimi tre secoli, con la biologia evoluzionistica in testa. Sono la scala dei tempi enormemente dilatata e la prospettiva amplissima che si è così dischiusa che dovrebbero farci riflettere e cambiare punto di vista, senza per questo doverci sentire sminuiti o mortificati. Il complesso di tali formidabili difficoltà psicologiche ha alimentato negli anni tutta una serie di critiche non scientifiche alla teoria dell'evoluzione. Questo tipo di critiche si è infittito negli ultimi anni. È andato infatti prendendo corpo negli Stati Uniti un movimento di opinione tendente a screditare la ricostruzione evoluzionistica degli eventi che hanno portato alla flora e alla fauna attuali e infine all'uomo, a favore di una lettura letterale delle Sacre scritture. Tale atteggiamento e il corrispondente movimento hanno preso il nome di creazionismo. Nata in seno alle chiese protestanti statunitensi, questa espressione di rifiuto della visione evoluzionistica si è successivamente estesa a molti gruppi più o meno insofferenti nei riguardi di una visione scientifica della realtà e della sua storia. L'avversione per la concezione evolutiva della vita a favore di una diretta creazione divina ha incontrato i favori di molte persone che preferiscono credere a una rapida successione di eventi miracolosi piuttosto che a una precisa ed elaborata ricostruzione storica, di natura biologica, ma anche astronomica, meteorologica e geologica.

In un secondo momento una certa frazione degli avversari del darwinismo si è associata ad altri per dar vita a una nuova versione del movimento di opposizione alla spiegazione scientifica neodarwiniana. La loro posizione ha preso il nome di intelligent design, come dire progetto intelligente o intelligibile, ideato e realizzato da un'entità sovramateriale. Secondo i sostenitori di questo nuovo movimento, l'evoluzione non può essere il prodotto delle forze naturali della teoria neodarwiniana, ma deve avere dietro di sé una sorta di progetto che sia l'opera di una mente

superiore, capace appunto di un progetto, che non è necessariamente il Dio delle Sacre scritture.

Se il creazionismo è, infatti, esplicito per quanto concerne la sua proposta alternativa, i sostenitori del progetto intelligente fanno riferimento a un'ipotetica spiegazione 'diversa', facendo leva sulla difficoltà psicologica di ciascuno di noi nell'accettare in pieno la visione evoluzionistica e risuscitando considerazioni e argomentazioni che sono in circolazione dai tempi di Darwin, se non da prima ancora. Non è possibile, dicono costoro, che tutta la perfezione degli esseri viventi sia il frutto di una serie di eventi casuali, risultato a loro volta di spinte e contropunte ugualmente cieche e prive di un programma, se non di una vera e propria regia. Non dicono per quali motivi non sia possibile, ma si limitano a fare appello alla nostra difficoltà ad accettare una spiegazione così parsimoniosa come quella neodarwiniana. I sostenitori del progetto intelligente hanno affermato anche che esisterebbero argomenti 'scientifici' per smontare l'apparato concettuale del neodarwinismo. Si è fatto così l'inventario di tutte le più piccole 'crepe' concettuali nell'edificio della teoria evolutiva e si è tentato di allargarle fino a mettere a repentaglio l'intera costruzione e a minarne la credibilità, nel quadro di una logica fondamentalista secondo la quale, se qualcosa non è perfetto, allora è tutto sbagliato. La maggior parte delle critiche riguarda i grandi cambiamenti evolutivi e l'introduzione delle innovazioni rilevanti, argomenti questi che potevano avere una presa nel passato, ma che, come abbiamo visto, hanno ricevuto negli ultimi decenni risposte più che soddisfacenti.

Qualche punto debole del resto esiste ancora oggi nella teoria darwiniana, dal momento che si tratta di una teoria scientifica. Proprio perché non spiega tutto, ed è anzi alla continua ricerca di nuovi dettagli e di nuovi approfondimenti, la teoria neodarwiniana dell'evoluzione biologica mostra di essere una grande teoria scientifica, la quale non ha mai goduto di tanta salute come oggi e risulta in continua crescita, soprattutto in seguito alla determinazione della sequenza del DNA dei genomi di un numero sempre maggiore di specie viventi, inclusa la nostra.

Darwinismo sociale

Enciclopedia delle scienze sociali (1992)

di **Tiziano Bonazzi**

Darwinismo sociale

Sommario: 1. Introduzione. 2. Le componenti fondamentali dell'approccio socialdarwinista. 3. Il darwinismo sociale in Gran Bretagna. 4. Il darwinismo sociale negli Stati Uniti. 5. Il darwinismo sociale nell'Europa continentale. 6. Socialdarwinismo e socialismo. 7. Conclusioni. □ Bibliografia.

1. Introduzione

La locuzione 'darwinismo sociale' apparve negli anni ottanta dell'Ottocento per indicare l'applicazione dell'evoluzionismo allo studio delle società umane. La locuzione non acquistò mai, però, contenuti precisi e ai primi del Novecento venne resa obsoleta da trasformazioni culturali quali la reazione antipositivista (v. Hughes, 1958) e la nascita dell'antropologia funzionalista, nonché dalla riscoperta delle teorie biologiche di Gregor Mendel. Rimase, tuttavia, nell'uso corrente con significato polemico in rapporto a una varietà di teorie imperialiste e razziste a base evoluzionistica, nonché all'eugenetica.

Richard Hofstadter la rese popolare in ambito storiografico nel 1944, facendone il pilastro dell'ideologia individualista conservatrice americana di fine Ottocento, e nel 1958 Gertrude Himmelfarb osservava che il socialdarwinismo, come fenomeno euroamericano, era servito a sostenere sia individualismo e antistatalismo che nazionalismo e imperialismo negli anni a cavallo fra i due secoli.

La storiografia più recente è divenuta però cauta circa l'effettiva influenza del socialdarwinismo conservatore, le reali idee di molti autori considerati socialdarwinisti e le implicazioni del darwinismo per il pensiero sociale, implicazioni che Robert Bannister (v., 1979), Linda Clark (v., 1984), Frank Hankins (v., 1931), Greta Jones (v., 1980) hanno individuato in ambiti assai lontani fra loro e in pensatori socialisti, pacifisti o sostenitori di forme di solidarietà sociale; tanto che per Bannister il socialdarwinismo fu un 'mito' polemico usato soprattutto da autori riformisti per attaccare varie forme di conservatorismo. Il termine è parso ad alcuni autori (v. La Vergata, 1982) tanto indeterminato da spingerli a consigliarne l'abbandono.

Tenendo conto di questa disputa storiografica ancora irrisolta non ha gran senso cercare di definire concettualmente il darwinismo sociale, che può considerarsi una variante del naturalismo evoluzionista - quest'ultimo una sorta di 'lingua franca' -, che negli ultimi decenni dell'Ottocento e all'inizio del Novecento penetrò gli ambiti più diversi e le cui ramificazioni è pressoché impossibile seguire. Può, a ogni modo, ritenersi proprio dell'approccio socialdarwinista il tentativo di applicare all'analisi dei fenomeni sociali le idee di lotta per l'esistenza e di selezione naturale, con commistioni con l'organicismo che non possono, però, essere considerate prevalenti.

L'impossibilità di una chiara definizione non impedisce che il socialdarwinismo, per l'uso che ne fecero i contemporanei e per quanto se ne evince a livello storico, costituisca un fenomeno non secondario nella storia del pensiero sociale, soprattutto in rapporto alla necessità culturale e ideologica, che si diede in particolare nel mondo angloamericano, di ricercare la causazione naturale delle istituzioni sociali e di compattare attorno alla nuova sintesi darwiniana le teorie e i concetti delle scienze sociali. Si tratta, pertanto, di individuare le ragioni e il modello di un'operazione che, se si dimostrò un vicolo cieco per lo sviluppo delle scienze sociali, ebbe una notevole rilevanza immediata, e di mettere a nudo un momento essenziale della costruzione dell'identità europea nel secolo della borghesia.

2. Le componenti fondamentali dell'approccio socialdarwinista

La tesi secondo cui l'evoluzionismo darwiniano segnò una svolta decisiva per le scienze sociali, nata sulla scia delle affermazioni di fede darwiniana di tanta parte della cultura europea di fine Ottocento, viene considerata da oltre vent'anni (v. Burrow, 1968) poco più di un mito. L'opera di Darwin, pur nella sua genialità, si inquadra infatti in una complessa temperie culturale, nella quale la creazione di modelli storico-evolutivi nelle scienze sociali avvenne in modo del tutto autonomo - tanto da influenzare lo stesso Darwin di *The descent of man* (1871). L'impostazione socialdarwinista, pertanto, ebbe una matrice intricata in cui, accanto al darwinismo, svolsero una parte di primo piano il 'metodo comparato' dell'antropologia, il lamarckismo e, soprattutto, lo spencerismo. A complicare ulteriormente la scena vi è l'intreccio strettissimo che per tutto il secolo si diede fra discorso scientifico e valori e modelli teorici strutturanti la cultura borghese.

Visto retrospettivamente, l'elemento più rivoluzionario di *The origin of species* (1859) consiste nel fatto che, nella prospettiva della selezione naturale, l'ordine non risulta da una struttura archetipica che la storia realizza, ma da un insieme di leggi che sovrintendono ai meccanismi dell'evoluzione senza guidarla verso una meta precisa. Questa 'proceduralità aperta' è ciò che distingue *The origin* dall'opera di altri scienziati ai quali Darwin deve molto, quali Jean Baptiste Lamarck, il geologo Charles Lyell e il maggiore dei biologi epigenetici, Karl E. von Baer. L'evoluzionismo di *The origin* - le

cui leggi, come notò Charles S. Peirce, sono statistiche e quindi probabilistiche - si contrappone anche ai modi in cui si venivano costituendo le scienze umane, ad esempio con Auguste Comte, la validità positiva della cui tipologia storica si fonda sul fatto che essa realizza potenzialità inerenti all'ordine naturale. È tuttavia innegabile che Darwin non fu del tutto cosciente degli aspetti rivoluzionari della sua teoria, in quanto profondamente partecipe di una cultura per la quale la storicizzazione delle scienze naturali e umane non si dissociava da un'impostazione finalistica che nell'idea di progresso aveva il proprio fulcro.

La feconda ambiguità di *The origin* fra 'casualità' delle variazioni e 'necessità' della sopravvivenza dei più adatti finì così col trasformarsi, nell'approccio socialdarwinista, in legge del progresso evolutivo. Onde chiarire le radici di questa vicenda occorre rivolgersi alla Gran Bretagna, anche se il quadro complessivo è quello della ridefinizione borghese dell'identità europea. Oltre Manica, infatti, nacque - in modo del tutto indipendente, anche se contestuale al darwinismo - l'antropologia evoluzionista che, possiamo ritenere, ha contribuito potentemente alla rifondazione dell'identità liberale una volta esauritasi la spinta dell'utilitarismo, giustificando in modo coerente con le svolte scientifiche intervenute la superiorità del modello individualista e dei valori positivi su cui esso si reggeva. Ciò che in questa sede interessa dell'antropologia evoluzionista è il 'metodo storico-comparato' da essa messo a punto per organizzare, sia spazialmente che temporalmente, la varietà delle esperienze umane. In base a esso si ritiene possibile analizzare le società primitive esistenti per indagare il passato delle società avanzate: la storia mostra infatti un'evoluzione verso forme di civiltà sempre più complesse e razionali, ma l'evoluzione non si svolge allo stesso modo e alla stessa velocità nelle diverse aree a causa della complessità dei fattori in gioco; le società umane esistenti mostrano pertanto contemporaneamente tutti gli stadi dello sviluppo dell'umanità.

Il presente viene, così, assunto come punto di vista privilegiato da cui ricostruire il percorso dell'evoluzione, servendosi anche di lontani postulati organicistici per i quali le istituzioni evolvono sviluppando potenzialità intrinseche. Sir Henry Maine, il cui *Ancient law* è del 1861, riassume quanto si è venuti dicendo. Egli, infatti, applicando il metodo storico-comparato alle istituzioni giuridiche del mondo ariano, formulò la legge secondo cui il progresso umano è consistito nel passaggio dallo status al contratto. Un'evoluzione in cui si contrappongono due tipi ideali, quello comunitario, fondato sull'appartenenza a un ceto, e quello individualista. Con ciò, al di là delle sue cautele sulla felice fortuità del passaggio da un tipo all'altro, egli propose una scala di valori fondata sulla superiorità della libera scelta individuale e, quindi, della civiltà inglese ed europea, capace di fondare l'ordine sociale sul principio della morale razionale del singolo che si impegna individualmente nel contratto. Maine e gli altri fondatori dell'antropologia, John Lubbock, John McLennan, Edward B. Tylor e, negli Stati Uniti, Lewis Morgan, intesero studiare la vita sociale come una branca della scienza naturale, elaborando metodi empirici di analisi applicabili sia all'uomo che alla natura. Su questa strada, spinto dalla logica interna della sua opera e dall'influenza degli antropologi, si mosse anche Darwin, quando, con *The descent of man*, completò la sua ipotesi naturalistica inserendo l'uomo nel contesto dell'evoluzione e negandogli una posizione distinta in natura. Egli diede, in questo modo, fondamento al convergere di scienze biologiche e sociali; ma, paradossalmente, indebolì l'impostazione non finalistica e non antropocentrica di *The origin*.

Inconsciamente, infatti, Darwin prese a metro di paragone il modello dell'individuo liberale, come facevano gli antropologi, ricostruendo all'indietro nella vita animale le origini delle facoltà complesse che di tale individuo erano proprie. Come conseguenza creò una scala dell'evoluzione dei comportamenti razionali che suggeriva un forte parallelo fra il rapporto animali-uomo e quello società primitive-società avanzate. La sua opera complessiva e quella dei fondatori dell'antropologia ebbero pertanto un contenuto ideologico forte, essenziale alla ridefinizione dei valori liberali. Tutte rimasero, però, coerentemente limitate ad ambiti disciplinari precisi. Chi si propose come teorico dell'identità borghese, attraverso il compattamento di scienze fisiche, naturali e umane in un quadro

evolutivo, fu invece Herbert Spencer, il cui evoluzionismo precede quello di Darwin e che fu in grado di inglobarlo nel sistema della 'filosofia sintetica'.

Autore oggi secondario, Spencer ebbe un'influenza enorme sulla cultura dell'Ottocento e con più di una ragione è stato indicato come il vero padre del darwinismo sociale. Anch'egli, al pari degli antropologi, prese le mosse dall'insoddisfazione nei confronti dell'utilitarismo, la cui ipotesi di una natura umana immutabile portava a postulare un'unica possibile soluzione ai problemi del bene e dell'utile, che la storia al contrario smentiva. Spencer trovò la soluzione nella teoria di un'evoluzione del sentimento morale, inserita in una metafisica naturalistica che faceva dell'evoluzione una legge cosmica. Al di là di suggestioni idealistiche, egli fondò il suo sistema su tre teorie scientifiche: il principio di conservazione dell'energia, formulato in termini generali da Hermann von Helmholtz, che gli fornì il modello di un universo dinamico in cui la continua trasformazione di materia in energia crea equilibri momentanei sempre rinnovati; la biologia di von Baer, il cui schema di sviluppo da forme di vita semplici e omogenee a forme complesse e differenziate gli indicò la direzione della dinamica universale; il lamarckismo, infine, che, con la teoria della trasmissione ereditaria dei tratti acquisiti, gli mostrò i meccanismi dell'evoluzione nel mondo animale.

Un evoluzionismo, quindi, fondato sul processo cosmico del continuo passaggio dall'omogeneo all'eterogeneo, che ricomprendeva necessariamente l'uomo, spiegandone la storia nei termini di un necessario progresso verso la perfezione, definita come razionalità efficiente dei singoli nel coprire ruoli sociali vieppiù differenziati. Un principio in cui era evidente l'influenza delle teorie economiche sulla divisione del lavoro filtrate attraverso i principî dell'etica protestante. Questo processo, pur benefico e necessario, non appariva a Spencer senza ostacoli e traumi, per la presenza della lotta per l'esistenza che gli scienziati, a partire da Lyell, ritenevano una legge di natura, pur senza darle un significato evolutivo. Egli, di conseguenza, fin da *Social statics* (1850), sostenne che la moderna società industriale è più benefica verso i suoi membri delle antiche, autoritarie e meno evolute società militari, e che i suoi complessi meccanismi di spontanea collaborazione fra i singoli non possono essere ostacolati. Ciò implicava una radicale difesa del *laissez faire*, forma tipica del contemporaneo stadio storico, e la denuncia degli interventi pubblici diretti a salvare dall'estinzione gli individui incapaci dell'autodisciplina necessaria a sopravvivere.

L'onnicomprendività dell'evoluzionismo spenceriano e il suo procedere per via analogica, sfruttando le irrisolte ambiguità che lo percorrono, gli consentirono di inglobare anche il darwinismo, facendone un supporto ulteriore alle proprie tesi. I complessi modi in cui ciò avvenne, attraverso una parziale accettazione della selezione naturale nella struttura lamarckiana dei *Principles of biology* (1867), non interessano in questa sede. Qui importa che il darwinismo con Spencer si trasformò da teoria probabilistica della mutazione in tassello di una metafisica naturalistica finalisticamente orientata a interpretare la storia umana. Il meccanismo della selezione naturale, ribattezzata da Spencer "sopravvivenza del più adatto" (*survival of the fittest*), divenne così un principio con cui spiegare la causazione naturalistica delle istituzioni e individuarne il necessario percorso. Un adattamento della concezione di Darwin a quella di Spencer in cui è già del tutto delineato il modello del darwinismo sociale.

3. Il darwinismo sociale in Gran Bretagna

Integrazione instabile di filosofia spenceriana, interazionismo ambientale lamarckiano, antropologia e darwinismo, il darwinismo sociale potrebbe dirsi consistere all'origine in un tentativo di rifondazione del sapere sociale allo scopo di dare una base naturalistica alla filosofia politica liberale. Le sue connotazioni di partenza non sono necessariamente conservatrici e corrispondono ai fini antiaristocratici e di secolarizzazione propri dell'ideologia progressista borghese. Non per nulla esso sorse ed ebbe un ruolo dominante in Gran Bretagna e negli Stati Uniti, dove l'individualismo liberale

aveva più salde radici. Come ha dimostrato Greta Jones, l'impalcatura intellettuale del darwinismo sociale venne costruita, oltre che da Spencer, il quale muoveva da posizioni radicali e libertarie, dai liberali inglesi, quel party of progress che continuava le battaglie della prima metà del secolo per la liberalizzazione e la secolarizzazione della società. Ai loro occhi il darwinismo costituiva una filosofia progressista perché forniva gli strumenti per collegare l'origine delle facoltà sociali e morali a un'interazione naturale fra i sensi e l'ambiente, impostando, inoltre, un'interpretazione evolutiva che premiava lo sviluppo di comportamenti razionali.

Nel 1872 Walter Bagehot, uno dei più eminenti intellettuali vittoriani, pubblicò con il titolo *Physics and politics* una serie di saggi in cui delineava lo sviluppo della società e dello Stato combinando sapientemente Darwin, Maine e Lamarck. Assunta la selezione naturale come principio guida e data per scontata l'analogia fra variazioni biologiche e innovazioni socioculturali, Bagehot vide nella capacità di produrre queste ultime la via che ha condotto al passaggio da società dispotiche basate sulla forza a società come quella romana, fondata sul diritto, fino al *government by discussion* inglese, culmine evolutivo della libertà e della ragione. A suo avviso, però, l'evoluzione non è stata un processo intenzionale, perché le innovazioni, spesso prodotto della cosciente creatività dei singoli, vengono integrate nella società attraverso un inconscio processo di imitazione sociale.

In questo modo egli forgiò uno strumento di analisi che gli consentì di concepire naturalisticamente sia il delicato equilibrio liberale tra individuo e società, sia la spontaneità della coesione sociale. Fondando quest'ultima su sentimenti inconsci e sulla loro conseguenza psicologica collettiva - il carattere nazionale - egli intese anche risolvere un problema classico del pensiero sociale inglese, quello del rapporto fra interesse individuale e morale pubblica, dimostrando che la selezione naturale nell'uomo è compatibile con comportamenti non egoistici e che l'evoluzionismo può dar vita a una morale secolarizzata. La questione era tanto importante che a essa si applicò lo stesso Darwin, il quale, in *The descent of man*, si servì della psicologia associazionista per individuare le cause naturali dell'altruismo nel valore di rinforzo che comportamenti di questo tipo assumono già nella vita sociale degli animali.

Un ulteriore svolgimento delle posizioni di Bagehot e Darwin può essere considerata *The science of ethics* (1882) di Leslie Stephen, opera nella quale l'autore individuava la molla dell'evoluzione umana nella morale, forza integratrice della comunità. Quest'ultima, che ha raggiunto il suo più alto livello evolutivo nella razza - concetto di matrice più culturale che biologica in Stephen -, è un "tessuto vivente" le cui cellule sono gli individui e che è tenuto assieme da catene di istituzioni e di valori trasmessi dalla famiglia. Sotto la pressione della lotta fra i gruppi, la morale si razionalizza e consente la crescita della libertà individuale. In questo modo si è giunti al sistema costituzionale britannico e Stephen prevede che l'umanità, rendendosi conto di dover lottare unita per la propria sopravvivenza, finirà con l'abolire le guerre.

Durante gli anni ottanta, con l'acuirsi dello scontro sociale in tutta l'Europa e con l'ondata nazionalista che accompagnò la competizione coloniale fra le maggiori potenze, il socialdarwinismo liberale si dimostrò incapace di adeguare il proprio metodo alla nuova realtà. Spencer, convinto che socialismo e imperialismo stessero facendo regredire l'Inghilterra allo stadio militare, in *The man versus the State* (1884) e in opere successive difese quasi istericamente un individualismo assoluto, onde evitare la paralisi del meccanismo progressista della selezione naturale; ma ottenne il solo risultato di divenire uno dei simboli della crisi del liberalismo classico e di dar vita allo stereotipo del socialdarwinismo conservatore.

Nel frattempo la teoria del "plasma germinale" del biologo tedesco August Weismann, secondo cui il materiale ereditario passa di generazione in generazione senza alcun rapporto con l'ambiente, diede un colpo gravissimo al lamarckismo sempre affiorante nei socialdarwinisti liberali e contribuì a rilanciare il dibattito in due direzioni opposte. Colpendo indirettamente l'idea naturalista della continuità fra evoluzione animale e umana, essa rilanciò la tesi di Alfred A. Wallace (a cui si deve con

Darwin la scoperta dell'evoluzione) secondo cui esiste una discontinuità fra le due, dal momento che quella umana ha carattere 'spirituale' o 'culturale'. Su queste basi ci si avviò in una direzione che finì col confluire nell'evoluzionismo spiritualista.

Nel 1893 Thomas H. Huxley in *Evolution and ethics* sostenne che l'umanità, con l'esclusione dei suoi primissimi stadi, si è sviluppata attraverso la crescita di sentimenti razionali di solidarietà, in una infinita lotta dell'uomo contro la natura che non ha una precisa tendenza di progresso. L'anno successivo Benjamin Kidd, con *Social evolution*, capovolse la tesi di Huxley, facendo dell'evoluzione umana una lotta contro la ragione che, nel suo egoismo utilitarista, distruggerebbe la società. Spinto dal suo istinto sociale, l'uomo si affida a un elemento "ultrarazionale", la religione, che difende la sua socialità e le sue capacità evolutive. Nell'opera di Kidd, che nega i capisaldi della centralità della competizione individuale e dello sviluppo della razionalità nell'evoluzione, può scorgersi la dissoluzione del tentativo liberale di dotarsi di un'ideologia naturalista. Il liberalismo evoluzionista inglese poté uscire dalla propria crisi solo muovendo, attraverso l'idealismo di Thomas H. Green, verso l'evoluzionismo spiritualista di Leonard T. Hobhouse, il cui *new liberalism*, matrice del riformismo inglese del Novecento, interpreta l'intero processo evolutivo come sviluppo della 'mente' nella storia (*Development and purpose*, 1913; *Mind in evolution*, 1901).

Non è però a personaggi pur significativi come Hobhouse che ci si deve riferire trattando di socialdarwinismo, perché in essi il naturalismo è ormai stemperato al punto da perdere consistenza; bensì alle teorie che costituiscono l'altra interpretazione delle tesi di Weismann sull'ereditarietà, quella che, nel clima dei dibattiti di fine secolo sull'irrazionalismo e sull'imperialismo, portò alla ribalta i temi dell'istinto e della razza. In quest'ottica occorre guardare all'eugenetica, che Francis Galton creò per individuare, con strumenti statistici e antropometrici, in quali gruppi sociali si trovino le caratteristiche socialmente desiderabili e per incoraggiare, con l'intervento dello Stato, tali gruppi a riprodursi il più possibile per migliorare la struttura genetica della razza (*Hereditary genius*, 1869; *Natural inheritance*, 1889).

Sebbene si proponesse alcuni fini propri del movimento liberale, come la lotta all'aristocrazia - i cui privilegi considerava 'disgenici' -, l'eugenetica si fondava su premesse intimamente illiberali. Ciò non tanto per l'accettazione dell'intervento pubblico o per l'arbitrarietà dei criteri di valore assunti, quanto perché negava la rilevanza dei fattori culturali e dell'attività cosciente dei singoli, legava l'evoluzione alla volontà programmatrice di gruppi sociali autodichiaratisi geneticamente adatti e tendeva a chiudere l'individuo in un destino ereditario senza scampo. Galton, sebbene le sue teorie mostrino il piano inclinato su cui il fallimento del socialdarwinismo liberale aveva posto l'avventura del naturalismo evoluzionista, era un positivista che fondava l'evoluzione su comportamenti e valori razionali che intendeva promuovere favorendo la riproduzione di chi geneticamente li possedeva. L'eugenetica non è, pertanto, assimilabile a buona parte delle teorie istintuali a essa contemporanee, nelle quali la predisposizione naturale a determinati tipi di comportamento è legata al continuo riemergere di istinti primitivi che minacciano la civiltà, dando luogo a una lotta fra natura e cultura. È questo che afferma, ad esempio, Wilfred Trotter in *Instincts of the herd in peace and war* (1916), sostenendo che l'istinto del branco - dipinto in modo simile alla 'folla' di Gustave Le Bon - tende costantemente a sopraffare l'individuo emancipato. Sebbene non mancassero tesi, come quella dello psicologo William McDougall (*Body and mind*, 1911), che davano spazio alla forza dell'intelligenza, capace di modificare l'istinto, le teorie istintuali fornirono soprattutto materiale per una visione pessimistica della 'natura' umana - termine quanto mai lontano dallo spirito darwiniano - e per un'interpretazione gerarchica della società e dei rapporti fra le società umane.

Il razzismo implicito nelle teorie istintuali emergeva già in Stephen, il cui liberalismo era condizionato dalla nozione del ritardo evolutivo della razza negra; ma il suo ragionamento aveva ancora basi razionali e positive. A fine secolo lo stereotipo dell'inferiorità dei Negri venne slegandosi dal presupposto di un ritardo in qualche modo colmabile in tempi storici, per divenire un'apologia

dell'inferiorità della 'natura' dei Negri, istintivi e perciò irrazionali. In questo può vedersi un mutamento della stessa nozione di istinto - in parte attribuibile al clima creato dalla filosofia di Henri Bergson -, non più visto come predisposizione a dati tipi di comportamento legata al meccanismo evolutivo, ma come forza ultrarazionale o irrazionale che, pur necessaria a fondare la coesione di gruppo, impedisce, ove non intervengano mutazioni genetiche del tipo di quelle intervenute nella razza bianca, lo sviluppo di una razionalità cosciente.

Su questa base il razzismo si collegò alla teorizzazione dell'imperialismo, come nel caso dell'antropologo Alfred C. Haddon, il cui *The study of man* (1898) collega l'osservazione sul campo alle teorie istintuali ed eugenetiche, per concludere che vi è una connessione diretta fra struttura fisica delle razze e cultura, e che fra le razze e le nazioni si istituisce una gerarchia naturale di comando legata alle rispettive caratteristiche psicofisiche. La parabola dal socialdarwinismo liberale a quello imperialista e razzista si svolse in parallelo alla crisi del liberalismo classico e al polarizzarsi della lotta politica inglese, che portò da un lato alla nascita del Partito Laburista e dall'altro a un conservatorismo che tradusse la diffidenza liberale verso la democrazia in una reazione spaventata davanti all'avanzare delle masse, nemiche della civiltà e manipolabili in vista della sua distruzione perché geneticamente regressive. Con queste teorie il naturalismo evoluzionista veniva a risolversi in una geremiade sulla decadenza della società occidentale.

4. Il darwinismo sociale negli Stati Uniti

Negli Stati Uniti l'applicazione dell'evoluzionismo alle teorie sociali seguì una scansione storica simile a quella inglese; ma ebbe toni tanto conflittuali da farne la nazione ove lo stereotipo conservatore del socialdarwinismo raggiunse la maggior diffusione. Dagli anni sessanta ai primi anni ottanta del secolo scorso il darwinismo, il cui implicito materialismo scardinava i presupposti della cultura intensamente cristiana d'oltreatlantico, parve il corrispondente intellettuale delle forze apparentemente caotiche che stavano trasformando gli Stati Uniti in potenza industriale sconvolgendone la società.

Tuttavia la profonda fede americana nel progresso e la tradizionale alleanza fra protestantesimo e baconianesimo consentirono di recepire il darwinismo, ma solo dopo averlo 'tradotto' nei termini di un processo teleologico leggibile in chiave religiosa. L'operazione, iniziata dal principale teologo presbiteriano, James McCosh (*Christianity and positivism*, 1871), che accettò l'evoluzionismo, anche se soltanto per il mondo animale, venne portata a termine dal predicatore Henry Ward Beecher, il cui *Evolution and theology* (1883) interpretò la redenzione come evoluzione dell'uomo dallo stato animale allo stato spirituale, obliterando in pratica la nozione di peccato originale.

L'assimilazione dell'evoluzionismo avvenne, però, soprattutto attraverso lo spencerismo, in quanto la 'filosofia sintetica' era più facilmente riconducibile a una visione cristiana, o almeno teistica, e il lamarckismo di Spencer veniva visto con favore da una cultura che sull'interazione con la natura fondava la propria morale individualistica di autenticità e di duro lavoro. Edward L. Youmans, fondatore nel 1872 di "*Popular science monthly*", e suo fratello William furono i principali portavoce dello spencerismo, con cui intendevano costruire una morale scientifica in grado di mettere ordine nel caos che industrializzazione, urbanizzazione e immigrazione provocavano nel tessuto sociale. Al pari dei liberali inglesi, anche se in un contesto assai diverso, essi interpretavano la lotta per l'esistenza in termini morali più che economici, in ciò affiancati dal popolarissimo John Fiske, il cui spiritualismo indica la svolta che la cultura americana impresso al positivismo.

In *Outlines of cosmic philosophy* (1874) egli introdusse l'idea di un Dio immanente nelle operazioni della natura e negò, con Wallace, l'applicabilità della selezione naturale all'uomo, il meccanismo della cui evoluzione scorse nella sua capacità di trasmettere cultura ai figli. L'assimilazione dell'evoluzionismo all'ideologia americana del progresso, pur potendosi ritenere un fatto compiuto a

partire dagli anni ottanta, si scontrò con i problemi dell'individualismo liberale in modo ancor più netto di quanto non avvenne in Inghilterra. L'ideologia dominante, che legava indissolubilmente individualismo e democrazia, parve infatti sfaldarsi negli ultimi decenni dell'Ottocento, di fronte al prepotente crescere di gruppi economici il cui potere sembrava negarli entrambi, all'alterazione dei ruoli sociali e all'immigrazione di massa da paesi di cultura assai diversa da quella anglosassone. Un capitalista eterodosso come il magnate dell'acciaio Andrew Carnegie, preoccupato per le conseguenze sulla democrazia della sfrenata lotta in campo economico, volle combinare, in *The gospel of wealth* (1889), spencerismo e ideale cristiano del 'servizio' al fine di dare un ruolo socialmente positivo ai grandi industriali; ma il suo tentativo non ebbe seguito.

La critica sociale identificò, infatti, individualismo e darwinismo e, pur mantenendosi nell'alveo dell'evoluzionismo, attaccò l'applicazione della selezione naturale alla società umana e, in particolare, l'autore divenuto simbolo del socialdarwinismo conservatore, William Graham Sumner. Sumner era, in realtà, un pensatore in buona parte autonomo da Spencer e Darwin. Rigido positivista, malthusiano, egli intese indagare le leggi scientifiche dell'evoluzione al fine di comprendere gli sconvolgimenti in corso in una prospettiva universale. Il suo contributo alla teoria sociale dell'evoluzione consistette nel distinguere la 'lotta per l'esistenza' che, in termini malthusiani, la razza umana combatte contro la natura, dalla 'concorrenza' fra gli uomini, che è un fatto sociale.

In *What social classes owe to each other* (1883) egli ne dedusse che la prima è una lotta socializzante, nella quale i gruppi sono spinti a rafforzare la propria coesione interna, la seconda, invece, nasce dal fatto che molti individui non posseggono le virtù del sacrificio e dell'autodisciplina necessarie a sopravvivere utilmente e debbono pertanto scomparire. L'*antagonistic cooperation* su cui, a suo parere, si fonda la società lo portò su quelle posizioni di *laissez faire* e di assoluto antistatalismo che spinse i riformatori a costruire su di lui la categoria polemica del socialdarwinismo; ma gli consentì anche di studiare i 'costumi' elaborati dai gruppi per mantenere la coesione sociale. Da ciò nacque il suo capolavoro, *Folkways* (1906), che lo pone fra i pionieri della sociologia novecentesca. Quest'opera giunse, però, quando si erano ormai consolidati sia la sua fama di conservatore, sia il suo pessimismo circa la democrazia, legato al sorgere dell'imperialismo e al declino dei 'virtuosi' cittadini della classe media di fronte all'incalzare dei grandi capitalisti.

Gli attacchi a Sumner e a quanti vedevano l'evoluzione umana come il prodotto della sopravvivenza del più adatto nel mercato provennero dai riformatori utopisti, quali Henry George e Edward Bellamy, dai teologi progressisti del *Social gospel*, come Washington Gladden, e dagli scienziati sociali che, negli Stati Uniti, fecero la loro comparsa durante gli anni ottanta e novanta. Tutti definirono il darwinismo individualista una teoria materialista e fatalista che sottoponeva l'uomo alla regola della vittoria del più forte e negava il solidarismo che essi consideravano necessario a superare il caos sociale. Ciò nonostante rimasero evoluzionisti, anche se cercarono di spingere la teoria evoluzionista verso approdi cristiani servendosi di Wallace e di St. George J. Mivart. Fra tutti spicca Lester Frank Ward, padre della sociologia americana, che respinse il biologismo del *survival of the fittest* a favore di un approccio psicologico basato su fondamenti neolamarckiani.

In *Dynamic sociology* (1883), *Pure sociology* (1903), *Applied sociology* (1906) egli distinse nettamente fra la dispendiosa, lenta e conflittuale evoluzione genetica che si dà in natura e quella 'telica', cosciente ed efficiente propria dell'uomo. Sebbene quest'ultima non possa fare a meno del conflitto e della selezione fra individui e razze - un punto su cui Ward segue i sociologi austriaci Gumpłowicz e Ratzenhofer -, il processo telico sostituisce a poco a poco quello genetico e ciò porta a una crescita della solidarietà che, come dimostra il sorgere di servizi pubblici e di un sistema di istruzione pubblica, punta verso una sociocrazia razionale ed efficiente che costituisce il futuro prossimo dell'umanità. Accanto a lui gli economisti della scuola storica, come Richard T. Ely, e gli altri maggiori esponenti della nascente sociologia, da Edward A. Ross ad Albion Small, si servirono di un'impostazione evoluzionistica per approdare all'idea che l'evoluzionismo liberale, che restava il loro

punto di riferimento, per non cadere nella barbarie del dominio del più forte o nella lotta di classe deve servirsi di 'meccanismi artificiali', cioè di istituzioni razionali affidate a esperti capaci di organizzare in modo efficiente i singoli comparti della vita sociale.

Con teorie di questo genere un'importante corrente dell'evoluzionismo americano superò l'impasse in cui vennero a trovarsi i darwinisti liberali inglesi, i quali, per aver voluto rimanere tecnicamente all'interno dei principî dell'evoluzionismo biologico, non riuscirono a trovare risposte alla svolta provocata dal conflitto di classe, che aveva dato carattere eversivo alla concorrenza economico-sociale fra gli individui postulata come fonte di ordine dal liberalismo classico. Meno rigorosi, gli evoluzionisti d'oltreatlantico si rivelarono più creativi e svilupparono teorie sociali che, abbandonando gradualmente il naturalismo biologico a favore di approcci psicosociologici, si dimostrarono in grado di misurarsi con le trasformazioni in corso e con gli aspetti potenzialmente eversivi della lotta politica, ideando riforme tecnocratiche e solidaristiche che divennero tipiche del liberalism americano.

A questo proposito è senza dubbio utile ricordare che da radici evoluzioniste uscì anche la filosofia pragmatista; così come non si può dimenticare il più originale economista americano del periodo, Thorstein Veblen, il cui contributo al superamento dell'economia classica in direzione di un approccio istituzionale (*The theory of the leisure class*, 1899) nacque da un'analisi, di ispirazione darwiniana, del susseguirsi storico delle istituzioni economiche, determinate da interessi economici anch'essi da storicizzare in base ai principî della selezione naturale.

Quanto detto finora non significa che negli Stati Uniti, così come in Inghilterra, non ci sia stato fra i due secoli un darwinismo sociale razzista e imperialista. Oltreatlantico la tematica evoluzionistica della gerarchizzazione delle razze e delle culture - denunciata da McCosh - assunse aspetti di drammatica attualità a causa dell'immigrazione e del problema negro. La prima spinse i maggiori fra i sociologi, come Ward e Ross, a teorizzare l'organizzazione efficiente della società anche per impedire la sovversione della cultura americana da parte di immigrati culturalmente o razzialmente inferiori. Il secondo, negli anni in cui si risolveva il problema politico dei rapporti fra Bianchi e Negri con la segregazione razziale, diede vita a due correnti di pensiero evoluzionista.

Una, dai toni neolamarckiani, vedeva la possibilità di una rapida evoluzione per i Negri attraverso l'educazione (Charles A. Ellwood, *Sociology and modern social problems*, 1910). L'altra, della biologia neodarwiniana, la negava sostenendo, con Frederick L. Hoffman (*Trends and tendencies of the American negro*, 1896) e William Smith (*The color line*, 1905), che ogni forma di aiuto economico o politico ai Negri andava contro i loro stessi interessi evolutivi, che, in nome della selezione naturale, consistevano nella progressiva eliminazione di tutti gli individui di razza negra psichicamente inadatti.

Negli ultimi due decenni del secolo il nazionalismo statunitense, costruito attorno all'idea del 'destino manifesto' degli Americani di portare a perfezione la democrazia, secondo la volontà divina, prese a nutrirsi di idee legate alla missione civilizzatrice degli anglosassoni. In questa direzione mosse Fiske, che notava come fossero stati i popoli di lingua inglese a creare lo stadio evolutivo più avanzato, quello della società industriale. Nel 1885 gli fece eco il pastore Josiah Strong che, con *Our country*, intendeva sostenere lo sforzo missionario protestante nel mondo per giungere a una federazione di popoli guidati da quelli di cultura inglese. Simili tesi costituiscono l'humus dello specifico imperialismo americano, in cui i motivi economici si sommano alla volontà di democratizzare secondo il modello statunitense i popoli meno avanzati.

Un humus che sottende i temi del dibattito sull'annessione o meno delle colonie spagnole conquistate con la guerra del 1898 e che si ritrova negli scritti dei teorici della nascente potenza navale americana, Stephen B. Luce e Alfred T. Mahan. Con *The influence of sea power upon history, 1660-1783* (1890) di Mahan siamo, però, ai limiti estremi in cui il socialdarwinismo si stempera in un linguaggio evoluzionista che fa semplicemente da supporto a un approccio politico originale, quello geopolitico:

a riprova di quanto detto sulla diffusione di un paradigma culturale che con il pur sfuggente metodo socialdarwinista non è affatto identificabile.

5. Il darwinismo sociale nell'Europa continentale

L'evoluzionismo divenne una 'lingua franca' anche nell'Europa continentale. Qui, però, interagì con tradizioni politiche e culturali assai diverse da quelle angloamericane, per cui, sebbene in Inghilterra e negli Stati Uniti venissero spesso definiti come 'socialdarwinisti' il nazionalismo e l'espansionismo tedeschi, risulta difficile parlare di un coerente darwinismo sociale, anche nei termini generali in cui se ne è trattato finora. La Francia fu senza dubbio la nazione che, per la sua tradizione positivista, si appropriò con maggiore efficacia del darwinismo, che assunse un ruolo rilevante nell'ideologia repubblicana della III Repubblica. Si trattò di una recezione che, per quanto ufficializzata dalle direttive del Ministero della Pubblica Istruzione per l'insegnamento scientifico e sociale, non fece del darwinismo lo strumento concettuale di un tentativo di rinnovata analisi teorica, come avvenne per i liberali inglesi, ma lo usò all'interno di teorie già costituite. La profonda tensione fra i termini *liberté* e *fraternité*, propria del repubblicanesimo e che questo risolse esaltando il secondo attraverso il nazionalismo e mantenendo il primo in campo economico, in un contesto di secolarizzazione della società e di statalismo burocratico, si rifletté in un uso dell'evoluzionismo in cui la solidarietà acquistò preminenza sul conflitto interindividuale.

Così Clémence-Auguste Royer, la prima traduttrice di Darwin (1862), accettò l'evoluzionismo ai fini di una forte polemica antireligiosa e per sostenere il *laissez faire*, ma nelle opere successive, fino a *Le bien et la loi morale* (1881), diede sempre maggior spazio alla subordinazione degli interessi individuali a quelli collettivi e alla solidarietà nazionale, necessaria alla Francia nella competizione con gli altri Stati. Questa posizione, intesa a combattere sia la destra che la sinistra, si ritrova negli scritti di uomini politici come Clémenceau e Jules Ferry e venne tradotta in termini darwiniani e spenceriani da pubblicisti quali Alfred Fouillée e Ferdinand-Camille Dreyfus. Un ancor più forte accento sugli esiti solidaristici dell'evoluzione si trova fra i repubblicani radicali, il cui principale esponente, Léon Bourgeois, proclamò in *Solidarité* (1896) che l'"unione", non la lotta per la vita, era il principio sociale evolutivamente adatto al mondo contemporaneo.

La compenetrazione tra idee darwiniane e spenceriane e ideali repubblicani, nonché la posizione ufficiale dell'evoluzionismo nella cultura dominante di fine secolo non devono far dimenticare che è al di fuori dei circoli repubblicani che troviamo i tre autori ai quali i contemporanei attribuirono l'appellativo di 'darwinisti sociali'. Il sociologo cattolico Edmond Demolins, in *À quoi tient la supériorité des Anglo-Saxons?* (1897), assunse il punto di vista della selezione naturale per invitare i Francesi ad abbandonare il tradizionalismo e accettare in politica, come in economia e nell'educazione, il vigile individualismo anglosassone al fine di modificare il loro carattere nazionale e divenire più competitivi. Gustave Le Bon non accettò l'approccio culturale di Demolins e seguì la via di un rigido determinismo biologico che lo portò a sostenere l'inevitabilità del conflitto nella storia umana.

Egli, quindi, non solo accettò l'antistatalismo in nome della sopravvivenza del più adatto, ma, in *Les premières civilisations* (1889), sostenne contro Spencer che la guerra è evolutivamente necessaria e in *Lois psychologiques de l'évolution des peuples* (1894) si rifece ancora al determinismo biologico per stabilire, contro i teorici dell'interazionismo ambientale, la superiorità genetica della razza indoeuropea. Nella sua opera più famosa, *La psychologie des foules* (1895), infine, trattò la decadenza delle civiltà, che si verifica quando, come nelle democrazie di massa, l'individualismo cede il passo alle folle, irresponsabili, manipolabili e pronte ad arrendersi allo Stato. Le Bon segna la svolta verso quel superamento del liberalismo classico che abbiamo visto incidere profondamente anche sul mondo angloamericano.

Nello smarrimento che accompagnò questo fenomeno si diedero commistioni teoriche il cui principale risultato fu l'attacco a ogni forma di democrazia e di eguaglianza. Esempio di tali commistioni fu Georges Vacher de Lapouge, la cui convinzione circa l'ineguaglianza fra gli uomini come conseguenza della selezione naturale lo portò per un certo periodo al socialismo, nella speranza che esso avrebbe rimosso le forme di selezione sociale - religione, economia, guerra - che nelle società moderne impediscono quella naturale. Successivamente, però, con L'Aryen (1899), egli mosse verso un programma eugenetico radicale, destinato a rafforzare i dolicocefali assediati dalle inferiori razze brachicefale. Con le sue "undici leggi dell'antroposociologia" Vacher de Lapouge divenne uno dei principali esponenti del razzismo europeo e sviluppò anche un acceso antisemitismo, individuando negli Ebrei, razza 'artificiale' perché fondata solo sulla cultura, gli unici potenziali avversari del dolicocefalo Homo europaeus. Il mondo tedesco non si sottrasse all'influenza dell'evoluzionismo. Tuttavia, per le condizioni politiche ed economiche degli Imperi germanico e austroungarico e per la scarsa omogeneità tra le loro principali correnti culturali e l'individualismo liberale, l'evoluzionismo naturalista non vi divenne matrice di un'elaborazione teorica dominante nel campo delle scienze sociali. Esso dovette, pertanto, adattarsi e incorporarsi nella complessa trama esistente, tanto che risulta obiettivamente difficile, a causa della loro complessa matrice, definire socialdarwiniste, se non in senso polemico, le teorie sulla grandezza germanica di autori quali il generale Friedrich von Bernhardi o l'antropologo Felix von Luschan, che pur esaltarono la guerra servendosi del concetto di lotta per l'esistenza, teorie che i contemporanei etichettarono come socialdarwiniste. Conviene allora estrapolare alcune tendenze dall'intricato disegno del periodo.

La prima è la commistione, assai più accentuata che altrove, fra evoluzionismo e organicismo (basti pensare all'opera di Albert Schäffle, *Bau und Leben des sozialen Körpers*, 1875-1878); la seconda è l'accento posto sul conflitto fra gruppi a preferenza di quello fra individui; la terza è il ripudio o almeno il sospetto nei confronti della metafisica naturalistica che costituisce il nucleo del positivismo evoluzionista. Su queste basi l'evoluzionismo venne incorporato nella cultura tedesca; il che non toglie sia possibile individuare una corrente di pensiero positivista, erede della tradizione materialistica tedesca, che più di ogni altra si avvicina alle elaborazioni darwiniane. Il biologo Ernst Haeckel (*Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 1874; *Die Lebenswunder*, 1904) e il chimico Wilhelm Ostwald (*Der energetische Imperativ*, 1912) formularono, infatti, teorie universali dell'evoluzione nelle quali l'uomo era descritto come il fine del processo evolutivo e la scienza come la massima espressione delle sue capacità, lo strumento con cui costruire la pace sotto la guida delle nazioni più avanzate e, per Haeckel, sotto quella di aristocrazie biologiche.

Un'identica fede nella scienza e nel progresso si ritrova nell'opera di Franz Carl Müller-Lyer, il quale, prendendo le mosse dalle concezioni di Spencer e Morgan, tentò di delineare le fasi dello sviluppo della cultura umana, il cui meccanismo evolutivo egli ritrova nell'effetto liberatore dei contatti, pur spesso violenti, fra gruppi umani. Questo tema, tratto da Ludwig Gumplowicz, ci riporta alla sociologia austriaca del conflitto, la più influente scuola evoluzionista germanica, di cui lo stesso Gumplowicz, insieme a Gustav Ratzenhofer, fu il principale esponente. Gumplowicz (*Grundriss der Soziologie*, 1885; *Die soziologische Staatsidee*, 1892) definì la sociologia come la scienza dell'interazione fra i gruppi e delineò l'evoluzione del processo interattivo dall'orda primitiva fino allo Stato, servendosi di un modello conflittuale fondato sulla lotta per l'esistenza.

Influenzato da Comte e da Gobineau, oltre che da Darwin, negò l'inevitabilità del progresso e, pur individuando nello Stato una forma evolutivamente superiore, aderì a una visione ciclica della storia. Ratzenhofer (*Wesen und Zweck der Politik*, 1893; *Soziologie: positive Lehre von der menschlichen Wechselbeziehungen*, 1907) si colloca in una posizione prossima a quella di Gumplowicz e incentra la sua analisi sull'ostilità evolutivamente inevitabile fra gli uomini, da cui trae la conseguenza di una necessaria gerarchia fra le razze e le nazioni; tuttavia conserva la fiducia nel progresso, capace di trasformare conquista e sfruttamento in una partecipazione equa e attiva di tutti ai vantaggi della

civiltà.

Un cenno finale merita lo psicologo Wilhelm Wundt, fondatore dell'evoluzionismo spiritualista. Wundt non appartiene certo all'ambito del darwinismo sociale, ma è un esempio - come Hobhouse in Inghilterra - dell'intreccio che si venne a creare fra evoluzionismo e altre correnti di pensiero fino all'esaurirsi del nocciolo naturalista e positivista del primo. Per Wundt, infatti, l'evoluzione consiste in un processo di 'sintesi creativa' da cui emergono formazioni psichiche nuove e sempre più alte che danno luogo ai valori (Logik, 1880-1883). Di conseguenza, il progresso si realizza attraverso i motivi psicologici che agiscono nei singoli e nelle comunità, e la storia può essere considerata una forma di psicologia applicata (System der Philosophie, 1889; Elemente der Völkerpsychologie, 1912).

Il caso dell'Italia è tutto sommato periferico nell'ambito europeo, anche se è indubbio che positivismo ed evoluzionismo giocarono un ruolo importante nella modernizzazione della cultura italiana postunitaria. In questo quadro non è facile trovare contributi originali al darwinismo sociale, né a quello liberale, né a quello razzista o imperialista. La vocazione tutto sommato moderata della cultura italiana è compendiata nell'atteggiamento prudente di Giovanni Canestrini, primo traduttore (1864) e principale sostenitore di Darwin in Italia, il quale in rare occasioni accettò di discutere le conseguenze sociali del darwinismo, che riteneva, a ogni modo, puntassero nella direzione di un riformismo socialisteggiante (Per l'evoluzione, 1894).

Nell'ampia, anche se non innovativa, letteratura è chiara la tendenza ad accentuare gli aspetti cooperativi, più che quelli conflittuali, dell'evoluzione. Così nel caso di Paolo Mantegazza, per il quale la legge universale dell'evoluzione realizza un'idea umanistica di progresso, come in quello di Michelangelo Vaccaro (La lotta per l'esistenza e i suoi effetti per l'umanità, 1901), che considera inaccettabile l'idea che l'adattabilità a un determinato ambiente costituisca un criterio di valore per determinare chi è migliore, onde nel mondo umano la competizione non deve prevalere su ogni altra considerazione, o, infine, nel caso di Enrico Ferri (Socialismo e scienza positiva, 1894), noto a livello internazionale per aver sostenuto la compatibilità tra Darwin, Spencer e Marx, nonché gli esiti socialisti dell'evoluzionismo.

I due nomi a cui resta legata la memoria del positivismo evoluzionistico italiano sono, però, quelli del filosofo Roberto Ardigò e del criminologo Cesare Lombroso. Quest'ultimo è quello a cui meglio si adatta la qualifica di socialdarwinista. Ardigò, pur muovendo da Spencer, propose una fondazione psicologica, non biologica dell'evoluzione, che riteneva fosse un continuo processo per cui l'"indistinto" diviene distinto, pur rimanendo sempre un ineliminabile orizzonte che, a suo parere, dovrebbe sostituire l'"inconoscibile" di Spencer (La psicologia come scienza positiva, 1870; La dottrina spenceriana dell'inconoscibile, 1898). Lombroso, fondatore dell'antropologia criminale, trasse da basi strettamente biologiche ed evoluzionistiche la teoria dell'atavismo, secondo la quale in gran parte dei criminali si ripresentano i caratteri di antenati remoti della specie umana, per cui i criminali stessi rappresenterebbero un caso di evoluzione regressiva (L'uomo delinquente, 1876). Nelle sue opere troviamo influssi diversi, anche predarwiniani (la teoria della ricapitolazione e la teratologia, ad esempio), un'ulteriore prova della complessità del naturalismo ottocentesco. Proprio per questo Lombroso resta un esponente dei più tipici della cultura positivista europea, come testimonia la notorietà internazionale da lui raggiunta.

6. Socialdarwinismo e socialismo

Non è contraddittorio con l'impostazione data a queste pagine dedicare alcune considerazioni al rapporto fra socialdarwinismo e socialismo, pur essendo vero che fra le due correnti vi fu una sorta di guerra naturale. Basti ricordare, nell'Ottocento, lo sprezzante appellativo di "grande eunuco" dato da Antonio Labriola a Spencer e gli attacchi di Filippo Turati a Lombroso a proposito della natura sociale della delinquenza; nonché, nel secondo dopoguerra, il tono liquidatorio con cui György Lukács

denunciò la natura ideologica dell'evoluzionismo sociale e del suo tentativo di oggettivare naturalisticamente il conflitto di classe. Ciò nonostante, il darwinismo, che negava l'idea dell'uomo come imago Dei e metteva in crisi quella di un disegno divino nella natura, non poteva non interessare gli autori socialisti. Karl Marx colse proprio questi punti e Friedrich Engels riprese i temi di *The descent of man*, così come sposò l'antropologia di Morgan. Entrambi confutarono, però, l'automatica trasposizione alla società dei principî della selezione naturale, che avrebbero portato a un individualismo antidialettico e ideologico. Su questo tema si soffermò appunto Engels nell'*Anti-Dühring* (1878), nel momento stesso in cui ribadiva un approccio di tipo naturalista ed evoluzionista. Il complesso rapporto fra darwinismo e dialettica in Engels e Marx diviene più fluido in altri autori. Ciò è particolarmente vero per Karl Kautsky, il quale mosse da Haeckel a Darwin alla ricerca di una soluzione materialista al problema dell'origine dei sentimenti morali e della solidarietà di gruppo, e da qui pervenne al marxismo e a una concezione della storia come insieme di leggi oggettive che si svolgono con necessità naturale (*Ethik*, 1906; *Die materialische Geschichtsauffassung*, 1927). La facilità con cui Kautsky intreccia darwinismo e marxismo lo porta a una sorta di determinismo storico parallelo a quello spenceriano e non allontana il sospetto che egli abbia abbracciato con eccessiva spigliatezza due prospettive teoriche sostanzialmente contrastanti. Diverso è il caso di quegli autori, revisionisti o ai margini del marxismo, che da Darwin e dalle sue teorie sulle origini della solidarietà di gruppo trassero conseguenze favorevoli al socialismo. Gli esempi sono numerosi, a partire dal famoso scontro a distanza fra Haeckel e Rudolf Virchow del 1878, in cui quest'ultimo, pur non essendo socialista, difese contro il primo la compatibilità fra darwinismo e socialismo, al nostro Ferri, all'economista belga Émile de Laveleye, che, attaccando Spencer, fu tra i primissimi a usare l'espressione "darwinismo sociale" (*L'État et l'individu*, 1885), al francese Georges Renard (*Régime socialiste*, 1898), all'americano Ernest Untermann (*Science and revolution*, 1905). L'elenco potrebbe continuare e dovrebbe comprendere il socialismo inglese, che, interpretando la rivoluzione essenzialmente come fenomeno morale, si sposa al fabianesimo. La più forte e internazionalmente nota valutazione della natura darwiniana del principio cooperativo venne dall'esule anarchico russo Pëtr Kropotkin, che, in una serie di saggi culminati in *Mutual aid* (1902), intese capovolgere la tesi di Huxley sull'ostilità fra natura e cultura, dipingendo della prima una immagine benevola in cui si moltiplicano gli esempi di cooperazione all'interno delle diverse specie, per giungere ad affermare la necessità evolutiva del mutual aid anche per la specie umana.

7. Conclusioni

L'exkursus fin qui compiuto è stato diretto a mostrare che le cautele della storiografia più recente sulla concettualizzazione del darwinismo sociale sono essenzialmente corrette, ma che è, tuttavia, possibile individuare, all'interno del naturalismo scientifico ottocentesco, un approccio definibile socialdarwinista. Tale approccio fu uno dei prodotti della volontà positivista di dar vita a una visione del mondo fondata su un insieme integrato di grandi leggi scientifiche capaci di spiegare e organizzare razionalmente i diversi ambiti della vita umana. Di conseguenza esso divenne strumento - non unico - del processo di secolarizzazione della cultura europea e di ridefinizione del significato di quest'ultima in rapporto alle culture che gli Stati europei incontravano nella loro espansione coloniale e imperialista.

A partire da queste proposizioni generali è possibile cogliere la vicenda socialdarwinista, nei suoi complessi e contraddittori incroci fra scienza, ideologia e politica, come parabola di un approccio che si rivelò fecondo, ma al tempo stesso incapace di darsi un'organizzazione coerente e in grado di ricomprendere in sé i rapidi mutamenti politici e scientifici che si diedero nei decenni fra Ottocento e Novecento. Del tutto assodata appare ormai la matrice liberale e liberalizzante, non conservatrice, del darwinismo sociale, così come il carattere etico del suo individualismo razionalista e secolare. I

socialdarwinisti liberali instaurarono, infatti, una stretta analogia fra principio biologico della selezione naturale e principio economico del mercato sulla base di quello che per loro era un fondamento creatore di moralità presente in entrambi: la sempre maggior razionalità di comportamento che i due principî provocano nei singoli. Non sminuisce quanto appena detto il riconoscere la natura ideologica assai più che scientifica di tale analogia; anzi, ciò contribuisce a farne cogliere tutto lo spessore politico.

Altrettanto vero è che la rigida applicazione dell'analogia, nonché del principio naturalista dell'assoluta continuità fra evoluzione naturale e umana, impedì di dare un fondamento scientificamente valido alle specifiche caratteristiche umane della volontarietà dell'azione e della socialità. Il principio dell'altruismo, identificato da Spencer e Darwin, non poteva, infatti, bastare a colmare l'assenza nell'evoluzionismo di una specifica teoria della società e della cultura. Cosa che non mancarono di rilevare né Marx, né il fondatore dell'antropologia funzionalista, Franz Boas. Le conseguenze di questa strozzatura - già rilevata, e risolta in senso spiritualista, da Wallace - balzarono alla ribalta con la crisi dello Stato liberale negli anni ottanta e novanta, che spezzò l'originario tentativo di sintesi socialdarwinista proiettandone i frammenti, come si è visto, nelle direzioni più diverse.

Esemplare risulta, da questo punto di vista, il caso statunitense in cui i riformatori si servirono del socialdarwinismo per la loro "rivolta contro il formalismo" delle scienze giuridiche, economiche e politiche del liberalismo classico (v. White, 1949). Da essa scaturirono - debitrice dell'impianto evoluzionistico, anche se a esso ormai estranee - la visione processuale della società tipica del pragmatismo di John Dewey e quella del riformismo progressista di Herbert Croly e Walter Weyl, che intese temperare difesa dell'individualismo e presenza della mano pubblica a sostegno dei diritti sociali del singolo e di quelli della comunità. È vero, come abbiamo visto, che del progressismo americano fecero parte anche teorie sulla superiorità culturale e razziale dei Bianchi e, in particolare, degli anglosassoni; il che deve renderci edotti del fatto che il pregiudizio culturale e razziale fu uno dei presupposti e degli esiti necessari della ricostruzione dell'identità europea, in cui il socialdarwinismo ebbe parte essenziale.

Ciò che s'intende qui rilevare è che l'approccio socialdarwinista non si esaurisce in esso, anche se lo perseguì e se sue componenti lo teorizzarono fino alle estreme conseguenze. Il tentativo di applicare alle scienze sociali i principî del naturalismo evoluzionista risulta, pertanto, essere stato un episodio ad ampio spettro e dalle molteplici implicazioni, centrale non tanto per le scienze sociali, quanto per la cultura sociale e politica europea, e, come tale, merita di essere studiato con attenzione. Se non lo si deve giudicare né una teoria, né una scuola, lo si può utilmente considerare come ambito di ricerca storica diretto a illuminare un nodo delle vicende dell'Ottocento europeo.

Etologia

Enciclopedia del Novecento (1977)

di Danilo Mainardi

Etologia

sommario: 1. L'etologia come scienza naturale. 2. Il comportamento direttamente controllato per via

genetica e l'evoluzione del comportamento. 3. Il comportamento appreso. 4. Attività di mantenimento. 5. La socialità. 6. Biocomunicazione. 7. L'apprendimento sociale e le origini della cultura. 8. L'uso di arnesi. 9. Patologia del comportamento. □ Bibliografia.

1. L'etologia come scienza naturale

L'etologia rappresenta l'approccio naturalistico allo studio del comportamento animale. Si affianca, in questo senso, come metodologie e come finalità, alle altre discipline naturalistiche quali per esempio la zoologia sistematica, l'anatomia comparata, la fisiologia generale, l'ecologia. Come tutte queste scienze essa ha fortemente risentito del pensiero di Charles Darwin che nel 1872 pubblicò un libro sull'espressione dei sentimenti nell'uomo e negli altri animali (v. Ghiselin, 1973). È appunto l'impostazione naturalistica degli etologi che fa loro considerare l'oggetto del loro interesse, cioè il comportamento, come un aspetto del fenotipo dell'animale. In questo senso perciò il comportamento deve essere descritto, e deve esserne studiato il valore di sopravvivenza, per l'individuo e per la specie, nel contesto ambientale in cui l'animale s'è andato adattando. Da ciò deriva il costante riferimento all'ambiente naturale che l'etologo fa a livello interpretativo. Ciò non deve d'altro canto indurre a presupporre che gli studi etologici debbano necessariamente aver luogo, come talora erroneamente s'è pensato, esclusivamente in natura. Alla fase descrittiva, che mira alla costruzione di un 'etogramma', e cioè all'esatta elencazione di tutti i moduli comportamentali di un animale, e che ovviamente deve svolgersi nel contesto naturale, seguono di norma sperimentazioni di laboratorio, a carattere spesso analitico, al fine di rispondere a differenti interrogativi. Citiamo a titolo esemplificativo lo studio dei processi fisiologici che sono all'origine dell'esplicarsi delle sequenze comportamentali (motivazioni); l'analisi delle funzioni e quindi del valore adattativo delle singole sequenze; lo studio delle influenze ambientali (incluso l'apprendimento) sul determinarsi dei comportamenti; i meccanismi di controllo genetico. Pure di grande interesse, per conoscere le possibilità di immediato adattamento (e di conseguente evoluzione) in nuove situazioni ambientali, sono le sperimentazioni di laboratorio che mettono gli animali nella condizione di esprimere quei comportamenti che sono detti 'potenziali' e che, normalmente, in situazioni naturali non si manifestano. In questa luce possono essere interpretati, per esempio, i recenti risultati ottenuti sperimentando sulle possibilità di uso di arnesi o di apprendimento del linguaggio verbale umano da parte di scimpanzé in cattività (v. sotto, capp. 6 e 8).

Tradizionalmente si è soliti far risalire l'origine dell'etologia moderna al 1935, data della pubblicazione dell'opera di K. Lorenz *Der Kumpan in der Umwelt des Vögels*. Il nome 'etologia', come studio delle abitudini degli animali, è stato coniato da E. Haeckel (1866).

2. Il comportamento direttamente controllato per via genetica e l'evoluzione del comportamento

Come avviene per tutte le caratteristiche fenotipiche, anche i comportamenti sono in una certa misura debitori della loro essenza a una porzione del genotipo dell'individuo che li manifesta. In un tentativo di semplificazione si possono distinguere i comportamenti in due grandi categorie: quelli in cui la mediazione ambientale che porta alla manifestazione del fenotipo è rappresentata da una qualche forma di esperienza (comportamento appreso), e quelli in cui detta mediazione si esplica attraverso il raggiungimento di un definito livello di sviluppo (maturazione), raggiunto il quale, e non prima, si può manifestare la sequenza comportamentale (comportamento innato). Di conseguenza il controllo genetico nel primo caso non è diretto sul comportamento, ma si esplica sulla capacità di apprendere; nel secondo caso invece il controllo genetico è diretto.

Secondo una terminologia che attualmente si ritiene superata i comportamenti a diretto controllo genetico sarebbero gli istinti: ci si è però resi conto che la mediazione ambientale molto spesso è

ambigua e che anche in quelli che, nella comune accezione, sono i più classici istinti (per es.: della caccia, della riproduzione) entrano in gioco fattori di apprendimento. È però possibile isolare brevi sequenze a scarsissima variabilità individuale, spesso caratteristiche per le singole specie e indipendenti da fattori d'apprendimento, che sono state denominate moduli fissi di attività (fixed action patterns, modal action patterns). I più tipici e meno variabili moduli fissi di attività si ritrovano di norma nella parte terminale (consumatoria) delle sequenze comportamentali una volta dette istinti. A titolo esemplificativo facciamo riferimento al cosiddetto istinto della caccia, secondo una classica esemplificazione di N. Tinbergen (v., 1951), che ha preso come modello il falco pellegrino. Il suo comportamento inizia con una fase, detta appetitiva o esploratoria, molto variabile, espressione dell'esistenza di una motivazione. All'incontro con gli stimoli-segnale (uno stormo di anatre in volo) il falco smette la fase esploratoria, cioè il cercare apparentemente a caso, e inizia un comportamento più specializzato, meno variabile, consistente in una serie di finti attacchi che portano all'isolamento di un membro dello stormo. A questo punto avviene la cattura, lo smembramento, la deglutizione; è questa una catena di azioni consumatorie formata da tipici moduli fissi di attività. Nel complesso del comportamento istintivo si nota di norma un progressivo diminuire della variabilità dei moduli di comportamento e un parallelo incremento della specializzazione e della stereotipia. Nell'analogo comportamento di caccia dei felini è ben nota l'interferenza di fenomeni di apprendimento: le caratteristiche dello stimolo-segnale (la preda) devono essere apprese, inoltre la comparsa della corretta sequenza di moduli fissi di attività deve essere sollecitata da particolari forme di insegnamento che la madre propone alla prole quando questa ha raggiunto il giusto livello di maturazione (v. Ewer, 1968).

L'approccio al problema dei meccanismi di eredità dei comportamenti non si differenzia sostanzialmente da quello di caratteri di altro tipo. La tecnica della selezione si presta specialmente per lo studio dei caratteri quantitativi. Si è così per esempio studiata l'ereditarietà della velocità nell'effettuare l'accoppiamento nel moscerino *Drosophila melanogaster*: dopo diciotto generazioni di selezione si sono ottenuti due ceppi, uno veloce e uno lento, nettamente differenziati (v. Manning, 1961). Parimenti si è ottenuta risposta alla selezione, selezionando a favore o contro la capacità di rispondere a segnalazioni chimiche d'allarme nel pesce *Brachydanio rerio* (v. Gandolfi, 1972); numerosi altri esempi sono raccolti e illustrati nel testo di P. A. Parsons (v., 1967).

Altri caratteri comportamentali sono controllati geneticamente da una o poche coppie di geni, o per lo meno una o poche coppie agiscono come geni principali. In questi casi l'approccio è attraverso i classici incroci mendeliani (v. [genetica](#)). Così, per il topo, la tendenza all'esplorazione sembra essere controllata da una coppia allelica (v. Oliverio, 1972), e lo stesso dicasi per la *Drosophila melanogaster* per quanto riguarda la velocità di vibrazione delle ali durante il corteggiamento, un carattere comportamentale importante perché il maschio possa raggiungere l'accoppiamento (v. Bastock, 1956). Di notevole interesse è pure il caso delle cosiddette api igieniste, studiate da W. C.

Rothenbuhler (v., 1964): quando una pupa muore, le api del ceppo igienista aprono la celletta in cui è contenuta e portano il cadavere fuori dall'alveare, mentre le api del ceppo non igienista non compiono queste operazioni. Gli individui ibridi tra questi due ceppi si comportano da non igienisti.

Reincrociando questi ibridi con api igieniste si ottengono in uguali proporzioni quattro categorie di api: le igieniste, le non igieniste, api che aprono la celletta ma non trasportano il cadavere, api che non aprono la celletta ma che, se la trovano aperta, trasportano il cadavere. Le due sequenze che formano il comportamento dell'igienista, dunque, sono controllate da due geni recessivi indipendenti. Lo studio della storia evolutiva dei comportamenti presenta la medesima difficoltà che si incontra studiando l'evoluzione delle parti molli dell'organismo: la notevolissima carenza di tracce fossili. Se infatti è vero che qualche informazione sul comportamento dei fossili si può dedurre dalle strutture corporee o dai segni che ci hanno lasciato, è anche vero che le maggiori speranze di ricostruire la storia evolutiva dei comportamenti risiedono nelle analisi comparative sulle specie viventi. Il

confronto di specie affini adattate ad ambienti diversi offre la possibilità di reperire differenti fasi dell'evoluzione dei comportamenti, spesso sottoposti a pressioni selettive che si differenziano non solo qualitativamente, ma anche quantitativamente. L'etologia comparata utilizza i medesimi concetti di omologia (medesima origine) e di analogia (differente origine, ma simile o uguale funzione) dell'anatomia comparata. Nel caso di comportamenti omologhi è possibile alcune volte dedurre dal loro raffronto la loro storia evolutiva; in quello di comportamenti analoghi si possono avere informazioni sulle pressioni selettive che li hanno resi simili. Così, per esempio, l'origine del comportamento del maschio dell'insetto *Hilaria sartor* che offre alla femmina un palloncino di seta vuoto è stata ricostruita raffrontando il suo comportamento con quello di specie affini che portano alla femmina, con funzione di blocco dell'aggressività, un insetto morto come cibo (*Empis scutellata*), talora avvolto in un involucro di seta (*Empis poplitea*). In *Hilaria* l'offerta del cibo si è andata trasformando per il progressivo magnificarsi della parte accessoria della sequenza (la costruzione del palloncino), finché quest'ultima, divenuta stimolo sufficiente a far accettare senza aggressione il maschio, è rimasta come componente unica dell'azione di corteggiamento, essendo divenuta superflua la rituale cattura e l'offerta del cibo (v. Reuter, 1913).

Talora la comparazione è anche utile tra individui della stessa specie appartenenti a differenti classi d'età, oppure impegnati in diversi comportamenti. Si è così, per esempio, rilevato che comportamenti connessi alle cure parentali si ritrovano, con funzioni diverse, nel comportamento riproduttivo, oppure che comportamenti che originariamente hanno funzioni di mantenimento (il mangiare, il bere, il curarsi le penne o il pelo) possono evolversi in comportamenti di corteggiamento, magnificando in questo caso le sequenze che fungono da stimolo-segnale.

Quando l'animale si trova in una situazione conflittuale, cioè sottoposto a motivazioni di opposta tendenza (per es.: attrazione e fuga), compaiono comportamenti, detti appunto conflittuali, in cui si ritrovano alternate sequenze dei semplici comportamenti di origine. Ciò spesso si ritrova nel comportamento di corteggiamento (v. Bastock, 1967; v. Tinbergen, 1951).

Come si evolve il comportamento animale può anche essere studiato sperimentalmente: per esempio, usando specie di moscerini come *Drosophila pseudoobscura* e *D. persimilis* che in laboratorio non mostrano di possedere meccanismi etologici in grado di prevenire accoppiamenti interspecifici, è possibile ottenere, in un piccolo numero di generazioni (meno di venti), mediante selezione a favore dei pochi individui che sanno discriminare, popolazioni di queste specie che, pur convivendo, non producono ibridi che in piccolissima percentuale (v. Kessler, 1966). Si ripercorre così, sperimentalmente, l'adattamento etologico di specie affini, quando divengono simpatiche.

3. Il comportamento appreso

Parallelamente all'evolversi dei comportamenti direttamente controllati per via genetica si è andata evolvendo, nel regno animale, la capacità di modificare il comportamento attraverso l'esperienza. Ciò ovviamente significa l'evolversi delle capacità di apprendimento (v. Bitterman, 1965; v. Corning e altri, 1973) che del resto, appunto perché si evolvono, sono controllate geneticamente. In effetti, si conoscono molte ricerche, soprattutto sul ratto e sul topo, che illustrano l'ereditarietà delle capacità di apprendimento (v. Oliverio, 1972; v. Parsons, 1967).

Si dice che si è avuto apprendimento quando l'effetto dell'esperienza fa cambiare la probabilità che in una determinata situazione-stimolo si manifesti un certo modulo comportamentale. È evidente perciò come tra i prerequisiti essenziali perché il fenomeno si verifichi vi sia la capacità da parte dell'animale di accumulare informazioni, che vi sia quindi un sistema nervoso centrale che assicuri una qualche forma di memoria. Probabilmente, pur facendo capo a un unico processo centrale (v. Lunzer, 1968), l'apprendimento si esplica in varie forme che possono essere distinte e classificate. Verranno qui di seguito illustrate le principali forme di apprendimento che implicano esperienze individuali, mentre

rimandiamo al cap. 7, riguardante l'apprendimento sociale e le origini della cultura, la trattazione delle forme di apprendimento che coinvolgono, con ruoli di solito differenti, più individui. Una forma di apprendimento che si ritiene primitiva, anche perché la si ritrova in forme filogeneticamente poco evolute, addirittura in Protozoi (v. Osborn e altri, 1973; v. Patterson, 1973), è l'assuefazione o abitudine, che consiste nell'apprendere a non rispondere a uno stimolo rivelatosi indifferente (privo di interesse). Così, per esempio, i ragni si abituano a non andare più a ispezionare la ragnatela, se artificialmente la si fa ripetutamente vibrare a vuoto. Allo stesso modo i giovani uccelli terricoli apprendono, dopo alcune esperienze, a non aver paura delle foglie che cadono. È chiaro che attraverso l'assuefazione l'animale non acquisisce nuovi moduli comportamentali: apprende soltanto a non reagire più a stimoli-segnale divenuti inefficienti.

Due forme di apprendimento, il condizionamento e l'apprendimento per tentativi ed errori, fanno capo al medesimo meccanismo generale dell'associazione. Nei classici riflessi condizionati (v. Pavlov, 1940) vi è l'associazione di un nuovo stimolo a un preesistente sistema stimolo-risposta (v. [condizionamento, meccanismo del](#)). A seguito dell'associazione il nuovo stimolo può, in assenza di quello preesistente, provocare la risposta. Si conoscono alcune situazioni naturali in cui il comportamento è modificato da questo tipo di condizionamento. Ad esempio certi uccelli africani, gli indicatori del miele (Indicatoridae), rispondono con uno specifico comportamento all'incontro con un mustelide, il ratele: essi lo guidano fino a un alveare, che il ratele rompe asportando il miele, mentre poi gli indicatori intervengono nutrendosi degli insetti e della cera. Anche l'uomo primitivo africano, interessato a trovare gli alveari e a rubare il miele, ha iniziato a seguire spontaneamente gli indicatori: questi perciò sono stati condizionati e hanno associato la sua immagine al primitivo stimolo-segnale (il ratele). Per un lungo periodo di tempo perciò l'indicatore del miele ha fatto da guida anche all'uomo. Questo condizionamento tende ora a cadere, essendo ormai sempre più rari, a causa della progressiva civilizzazione, gli uomini interessati alla ricerca del miele selvatico.

Nel corso dell'attività esplorativa, l'animale può incontrare situazioni che gli producono, a seguito di un suo comportamento, un premio (rinforzo positivo) o una punizione (rinforzo negativo). L'animale apprende così ad associare i premi e le punizioni con determinati comportamenti. Col termine di apprendimento per tentativi ed errori si vuole descrivere infatti il risultato della generica attività esplorativa; tale forma di apprendimento è stata anche denominata condizionamento strumentale o operante (v. Skinner, 1938). Per studiare questo tipo di apprendimento s'è molto usata, nei laboratori, la classica gabbia di Skinner (v. [condizionamento, meccanismo del](#)), in cui l'animale deve apprendere ad associare un suo comportamento all'inizio casuale (il premere una leva) con l'ottenimento di un premio (di solito una piccola porzione di cibo). Moltissimi sono i casi, in natura, in cui gli animali adattano il loro comportamento alle contingenze ambientali usando l'apprendimento per tentativi ed errori.

Talora sembra che gli animali possano apprendere senza la necessità di un apparente rinforzo, cioè senza premi e punizioni. Si parla allora di apprendimento latente. Un ratto, per esempio, può apprendere come orientarsi in un labirinto semplicemente per averlo percorso, e in effetti, in natura, la conoscenza ambientale e le capacità di orientamento sembra che spesso si basino su questa forma di apprendimento.

Quando alla soluzione di un problema anche complesso l'animale arriva improvvisamente, senza aver fatto tentativi, si parla di intuito. Si presume che l'animale si serva di sue precedenti esperienze che combina per trarre la nuova soluzione. Sono soprattutto certe esperienze condotte da W. Köhler (v., 1927²) con gli scimpanzé che dimostrano la presenza di questa forma di apprendimento; ma anche altri Mammiferi, e certi Uccelli, ne sarebbero dotati (v. Thorpe, 1963²). Per fornire un esempio d'intuito, ricordiamo che gli scimpanzé risolvono già subito al primo approccio il problema di procurarsi del cibo che pende alto dal soffitto, impilando una serie di cassette sulle quali montare. Pur dovendo sottolineare che esistono strettoie genetiche (costituzionali), talora considerevoli, per

quanto riguarda ciò che l'animale può o non può apprendere (si veda al proposito una recente rassegna a cura di R. A. Hinde e J. Stevenson-Hinde, 1973), e di ciò si parlerà dettagliatamente a proposito dell'apprendimento sociale, appare evidente, da quanto descritto, come l'apprendimento consenta una certa dose di plasmabilità e flessibilità al comportamento, favorendo il rapido adattamento dell'individuo a situazioni ambientali mutevoli.

4. Attività di mantenimento

Tra le primarie funzioni del comportamento v'è il mantenimento in vita, e dunque in buona salute ed efficienza, dell'individuo che lo esprime. Si chiamano perciò attività di mantenimento quei comportamenti che in vario modo assolvono direttamente e primariamente a questa funzione. È bene innanzitutto rilevare che il comportamento dell'animale quando è da solo, cioè non in presenza di altri individui della sua stessa specie, non rientra necessariamente nella classificazione. Così un animale che marca i confini del proprio territorio lasciando una traccia chimica compie un'azione sociale (v. sotto, cap. 5) e lo stesso si può dire per l'insetto che sceglie, da solo, il luogo adatto per l'oviposizione. Quest'ultimo comportamento infatti è in funzione della sopravvivenza di altri individui. Va d'altra parte ricordato che non infrequentemente attività di mantenimento compiute in presenza di conspecifici ne modificano specificamente il comportamento: possono cioè secondariamente assumere il significato di elementi di comunicazione (messaggi) ed evolversi in questa nuova, sociale direzione.

Sono particolarmente da ricordare tra le tipiche attività di mantenimento i comportamenti relativi all'assunzione di alimenti, quelli in funzione dell'igiene del corpo, i comportamenti preparatori al sonno e il sonno stesso (v. Moruzzi, 1969); inoltre, analoghi a questi, i comportamenti relativi all'estivazione e all'ibernazione. Anche certe forme di gioco, che hanno la funzione di favorire la maturazione e di esercitare attività di mantenimento, possono essere considerate attività di mantenimento.

In situazioni che vengono ritenute conflittuali possono comparire, al di fuori del loro contesto logico e apparentemente senza una specifica motivazione, attività di mantenimento: si parla allora di attività di sostituzione. Per esempio, un'avocetta che sta combattendo può fermarsi di colpo, piegare il capo e porre il becco sotto l'ala, come se stesse dormendo. Sempre in situazioni conflittuali l'animale può ripetutamente manifestare comportamenti incompleti. Questi frammenti di moduli fissi d'azione vengono detti movimenti intenzionali. Facili da osservare e da interpretare sono i movimenti intenzionali degli uccelli incerti se spiccare o no il volo, che si inchinano, alzano la coda, aprono un poco e alzano le ali e poi ritornano alla posizione originaria.

5. La socialità

Se si assiste all'incontro tra due animali della stessa specie si possono frequentemente osservare manifestazioni di aggressività. La tendenza all'aggressività è un fenomeno normale nel regno animale e le sue manifestazioni si sono andate evolvendo, adattandosi ai differenti livelli di socialità. Per quanto una specie sia poco sociale, i suoi individui devono, salvo rare eccezioni, necessariamente riconoscersi ed entrare in contatto, almeno al momento della riproduzione (v. Mainardi, 1968). Lo sviluppo della socialità è correlato a un certo controllo dell'aggressività che avviene attraverso la sua ritualizzazione. Si manifestano infatti essenzialmente due forme di aggressività intraspecifica: l'aggressività aperta e l'aggressività ritualizzata (v. Carthy e Ebling, 1964). Quando l'aggressività è aperta la lotta si esprime cruentemente, senza esclusione di colpi, e può concludersi perfino in modo letale. In realtà in situazioni naturali la morte da aggressività intraspecifica è un evento raro, e si può affermare che l'aggressività aperta ha piuttosto la funzione di spaziare gli animali isolandoli. In effetti

essa porta alla fuga di uno dei contendenti e, come fenomeno generale, nelle specie che la manifestano, produce una distribuzione quasi uniforme con grandi distanze individuali. In condizioni speciali, nelle quali invece la fuga è inibita, l'aggressività aperta può essere letale. Perciò confinando insieme animali asociali, come per esempio i pesci combattenti (Betta), si può assistere a combattimenti che terminano con la morte di uno dei contendenti.

La stretta convivenza di individui della stessa specie è legata, come s'è detto, alla ritualizzazione dell'aggressività. Con ciò si intende il modificarsi, in senso evolutivo, degli schemi del combattimento, in modo che esso sia reso incruento, o anche che possa venire bloccato da particolari risposte. Nelle forme più evolute in questa direzione, si può affermare che gli atti dell'aggressività aperta, con la ritualizzazione, si siano modificati in messaggi. Il combattimento diviene una sorta di conversazione, e chi ne esce sconfitto non muore né scappa: soltanto segnala, attraverso una rituale manifestazione di sottomissione, la sua sconfitta. Ciò gli permette la convivenza vicino al vincitore. Così il confinare in un ambiente chiuso due animali sociali, per esempio due topi maschi, non porta alla morte di uno di essi, come s'era visto per i pesci combattenti, bensì al formarsi di una piccola gerarchia.

V'è, come s'è visto, una stretta relazione tra socialità, ritualizzazione dell'aggressività e distribuzione degli individui nello spazio. Un fenomeno per buona parte dipendente da questi fatti è il territorialismo: la difesa di un'area dall'ingresso di conspecifici. Nell'ambito di questa definizione esiste un'amplissima gamma di territori che sono in relazione sia con il livello di socialità sia con le funzioni primarie per cui l'area è difesa. Si conoscono infatti territori di pascolo (trofici), territori per la riproduzione, territori di pernottamento, di svernamento, di raduno premigratorio. Seppure di solito i territori siano aree ben definibili, fisse e confinate, in certe specie erratiche il territorio è mobile e in realtà rappresenta una certa area ideale intorno a un gruppo o a un individuo in movimento. Così per esempio in una mandria naturale di cavalli che si sposta pascolando, lo stallone non ammette che altri maschi adulti si avvicinino oltre un certo limite. È chiaro che, quando questo fenomeno del territorialismo mobile si applica a individui, invece che a gruppi, viene a coincidere con quello della difesa dello spazio individuale. In molte specie animali infatti gli individui non ammettono, salvo durante i rapporti sessuali o parentali, il superamento di un piccolo spazio intorno al proprio corpo.

Nel caso normale dei territori fissi, è possibile definire in tre parti tutta l'area occupata o occupabile da un animale: a) il territorio, cioè l'area difesa; b) l'area familiare, cioè l'area nota e non difesa su cui l'individuo compie di norma i suoi movimenti; c) l'area di esplorazione, quella cioè ignota, in cui l'individuo si avventura spinto da differenti motivazioni. Notevolmente differente è il comportamento entro il territorio, l'area familiare e durante le attività esploratorie. In generale si può affermare che l'aggressività dell'individuo decresce passando dal territorio all'area familiare e da questa a quella di esplorazione.

Il territorio può essere individuale, di coppia, oppure di gruppo. Nel caso del territorio individuale l'individuo accetta nel territorio il partner sessuale solo durante un breve periodo, dopo di che lo allontana. Esiste cioè solo durante un breve periodo la possibilità di convivenza di due adulti, mediante un blocco momentaneo dell'aggressività aperta. A titolo di esempio si può citare un pesce, lo spinarello (*Gasterosteus aculeatus*): in questa specie è il maschio che porta avanti le cure parentali, mentre la femmina viene allontanata dal territorio appena ha deposto le uova.

Nel territorio di coppia esiste invece in permanenza la possibilità di convivenza tra due adulti di sesso diverso. Gli esempi sono numerosi: da moltissime specie di passeriformi a certi topi dei boschi americani (*Peromyscus*), alla volpe. Si parla invece di territorio di gruppo quando più di due adulti convivono nello stesso territorio; in questa classificazione sono inclusi i territori delle specie poligame, ove un solo maschio convive con più femmine, e di quelle cosiddette promiscue, in cui più maschi e più femmine adulti convivono. Si conoscono anche forme intermedie tra il territorio di coppia e quello poligamo, come in certe lucertole e in certi passeriformi della famiglia Ploceidae, in

cui un maschio può visitare tanti territori adiacenti, ciascuno difeso da una femmina, che però non tollera l'ingresso delle altre femmine.

Un caso speciale di territorialismo è il comportamento d'arena, proprio di alcuni Uccelli e Mammiferi, come certi Tetraonidi, l'uccello combattente (*Philomachus pugnax*) e l'antilope dell'Uganda *Adenota kob thomasi*. In queste specie si nota l'aggregarsi di numerosi maschi che, come gladiatori in un'arena, simulano un combattimento. Ogni maschio occupa una ben definita porzione dell'arena detta 'corte', che è un piccolo territorio individuale. Il complesso della manifestazione ha funzione di attrazione sessuale per le femmine, che passando da una corte all'altra esercitano le loro scelte sessuali. Un'interessante evoluzione dell'arena si trova negli uccelli giardinieri (*Ptilinorhynchidae*). In questa famiglia alle dispute basate essenzialmente su atteggiamenti ritualizzati, che richiedono la contiguità delle corti, si sono sostituiti richiami e provocazioni canore, che hanno reso possibile l'espandersi delle corti nel folto della foresta. I maschi si mantengono perciò ugualmente in contatto, ma si evita l'affollarsi di più individui nello stesso posto, pericoloso richiamo per i predatori. A queste arene disperse in un'ampia area è stato dato il nome di arene esplose.

Quando più animali convivono, si formano spesso delle gerarchie. Gli individui di un gruppo hanno cioè differente stato sociale. Il formarsi delle gerarchie è conseguenza della ritualizzazione dell'aggressività, in quanto questa consente la permanenza del sottomesso presso il predominante. È anche necessario che gli animali del gruppo sappiano riconoscersi individualmente, perché non vi sia ad ogni incontro un nuovo combattimento ritualizzato. Le gerarchie di solito sono stabili nel tempo. Talora nello stesso gruppo è possibile mettere in evidenza più serie gerarchiche, come in certi bovini o nei topi. Animali di differente stato sociale o sesso hanno ruoli diversi nella difesa del territorio. In specie a territorio di coppia, in cui pure è possibile evidenziare una piccola gerarchia nell'ambito delle coppie, è anche possibile evidenziare situazioni gerarchiche fuori dal territorio. Nella gazza americana *Cyanocitta stelleri*, per esempio, è stato evidenziato il formarsi di complesse gerarchie nelle vicinanze dei luoghi dove gli individui vanno a cibarsi, con conseguenti privilegi alimentari.

Secondo quanto suggerito da V. C. Wynne-Edwards (v., 1962), la principale funzione del territorialismo è di determinare una programmazione a priori delle nascite, proporzionandole alla produttività dell'habitat. Infatti nelle specie a territorio monogamo, di coppia o poligamo solo i possessori di territorio, quegli individui cioè che si sono procacciati un'area sufficiente al mantenimento della prole, si riproducono; nelle specie cosiddette promiscue in realtà non tutti gli individui si riproducono ma, in condizioni normali, soltanto quelli con un determinato stato sociale. Sembrano, di solito, avvantaggiati grandemente i maschi di elevato stato sociale e, ma in modo meno evidente, le femmine di basso stato sociale. In condizioni di sovraffollamento il vantaggio delle femmine poco aggressive verrebbe annullato (v. Mainardi, 1968).

Come s'è visto, il momento obbligatorio per quasi tutte le specie per l'instaurarsi di rapporti interindividuali è legato alla riproduzione o, volendo delimitare al massimo, alla fecondazione dei gameti. In effetti, come si vedrà a proposito dei meccanismi di comunicazione, nel ritualizzarsi dell'aggressività, evento indispensabile per la socialità, si ritrovano, con funzioni di blocco dell'aggressività, sia segnali sessuali sia segnali legati alla richiesta di cure parentali. Il comportamento riproduttivo è dunque la parte centrale e più ampiamente distribuita della socialità. Ogni specie presenta comportamenti di corteggiamento che hanno la funzione di facilitare la discriminazione di specie e di sesso e, dove esiste contatto corporeo tra gli individui, di bloccare l'aggressività cosicché possano venire superati i confini delle distanze individuali. Di norma i comportamenti di corteggiamento sono sequenze di moduli fissi di attività. Gli stimoli primari che determinano l'innescarsi del comportamento di corteggiamento in certe specie vengono appresi in età precoce e in modo irreversibile (v. sotto, cap. 7). Frequentemente il comportamento di corteggiamento ha un'origine conflittuale, ritrovandosi in esso alternate brevi sequenze di comportamenti motivati dalla tendenza alla fuga (o all'attacco) e alla socializzazione (v. Bastock,

1967).

Il comportamento di corteggiamento può essere più o meno complesso a seconda della necessità o meno di discriminare tra specie affini. Così, quando più specie affini convivono, il loro corteggiamento è molto complesso e discriminante, riducendo ciò grandemente la possibilità di inseminazioni interspecifiche.

I comportamenti di corteggiamento, e in genere tutto il comportamento riproduttivo, sono influenzati dal fatto che le specie siano monogame o poligame. La forte pressione selettiva della selezione sessuale, per cui buona parte degli individui di un sesso (di norma il maschile) a ogni generazione viene esclusa dalla riproduzione, ha determinato un forte dimorfismo legato ai caratteri che determinano, o attraverso la scelta delle femmine o mediante la competizione tra i maschi, un vantaggio riproduttivo. Ciò spiega perché i maschi delle specie poligame abbiano un aspetto vistoso, terrifico e aggressivo. Preferenze sessuali intraspecifiche si possono comunque manifestare anche nell'ambito delle specie monogame, seppure con risultati meno drastici; ciò ovviamente avviene quando esiste variabilità nell'ambito dei segnali che determinano il riconoscimento di sesso e di specie. Perciò preferenze sessuali sono state frequentemente dimostrate negli animali domestici, che sono spesso molto variabili anche da questo punto di vista (v. Mainardi, 1968). I maschi delle specie poligame di norma non partecipano alla costruzione del nido e alle altre cure parentali, mentre ciò solitamente avviene per le specie monogame.

Nelle specie a territorio riproduttivo i segnali che hanno la funzione di proclamazione di possesso di territorio, e che hanno effetto terrifico sugli altri maschi, devono essere anche considerati parte del comportamento di corteggiamento in quanto, e questo soprattutto è il caso degli uccelli canori, hanno funzione di attraente sessuale sulle femmine.

Il comportamento riproduttivo si esplica attraverso molte attività, che si differenziano di gruppo in gruppo e di specie in specie. Il corteggiamento (talora ridotto a un semplice scambio di segnali per il riconoscimento di specie) culmina con l'inseminazione, che può essere esterna, interna, o interna mediante trasferimento di una spermatofores. In certi casi è frequente l'inseminazione multipla, in altri si sono evoluti meccanismi sia morfologici che fisiologici ed etologici atti a prevenire una seconda inseminazione (v. Parker, 1970). Possono inoltre essere presenti la costruzione di nidi (talora nella fase del corteggiamento), la ricerca del luogo adatto per la deposizione delle uova, l'incubazione, la preparazione di materiale alimentare per la prole, prima che questa sia nata, e infine le vere e proprie cure parentali, consistenti nell'offrire ai giovani alimenti, protezione e anche una serie di informazioni che facilitano l'inserimento nella vita adulta, attraverso tradizioni sociali collaudate (v. sotto, cap. 7).

Se per comportamento altruistico si intende quello che avvantaggia altri individui, a svantaggio di chi lo esplica, è chiaro che già tutto il comportamento parentale deve intendersi tale. In certe specie inoltre il comportamento parentale viene esteso anche ad altri individui che non sono i figli. Così per esempio il topo (*Mus musculus*) forma frequentemente nidi collettivi, dove le diverse madri offrono indifferentemente le loro mammelle a tutti i piccoli, come in una comunitaria 'banca del latte'. Allo stesso modo i giovani della gazza messicana *Aphelocosma ultramarina* ottengono solo il 26% del cibo dai genitori, per il resto essendo imboccati da conspecifici estranei. Altro interessante comportamento altruistico legato alla riproduzione è quello di distrazione del predatore, presente in molti Uccelli nidificanti sul terreno: all'avvicinarsi al nido di un mammifero predatore l'uccello si comporta come se, avendo un'ala rotta, tentasse invano di spiccare il volo e, così facendo, conduce sempre più lontano dal nido il predatore finché, a un certo momento, fugge spiccando un volo deciso. L'analisi etologica spiega che questo comportamento si produce sotto la spinta di due motivazioni in conflitto, quella di difesa della prole, che tende a far dirigere verso il nido, e quella di fuga dal predatore, che tende a far spiccare il volo. Quando, essendosi l'uccello sufficientemente allontanato dal nido, la motivazione di difesa s'è affievolita, l'uccello spicca veramente il volo.

Tra i comportamenti altruistici meritano d'essere citati i comportamenti allarmistici (in certe specie di Insetti, Uccelli, Pesci, alcuni individui, dando l'allarme per l'avvicinarsi di un predatore, talora attraggono su se stessi la sua attenzione) e il comportamento dei delfini, che, quando un membro del gruppo è ferito, lo sostengono a pelo d'acqua in modo che possa continuare a respirare (v. Pilleri e Knuckey, 1969). Per spiegare come comportamenti di questo tipo abbiano evolutivamente successo, si deve ricorrere a teorie che implicano una selezione naturale non più a livello di individuo, ma sopraindividuale (v. Wynne-Edwards, 1962; v. Maynard-Smith, 1964). I gruppi in cui avvengono i comportamenti altruistici sarebbero cioè avvantaggiati rispetto a quelli in cui tali comportamenti sono assenti. Evidentemente un tale tipo di selezione ha tanto più effetto quanto maggiore è l'affinità genetica tra l'altruista e chi ne riceve vantaggio diretto.

In questo discorso sul vantaggio selettivo del gruppo trovano la loro giustificazione, da un punto di vista evolutivo, le specializzazioni comportamentali le quali spesso rispecchiano anche profondi differenziamenti a livello fisiomorfologico, che caratterizzano molte società animali. Nei casi tipici di certe società di Insetti il differenziamento dei ruoli è così rigido che l'individuo non può sopravvivere al di fuori della società per cui è adattato. Nei Vertebrati invece v'è maggiore plasticità: benché i ruoli siano spesso differenti nelle società di tipo gerarchico, un cambiamento nello stato sociale automaticamente modifica il ruolo dell'individuo nella società.

Nell'ambito del comportamento sociale va senz'altro ricordato il comportamento di gioco, presente spesso nei Mammiferi e talora negli Uccelli. Si tratta di un'attività motoria i cui moduli, derivati da quelli di altre attività, vengono espressi in maniera particolare, piuttosto accentuata. Inoltre il gioco non porta, apparentemente, alcun vantaggio concreto all'animale che lo compie. Si dice allora trattarsi di un'attività autorimunerativa. Tra i giochi sociali vanno ricordati i giochi di lotta, tipici di Canidi, Felidi, Mustelidi, e caratteristici per lo scambio repentino dei ruoli dei partecipanti: l'individuo che subisce un attacco e assume posizioni di sottomissione può subito dopo trasformarsi in assalitore e prendere il ruolo del dominante. Sono anche frequenti i giochi sessuali. Macachi (Macaca mulatta) e cani, privati durante l'infanzia di giochi sessuali, hanno notevoli difficoltà nell'esprimere correttamente i moduli del comportamento sessuale prima non sperimentati (v. Harlow, 1961; v. Beach, 1945). Si può in generale asserire che una delle principali funzioni del gioco sociale infantile è l'esercitazione precoce di attività sociali dell'adulto (v. Jewell e Loizos, 1966). Va infine ricordato che il gioco non è soltanto un'attività infantile. Esso si manifesta anche in gruppi di adulti. Nei lupi, per esempio, sembra avere la funzione di allentare situazioni socialmente troppo tese, ristabilendo rapporti amichevoli tra i membri del branco. Il gioco inoltre facilita l'imitazione, favorendo la trasmissione sociale (v. sotto, cap. 7).

6. Biocomunicazione

Gli esseri viventi si influenzano reciprocamente in vario modo. Così i fiori, attraverso colore, forma, odore, influenzano senz'altro il comportamento degli insetti impollinatori. Per consuetudine però si parla di biocomunicazione solo se il passaggio di informazione avviene attraverso specifici segnali, trasmessi da un individuo emittente, cui corrispondano specifiche risposte, emesse dal ricevente (v. Tavolga, 1970). Ovviamente tutto il comportamento sociale è sostenuto da una trama di messaggi, il cui significato può racchiudersi entro un numero abbastanza ben delimitabile di categorie: per esempio identificazione, fuga, attacco, gioco, accoppiamento e così via (v. W. J. Smith, 1969). La qualità del segnale (dello stimolo) può essere fotonica, termica, meccanica (acustica o tattile), chimica e anche elettrica, limitata in quest'ultimo caso a pochi pesci. Essa ovviamente dipende da un lato dalle possibilità di emissione e di ricezione delle diverse specie, dall'altro dal contesto ambientale in cui normalmente il messaggio viene emesso. Ciascuna specie comunque si serve di norma di più canali per lo scambio delle informazioni, spesso con preminenza dell'uno sull'altro. Oltre che dal

contesto ambientale, la qualità del segnale dipende anche dal tipo di messaggio che viene trasmesso. Così il sistema tattile, che è abbastanza diffuso lungo la scala zoologica, ha come caratteristica limitante che gli animali, per trasmettersi un'informazione attraverso questa via, devono essere vicini l'uno all'altro. Segnali relativi alle ultime fasi del corteggiamento, oppure segnali connessi con le cure parentali, sono perciò frequentemente di questo tipo. Un caso speciale di comunicazione tattile interspecifica si trova nel rapporto simbiotico tra paguri e attinie.

La comunicazione attraverso il canale visivo - che è molto diffusa, in quanto la vista rappresenta in molti gruppi l'organo più evoluto per la ricezione dei segnali - esige che non vi siano ostacoli tra l'emittente e il ricevente; inoltre, salvo nei casi in cui gli animali stessi producono la luce, come le lucciole (v. [bioluminescenza](#)), funziona solo se l'ambiente è illuminato.

La comunicazione chimica avviene attraverso l'emissione di particolari sostanze denominate feromoni (v. [ormoni negli invertebrati](#)), già riscontrabili presso i Protozoi. I feromoni possono essere diretti, in quanto provocano un' immediata risposta comportamentale, oppure indiretti, in quanto modificano lo stato fisiologico dell'individuo che li riceve. Agiscono dunque, in questo secondo caso, come ormoni di gruppo. Il linguaggio chimico offre notevoli possibilità di comunicazione e può essere altamente specifico. Inoltre sono di solito sufficienti poche molecole della sostanza perché venga modificato il comportamento del ricevente. Caratteristica del linguaggio chimico è la sua possibilità di permanere anche dopo che l'animale stesso si sia allontanato : perciò è spesso usato per marcare i confini territoriali o per lasciare altri generi di tracce.

I segnali acustici sono largamente usati nel regno animale e rappresentano probabilmente la via migliore per la costruzione di linguaggi complessi. I suoni possono infatti variare di frequenza, d'intensità e di ritmo di emissione. Possono coprire notevoli distanze, scavalcare ostacoli ed essere immediatamente combinati, sostituiti o soppressi.

I messaggi che costituiscono la comunicazione animale possono essere controllati geneticamente in modo diretto oppure appresi. Nel primo caso, siano essi rappresentati da strutture corporee, da secrezioni, da vocalizzazioni, da comportamenti, il loro evolversi non differisce fundamentalmente dall'evolversi di qualsiasi altra caratteristica animale. Ovviamente però la loro funzione di segnali fa sì che entrino sempre nel ruolo di selezione naturale gli individui che questi segnali devono recepire, e a cui devono specificamente rispondere modificando il loro comportamento. Di conseguenza una struttura o un comportamento che si evolve nella direzione di segnale deve rispondere a quelle caratteristiche che lo rendono efficiente per tale funzione. Deve, innanzitutto, attrarre l'attenzione. Studiando le modalità del comportamento di corteggiamento di numerose specie di Anatidi, ci si rende conto che certe attività di mantenimento si sono evolute come segnali sessualmente attrattivi. Tra questi citiamo il comportamento di assunzione di acqua e quello di cura igienica delle penne dell'ala. Ebbene, perdendo la loro funzione primaria, questi comportamenti hanno sviluppato mediante rallentamento, ripetizione, oppure mediante sottolineatura con suoni, quelle parti più adatte ad attrarre l'attenzione. Ciò ovviamente si può bene riscontrare dal raffronto con i comportamenti originari tuttora esistenti. Trattandosi poi di segnali la cui funzione primaria è di condurre a un corretto accoppiamento, si nota anche, mediante un'analisi comparativa tra specie affini, come in ogni specie sia stata sviluppata una differente caratteristica del comportamento originario: per esempio in una specie il lento estendersi di copritrici vivacemente colorate, in un'altra il rumoroso passare del becco attraverso le penne.

Naturalmente la funzione selettiva dell'individuo ricevente rappresenta soltanto una porzione delle pressioni selettive cui è sottoposto il segnale, e di conseguenza l'individuo che lo manifesta. Così i maschi delle specie poligame sono divenuti particolarmente cospicui a causa delle ingenti pressioni frutto della fortissima selezione sessuale e tali sono divenuti anche i predatori. Ciò ha probabilmente influito sul fatto che essi di norma non partecipano alle cure parentali, che siano cioè, per la specie, 'spendibili' senza grave danno per la generazione che viene dopo.

Così, come è essenziale che i segnali che conducono all'accoppiamento siano differenti per ogni specie, tanto che si differenziano complicandosi quando più specie affini convivono, per altri segnali può essere vantaggiosa la generalizzazione. Esempari, al proposito, sono i segnali d'allarme con cui un individuo avvisa i conspecifici della presenza di un predatore. Si osserva, in questo caso, un fenomeno di convergenza evolutiva: specie perseguitate dai medesimi predatori, pur se filogeneticamente non affini, tendono a sviluppare segnali d'allarme simili, che possono essere reciprocamente e correttamente percepiti. Una analogia si ritrova anche in quei segnali infantili che hanno la funzione di spegnere l'aggressività e di evocare comportamenti parentali.

Di norma un segnale non si serve solo di un canale di informazione, pur avendo spesso le informazioni trasmesse attraverso un canale maggior effetto di altre. Talora l'evoluzione consiste nella perdita d'importanza di un canale a favore di un altro. In certe blatte, per esempio, v'è comunicazione chimica effettuata tramite il pompaggio di feromoni dalle trachee: ciò provoca, secondariamente, dei rumori. Questo fatto secondario evidentemente è stato selezionato a favore in certe specie nelle quali si sono evoluti, in relazione alle strutture primitive, dei veri e propri apparati di stridulazione, mentre la comunicazione chimica è scomparsa.

L'evoluzione della comunicazione animale avviene anche attraverso il cambio di significato: per esempio, v'è un segnale, detto di presentazione dei genitali, che in molte specie di Mammiferi rispecchia la recettività sessuale della femmina. Tale segnale raggiunge anche, secondariamente, l'effetto di diminuire l'aggressività del maschio. In certe specie questo effetto secondario è divenuto la funzione primaria e il segnale di presentazione, persa ogni connotazione sessuale, viene utilizzato da maschi sottomessi e/o immaturi in funzione di segnale di sottomissione sociale. Tale fenomeno è stato denominato mimetismo intraspecifico (v. Wickler, 1968).

V'è poi il caso, ben rappresentato da certe vocalizzazioni degli Uccelli, dei messaggi che vengono appresi. In questi casi le pressioni selettive agiscono sulle capacità di apprendimento e su una serie di canalizzazioni o strettoie di vario tipo, che fanno sì che fra l'ampia gamma di suoni che l'ambiente offre, vengano appresi, in situazioni naturali, solo i giusti segnali. Quando la principale funzione del canto appreso è il riconoscimento di specie, l'imitazione vocale può avvenire limitatamente a una ben definita e precoce porzione della vita: ciò rende massime le probabilità di essere a contatto col giusto canto, che ovviamente è quello del padre. Al di là di questo periodo sensibile il canto non è più modificabile. Si parla allora di imprinting vocale (v. sotto, cap. 7). In certe specie, come nel passeriforme americano *Zonotrichia leucophrys*, solo il canto di un conspecifico può essere appreso; se durante il periodo sensibile, che va dal decimo al cinquantesimo giorno, gli Uccelli sono esposti al canto di un'altra specie, sviluppano un canto anormale, come se fossero stati allevati in isolamento acustico (v. Marler, 1970). Altre specie, come i passeriformi *Tacniopygia guttata* e *Pyrrula pyrrula*, necessitano, per l'imitazione vocale, di un legame socio-affettivo: così, per esempio, se sono adottati da un'altra specie, apprendono il canto della specie adottiva pur se in presenza di individui della loro stessa specie (v. Immelman, 1969; v. Nicolai, 1959).

Perché il canto si sviluppi normalmente è anche necessaria un'altra forma di apprendimento: l'uccello deve ascoltare se stesso mentre si esercita a voce sommessa (sottocanto). Il passeriforme americano *Melospiza melodia* per sviluppare un canto normale necessita esclusivamente dell'ascolto del proprio sottocanto (v. Mulligan, 1966).

I dialetti, cioè differenziamenti caratteristici di popolazioni entro la specie, non sono necessariamente presenti solo in specie in cui i segnali sono appresi, ma è soprattutto in questo caso che si manifestano.

Esistono inoltre casi di imitazione vocale non confinati in speciali periodi sensibili. Si tratta del canto antifonale, di Uccelli cioè che alternano i loro canti personali formando duetti (eccezionalmente trii o quartetti). Tale comportamento è stato descritto in numerose specie appartenenti a ben trentadue famiglie d'Uccelli (v. Thorpe e altri, 1972). Particolarmente studiata a proposito è l'averla

africana *Laniarius aethiopicus*. Si ritiene che i duetti abbiano un'importante funzione socio-sessuale, contribuendo a mantenere la coesione tra maschio e femmina e favorendo il riconoscimento individuale là dove la visibilità è insufficiente. Quando uno dei coniugi è assente dal territorio, l'altro sa replicare l'intero duetto (sa perciò imitare vocalmente) e ciò determina il pronto ritorno dell'individuo che si era assentato.

Un altro caso di imitazione vocale non limitato da periodi sensibili riguarda i richiami di volo (brevi vocalizzazioni) di alcuni Fringillidi. Al formarsi delle coppie i coniugi, per reciproca imitazione, unificano il proprio richiamo. Ciò ha funzione di riconoscimento individuale; durante la stagione invernale l'unificazione avviene a livello di gruppi, talora anche polispecifici. In questo caso la funzione del richiamo è di indicazione di appartenenza al gruppo (v. Mundinger, 1970). Pure l'imitazione vocale dei più famosi imitatori, tra cui la *Gracula religiosa*, assolverebbe a funzioni di riconoscimento individuale, di sesso, di popolazione (v. Bertram, 1970).

Dopo alcuni tentativi quasi completamente infruttuosi di far apprendere a scimpanzé a servirsi della comunicazione verbale umana, falliti per l'incapacità di imitazione vocale di questi Primati, un ottimo successo hanno avuto le sperimentazioni tese a insegnare a giovani scimpanzé un linguaggio a segni dei sordomuti (*American sign language*; v. Gardner e Gardner, 1969; v. Fouts, 1973), oppure a esprimersi tramite simboli di plastica magnetizzati da ordinare su una lavagna magnetica (v. Premack, 1971). Con questi mezzi gli scimpanzé hanno appreso a comunicare attivamente con gli sperimentatori. Da un'analisi fatta sull'uso del linguaggio umano da parte di una scimpanzé abituata a esprimersi tramite l'*American sign language* (v. Bronowski e Bellugi, 1970), è risultato che gli scimpanzé possiedono le seguenti capacità intellettuali, che sono pure tra le principali caratterizzanti del linguaggio umano: 1) la possibilità di frammettere un prolungato periodo di tempo tra la percezione dello stimolo e l'emissione del messaggio; 2) l'emancipazione del contesto del messaggio da cariche affettive o emozionali; 3) l'estendersi temporale, nel passato e nel futuro, dei riferimenti; 4) l'internalizzazione del linguaggio, che cessa di essere soltanto un mezzo di comunicazione sociale e diviene anche strumento di riflessione e di esplorazione, con cui il soggetto costruisce ipotetici messaggi, prima di scegliere quale trasmettere. Lo scimpanzé è risultato capace di combinare i segni per trasmettere messaggi diversi e anche, a seguito di un particolare insegnamento portato avanti da D. Premack (v., 1971), di usare correttamente della grammatica e della sintassi. I residui sospetti che questi Primati addestrati sapessero cogliere inconsci cenni da parte degli sperimentatori e che di ciò si servissero per rispondere correttamente, così come in passato era successo per cani o cavalli cosiddetti parlanti o calcolatori, sono stati fugati dalle recenti sperimentazioni di D. M. Rumbaugh e altri (v., 1973), che hanno addestrato uno scimpanzé a comunicare, usando un linguaggio simbolico componibile analogo ai precedenti, tramite un calcolatore elettronico.

La comunicazione, nell'uomo, si distingue in verbale e non verbale. Quest'ultima si esplica attraverso: a) comportamento cinetico, cioè gesti e altri movimenti del corpo, inclusi le espressioni facciali, i movimenti degli occhi e l'atteggiamento generale che un individuo assume; b) paralinguaggio, cioè la tonalità della voce, le interruzioni e altri suoni quali risa, sospiri o sbadigli; c) rapporti spaziali tra gli individui e l'uso dello speciale spazio (*prossemica*); d) olfatto; e) sensibilità della pelle al tatto e alla temperatura; f) uso di artefatti, quali vestiti e cosmetici.

La comunicazione non verbale, pur non essendo esente da influenze culturali, è la parte della comunicazione umana più affine alla comunicazione animale. I. Eibl-Eibesfeldt (v., 1970) ha raccolto una notevole casistica di moduli fissi d'azione nell'uomo, relativi al comportamento di corteggiamento (*flirting behaviour*), indipendenti da fattori di apprendimento e praticamente identici in ragazze di Samoa, Papua, Francia, Giappone, Africa e Sudamerica. Studiando il comportamento di bambini nati ciechi e sordomuti e raffrontandolo con quello di coetanei normali, ha potuto anche evidenziare che buona parte della mimica facciale è indipendente da influenze culturali.

Per quanto riguarda la comunicazione verbale, è verosimile ritenere (v. Mainardi, *Origine...*, 1974)

che essa sia comparsa prima dell'*Homo sapiens*, a livello del più antico *Homo erectus* o prima ancora, a livello dell'*Australopithecus*. Le ricostruzioni sul tipo di socialità di queste forme fossili (caccia di gruppo, esistenza di un campo base, uso di arnesi) fanno apparire indispensabile l'esistenza di un linguaggio plastico come quello della specie umana, seppure ovviamente molto più primitivo. Per quanto riguarda l'uso di arnesi v'è una notevole analogia tra i processi conoscitivi richiesti per la fabbricazione di utensili e quelli per la comunicazione per mezzo del linguaggio simbolico. I recenti reperti sulle capacità di uso della comunicazione verbale umana da parte di scimpanzé rendono, d'altro canto, quanto mai verosimile il supporre capacità analoghe già nell'*Australopithecus*. Rimane da rilevare come l'uomo sia l'unico, tra i Primati, dotato di imitazione vocale. Si è a questo proposito supposto un fenomeno di evoluzione convergente con quegli Uccelli che, al pari dell'uomo, mantengono durante l'intero corso della vita capacità di imitazione vocale. Le pressioni selettive, anche in questo caso, sarebbero state a favore dell'instaurarsi di meccanismi plastici di riconoscimento individuale o di appartenenza al gruppo, facilitanti il riconoscimento e il contatto a distanza durante le cacce di gruppo. Comunque, una volta instaurato il primitivo meccanismo della comunicazione verbale, risultano ovvie le pressioni selettive a favore del suo sviluppo, considerando l'importanza che i fenomeni di trasmissione culturale hanno avuto e hanno per l'adattamento della linea evolutiva che ha portato all'*Homo sapiens*.

7. L'apprendimento sociale e le origini della cultura

Comportamenti appresi con esperienze individuali, oppure vari tipi di informazioni, possono essere trasmessi da un individuo all'altro attraverso alcune forme di apprendimento che appunto perché implicano interazione tra almeno due individui vengono dette sociali. Di grande rilievo, in questo contesto, è l'imprinting o apprendimento precoce in fase sensibile. Il fenomeno fu per la prima volta descritto da D. A. Spalding (v., 1873) ma fu soprattutto Lorenz (v., 1935 e 1937) ad accentuarne l'importanza stimolando un gran numero di ricerche sperimentali. Si tratta di una forma di apprendimento caratterizzata dal suo attuarsi soltanto durante un periodo sensibile, ben delimitato e solitamente precoce. Altre caratteristiche sono la quasi assoluta irreversibilità, cioè impossibilità di annullarne in seguito gli effetti, la non necessità di un premio apparente perché avvenga l'apprendimento e, nell'ambito del periodo sensibile, l'importanza della priorità dello stimolo (v. Hess, 1973; v. Sluckin, 1970; v. F. V. Smith, 1969).

Tra i vari aspetti del comportamento animale, che sono influenzati dall'imprinting, preminente è il rapporto prole- genitori. È stato dimostrato che il primo oggetto in movimento che viene a contatto con giovani durante il periodo sensibile viene assimilato come genitore, e a questo vengono indirizzati i comportamenti propri del rapporto. Già s'è visto, a proposito del canto territoriale degli uccelli canori, come questo venga appreso, e fissato indelebilmente, attraverso imprinting vocale.

L'immagine su cui si concentra il comportamento affettivo filiale focalizza anche l'immagine di specie, e perciò indirizza, nella vita adulta, i comportamenti sociali e specificamente sessuali. Così un animale (particolarmente un mammifero o un uccello) che ha subito un imprinting errato può risultare sessualmente e socialmente deviato. Variabilità a livello dei segnali di specie o di sesso può determinare, entro la specie, preferenze sociali o sessuali, e questo può riflettersi sul destino evolutivo della popolazione attraverso varie forme di accoppiamenti assortativi (v. Mainardi, 1968; v. Karlin, 1969).

Altre informazioni trasmesse attraverso l'imprinting possono riguardare l'alimentazione. In certe specie d'Uccelli, come il passeriforme *Taeniopigia castanotis* (v. Rabinowitch, 1969) e il pollo (v. Burghardt, 1969; v. Capretta, 1969), le preferenze alimentari vengono precocemente trasmesse da una generazione all'altra: nel primo caso, trattandosi di prole inetta, mediante imboccamento, nel secondo con una speciale forma di insegnamento. La chioccia, infatti, con appropriati movimenti e

vocalizzazioni, insegna ai pulcini cosa devono mangiare. Analoghe forme di insegnamento, relative all'immagine di preda e su come ordinare le sequenze di caccia, vengono messe in atto nei felini (v. Ewer, 1968). Oltre a ciò si conoscono anche casi in cui dall'imprinting dipende la scelta del substrato per la deposizione delle uova, dell'ospite da parassitizzare, dell'habitat (v. Mainardi, *L'animale culturale*, 1974). Non sempre la trasmissione avviene in modo palesemente e direttamente sociale, pur essendovi di solito almeno un'influenza del comportamento dei genitori su ciò che apprendono i figli. Nel caso per esempio delle preferenze per un determinato habitat, è evidente che ciò dipende dal fatto che i genitori hanno scelto quel determinato tipo di habitat per la nidificazione.

È evidente che l'imprinting, a causa soprattutto dell'irreversibilità e del periodo sensibile, fissa certe forme di comportamento per tutta la vita e ha, in generale, un effetto conservatore sul mantenersi di certe abitudini dall'una all'altra generazione. Si differenzia in ciò da altre forme di apprendimento sociale che consentono un'ampia plasticità comportamentale all'individuo e alla popolazione. Ci si riferisce qui soprattutto all'imitazione o apprendimento osservazionale, consistente nel saper acquisire una nuova abitudine dopo aver osservato altri individui, di solito della stessa specie, metterla in atto. Tali forme di apprendimento, dimostrate in certi Uccelli e Mammiferi, consentono il rapido espandersi di abitudini nuove e in qualche caso anche il loro accumularsi, in una sorta di progresso culturale. Particolarmente interessante è il caso dei macachi giapponesi (*Macaca mulatta*) dell'isola di Koshima che, in condizioni seminaturali, hanno modificato numerose abitudini di vita. È stato anche dimostrato il meccanismo normalmente implicato in questo tipo di evoluzione culturale. Di norma i giovani si dimostrano particolarmente adatti sia a compiere le scoperte sia ad assimilarle, mentre invece gli anziani tendono a rendere stabili le tradizioni già acquisite. Facilitano le caratteristiche dei giovani la spiccata tendenza all'esplorazione, una maggiore tendenza all'imitazione e il gioco, che, da un lato, favorisce scoperte casuali, dall'altro la loro trasmissione sociale tra coetanei. Tra le nuove abitudini che hanno formato la nuova cultura delle scimmie giapponesi ricordiamo il lavare le patate dolci, il condirle con acqua salata, il saper separare il frumento dalla sabbia buttando la miscela in acqua e poi raccogliendo la parte galleggiante, l'abitudine al nuoto (v. Kawai, 1965; v. Kawamura, 1963).

Capacità di apprendimento osservazionale sembra essere presente praticamente in tutti i Primati, in certi altri Mammiferi particolarmente sociali, come delfini, topi e ratti e in certi Uccelli (v. Mainardi, *L'animale culturale*, 1974). È stato anche messo in evidenza in certe specie, come per esempio nel *Lemur fulvus*, che l'informazione non va a caso entro la popolazione, ma seguendo certe vie di minor resistenza. In questa specie s'è infatti notato che abitudini nuove passano facilmente, attraverso l'apprendimento osservazionale, dalla madre ai figli, mentre la strada opposta, tentata sperimentalmente, ha dato frutti ben più modesti (v. Feldman e Klopfer, 1972).

Dal 1921 si sparse in Inghilterra, coinvolgendo numerose specie di passeriformi quali passeri, merli, pettirossi, storni, tordi, fringuelli, ma soprattutto cince (*Paridae*), l'abitudine nuova di perforare e strappare il tappo di stagnola delle bottiglie del latte poste davanti alle porte delle case e poi rubare la panna condensata sottostante. L'abitudine si espanse epidemicamente attraverso l'Inghilterra e ciò probabilmente avvenne grazie a un particolare meccanismo etologico detto incentivazione localizzata dell'attenzione (*local enhancement*). Non si tratterebbe cioè in questo caso di vera imitazione, in quanto non vi sarebbe in realtà l'introduzione di un comportamento nuovo, ma soltanto l'acquisizione sociale di un nuovo stimolo (la bottiglia) che evocerebbe un comportamento consueto. Lo strappare pezzi di stagnola, infatti, ricalcherebbe il comportamento dello spellare la corteccia degli alberi alla ricerca di Insetti o altri Invertebrati (v. Hinde e Fisher, 1951).

Talora si osserva, studiando il comportamento di animali in gruppo, che, se un individuo inizia una nuova attività, molti o addirittura tutti gli individui del gruppo iniziano la medesima attività. Se un animale comincia a mangiare, anche gli altri mangiano (lo s'è visto nei pulcini, nelle pecore), se uno sbadiglia, tutti sbadigliano (negli struzzi). Si dà a questo fenomeno, che può erroneamente essere

scambiato per imitazione, il nome di facilitazione sociale, intendendo con ciò l'immediato innescarsi di un'abitudine già compresa nel repertorio comportamentale di chi la compie, a seguito della osservazione di un dimostratore.

Tra tutte le specie animali la specie umana è quella che maggiormente utilizza meccanismi di trasmissione sociale. Perciò buona parte del comportamento umano si evolve tanto rapidamente. Il processo è probabilmente antichissimo e fin dalla preistoria l'uomo tese a modificare, attraverso la cultura, l'ambiente, per adattarlo alle sue esigenze. Ciò di riflesso ha fatto sì che l'evoluzione culturale interagisse con l'evoluzione biologica, cosicché, attualmente, si può ritenere l'uomo un prodotto dell'interazione dei due diversi tipi di evoluzione. Il successo dell'uomo quale specie produttrice di cultura si ritiene che abbia evolutivamente accentuato alcune caratteristiche di comportamento facilitanti la trasmissione culturale. Tra queste, ovviamente, la comunicazione verbale e inoltre la sopravvivenza dei vecchi ben oltre l'età dell'espletamento delle cure parentali con funzioni di depositari e trasmettitori di cultura (casta degli anziani), il prolungamento del periodo di dipendenza della prole dai genitori facilitante il travaso di informazioni dall'una all'altra generazione e l'estensione della ricettività sessuale femminile al di fuori dei periodi fecondi, che avrebbe contribuito alla formazione della famiglia, importante nucleo di trasmissione culturale (v. Mainardi, 1973, e *L'animale ...*, 1974).

Esistono, tra evoluzione biologica e culturale, analogie e differenze. La principale analogia sta nel fatto che in ambedue i casi la variabilità, sia essa prodotto di mutazioni genetiche o culturali, è sottoposta al vaglio della selezione naturale; inoltre analogo è il ruolo che possono giocare il caso e l'effetto delle migrazioni. La principale differenza riguarda i meccanismi di trasmissione: rigido e lento (da genitori a figli) per l'evoluzione biologica, malleabile e rapidissimo (quasi indipendente da vincoli di parentela e generazione) per quella culturale (v. Cavalli-Sforza, 1971).

8. L'uso di arnesi

Animali tassonomicamente tra loro assai distanti sono in grado di manipolare oggetti usandoli come estensioni di strutture corporee. Tra gli Invertebrati vanno ricordati: alcuni generi di formiche (*Oecophylla* e *Polyrachis*) che saldano insieme i margini delle foglie usando le proprie larve, provviste di ghiandole della seta; le larve di un neurottero (*Myrmeleon*) e di alcuni ditteri (*Lampromyia* e *Vermileo*) che, scavato un imbuto nella sabbia sul cui fondo stanno poi nascoste, gettano granelli di sabbia verso l'alto per far scivolare le prede, solitamente piccoli Insetti; alcune specie di vespe del genere *Ammophila*, che tengono un ciottolo tra le mandibole e lo usano come percussore nella costruzione del nido (v. Alcock, 1972; v. Thorpe, 1963²). Tra i Vertebrati si conoscono casi di uso di arnesi in un pesce (*Toxotes jaculatrix*, il pesce arciere), che sputa gocce d'acqua contro varie prede che vede appoggiate sulla vegetazione prospiciente l'acqua, e in alcune specie di Uccelli e Mammiferi. Per quanto riguarda gli Uccelli, vi sono quelli che, o per procurarsi cibo o per altri scopi, usano tenere nel becco uno stecco, una spina o, come nel caso del picchio muratore *Sitta pusilla*, una scaglia di pino. I meglio studiati, al proposito, sono i fringuelli delle Galapagos, *Cactospiza pallida* e *C. heliobates*, che utilizzano spine di cactus per scoprire ed estrarre bruchi da fessure entro i tronchi d'albero. Poi vi sono gli Uccelli che, come l'avvoltoio africano *Neophron percnopterus* e l'australiano *Hamirostra melanosternon*, scagliano col becco sassi contro uova di struzzo o di emù, nutrendosi poi del contenuto. Tra i Mammiferi vanno citati gli elefanti, gli orsi polari, il delfino *Tursiops aduncus*, la lontra *Enhydra lutris*, nonché numerose specie di Primati (v. Mainardi, *L'animale culturale*, 1974). In molti casi, particolarmente negli Invertebrati, la tendenza all'uso di arnesi sembra ereditata geneticamente, ma, soprattutto nei Primati e probabilmente anche in certi Mammiferi e Uccelli, appare evidente come abitudini legate all'uso di arnesi siano frutto di scoperte accidentali, talora trasmesse socialmente entro la popolazione. Tali scoperte scaturiscono in alcuni casi da situazioni di

frustrazione, come nel caso del lancio di oggetti da parte di Primati (v. Hall, 1963) o di Uccelli (v. Alcock, 1970); altre volte, invece, all'uso di arnesi i Primati arrivano essendo in uno stato contemplativo e inquisitivo, piuttosto che di alterazione emotiva.

Tra i più interessanti casi di uso di arnesi in situazioni naturali merita particolarmente di essere ricordata l'abitudine presente in certe popolazioni di scimpanzé di ' pescare' le termiti inserendo rametti, appositamente scelti e talora preparati, nelle aperture dei termitai. Gli insetti s'attaccano, con le mandibole, a questi arnesi e possono così essere estratti dal termitaio e mangiati. L'abitudine è tramandata culturalmente e i giovani cominciano a esercitarsi, come gioco, raccogliendo gli arnesi scartati dai genitori (v. Van Lawick-Goodall, 1968). In condizioni sperimentali si è potuto mettere in evidenza come lo scimpanzé sia in grado non solo di usare, ma anche di costruire semplici arnesi (per es. un'asta di una determinata lunghezza, utile per estrarre un premio da un tubo), partendo da materiali grezzi e amorfi (v. Khrustov, 1970).

9. Patologia del comportamento

La condizione di cattività provoca frequentemente la comparsa di comportamenti anormali. Frequenti sono sia l'inibizione motoria sia l'eccesso di movimento, il rifiuto di cibarsi, l'apatia o un'anormale aggressività. Sono state studiate soprattutto le reazioni motorie stereotipate: è, cioè, molto frequente negli zoo vedere animali andare avanti e indietro in tragitti sempre uguali, ripetendo ogni volta esattamente i medesimi movimenti, in modo automatico. Questi tragitti tendono, col tempo, ad assumere forme caratteristiche, di solito circolari, oppure a otto. All'inizio i movimenti non sono stereotipati, ma in breve tempo vanno perdendo variabilità. Così il tipico ondeggiare degli orsi prigionieri rappresenta l'abbreviazione estrema del primitivo andare avanti e indietro. Si ritiene che tra le principali cause che producono un comportamento anormale negli animali in cattività vi siano i rapporti territoriali alterati, la mancanza di luoghi dove nascondersi, la paura di individui predominanti a cui non si può sfuggire, l'impossibilità di raggiungere fonti di cibo o gruppi sociali noti (v. Meyer-Holzappel, 1968). Va rilevato che, perché si possa effettivamente parlare di comportamento patologico, occorre che questo sia maladattativo nel contesto ambientale in cui si manifesta; in certi casi si tratta invece della normale risposta adattativa a condizioni ambientali anormali. In qualche caso però questi comportamenti si prolungano indefinitamente anche quando gli animali vengono nuovamente liberati ed è appunto in questo nuovo ambiente che realmente si dimostrano maladattativi. Sempre come conseguenza della cattività vanno ricordati i casi di automutilazione, frutto di solito di aggressività ridiretta, per impossibilità (da frustrazione o fisica) di colpire il vero oggetto che l'ha scatenata.

Comportamenti anormali, soprattutto nella sfera sessuale, possono anche essere il prodotto di un imprinting errato (v. Mainardi, 1968; v. Schutz, 1966). In certi animali superiori oltre che le esperienze errate durante periodi sensibili anche varie carenze di esperienza, soprattutto a livello socioaffettivo, possono determinare la comparsa di comportamenti patologici. Di grande interesse al proposito sono le ricerche di Harlow (v., 1961) su *Macaca mulatta*.

Negli animali domestici o di laboratorio si dimostrano frequentemente anche caratteri comportamentali anormali controllati geneticamente. Basti ricordare, nel moscerino *Drosophila melanogaster*, il già citato caso della mutazione recessiva *yellow*, che modifica la velocità di vibrazione delle ali durante il corteggiamento, e quelli ben noti dei cosiddetti topi ballerini, il cui comportamento è determinato da mutazioni che influiscono sul funzionamento dei canali semicircolari.

Di notevole interesse è anche l'interpretazione in chiave etologica di una malattia mentale umana: l'autismo dei bambini. La causa di questa malattia è stata localizzata nel non superamento, da parte del bambino malato, di una situazione conflittuale omologa a quella che normalmente si ritrova nell'instaurarsi dei normali rapporti sociali sia nella nostra che in altre specie (v. Tinbergen e

Tinbergen, 1972).

Etologia

Enciclopedia del Novecento II Supplemento (1998)

di **Patrick P. G. Bateson**

Etologia

sommario: 1. Introduzione. 2. Relazioni tra etologia e sociobiologia. 3. L'organizzazione del comportamento. 4. Le origini del comportamento adattativo. 5. Conclusioni. □ Bibliografia.

1. Introduzione

L'etologia è nata come approccio biologico allo studio del comportamento. Fondatori dell'etologia moderna sono universalmente considerati K. Lorenz e N. Tinbergen, che, per le loro scoperte pionieristiche, ricevettero, nel 1973, il premio Nobel insieme con K. von Frisch, lo scopritore del linguaggio-danza delle api mellifere. Lorenz e Tinbergen trattavano il comportamento alla stessa stregua di qualsiasi altro aspetto del fenotipo di un animale, sulla base del fatto che i moduli comportamentali spesso possiedono una regolarità e una coerenza che sono legate alle necessità naturali dell'animale. Inoltre il comportamento di una specie spesso differisce notevolmente da quello di un'altra specie. La comprensione di questi fatti fu una tappa determinante che portò a inserire lo studio del comportamento nel contesto della nuova sintesi darwiniana che si andava realizzando negli anni trenta. Per quanto gli individui differiscano l'uno dall'altro, quelli che sono strettamente imparentati sono più simili tra loro di quanto non lo siano individui non imparentati. Se le somiglianze fra consanguinei sono ereditate geneticamente, allora un particolare comportamento che determini un vantaggio, o ai fini della sopravvivenza o riproduttivo, dopo un certo numero di generazioni si diffonde nella popolazione finché ogni membro della discendenza si comporta in quello stesso modo.

Gli etologi, il cui pensiero è sempre stato ispirato alla teoria dell'evoluzione darwiniana, hanno ripetutamente speculato sul significato adattativo delle differenze tra le specie. L'interesse per la funzione biologica del comportamento ha prodotto molti studi eccellenti sugli animali in condizioni naturali. Un animale in cattività generalmente è troppo condizionato dall'ambiente artificiale per consentire una comprensione completa delle funzioni delle svariate attività che esso è in grado di svolgere. Gli studi sugli animali in libertà hanno costituito una parte importante dell'etologia e hanno svolto un ruolo determinante nello sviluppo dei suoi metodi specifici ed efficaci per osservare e misurare il comportamento (v. Martin e Bateson, 1993). Tuttavia, sarebbe un errore descrivere gli etologi come scienziati ' non sperimentali' e interessati esclusivamente alla descrizione.

Tinbergen è stato un maestro nel realizzare eleganti esperimenti sul campo e la raffinata tradizione da lui inaugurata si è protratta fino ai giorni nostri. RegISTRAZIONI magnetiche dei versi di predatori o di individui della stessa specie (piccoli o partners potenziali) vengono fatte ascoltare ad animali che vivono in libertà per scoprire come reagiscono. Analogamente, sagome e fantocci di fogge diverse sono impiegati per misurare la reattività a una forma o a un colore particolari: in questo modo si studia, per esempio, come il riflesso di beccare sia stimolato, in piccoli di gabbiano, da oggetti differenti più o meno somiglianti ai becchi dei genitori. Questo e molti altri esempi dimostrano che anche l'etologia classica comporta molto più che la mera osservazione. Inoltre, numerosi etologi si

sono dedicati a studi di laboratorio riguardanti il controllo e lo sviluppo del comportamento. In effetti, molte delle più sorprendenti scoperte etologiche, come l'imprinting e l'apprendimento del canto da parte degli Uccelli, sono state realizzate in condizioni artificiali e hanno influenzato notevolmente il modo in cui è stato interpretato il comportamento in condizioni naturali (v. McFarland, 1993²; v. [etologia](#); v. [istinto](#)).

La complessa sequenza di atti che la costruzione di un nido comporta, se osservata in uccelli d'allevamento, non è facilmente spiegabile in termini di una serie di azioni apprese, ciascuna indotta da uno stimolo particolare proveniente dall'ambiente. Tuttavia, la tendenza a considerare quale vantaggio comporti nell'ambiente naturale un particolare modello comportamentale è sempre stato un tratto distintivo dell'etologia. Quando a questo approccio è stato aggiunto il confronto tra animali, la facile presupposizione che tutti gli animali risolvano lo stesso problema nello stesso modo si è subito rivelata falsa. L'approccio comparativo continua a essere una caratteristica importante dell'etologia.

Come Tinbergen ha indicato, lo studio biologico del comportamento solleva quattro distinti problemi di carattere generale (v. Manning e Dawkins, 1992⁴): 1) il controllo dei moduli comportamentali, concernente i fattori interni ed esterni che ne regolano l'occorrenza e il modo in cui operano i processi sottostanti; 2) lo sviluppo del comportamento, che riguarda il concorso delle influenze genetiche e ambientali sulla formazione dei moduli comportamentali nel corso della vita dell'individuo e il modo in cui operano i processi evolutivi; 3) la funzione del comportamento, che concerne il modo in cui un modulo comportamentale contribuisce alla sopravvivenza dell'animale e alla trasmissione dei suoi geni alla generazione successiva; 4) l'evoluzione del comportamento, relativa alla storia ancestrale e ai modi in cui un modulo comportamentale si è evoluto. Queste quattro aree di ricerca sono distinte. Le prime due si occupano di meccanismi e sollevano interrogativi sul 'come'; le seconde due, tipicamente di pertinenza dell'etologia, si occupano di adattamento e sollevano interrogativi sul 'perché'. Pur stando così le cose, il punto di vista etologico è che i due tipi di questioni non dovrebbero essere tenuti troppo separati (v. Manning e Dawkins, 1992⁴). Ponendo un particolare problema entro un contesto concettuale più ampio, si ottiene una più profonda comprensione, quale che sia la questione centrale.

2. Relazioni tra etologia e sociobiologia

I padri fondatori dell'etologia conseguirono particolari successi, in parte perché fornivano alla biologia comportamentale l'apporto di una teoria coerente sul modo in cui il comportamento è organizzato, e in parte perché erano interessati alla funzione del comportamento. Il loro approccio funzionale li distingueva nettamente dagli psicologi comparatisti. Comunque, intorno ai primi anni settanta l'etologia sembrava matura per subentrare alla psicologia comparata. L'auspicata comprensione delle connessioni tra il comportamento e i meccanismi che ne erano alla base era ancora frammentaria. Nel frattempo gli studi sul campo relativi ai rapporti tra moduli comportamentali e condizioni sociali ed ecologiche in cui tali moduli normalmente si presentano portarono una popolarità e un successo senza precedenti all'ecologia comportamentale, nella quale la comprensione dei meccanismi svolgeva un ruolo del tutto secondario. Una nuova disciplina, chiamata 'sociobiologia', si andò a inserire nello spazio disponibile, contribuendo allo studio del comportamento con importanti concetti e metodi derivati dalla biologia delle popolazioni, e con alcune sue prerogative specifiche (v. [sociobiologia](#)). Il modo in cui venivano applicate le idee della biologia evolutiva risultò molto suggestivo. Il fascino della teoria dell'evoluzione, nel cui ambito la sociobiologia era inserita, stava nel fatto che essa sembrava ancora una volta rendere accessibile una materia complicata (v. Alcock, 1993⁵).

Gli animali interagiscono tra loro, stabiliscono relazioni di parentela e collettivamente costituiscono

delle società. Il comportamento sociale sembra spesso implicare la cooperazione e da Darwin in poi questo aspetto del comportamento ha continuato a tormentare i teorici. Se l'evoluzione dipende dalla competizione, come può essersi evoluta la cooperazione? Sono stati proposti tre tipi di spiegazioni: 1) la selezione di parentela: le parti in causa sono imparentate e i benefici derivanti dall'aiutare un cugino, per esempio, sono logicamente gli stessi che si ottengono aiutando un figlio, anche se quantitativamente meno efficaci in termini di trasmissione del patrimonio genetico; 2) il vantaggio reciproco: entrambe le parti in causa beneficiano della cooperazione; 3) la selezione di ordine superiore: l'individuo fa parte di un gruppo di individui non imparentati fra loro, che può sopravvivere meglio, come entità, di un altro gruppo, grazie alle azioni svolte dagli individui al suo interno. Questa spiegazione era generalmente considerata poco plausibile, ma può corrispondere al vero se gli individui si estinguono più rapidamente dei gruppi e l'immigrazione tra gruppi è difficile. Malgrado i fruttuosi dibattiti sulla funzione e sull'evoluzione del comportamento sociale, l'impatto della sociobiologia sulla biologia del comportamento nel suo complesso è consistito nel fatto che ampi settori della materia, che erano stati importanti argomenti di pertinenza dell'etologia, furono ritenuti irrilevanti o privi di interesse. Pochi studiosi vollero dedicarsi all'analisi del modo in cui il comportamento si sviluppa o è controllato. Per molti anni, quindi, le questioni attinenti ai meccanismi furono largamente ignorate. Negli anni novanta i collegamenti trascurati tra le questioni riguardanti il 'perché' e quelle riguardanti il 'come' furono ripristinati.

Il fatto di chiedersi 'a che cosa' serva una certa cosa non porta direttamente a scoprire 'in che modo' essa funzioni. Ma l'approccio funzionale aiuta a distinguere tra meccanismi indipendenti che controllano il comportamento e può portare a individuare le principali variabili di controllo di ciascun sistema. Questo è importante nella progettazione di esperimenti in cui, inevitabilmente, soltanto un piccolo numero di variabili indipendenti viene manipolato, mentre tutte le altre sono tenute costanti o fatte variare a caso. L'esperimento si risolve in una perdita di tempo se la scelta delle condizioni che vanno tenute costanti è male assortita. Un approccio funzionale può fornire quella conoscenza che consente di evitare proprio questo tipo di errori.

I ricercatori che studiavano quali fossero, in un ambiente naturale, i modi più efficienti per procurarsi il cibo si sono resi conto che il loro lavoro sollevava importanti interrogativi sul modo in cui il comportamento viene controllato. Come risultato di questa rinnovata consapevolezza si sono intrecciati proficui scambi soprattutto tra gli ecologi del comportamento e gli psicologi interessati all'analisi sperimentale dell'apprendimento. Anche nel campo dello sviluppo del comportamento approcci di ispirazione funzionalista hanno contribuito a mettere ordine in quella che altrimenti sembrava un'area disperatamente confusa. Chiedersi quale potrebbe essere la normale funzione di un comportamento aiuta a distinguere le peculiarità giovanili dal comportamento che si manifesta nell'adulto e a capire la struttura evolutiva usata nel processo di assemblaggio funzionale, le cui regole sono importanti, per esempio, nel determinare quando un animale coglie un'informazione cruciale dal suo ambiente. Anche in questo caso l'approccio progettuale ottimale inquadra e stimola la ricerca sui processi di sviluppo.

La corrente di idee tra gli approcci relativi al 'come' e quelli relativi al 'perché' fluisce nei due sensi. Molti di coloro che si sono concentrati sull'ecologia del comportamento animale stanno incominciando a capire la necessità di conoscerne i meccanismi per orientare le questioni funzionali ed evolutive alle quali sono più interessati. Ciò è accaduto principalmente negli studi concernenti i fattori percettivi e i processi di apprendimento che influenzano la scelta del partner, e di conseguenza anche nel campo delle teorie evoluzionistiche della selezione sessuale a questi connesse. La stessa cosa sta succedendo anche nelle aree di ricerca generalmente indicate come 'strategie delle storie di vita', che sollevano importanti questioni attinenti alle risposte condizionate da determinate situazioni ambientali. In generale questi mutamenti del pensiero si stanno verificando perché ciò che gli animali effettivamente fanno è considerato importante nello stimolare (nonché nel limitare) le idee circa la

funzione e l'evoluzione del comportamento. I meccanismi implicati nello sviluppo e nel controllo del comportamento possono spesso retroagire sui processi evolutivi, come probabilmente è accaduto nel caso della scelta del partner e del controllo attivo dell'ambiente sociale.

Mentre le barriere tra gli approcci relativi al 'perché' e quelli relativi al 'come' sono ancora una volta diventate più permeabili, sono stati fatti enormi progressi in neuroetologia e nella comprensione delle basi ormonali del comportamento. Sono stati scoperti collegamenti tra la fisiologia del metabolismo e il comportamento, nonché tra quest'ultimo e il sistema immunitario. Si è cominciato a capire l'importanza e il valore delle tecniche molecolari. In generale gli studi sullo sviluppo e sul controllo del comportamento appaiono oggi molto differenti rispetto a venticinque anni fa.

Gli sperimentatori sono meno inclini a mantenere costanti tutte le variabili eccetto una, contrariamente a quanto si faceva una volta (quando si scopriva che l'unica variabile indipendente produceva un effetto, essa era considerata 'la' causa, e ogni altra variabile era ritenuta irrilevante). Attualmente, un approccio sistemico è considerato essenziale e i biologi comportamentali sono ben preparati ad affrontarlo. I più avveduti fra i ricercatori che studiano le basi neurologiche del comportamento sanno fin troppo bene che i dati che ottengono sono molto simili a quelli ottenuti da un meteorologo che studi un uragano raccogliendo i dati a livello del suolo. Essi hanno capito che se si vuole ricavare un senso coerente dall'intero sistema è necessario disporre dell'equivalente di una fotografia presa da un satellite e soltanto coloro che studiano il comportamento forniscono loro una tale immagine. Inoltre, essi hanno sviluppato tecniche speciali per la misura del comportamento liberamente fluttuante (v. Martin e Bateson, 1993).

3. L'organizzazione del comportamento

Due concetti fondamentali dell'etologia classica erano quello di 'stimolo-segnale' e quello di 'modulo fisso di attività'. Esempi di stimoli-segnale sono l'addome rosso dello spinarello maschio, un pesce d'acqua dolce altamente territoriale, e il petto rosso dell'altrettanto territoriale pettirosso europeo, che scatenano un attacco da parte di un rivale. La portata euristica del concetto di stimolo-segnale si dispiegò pienamente nell'analisi dei caratteri dello stimolo che suscitano selettivamente particolari atti comportamentali. I moduli fissi di attività (o, meglio, moduli modali di attività) fornirono utili spunti per la descrizione del comportamento e il confronto tra specie. I caratteri comportamentali furono usati in tassonomia e l'interesse degli zoologi per l'evoluzione portò a tentativi di formulare principi per la derivazione e la ritualizzazione dei movimenti-segnale.

Sia il concetto di stimolo-segnale, o stimolo scatenante, sia quello di modulo fisso di attività svolsero ruoli importanti nei primi tentativi degli etologi di sviluppare modelli di comportamento in termini di sistemi. Lorenz umoristicamente descriveva la motivazione al comportamento come uno sciacquone che poteva essere azionato quando la mano giusta (cioè un appropriato stimolo ambientale) tirava la catena. In questa similitudine lo sgorgare dell'acqua dalla cassetta rappresenta lo scatenamento di una particolare forma di comportamento, mentre la mancata reazione allo stimolo si spiega con l'assenza di acqua nella cassetta (per quante volte si tiri la catena, non succede niente). Questa metafora del controllo e della motivazione del comportamento costituisce un diagramma di flusso in più di un senso e ha fornito a una generazione di etologi un modo per integrare il proprio pensiero sulle molteplici cause del comportamento, sia interne sia esterne. Basandosi su un'idea diffusa, secondo cui l'esplicitazione di un comportamento servirebbe a scaricare il desiderio accumulato, tale immagine fu inizialmente presentata abbastanza a cuor leggero da Lorenz; fu invece presa molto seriamente dai suoi fedeli discepoli e il modello ben presto rivelò una notevole capacità di fuorviare persino il suo autore. In alcuni sistemi di comportamento, in particolare quello aggressivo, la manifestazione del comportamento rende la ripetizione 'più' probabile, non meno, come Lorenz aveva presupposto in modo forse un po' avventato.

Un altro modello sistemico ha resistito molto meglio alla prova del tempo; sviluppato da Tinbergen, esso riguarda l'organizzazione gerarchica del comportamento. Anche in questo caso l'utilità del modello dipende non tanto dalle sue capacità di previsione, quanto dal fatto che esso contribuisce a mettere in relazione reciproca dati che, altrimenti, sembrerebbero non collegati. È del tutto ovvio che è semplicemente impossibile che un individuo svolga contemporaneamente tutte le attività legate alla sopravvivenza e alla riproduzione. I vari requisiti di un atto comportamentale di un animale possono essere classificati grosso modo come 'conservazione, protezione, trasmissione' (in inglese, le tre 'p': preservation, protection, propagation).

Le molte attività funzionali riassunte dai termini 'conservazione' e 'protezione' sono necessarie per la sopravvivenza, mentre la trasmissione è necessaria per garantire la continuità genetica da una generazione alla successiva. Molti di questi compiti si escludono a vicenda. Quando un sistema di controllo comunica al cervello che gli zuccheri nel sangue sono scesi a bassi livelli, è logico che intervengano dei meccanismi in grado di sopprimere tutte le attività che potrebbero interferire con il compito di cercare cibo e aumentare il livello di zucchero nel sangue. Quando un segnale di allarme avverte che si sta avvicinando un pericoloso predatore, è meglio che il pasto sia interrotto per darsi alla fuga, onde evitare di diventare il pasto di un'altra specie.

L'immagine di un 'capo' che decide quel che si deve fare quando vi sono tante richieste contrastanti è assai suggestiva. Ma gli esperti di intelligenza artificiale, il cui compito è costruire macchine capaci di svolgere una molteplicità di funzioni, sostengono che tali sistemi richiedono un'organizzazione 'eterarchica' piuttosto che gerarchica. Ciò significa che i vari sistemi che controllano moduli comportamentali differenti e incompatibili sono in contatto reciproco, anziché essere controllati da un 'sistema-capo'. La stessa idea è implicita in ciò che talvolta si chiama 'gestione a matrice' di istituzioni umane complesse. Cionondimeno, la necessità di esprimere molti diversi tipi di comportamenti incompatibili richiede regole di organizzazione interne ben definite, e in tal senso l'intuizione di Tinbergen è importante.

Organizzare molti diversi sistemi di comportamento onde massimizzare le possibilità di sopravvivenza e di successo riproduttivo richiede calcoli elaborati. In generale, è questa pressione che ha condotto all'evoluzione di cervelli sempre più complessi. Una volta si pensava agli animali come a esseri molto semplici, finché non intervennero nuove conoscenze che costrinsero a rivedere questa convinzione. Attualmente si tende a chiedersi fino a che punto le capacità cognitive, le percezioni e l'autocoscienza degli animali siano simili a quelle degli uomini. Ciò può portare ad attribuire ingenuamente agli animali intenzioni ed emozioni umane che molto probabilmente non hanno. Dobbiamo continuamente ricordare a noi stessi che un comportamento apparentemente finalizzato a uno scopo può essere la manifestazione di un meccanismo di retroazione negativa attivato dall'ambiente, proprio come avviene in molti dispositivi omeostatici costruiti dall'uomo, quali quelli che regolano la temperatura nelle nostre case. Il mantenimento di un ambiente umido da parte di crostacei isopodi terrestri, come l'onisco, dipende da una semplice regola: smettere di camminare quando l'umidità è più alta di un valore-soglia. Analogamente, complicati problemi di ottimizzazione e di sfruttamento del tempo sono spesso risolti tramite semplici regole basate sull'esperienza pratica che permettono di risparmiare tempo prendendo delle scorciatoie (v. Dawkins, 1995²). Semplici regole di apprendimento possono fornire le basi per prevedere cosa accadrà. Capacità di eseguire semplici associazioni tra stimoli neutri e stimoli biologicamente rilevanti sono note in molti invertebrati primitivi. Il moscerino della frutta (*Drosophila*) che abbia associato determinati odori a un'imminente scossa elettrica si comporterà in modo da evitarla. In effetti bisogna riconoscere che anche gli esseri umani compiono molte azioni complesse del tutto automaticamente, senza pensare a quel che stanno facendo.

La comprensione del modo di percepire e di sentire degli animali ha assunto una particolare importanza a causa dell'interesse del pubblico per le sofferenze degli animali. Come si può

raggiungere una tale comprensione? Ciascuno di noi si forma giudizi sul prossimo. Il fatto di specificare che cosa conduce a tali giudizi rende più chiaro il nostro meccanismo di proiezione sugli animali. Ci si deve quindi chiedere se un determinato animale possieda strutture anatomiche, fisiologiche e biochimiche simili a quelle che in un essere umano sappiamo essere correlate con sensazioni, emozioni o intenzioni; ci si deve anche domandare se l'animale agisca in modo simile a un uomo che si ritiene stia pensando o sperimentando sensazioni, nonché se la sua risposta sia funzionalmente simile a quella che ci si aspetta da un uomo. In altre parole, i dati forniti dall'osservazione vanno inseriti nell'appropriato contesto ecologico e sociale. In un ambiente sociale dove si praticano la cooperazione e l'assistenza, è logico che un essere umano convalescente dipenda da altre persone, mentre un cavallo pascolerà normalmente dopo essersi rotto una zampa, perché morrebbe in breve tempo se non lo facesse.

Come abbiamo visto, gli animali compiono molte azioni complesse impiegando semplici regole nell'organizzazione del loro comportamento. Tuttavia, il numero delle analogie tra il comportamento degli esseri umani, cui senza esitazioni attribuiamo pensieri, intenzioni ed emozioni, e quello di animali superiori come i Mammiferi e gli Uccelli, ci dà serie basi per riflettere sulla ricchezza delle loro attività mentali (v. Dawkins, 1995²). Il metodo è antropocentrico, ma induce molti etologi a concedere agli animali il beneficio del dubbio, pur non essendovi alcun dato obiettivo su ciò che essi provano.

4. Le origini del comportamento adattativo

Dato che gli esseri umani imparano tante cose, tendiamo a supporre che se gli animali si comportano in modo intelligente, allora anch'essi devono imparare ciò che fanno. Viceversa, molti comportamenti altamente adattativi si sviluppano senza la possibilità di un apprendimento basato sulla pratica e sull'imitazione di altri animali più esperti. In effetti, gli etologi classici erano particolarmente interessati al carattere innato di molti comportamenti, argomento strettamente associato allo sviluppo di una teoria dell'istinto. Comunque, anche i pionieri dell'innatismo riconoscevano l'importanza dell'apprendimento; davano infatti grande rilievo a processi evolutivi come l'imprinting, che fissa l'oggetto che un animale considera come propria madre o proprio partner, e l'apprendimento del canto, che determina il modo in cui un uccello maschio canta, esprimendosi in un dialetto diverso rispetto a un altro maschio della stessa specie.

La ricerca moderna ha sfatato un'altra credenza degli etologi classici: quella secondo cui tutti i membri di una stessa specie aventi la stessa età e lo stesso sesso si comporterebbero nello stesso modo. Sono passati i tempi in cui un ricercatore sul campo poteva fiduciosamente supporre che una buona descrizione di una specie, ricavata in un certo habitat, potesse essere generalizzata alla stessa specie in un altro insieme di condizioni ambientali. Le variazioni del comportamento all'interno di una specie possono, naturalmente, riflettere la diffusione dei processi di apprendimento. Comunque, alcuni modi alternativi di comportamento, più che essere appresi, sono probabilmente indotti dalle condizioni ambientali prevalenti. Tra i babbuini gelada, per esempio, molti maschi adulti sono assai più grossi delle femmine e una volta che abbiano assunto la guida di un gruppo di femmine le difendono dalle attenzioni dei rivali. Altri maschi sono delle stesse dimensioni delle femmine e approfittano dei momenti di distrazione dei maschi più grossi per tentare furtivamente l'accoppiamento. Il beneficio compensatorio per i maschi piccoli consiste nel fatto che essi hanno vite riproduttive molto più lunghe di quelle dei maschi grandi. Sembra probabile che ogni maschio possa seguire entrambe le strade e che il modo particolare in cui si sviluppa dipenda dalle condizioni ambientali. Esempi come questo stanno suscitando un crescente interesse per le strategie alternative, il significato funzionale e la natura dei principî evolutivi coinvolti.

Lorenz vedeva nel comportamento adulto l'intercalarsi di distinti e riconoscibili elementi 'appresi' e

'istintivi'. Pochi studiosi condividono ancora questa concezione e il lavoro svolto dagli etologi che seguono la teoria evolutiva è stato importante in quanto ha illustrato come i processi di sviluppo implicino un'interazione tra fattori interni e fattori esterni.

Dopo i primi tentativi falliti di classificare il comportamento in termini di istinti, l'attenzione si è progressivamente focalizzata sulle facoltà, ovvero sulle caratteristiche del comportamento che ricorrono nelle diverse categorie funzionali convenzionali, quali il procacciarsi il cibo, il corteggiamento, la cura della prole e così via. Di conseguenza, nella ricerca etologica moderna si sta attribuendo crescente importanza ai meccanismi generali comuni alle diverse forme di comportamento: i meccanismi percettivi, di immagazzinamento delle informazioni e di controllo. Per combinazione, gli interessi di molti etologi vanno a coincidere in misura sempre maggiore con quelli che sono stati i tradizionali interessi della psicologia.

Per comprendere lo sviluppo del comportamento è importante tener presente che, in generale, i geni non codificano per il comportamento nel senso che si possa trovare una semplice corrispondenza tra geni e comportamento. Tuttavia, differenze genetiche individuali sono associate spesso non soltanto a variazioni nell'anatomia ma anche nel comportamento. Simili variazioni sono usate, per esempio, per selezionare particolari caratteristiche nei cani domestici. Il punto di vista generale sullo sviluppo del comportamento è che un sistema nervoso che genera un comportamento osservabile è il prodotto sia dell'espressione genica, sia delle condizioni prevalenti durante la maturazione dell'individuo. Inoltre, quali geni vengano espressi dipende dallo stato del sistema nervoso, come pure da determinate condizioni esterne. Noi ora pensiamo che almeno tre differenti processi evolutivi portino alla complessità adattativa del comportamento: alcuni comportamenti sono indipendenti dalle condizioni esterne, altri sono indotti da particolari condizioni ambientali e altri ancora implicano un apprendimento soggetto a condizioni specifiche. Ogni dato modulo comportamentale può essere influenzato da tutti e tre questi processi evolutivi.

5. Conclusioni

L'etologia e le materie a essa strettamente collegate differiscono da molti altri campi della biologia, in quanto la discussione dei loro principî richiede molto tempo e un notevole impegno. La biologia molecolare, per esempio, non possiede un retroterra teorico così elaborato, e tende a fare assegnamento in larga misura sul potere di sofisticate tecniche di laboratorio per scoprire e descrivere i processi biologici. La varietà e la quantità dei risultati riportati nella letteratura relativa alla biologia comportamentale sono enormi e riflettono ciò che forse è tanto un suo punto di debolezza quanto un suo punto di forza. La debolezza sta nel fatto che gli esperimenti di rado sono ripetuti e la variazione parametrica di importanti condizioni che influenzano il comportamento, come sarebbe normale in psicologia sperimentale, non è comune. La forza sta nel fatto che i nuovi dati, sempre sorprendenti, aprono nuove linee di ricerca. Sembra esservi un certo contrasto tra l'idea che quel che conta siano le differenze di comportamento e l'idea che del comportamento dovremmo piuttosto cercare di scoprire le costanti universali. Naturalmente, ciò riflette una differenza negli obiettivi della ricerca. Se molti etologi finirebbero per concordare sul fatto di essere interessati a un certo obiettivo piuttosto che a un altro, tuttavia non sarebbero d'accordo su quale sia l'obiettivo più importante. In ogni caso, non sarebbe esatto sostenere che l'ampiezza dell'etologia è la conseguenza di un approccio globale al comportamento, che aiuta ogni ricercatore a giungere più facilmente dove ha sempre inteso arrivare. Semplicemente molti etologi provano piacere nello studio del comportamento in tutta la sua varietà. Lo sviluppo e il controllo del comportamento di un individuo possono essere studiati contemporaneamente a molti livelli: a livello dell'intero animale, della fisiologia dei sistemi e molecolare. Inoltre, come R. Hinde ha ripetutamente sottolineato, il comportamento reciproco degli individui può essere studiato in termini di interazioni, relazioni e strutture sociali (v. Bateson, 1991).

Per queste ragioni dobbiamo tener presente che, oltre alla distinzione introdotta da Tinbergen tra due ordini di problemi immediati - quelli relativi al modo in cui il comportamento si sviluppa e quelli riguardanti il modo in cui esso viene controllato una volta pienamente sviluppato - ha una grandissima importanza chiarire le differenze tra livelli diversi di organizzazione.

L'etologia moderna confina con tante discipline diverse, talché essa sfugge a una semplice definizione che faccia riferimento a un problema comune o a un particolare settore della letteratura. Essa si sovrappone ampiamente all'ecologia comportamentale e alla sociobiologia. Inoltre, coloro che si definiscono etologi si trovano a lavorare a fianco di neurobiologi, psicologi sociali e del comportamento, antropologi e psichiatri, ecc. Gli etologi sono abituati a pensare in modi che riflettono la loro esperienza, con sistemi liberamente operanti che da un lato influenzano il proprio ambiente e, dall'altro, ne sono influenzati. Queste capacità, che hanno consentito loro di capire la dinamica dei processi comportamentali, sono apprezzate dagli altri ricercatori con cui collaborano. Una volta sembrava che l'etologia fosse destinata a cedere di fronte alle discipline a essa affini; invece, si è nuovamente imposta come scienza di primo piano, che continuerà a svolgere un ruolo integrativo importante, contribuendo a chiarire a che cosa servono i moduli comportamentali, come si sono evoluti, come si sviluppano, come vengono controllati.

Etologia

Enciclopedia delle scienze sociali (1993)

di **Irenäus Eibl-Eibesfeldt**

Etologia

sommario: 1. Introduzione. 2. L'etogramma. 3. L'adattamento filogenetico nel comportamento. a) Sopravvivenza e adattamento. b) Il concetto di 'innato'. c) Comportamenti motori preprogrammati. d) Stimoli-chiave, stimoli scatenanti e meccanismi scatenanti innati. e) Modelli innati. f) Meccanismi motivazionali (pulsioni). g) Disposizioni all'apprendimento. 4. Concatenazioni di istinti, gerarchie, strategie d'interazione. 5. Filogenesi e genetica dei moduli comportamentali. 6. Ecologia del comportamento. 7. Etologia umana. a) Il comportamento sociale. b) Comportamento territoriale e guerra. 8. Autocontrollo e libertà. □ Bibliografia.

1. Introduzione

L'etologia, o studio comparato del comportamento, è una scienza biologica che può essere definita 'biologia del comportamento'; analogamente alla disciplina madre, essa si divide in varie branche, in quanto alla domanda 'perché un organismo si comporta in una data maniera anziché in un'altra' è possibile rispondere in modi differenti. Un ramo dell'etologia, la fisiologia del comportamento in senso stretto, studia il funzionamento dei meccanismi fisiologici di base; essa cerca fra l'altro di identificare gli stimoli che innescano un dato comportamento e il modo in cui essi vengono elaborati nel sistema nervoso centrale e tradotti infine in risposte motorie. La fisiologia del comportamento si occupa anche dei problemi della motivazione e della coordinazione dei movimenti, impiegando a tal fine i metodi della fisiologia degli organi di senso, della neurofisiologia e della fisiologia ormonale, associati all'osservazione del comportamento.

Gli etologi sono inoltre interessati all'evoluzione dei comportamenti nello sviluppo filogenetico, ontogenetico e storico-culturale; questa problematica è strettamente connessa con quella relativa al modo in cui un dato comportamento favorisce la fitness (idoneità) del portatore del relativo carattere, e quindi con il tipo di funzione che tale comportamento svolge. In una recente branca dell'etologia, la sociobiologia, la genetica delle popolazioni è associata alla problematica ecologica. Nell'indagare la filogenesi dei moduli di comportamento gli etologi si valgono dei metodi comparativi elaborati dagli studiosi di morfologia.

All'origine dell'etologia c'è la scoperta del fatto che ciascuna specie è contrassegnata, oltre che da determinate strutture corporee, da particolari modelli di comportamento, utilizzabili nell'indagine comparata. In quanto scienza del comportamento 'obiettiva' l'etologia è affine al behaviorismo, il quale però se ne discosta per l'importanza preponderante attribuita ai fattori ambientali e per l'adozione di uno schema stimolo-risposta assai semplicistico. Il tentativo del behaviorismo di fondare una scienza del comportamento sul modello della fisica classica e di ricondurre la molteplicità dei fenomeni a poche leggi fondamentali era destinato a fallire. Lo studio del comportamento infatti ha come oggetto gli esseri viventi, che presentano un'organizzazione determinata da condizionamenti selettivi esterni, mentre la fisica ha bensì a che fare con un ordine, ma non con un'organizzazione. Col mondo organico compaiono nuove proprietà del sistema che richiedono strategie di ricerca sostanzialmente diverse.

2. L'etogramma

Ogni indagine prende il via dalla descrizione e dalla classificazione dei fenomeni da studiare. Il fondamento di ogni ricerca etologica è l'etogramma, ossia la lista di tutti i moduli di comportamento tipici di una determinata specie animale. Per descrivere il comportamento sono stati elaborati vari metodi, adeguati alle specifiche problematiche: accanto alla descrizione fisica sono stati elaborati metodi di codifica, come il facial action coding system, messo a punto da P. Ekman e W. V. Friesen (v., 1978), sulla scia di C.H. Hjortsjö (v., 1969), per lo studio della mimica facciale nell'ambito della comparazione culturale. I singoli movimenti definiti per lo più dalla contrazione di determinati muscoli vengono numerati e in tal modo, sulla base di riprese filmate, le sequenze motorie possono essere registrate fotogramma per fotogramma e annotate come in una partitura. La documentazione oggettiva dei moduli comportamentali può richiedere registrazioni del suono oltreché riprese filmate. I moduli di comportamento possono essere rilevati mediante registratori multipli e memorizzati elettronicamente, così da essere disponibili per successive analisi statistiche della loro durata e frequenza e delle loro interrelazioni. Sono stati elaborati speciali metodi di prelievo dei campioni, tali da rendere la selezione sufficientemente oggettiva: in tal modo l'impiego dello stesso metodo da parte di più ricercatori può condurre a risultati confrontabili tra loro. Particolare attenzione è rivolta dagli etologi al comportamento degli organismi integri, nel loro ambiente naturale; l'analisi statistica dei dati d'osservazione consente di stabilire dei modelli funzionali che facilitano la formazione di ipotesi e la loro verifica sperimentale.

3. L'adattamento filogenetico nel comportamento

a) Sopravvivenza e adattamento

Col termine 'adattamenti' si indicano tutte quelle strutture e quei moduli di comportamento che favoriscono la fitness di un organismo, misurata in base alla sopravvivenza della propria discendenza e di quella dei consanguinei. Gli adattamenti sono il risultato del rapporto degli organismi col loro ambiente, e possono svilupparsi nel corso della filogenesi in quanto le variazioni prodotte da mutazioni vengono selezionate in base alla loro idoneità. Accanto a quello filogenetico vi è un

adattamento mediante l'apprendimento per esperienza individuale e inoltre, nell'uomo, un adattamento mediante la trasmissione del sapere. Nei loro adattamenti gli organismi riflettono certe caratteristiche dell'ambiente rilevanti ai fini della fitness: ad esempio, la forma affusolata dei pesci è legata alle proprietà dell'acqua in cui si muovono. Ogni adattamento riproduce dunque un aspetto concreto della realtà; si potrebbe anche dire che gli adattamenti rappresentano delle ipotesi circa il mondo reale. Lo svilupparsi delle pinne, che avviene già nelle uova dei pesci, è un'anticipazione del fatto che l'animale si sposterà nell'acqua e costituisce quindi un'ipotesi sull'ambiente in cui esso vivrà dopo la schiusa, ipotesi che ha dato buone prove di sé nella selezione. Allo stesso modo lo zoccolo del cavallo, che si forma già a livello embrionale, riproduce in anticipo certi caratteri del suolo rilevanti ai fini della locomozione (v. Lorenz, 1973).

Come gli organi, così anche i programmi di comportamento di cui gli organismi sono provvisti si adattano all'ambiente. A quanti mettono in dubbio la funzione di rispecchiamento fedele della realtà svolta dai nuovi adattamenti Mayr (v., 1970) ha fatto notare che la scimmia che non avesse avuto una rappresentazione corretta del ramo su cui intendeva saltare sarebbe presto perita e non figurerebbe fra i nostri antenati.

Nei processi di adattamento gli organismi raccolgono per così dire notizie sul loro ambiente e nell'adattamento filogenetico immagazzinano nel loro patrimonio ereditario le informazioni rilevanti per la fitness. Attraverso la mutazione e la selezione si ha una raccolta di esperienze, un'acquisizione di notizie paragonabile all'apprendimento per tentativi ed errori. L'uomo può trasmettere ai suoi simili le proprie esperienze individuali anche al di fuori del rapporto di procreazione; in tal caso le informazioni non sono immagazzinate nei geni, ma nella memoria degli individui e in mezzi d'informazione artificiali come i libri o le apparecchiature elettroniche. Anche l'evoluzione culturale è soggetta alla selezione naturale: nel corso del tempo gli usi e le abitudini che diminuiscono la fitness tendono a essere eliminati.

b) Il concetto di 'innato'

Tutte le attività percettive e motorie dipendono dall'attività delle cellule nervose, che sono collegate tra loro e con gli organi sensoriali, i muscoli e le ghiandole in un sistema funzionale. Questo 'cablaggio' si realizza in base a istruzioni fissate nel patrimonio genetico; in seguito i sistemi organici coinvolti nel comportamento - percettivo o motorio che sia - si sviluppano giungendo alla maturità funzionale: si è riusciti a stabilire ciò privando gli animali di determinate informazioni durante l'allevamento. Vari studiosi hanno sostenuto che in pratica non è possibile distinguere ciò che è innato da ciò che è acquisito: un essere vivente non potrà mai essere allevato in modo da essere totalmente privo di esperienze, perché anche nell'uovo o nel corpo materno è soggetto agli influssi dell'ambiente. A ciò si può obiettare che i moduli di comportamento, proprio in quanto forme di adattamento, rispecchiano aspetti della realtà rilevanti per la fitness, e di conseguenza gli organismi devono aver acquisito a un certo punto delle informazioni su queste caratteristiche dell'ambiente. Durante lo sviluppo di un animale è possibile privarlo delle informazioni specifiche riguardanti un determinato adattamento: se ciò nonostante l'animale presenta quel comportamento adattivo, risulta dimostrata l'esistenza di un adattamento filogenetico. Come sinonimo di 'adattato filogeneticamente' si usa spesso il termine 'innato' (v. Lorenz, 1961).

c) Comportamenti motori preprogrammati

Una balena neonata sa nuotare; uno gnu sa stare in piedi, correre e trottare pochi minuti dopo la nascita; un anatroccolo appena uscito dall'uovo sa correre, nuotare, filtrare il fango col becco, pulire e ingrassare le sue piume, e si comporta come un'anatra anche se lo si fa allevare da una chiocchia. Ciò significa che questi comportamenti non possono derivare da un modello sociale: dobbiamo invece supporre che i moduli di comportamento dell'anatroccolo appartengano al suo equipaggiamento

motorio innato, ossia che le reti neuronali da cui dipendono queste capacità motorie si sviluppino in base a istruzioni contenute nel patrimonio genetico.

Grazie alle ricerche di Roger Sperry (v., 1959, 1963, 1971) e dei suoi allievi sappiamo in linea di massima in che modo un sistema nervoso possa 'cablarsi' da sé: Sperry ha scoperto infatti che le terminazioni nervose in crescita sono capaci di trovare gli organi 'bersaglio' anche quando questi sono stati dislocati. Il suo esperimento classico, eseguito su un embrione di rana, consisteva nel trapianto di una porzione di pelle dal dorso al ventre (nell'animale adulto la parte trasferita era facilmente riconoscibile per la sua pigmentazione più scura): solleticando la rana sul lembo di pelle trapiantato nel ventre, l'animale si grattava il dorso. I coni di accrescimento neuronali rispondono dunque a stimoli chimici provenienti dagli organi con i quali si debbono collegare, sono cioè 'sintonizzati' con essi. L'ipotesi dell'affinità chimica di Sperry è stata confermata dalle ricerche di C. S. Goodman e M. J. Bastiani (v., 1985). Dai coni di accrescimento nascono numerosi prolungamenti (filopodi) che esplorano in tutte le direzioni la zona circostante, prendendo contatto con altre cellule o altri fasci di fibre. Questi filopodi si allungano nel giro di pochi minuti, muovendosi e ritraendosi; se uno di essi stabilisce un contatto anche lieve con un'altra cellula, aderisce fortemente a essa e la successiva contrazione fa sì che il cono di crescita venga attirato nella direzione di quel filopodio.

Non tutte le capacità motorie sono già pienamente sviluppate al momento della nascita o della schiusa. Ad esempio un anatroccolo maschio appena uscito dal guscio non presenta alcuna attività di corteggiamento, ma quando arriva alla maturità sessuale dispone dei movimenti di corteggiamento propri della sua specie, anche se è stato allevato senza alcun modello sociale: i moduli motori possono dunque giungere a maturazione anche nel corso dello sviluppo.

Il fatto che gli animali hanno capacità motorie innate era noto già a Darwin. Oskar Heinroth (v., 1911) esaminò i movimenti di corteggiamento delle anatre per indagare più a fondo le loro relazioni sistematiche, e denominò questi moduli comportamentali innati 'azioni istintive tipiche di una specie'. Konrad Lorenz (v., 1935) si dedicò allo studio dei moduli innati e insieme con Niko Tinbergen scoprì che le azioni istintive sono costituite da una coordinazione ereditaria e da un'azione di orientamento, o tassa (v. Tinbergen e Lorenz, 1938). Se si mette fuori dal nido l'uovo di un'oca selvatica, questa lo fa rotolare nuovamente dentro, spingendolo con la parte inferiore del becco e tenendolo accuratamente in equilibrio. Se si toglie l'uovo all'oca quando ha già cominciato a spingerlo, essa prosegue il movimento a vuoto, comportandosi come se vi fosse ancora un uovo da trasportare: mancano però i movimenti laterali del becco, e l'oca va verso il nido mantenendo il collo dritto. Quest'azione, che una volta avviata prosegue anche senza l'intervento di stimoli esterni, costituisce la coordinazione ereditaria. I movimenti di aggiustamento laterali, che cessano col venir meno degli stimoli scatenanti, costituiscono l'azione di orientamento. Il rapporto tra movimento istintivo e tassa è paragonabile a quello tra il motore e lo sterzo di un'automobile: ogni mutamento di direzione richiede un impulso esterno, mentre il motore, una volta avviato, continua a girare anche senza l'intervento di impulsi esterni.

Le ricerche di neuroetologia hanno dimostrato che di norma le coordinazioni ereditarie sono automaticamente prodotte da sistemi generatori centrali ('automatismi': v. von Holst, 1935 e 1939). Si tratta di gruppi di cellule (motoneuroni e interneuroni) in grado di inviare alla periferia - anche senza eccitazione afferente e senza messaggi di ritorno - una sequenza regolare di impulsi che determinano movimenti ben coordinati. Un quadro d'insieme di questi sistemi generatori centrali è stato fornito da F. Delcomyn (v., 1980).

Programmi di tipo motorio innati esistono anche nell'uomo (v. Eibl-Eibesfeldt, 1986²). Il neonato, ad esempio, ha un vasto repertorio di coordinazioni ereditarie. È capace di succhiare e di cercare il seno della madre con movimenti ritmici della testa ('automatismo di ricerca'); se è tenuto in posizione eretta su una base di sostegno, accenna i movimenti del camminare; è già sviluppato in lui il riflesso prensorio della mano. Il neonato volge gli occhi verso il viso della madre che parla, come se la

guardasse: questo tipo di coordinazione ereditaria, osservabile anche nei ciechi nati, serve a legare affettivamente la madre al bambino. Il neonato ha inoltre un repertorio di vocalizzazioni ben definite, che fungono da segnali con differenti significati (v. Morath, 1977); altrettanto diversificato è il repertorio dei movimenti facciali, con cui vengono comunicate sensazioni di benessere o di disagio. Il benessere viene manifestato col sorriso; alle sensazioni gustative sgradevoli (amaro, aspro) e a quelle piacevoli corrispondono espressioni facciali differenziate analoghe a quelle degli adulti; ed è interessante notare che queste espressioni appaiono anche nei bambini privi di encefalo. Sebbene la mimica facciale si formi in gran parte successivamente, lo studio dei bambini nati ciechi e sordi ha dimostrato che essi presentano una mimica in tutto simile a quella dei loro coetanei sani, che hanno potuto vedere e udire dei modelli sociali: anche i bambini ciechi e sordi dalla nascita ridono, sorridono, piangono ed esprimono mimicamente la collera (v. Eibl-Eibesfeldt, 1973). Lo studio comparato delle culture dimostra inoltre che la mimica umana è dappertutto la stessa fin nei particolari. Ad esempio, in tutte le culture è in uso il saluto oculare consistente in un rapido sollevarsi delle sopracciglia per una presa di contatto amichevole a distanza. Dapprima il soggetto alza bruscamente il capo, solleva per una frazione di secondo le sopracciglia e contemporaneamente sorride, poi fa un cenno col capo e interrompe rapidamente il contatto visivo. (Sui determinanti culturali e filogenetici del comportamento espressivo umano v. Eibl-Eibesfeldt, 1986² e Eibl-Eibesfeldt e altri, 1989).

d) Stimoli-chiave, stimoli scatenanti e meccanismi scatenanti innati

Gli adattamenti filogenetici non determinano soltanto il comportamento motorio: gli animali sono anche in grado di reagire in modo adattivo, di primo acchito, a determinate situazioni di stimolo in quanto dispongono di rilevatori sintonizzati su parametri biologicamente rilevanti della situazione di stimolo. Una rana appena uscita dallo stadio di girino è già in grado di afferrare piccoli oggetti in movimento e non ha bisogno di apprendere prima da un modello che cosa sia una preda, anche se nello stadio di girino si nutriva in modo del tutto diverso. Una serie di esperimenti ha dimostrato che rane e rospi reagiscono a piccoli oggetti in movimento e a oggetti di forma allungata, somiglianti a vermi, facendo scattare la lingua; è facile ingannarli con zimbelli, ad esempio lanciando delle pietruzze, ma presto gli animali imparano a distinguere ciò che è commestibile da ciò che non lo è. Oggetti estesi in verticale scatenano invece reazioni di fuga (v. Ewert, 1974). I meccanismi mediante i quali avviene questo riconoscimento dello stimolo sono detti 'meccanismi scatenanti innati'; essi agiscono come filtri, consentendo l'attivazione di certi moduli di comportamento solo in presenza di determinati stimoli-chiave. Lorenz ha usato spesso in proposito il paragone con il rapporto serratura-chiave. Nello studio dei meccanismi scatenanti innati si è particolarmente distinto, fin dai primordi della ricerca etologica, Niko Tinbergen (v., 1951).

Nel mondo animale molte reazioni sociali sono attivate da meccanismi scatenanti innati. Poiché in questo caso è importante che vi sia 'comprensione' reciproca tra chi invia il segnale e chi lo riceve, si giunge a un mutuo adattamento, nel senso che il primo ha elaborato specifici segnali, o stimoli scatenanti sociali, a cui il secondo si è adattato con i suoi apparati percettivi. Le ricerche con modelli hanno dimostrato che si tratta sempre di un numero ristretto di segnali, capaci di innescare moduli di comportamento ben determinati, relativi al corteggiamento, alla minaccia, alla lotta, ecc. Un caso esemplare è quello studiato da G. K. Noble e H. T. Bradley (v., 1933). I maschi dell'iguanaide *Sceloporus undulatus* hanno delle strisce blu sui fianchi, mentre le femmine sono di colore grigio; se si dipingono delle strisce blu su una femmina questa viene attaccata dai maschi, mentre un maschio dipinto interamente di grigio viene corteggiato come se fosse una femmina. I segnali che innescano queste reazioni sono spesso molto semplici. Nel pettirosso è la colorazione del petto a scatenare le reazioni aggressive dei conspecifici: basta introdurre nel territorio di un pettirosso un ciuffo di penne rosse fissato su un ramo per provocare nell'occupante un forte comportamento aggressivo. Invece un

pettirosso maschio impagliato al quale siano state asportate dal petto le penne rosse non è più oggetto di attenzione: sebbene siano presenti tutti gli altri caratteri della specie, manca il segnale tipico del rivale, in grado di scatenare la lotta. Nel periodo dell'accoppiamento lo spinarello maschio (*Gasterosteus aculeatus*) ha il ventre colorato di rosso, mentre la femmina è caratterizzata da un ventre argenteo rigonfio. Questi segnali sono sufficienti a innescare nel maschio l'aggressione o il corteggiamento. Una semplice sagoma oblunga dipinta di rosso nella parte inferiore, ma senza pinne, scatena il comportamento aggressivo, mentre un modello con la parte corrispondente al ventre argentata innesca il corteggiamento. Anche gli spinarelli maschi allevati in isolamento fin dalla loro uscita dall'uovo si comportano nello stesso modo. Spesso un comportamento può essere innescato da più segnali visivi, acustici e olfattivi, ognuno dei quali provoca una reazione di una certa intensità: se essi agiscono contemporaneamente, i singoli effetti si sommano (legge della sommazione degli stimoli: v. Seitz, 1941). Nelle ricerche con modelli è possibile talvolta produrre segnali 'supernormali', capaci di scatenare reazioni più intense di quelle attivate dai segnali naturali: ciò dimostra che l'effetto di un meccanismo scatenante innato può essere amplificato.

I segnali sociali interessano tutte le sfere sensoriali (vi sono infatti segnali visivi, acustici, olfattivi, di tipo vibratorio e persino elettrici), e su di essi esiste una ricca letteratura (v. Eibl-Eibesfeldt, 1987). La possibilità di provocare determinate reazioni per mezzo di imitazioni viene utilizzata da molte specie animali, che falsificano i segnali per manipolare a proprio vantaggio il comportamento di altre specie. I pesci della famiglia Lophiidae hanno sul raggio anteriore mobile della pinna dorsale una piccola esca con cui attirano le prede; la tartaruga-alligatore *Macrochelys temminckii* pesca a bocca aperta, avendo sull'estremità della lingua un'appendice rossa che imita il movimento di un verme. Esiste inoltre un mimetismo intraspecifico. Il gesto di pacificazione dell'amadriade femmina, consistente nel presentare il posteriore, è stato adottato anche dal maschio come gesto di saluto; l'efficacia di questo segnale è accresciuta dal fatto che il maschio ha imitato anche la colorazione rossa del posteriore, in zone cutanee che non sono omologhe di quelle con cui inviano segnali le femmine. Altri esempi di falsificazione dei segnali sono citati da W. Wickler (v., 1968).

Sono detti 'movimenti espressivi' quei moduli di comportamento che hanno subito una particolare differenziazione, finalizzata all'emissione di segnali. A tale scopo i movimenti si sono semplificati e si sono fatti più vistosi, ad esempio mediante la ripetizione ritmica o un notevole aumento di ampiezza; spesso l'efficacia del movimento è esaltata dalla formazione di strutture morfologiche supplementari, come criniere o piumaggi. Il processo di sviluppo dei movimenti espressivi è detto 'ritualizzazione'. Questa nasce da moduli comportamentali che ricorrono con sufficiente regolarità in una data situazione, così da costituire degli indicatori attendibili di una specifica disponibilità all'azione da parte di un animale (del suo 'umore'). Possono evolversi in segnali alcuni epifenomeni come il rossore, il tremito e simili: ad esempio, il tremito della coda che in molti roditori si associa all'eccitazione della lotta è diventato nell'istrice un segnale di minaccia, in quanto gli aculei caudali si sono trasformati in organi risonanti che producono un suono minaccioso quando l'animale scuote la coda. Non di rado i moti intenzionali dell'aggressione e del morso si sono evoluti in gesti di minaccia. I moduli comportamentali sviluppatasi nei genitori con la cura della prole e i richiami dei piccoli che li innescano sono spesso ritualizzati in atti di corteggiamento. L'accarezzarsi col becco tipico di molti uccelli è una ritualizzazione dell'atto di imbeccare i piccoli, e anche nell'uomo il bacio deriva da un atto di cura della prole, il cosiddetto bacio di nutrizione. I primati più vicini a noi, gli scimpanzé e i gorilla, alimentano i loro piccoli bocca a bocca e da adulti usano questo comportamento per esprimere una disposizione amichevole (v. Eibl-Eibesfeldt, 1970).

Nel campo della percezione sono stati riscontrati anche nell'uomo esempi di adattamento filogenetico. Le illusioni ottiche ricorrono, con caratteri più o meno marcati, in tutte le culture. Quando guardiamo la luna piena col cielo leggermente coperto in una notte ventosa, abbiamo l'impressione che sia la luna a muoversi anche se sappiamo benissimo che in realtà sono le nuvole a

spostarsi. Evidentemente nella nostra percezione è iscritta l'esperienza filogenetica, importante per la sopravvivenza, secondo cui di solito gli oggetti si muovono su uno sfondo che resta fermo. Quando due luci affiancate in senso orizzontale vengono fatte lampeggiare al buio una dopo l'altra ci sembra di percepire un movimento; anche qui la prima impressione è adattiva, e deriva dal fatto che in genere si ha una percezione intermittente di un oggetto in movimento se viene temporaneamente coperto da un altro oggetto. Se si tiene seduto un lattante di due settimane su un seggiolone e si proiettano su uno schermo davanti a lui delle ombre che si dilatano simmetricamente, il piccolo ha la sensazione che un oggetto gli venga addosso: chiude allora gli occhi, volta la testa e alza una mano in un gesto di difesa, ossia mette in relazione l'impressione visiva con certe aspettative tattili, prima ancora di aver fatto esperienze di questo tipo. Se invece le ombre si dilatano asimmetricamente, il piccolo le interpreta come oggetti che gli passano davanti e non ha nessuna reazione di difesa (v. Ball e Tronick, 1971). Il neonato imita le espressioni facciali di chi gli sta davanti: se qualcuno sbadiglia, o mostra la lingua, il bambino fa lo stesso (v. Meltzoff e Moore, 1977; per riferimenti bibliografici v. Eibl-Eibesfeldt, 1986²).

Le ricerche con modelli condotte da alcune industrie hanno dimostrato che la mimica umana è caratterizzabile con pochi tratti molto semplici e che anche immagini fortemente schematizzate possono provocare reazioni di notevole intensità. Un cerchio con due punti e una linea incurvata all'in su viene interpretato come un volto dall'espressione lieta e amichevole, mentre se la linea che raffigura la bocca è incurvata all'in giù si ottiene l'effetto opposto. Le industrie di giocattoli producono bambole in cui i tratti infantili sono estremamente accentuati e che risultano particolarmente accattivanti. Lorenz ha analizzato le caratteristiche infantili alle quali l'uomo reagisce in modo innato: si tratta in primo luogo di proporzioni tipiche, nel senso che nei bambini piccoli la testa è particolarmente voluminosa rispetto al tronco, gli arti sono corti e la figura tondeggiante. È sufficiente esagerare le proporzioni della testa per ottenere oggetti accattivanti. Seguendo l'evolversi dei modelli di orsacchiotti negli ultimi cinquant'anni si è notato che questa tendenza si è andata accentuando sempre più, dando origine a orsetti con la testa più grossa del tronco e con gli arti ridotti a bottoni lanosi. Altri caratteri infantili sono la parte posteriore del cranio più voluminosa e il viso più piccolo e con le guance paffute. Anche questi tratti vengono spesso esagerati, ad esempio nei cartoni animati di Walt Disney. Anche l'attrazione sessuale è caratterizzata da segnali visivi facilmente riproducibili nelle ricerche con modelli. Numerosi esempi sono offerti anche in questo caso dall'industria dei cartoni animati.

I segnali a cui l'uomo reagisce in modo innato non si limitano all'ambito visivo, ma comprendono anche, come già abbiamo accennato, i segnali acustici. Esistono importanti segnali universali nella modulazione della voce: quando si parla con tenerezza a un bambino, s'innalza il tono di voce di un'ottava, e questa reazione caratteristica è stata riscontrata in tutte le culture finora esaminate. Gli stimoli olfattivi (feromoni) hanno anch'essi un ruolo importante nei rapporti interumani. Nel periodo compreso tra la pubertà e la menopausa le donne presentano una soglia di sensibilità olfattiva alle sostanze muschiate inferiore a quella degli uomini, e tale soglia inoltre varia nel corso del ciclo. Nel periodo dell'ovulazione le donne percepiscono in modo particolarmente acuto queste sostanze aromatiche. I mammiferi maschi producono il feromone androstenolo, che nel cinghiale ha l'effetto di immobilizzare la femmina in calore; anche il maschio della specie umana produce sostanze analoghe, contenute tra l'altro nel sudore delle ascelle. È risultato sperimentalmente che sedie spruzzate con androstenolo hanno un effetto respingente sugli uomini, e un effetto di attrazione sulle donne. Percezione e reazione avvengono in questi casi in modo del tutto inconscio (per la bibliografia v. Eibl-Eibesfeldt, 1986²).

e) Modelli innati

Sono così denominate quelle strutture nervose centrali in cui sono immagazzinate informazioni

(nozioni, esperienze) con le quali vengono confrontati i messaggi in arrivo. Questi modelli di riferimento possono essere stati acquisiti nel corso della filogenesi o mediante processi di apprendimento. L'esistenza di modelli di riferimento innati è stata accertata sperimentalmente, ad esempio negli uccelli. I fringuelli (*Fringilla coelebs*) devono apprendere il loro canto, ma se si fanno ascoltare loro vari modelli di canto, essi scelgono quello della propria specie, riconoscendolo come 'corretto' sulla base di un modello di riferimento innato (v. Thorpe, 1958; per altri esempi v. Marler, 1976). I modelli innati determinano tra l'altro l'orientamento di un organismo nello spazio, e in essi è fissata la conoscenza dei comportamenti 'corretti', comprendenti nel caso dell'uomo anche le norme etiche. Alcune di queste potrebbero essere fondate su adattamenti filogenetici: Lorenz (v., 1943; v. Wickler, 1971) ha parlato a tale proposito di 'schemi di riferimento etici'. La deviazione dalle norme, siano esse norme acquisite o norme innate, provoca un senso di disagio: in questo fenomeno è probabile che abbiano un ruolo decisivo alcuni processi chimici cerebrali.

f) Meccanismi motivazionali (pulsioni)

Se si osserva il comportamento degli animali, si nota che questi non attendono passivamente l'intervento di stimoli, ma quando sono affamati, assetati, aggressivi, sessualmente eccitati o curiosi, mostrano il cosiddetto comportamento appetitivo, ossia cercano attivamente situazioni di stimolo capaci di innescare un dato comportamento (cattura della preda, lotta, corteggiamento) o di soddisfare la curiosità. Gli animali presentano specifiche disponibilità all'azione, che variano anche in mancanza di corrispondenti variazioni nell'ambiente esterno. Le fluttuazioni delle disponibilità all'azione - definite anche 'umori' - dipendono a quanto pare da processi che si svolgono nell'organismo stesso, ai quali naturalmente si aggiungono influssi eccitatori o inibitori provenienti dall'esterno (stimoli corroboranti). Ad esempio, in molti animali l'impulso riproduttivo aumenta al trascorrere delle ore; vi sono anche fluttuazioni stagionali, riconducibili a una periodicità innata in molte specie. Sia negli animali che nell'uomo le disponibilità all'azione variano nelle ventiquattr'ore secondo un ritmo circadiano innato, esattamente regolato da sincronizzatori esterni (v. Aschoff, 1965 e 1981). Spesso sono variazioni nell'omeostasi fisiologica ad avviare un determinato comportamento, come avviene ad esempio per la sete e la fame. Quando il valore osmotico del plasma sanguigno diventa troppo elevato, gli osmorecettori situati nell'ipotalamo attivano un comportamento appetitivo nei riguardi dell'acqua; la sete si placa quando il valore osmotico torna normale, e infatti è possibile spegnerla direttamente iniettando nelle vene acqua distillata. Poiché di norma occorre un certo tempo prima che l'acqua entri in circolazione, esistono dei meccanismi che ne regolano e ne interrompono l'ingestione - ad esempio i movimenti che si compiono nel bere e il grado di pienezza dello stomaco - e impediscono quindi che l'organismo assuma un eccesso di acqua. Lo stesso accade per l'ingestione di cibo, che è regolata dal tasso di glucosio nel sangue.

Vi sono peraltro moltissime disponibilità all'azione che non sono affatto connesse col ristabilimento dell'omeostasi fisiologica; talvolta le fluttuazioni della disponibilità specifica sono determinate esclusivamente dal sistema nervoso centrale. Il primo a rendersi conto di tale fenomeno fu Lorenz (v., 1935), osservando il comportamento di uno storno da lui allevato. Pur essendo ben nutrito, di tanto in tanto lo storno si alzava al volo dal suo posatoio, afferrava una preda inesistente e una volta tornato sul trespolo mimava l'uccisione della preda, poi deglutiva e si acquietava per un certo tempo. Lorenz concluse che il comportamento relativo alla caccia deriva da un impulso autonomo, indipendente dall'assunzione di cibo, e che nell'animale privato della possibilità di cacciare la soglia dell'intensità dello stimolo per questo comportamento si abbassa continuamente fino a dare origine, in certi casi, ad azioni a vuoto. Lo svolgimento dell'azione sembra acquietare la pulsione, e ciò vale anche per i comportamenti motori: gli animali predatori hanno un impulso a muoversi particolarmente forte, che in cattività scaricano andando su e giù nella gabbia per molte ore.

La chiave per comprendere questo fenomeno è stata fornita dalle ricerche condotte da E. von Holst

(v., 1935 e 1939) sulle anguille. Egli separò con un'incisione l'encefalo dal midollo spinale e tagliò le radici nervose dorsali attraverso cui i messaggi provenienti dalla periferia arrivano al midollo, risparmiando solo le radici motorie che comandano i movimenti muscolari; dopo aver superato il trauma operatorio, le anguille continuarono fino all'ultimo a nuotare in modo sciolto e ben coordinato. Ciò dimostra che nel sistema nervoso centrale dei vertebrati esistono gruppi cellulari motori, che si attivano automaticamente, i cui impulsi vengono trasmessi alla muscolatura dopo essere stati coordinati centralmente. Viene quindi smentita la teoria dei riflessi, secondo cui ogni movimento richiederebbe uno stimolo afferente. Si pensava ad esempio che i movimenti natatori dell'anguilla fossero prodotti da una catena di riflessi, nel senso che la contrazione di un segmento provocherebbe, attraverso stimoli sensoriali interni, la contrazione di quello contiguo. Con la scoperta degli automatismi von Holst ha posto i fondamenti di una disciplina, la neuroetologia. Nella motivazione neurogena hanno un ruolo decisivo i processi chimici cerebrali: negli anni settanta è stato identificato nei peptidi e nelle ammine cerebrali un gruppo di sostanze capaci di favorire o inibire selettivamente l'attività di determinate popolazioni neuronali e di modificare quindi la specifica disponibilità all'azione di un animale. Fra queste sostanze vi sono le endorfine (oppioidi cerebrali), che procurano un senso di benessere e reprimono le sensazioni dolorose, influenzando così in modo determinante sul comportamento sociale. Gli animali giovani, e nelle specie sociali anche quelli adulti, presentano fenomeni di stress da isolamento quando vengono separati dalla madre o dagli altri membri del gruppo; negli animali giovani questo tipo di stress è alleviato dalle sostanze che stimolano la produzione di oppioidi cerebrali, mentre sostanze antagoniste provocano un aumento dell'inquietudine (v. Panksepp e altri, 1985). All'azione di appagamento delle pulsioni esercitata dagli oppioidi cerebrali si contrappone quella eccitante delle catecolammine, al cui gruppo appartengono la noradrenalina, la dopamina e la fenilettilamina.

g) Disposizioni all'apprendimento

L'apprendimento viene canalizzato da adattamenti filogenetici di vario tipo - modelli normativi, impulsi, ecc. - in modo che in generale venga appreso ciò che favorisce la fitness. Ciò significa che le capacità di apprendimento variano da specie a specie, perché ciò che favorisce la fitness è diverso per ognuna di esse. Gli adattamenti filogenetici determinano le opportune associazioni. Ad esempio la nausea viene associata con ciò che si è ingerito qualche tempo prima della sensazione di malessere, e non con gli eventi percepiti contemporaneamente a essa; il dolore viene associato con gli stimoli sensoriali che si presentano sul momento. Gli stimoli punitivi agiscono in modo diverso nei vari cicli funzionali. Se si punisce con impulsi elettrici un gallo quando assume atteggiamenti aggressivi, l'animale perde rapidamente quest'abitudine; se invece lo si punisce per un comportamento di sottomissione, la reazione si consolida, nel senso che col susseguirsi delle punizioni il gallo diventa sempre più sottomesso. Se si punisce una giovane scimmia Rhesus quando si rifugia presso la madre, questo comportamento tende a intensificarsi; negli adulti, che quando sono impauriti si rifugiano presso gli individui di rango superiore, si ha una reazione simile anche nel caso che gli stimoli punitivi provengano dagli stessi capi del gruppo. Gli esseri umani reagiscono in modo analogo. Spesso i bambini sono molto legati ai genitori che li maltrattano, e in ogni epoca i tiranni hanno sfruttato l'attaccamento suscitato dalla paura per assicurarsi l'obbedienza delle masse.

Un tipo particolare di disposizione all'apprendimento è quello che Lorenz (v., 1935) ha definito imprinting, ed è caratterizzato dal fatto che l'apprendimento è limitato a un breve periodo (fase sensibile) ed è irreversibile: in pratica gli imprintings si mostrano resistenti a ogni terapia. Il fenomeno è stato studiato a fondo nella reazione del seguire tipica degli uccelli giovani, per cui, ad esempio, le oche e i polli appena nati tendono a seguire il primo essere animato con cui vengono a contatto. Se il primo contatto di un'oca selvatica appena uscita dall'uovo è con un essere umano, l'oca gli rivolge un richiamo di saluto e, quando si cerca di spingerla verso la madre, si rifiuta di rimanerle

vicino e rincorre l'uomo, emettendo i richiami tipici della situazione di abbandono. Ciò che si verifica in questi casi è stato spiegato da E. Wallhäuser e H. Scheich (v., 1987). Essi hanno scoperto nel proencefalo dei pulcini un tipo di grandi cellule le cui fibre afferenti (dendriti) presentano, nel caso di soggetti non sottoposti a imprinting, molte piccole appendici (spine): si tratta di estensioni destinate alla sinapsi con altre cellule nervose e paragonabili a 'postazioni d'ascolto' neuronali. Se l'imprinting relativo alla reazione del seguire avviene su un suono puro (monofrequenza), il numero delle appendici si riduce; se invece avviene sul verso naturale della chiocchia, che ha uno spettro di frequenza più ampio, la riduzione è minore, ma ancora sensibile. L'imprinting sembra quindi provocare un restringimento irreversibile del campo di ricezione dei neuroni e una loro sintonizzazione su segnali ben definiti.

L'imprinting su un oggetto può avvenire anche quando il modulo di comportamento rispondente non è ancora giunto a maturazione. Talvolta gli animali allevati dall'uomo al momento della maturità sessuale dimostrano di aver subito un imprinting da lui, anche se nel frattempo hanno avuto rapporti normali coi propri conspecifici. Se ad esempio si alleva una taccola (*Corvus monedula*) lasciandola poi libera di unirsi alle sue simili quando impara a volare, l'anno dopo, raggiunta la maturità sessuale, essa corteggerà gli esseri umani.

Attraverso un processo di apprendimento simile all'imprinting si formano anche i modelli di riferimento che fissano in modo irreversibile il comportamento o in base ai quali vengono appresi i moduli motori. Il passeriforme *Taeniopygia castanotis* impara per imprinting il canto dei genitori da cui è allevato, e in base a questo modello normativo è in grado più tardi, al tempo della maturità sessuale, di eseguire il canto proprio della sua specie. Se però i maschi sono allevati da esemplari di *Lonchura striata*, un anno dopo cantano come questi, anche se nel frattempo hanno trascorso parecchi mesi coi propri conspecifici: prevale cioè la breve esperienza fatta durante la 'fase sensibile' (v. Immelmann, 1965; v. Hess, 1973).

L'apprendimento è fondato su un impulso che spinge l'essere vivente all'esplorazione attiva e che possiamo definire 'curiosità'. I mammiferi superiori, ad esempio, si servono del gioco per acquisire esperienze. Perché questi animali possano agire in un campo privo di tensioni, senza l'emotività che di solito è associata ai moduli comportamentali della lotta, della fuga e della predazione, si è sviluppata in loro la capacità di svincolare queste azioni dalle istanze neuronali a esse normalmente preposte: in tal modo l'animale può sperimentare liberamente le sue possibilità motorie ed esplorare l'ambiente in cui vive (v. Eibl-Eibesfeldt, 1987). Nell'uomo l'esplorazione sociale assume una particolare importanza. Spesso i bambini provocano piccoli conflitti allo scopo di trarre informazioni dall'atteggiamento dei loro partners: ad esempio, tolgono qualcosa a un compagno di gioco e ne osservano le reazioni. Questo comportamento aggressivo-esplorativo equivale a porre una domanda all'ambiente sociale. In questo modo infatti il bambino cerca di stabilire i limiti del suo campo d'azione sociale, e se la domanda non ottiene risposta, l'aggressività esplorativa per sua natura aumenta (v. Hassenstein, 1973). In tal caso, infatti, il bambino ritiene che il suo comportamento sia conforme alla norma, e quindi accettabile, ed è portato ad ampliare ulteriormente il proprio campo d'azione.

4. Concatenazioni di istinti, gerarchie, strategie d'interazione

Il decorso regolare di un'interazione tra due partners segue spesso questo schema: il comportamento di uno di essi costituisce per l'altro uno stimolo cui reagire, e tale reazione rappresenta a sua volta un segnale che innesca la reazione successiva del primo partner. Quando uno spinarello maschio (*Gasterosteus aculeatus*) avvista una femmina, inizia una danza di corteggiamento a zig-zag; la femmina presenta allora in una postura particolare il ventre argenteo gonfio di uova; il maschio la conduce verso il nido, e se la femmina lo segue gliene indica l'ingresso; se essa vi entra, il maschio le

strofina col muso la base della coda, e a questo segnale la femmina depone le uova, che il maschio feconda. In tal modo, attraverso una catena di azioni e reazioni reciproche, gli animali arrivano all'azione terminale (v. Tinbergen, 1951). Una serie di reazioni a catena può verificarsi anche per un singolo animale in interazione con l'ambiente, in quanto col suo comportamento si pone in situazioni di stimolo sempre diverse che attivano un nuovo comportamento.

Spesso le disponibilità all'azione si susseguono in un ordine prestabilito. Solo dopo essere migrato in acque basse e aver occupato un territorio uno spinarello è pronto alla lotta o al corteggiamento, mai però alle due cose insieme. Certi moduli comportamentali infatti si inibiscono a vicenda, mentre altri si favoriscono reciprocamente e presentano un'identica fluttuazione della soglia degli stimoli scatenanti. Per spiegare questi fenomeni Tinbergen (v., 1951) ha ipotizzato l'esistenza di una gerarchia di centri funzionali nel sistema nervoso centrale. Egli concepisce l'istinto come un meccanismo nervoso organizzato gerarchicamente, che reagisce a stimoli scatenanti, direzionali o corroboranti, sia interni che esterni, con comportamenti che favoriscono la fitness. In questo sistema è possibile distinguere istinti di livello più o meno elevato. Nella gerarchia dei centri nervosi che presiedono al comportamento riproduttivo dello spinarello maschio la posizione sovraordinata spetta al centro della migrazione, che in primavera guida l'animale verso le acque basse; qui viene attivato il centro territoriale, e solo dopo l'occupazione del territorio possono attivarsi i centri del terzo livello relativi alla cura della prole, al corteggiamento, alla nidificazione e alla lotta; cura dei piccoli, lotta e corteggiamento si inibiscono reciprocamente.

Il comportamento concreto attivato dai moduli associati a questi istinti dipende dalle particolari situazioni di stimolo: quando lo spinarello femmina si mostra al maschio questo la guida verso il nido; la minaccia da parte di un rivale provoca una controminaccia. È risultato sperimentalmente che certi moduli di comportamento ne inibiscono altri (ad esempio, il morso inibisce il corteggiamento); moduli a basso livello di integrazione sono spesso al servizio, come attività strumentali, di diversi istinti subordinati. Il comportamento umano può essere concepito come una sequenza di azioni che conducono a un determinato scopo: uno stesso scopo può essere ottenuto in modi diversi, ossia mediante sequenze diverse, e quindi esistono momenti di decisione in cui si apre la scelta tra più alternative. Le varie possibilità compongono una rete di percorsi che conducono a uno scopo, e la sequenza prescelta costituisce una 'strategia'. Lo studio comparato delle culture mostra peraltro l'esistenza di una serie di strategie interattive di base. Il modo di presentarsi per acquistare la considerazione altrui, le procedure da seguire per ottenere qualcosa, per rafforzare un legame, per stabilire un contatto amichevole, per neutralizzare un'aggressione, seguono un modello di base uniforme; a quanto pare in ciascuna di queste situazioni vi è un numero limitato di comportamenti possibili. Ad esempio, una strategia universalmente diffusa per neutralizzare un'aggressione è la minaccia d'interrompere il contatto: il bambino la esprime volgendo bruscamente e ostentatamente le spalle al partner, interrompendo così il contatto visivo. I rapporti sociali sono di fondamentale importanza per gli esseri umani, che sin da piccoli difendono i legami con i propri simili dalle interferenze di fratelli e sorelle, e in seguito - attraverso il sentimento della gelosia - da eventuali rivali; ogni minaccia di troncamento di questi rapporti è avvertita come un grave pericolo. La strategia non verbale sopra descritta, attuata con modalità quasi identiche dai bambini di tutto il mondo, può anche essere verbalizzata, secondo una possibilità che è peculiare dell'uomo, con frasi del tipo 'con te non parlo più', che producono lo stesso effetto e sono ugualmente presenti in varie culture. A questo punto l'offensore di solito muta atteggiamento e cerca una riconciliazione, da solo o facendo intervenire una terza persona. Ciò che avviene nei contrasti fra gli individui si riscontra anche nei conflitti tra i gruppi e persino in quelli tra gli Stati; questi ultimi 'mettono il broncio' minacciando di interrompere le relazioni diplomatiche, la qual cosa dimostra che per organizzare i nostri rapporti sociali abbiamo a disposizione, tutto sommato, un repertorio di moduli comportamentali piuttosto ristretto. Naturalmente, perché la minaccia di rompere i rapporti risulti efficace, è necessario che

sussista un qualche legame tra gli interessati. Nell'anonima società di massa mancano spesso i legami tra simili, ed è questa, probabilmente, una tra le molte cause dell'aumento della criminalità. I segnali destinati a bloccare l'aggressione infatti spesso restano privi di effetto quando mancano rapporti personali.

Sull'ontogenesi della strategia sopra descritta disponiamo delle osservazioni di L. Murray (v., 1977). Questi istruì un gruppo di madri a rimanere perfettamente immobili per un minuto nel campo visivo del figlio lattante, riprendendo poi a occuparsi di lui. Nel periodo d'interruzione i piccoli si sforzavano di ristabilire il contatto con la madre, mostrandosi fortemente turbati dalla sua indifferenza, ma quando la madre si dedicava nuovamente a essi, si scostavano imbronciati e rifiutavano per un certo tempo il contatto, mostrandosi chiaramente offesi, il che provocava un intensificarsi dei tentativi materni di ripristinare il rapporto. È del tutto improbabile che questi lattanti agissero già coscientemente; ritengo piuttosto che esista una specie di grammatica del comportamento sociale, universalmente valida, secondo la quale vengono organizzate sia le interazioni verbali, sia quelle non verbali. Con tale ipotesi si supererebbe lo iato fra i due tipi d'interazione e si aprirebbe la strada alla ricerca di regole di condotta sociale valide per entrambi i tipi e per tutta l'umanità.

Nelle indagini comparative sulle diverse culture e nelle osservazioni compiute negli asili infantili tedeschi abbiamo potuto notare che il movimento intenzionale di togliere qualcosa a un partner non viene interpretato come una richiesta, ma come un'aggressione: se si desidera che l'altro ceda volontariamente un oggetto, occorre mostrare chiaramente di riconoscere la sua qualità e i suoi diritti di proprietario, senza costringerlo a cedere, ma lasciandolo libero di decidere se acconsentire o no alla richiesta. Nel linguaggio non verbale ciò avviene porgendo la mano aperta con la palma all'in su, ossia con lo stesso gesto che gli scimpanzé usano per elemosinare qualcosa. Nell'uomo queste strategie possono essere verbalizzate. Così come l'atto di afferrare un oggetto viene sentito come un'aggressione, provocando un rifiuto, anche una richiesta espressa in tono di comando va incontro a un diniego. Se tra i due partners vi è una notevole differenza di rango, l'inferiore può talvolta cedere, ma la richiesta viene allora assimilata a un atto di forza. Perché l'oggetto venga ceduto volontariamente, va chiesto in modo che il possessore non si senta sottoposto a una costrizione. Così un Eipo che desidera ornarsi con la penna di un altro si limita ad accennare incidentalmente, nel corso della conversazione, al fatto che essa gli piace: il partner può allora donargliela, ma può anche spiegargli i motivi per cui non vorrebbe separarsene, ad esempio perché l'ha ricevuta da un caro amico.

A nostro avviso da questi esempi emerge una regola generale sull'impiego di differenti strategie. Tra le varie strategie praticabili - nel caso in questione il pretendere, il chiedere per favore e il chiedere velatamente - si adotta in prima istanza quella che lascia aperto il maggior numero di possibilità, e cioè la richiesta velata. In effetti, in determinate circostanze la richiesta diretta può avere più spesso successo, ma se viene respinta nettamente la questione di solito è chiusa e restano ben poche probabilità di ottenere pacificamente l'oggetto desiderato; per di più, il rifiuto viene sentito come un'aggressione, e quindi il rapporto tra i due partners si deteriora. Ciò è confermato dalle ricerche di W. A. Corsaro (v., 1979), da cui è risultato che in genere i bambini desiderosi di partecipare a un gioco raramente ne fanno esplicita richiesta (anche se tale richiesta per lo più verrebbe accolta), ma preferiscono assumere in un primo momento un ruolo marginale e inserirsi poi gradualmente nel gioco. Questa strategia ha il vantaggio di raggiungere lo scopo con maggior sicurezza, anche se più lentamente. Si evita infatti il rischio di essere senz'altro rifiutati, il che impedirebbe un ulteriore approccio, e si lascia aperto il maggior numero possibile di alternative.

Nelle regole di comportamento sociale fissate dagli adattamenti filogenetici sequenze motorie innate (movimenti espressivi), modelli di comportamento di ordine culturale (rituali) e linguaggio verbale possono sostituirsi a vicenda. Ciò comporta una molteplicità di forme espressive che può far dimenticare facilmente le regole di base comuni a tutte.

Nella presa di contatto amichevole, ad esempio nel saluto, si osserva di norma un'associazione di atti di autoaffermazione e di atti amichevoli e pacificatori. Così, quando uno Yanomamö entra in un villaggio in cui è stato invitato come ospite, esegue una danza circolare assumendo un contegno molto bellicoso: ha un'espressione sdegnosa e altera, indossa un'armatura completa e tende continuamente il suo arco. Si comporta cioè in modo ben lontano dall'idea di buon vicinato, ma al suo fianco danzano bambini con fronde verdi in mano. Il messaggio è chiaro e può essere così tradotto in termini verbali: 'vengo qui come amico, ma non come subordinato'. In effetti, l'incontro è dominato da una certa ambiguità nel senso che potrebbe facilmente stabilirsi un rapporto da superiore a inferiore; per evitare fin dall'inizio questa eventualità, anche in un incontro amichevole di questo tipo l'ospite si presenta con un atteggiamento di grande dignità e orgoglio. Un comportamento del tutto analogo si può osservare nelle feste degli Schützen tirolesi: anche qui le compagnie di fucilieri marciano nella piazza del paese ospite esibendo la propria forza, ma i portabandiera sono affiancati da damigelle d'onore o da ragazzi. Nelle visite ufficiali degli uomini di Stato avviene più o meno lo stesso: i rappresentanti del paese ospite vengono accolti con esibizioni militaresche, spari a salve e parate, picchetti d'onore e altri rituali, e al tempo stesso si offrono loro dei fiori, recati per lo più da una fanciulla. Nella nostra cultura, infine, quando due amici s'incontrano si salutano a volte con vigorose pacche sulle spalle. Questo gesto, analogo alla stretta di mano, è anche una sorta di misurazione reciproca delle forze. Tale atto di autoaffermazione è accompagnato da parole e sorrisi amichevoli, cenni del capo e altre assicurazioni di simpatia.

Pur sembrando esteriormente molto diverse tra loro, le sequenze ora descritte obbediscono alle medesime regole, universalmente valide. Il loro studio è ancora nella fase iniziale, ma a nostro avviso l'ipotesi di una grammatica del comportamento sociale innata in tutti gli uomini offre una chiave per la comprensione di certi fenomeni riscontrabili in varie culture e - cosa di particolare importanza - una simile ipotesi permette di considerare da uno stesso punto di vista il comportamento verbale e quello non verbale, che finora sono stati per lo più trattati separatamente.

Ciò però non autorizza la conclusione affrettata e semplicistica che il linguaggio umano sia in sostanza una mera traduzione del comportamento istintivo. Senza dubbio il nostro comportamento sociale potrebbe essere determinato in misura notevole anche da adattamenti filogenetici, ma ciò non significa che ci muoviamo lungo binari fissi, con un grado di libertà limitato. L'uomo può superare per mezzo della cultura le sue predisposizioni innate, e anzi ha bisogno dell'"imbrigliamento" della cultura per controllare le sue pulsioni. Tuttavia è altrettanto importante riconoscere che l'uomo non è plasmato solo dall'educazione, ma è anche dotato di un patrimonio di capacità, tendenze, impulsi e modelli comportamentali, frutto di adattamenti filogenetici, che possono essere visti, in positivo, come l'eredità comune che unisce tutti gli uomini al di là delle barriere culturali. Potrebbe anche risultare, nel corso di ulteriori ricerche, che alcuni di quegli adattamenti filogenetici non adempiono più la loro funzione originaria (v. Eibl-Eibesfeldt, 1988). In questo caso un nuovo adattamento può avvenire solo attraverso norme culturali. Queste norme sono in un certo senso repressive, ma non va dimenticato che solo grazie alla cultura l'uomo ha potuto insediarsi nel gran numero di 'nicchie ecologiche' che oggi occupa. La sua universalità consiste appunto nella capacità di adattarsi culturalmente alle nuove esigenze che di volta in volta si presentano. D'altra parte è ragionevole che in questi nuovi adattamenti egli sia guidato dalla conoscenza della propria natura.

Come si è detto, l'etologia umana parte dalla constatazione che l'uomo si serve di un ristretto numero di strategie d'interazione, diffuse probabilmente in tutte le culture. Le diversità osservabili nella ricerca comparata dipendono dal fatto che egli può sostituire un'azione con un'altra ugualmente idonea, come pure un comportamento non verbale con uno verbale: possiamo in qualche modo tradurre il comportamento istintivo in linguaggio, mettendo le parole in connessione con gli stimoli-chiave e usandole per compiere azioni. Le possibilità interattive, di tipo verbale e non verbale, che si vengono così a creare sono di una molteplicità sconcertante, e tuttavia si fondano su un numero

limitato di strategie elementari, la cui identificazione può consentire l'elaborazione di una grammatica universale del comportamento sociale umano, ugualmente valida per il comportamento sia verbale che non verbale (v. Eibl-Eibesfeldt, 1986²).

5. Filogenesi e genetica dei moduli comportamentali

Come i caratteri somatici, così anche i moduli di comportamento presentano una variabilità geneticamente condizionata: mediante opportune tecniche di allevamento è possibile ottenere da popolazioni naturali ceppi dotati di particolari caratteri. I mutanti comportamentali possono aprire la strada alla formazione di nuove linee evolutive. Le Viduinae, passeracei della famiglia Ploceidae che depongono le uova nel nido di altri uccelli (Estrildidae), imitano il canto di corteggiamento di questi ultimi, e in tal modo si legano strettamente a essi, seguendone anche il frazionamento in varie razze (v. Nicolai, 1964). I dialetti di diversi uccelli canori portano a un isolamento etologico delle rispettive popolazioni, dando così origine allo sviluppo di sottospecie. Nella ricostruzione della filogenesi del comportamento dobbiamo affidarci allo studio comparato di specie viventi: confrontando i moduli delle varie specie, analogamente a quanto si fa per le loro strutture corporee, è possibile mettere in evidenza certe somiglianze. Se queste dipendono dal fatto che il carattere in questione era già posseduto da un antenato comune, si ha un'omologia, o somiglianza dovuta alla parentela; se invece il carattere simile si è sviluppato indipendentemente nelle diverse specie, in risposta a pressioni selettive operanti nello stesso senso, si parla di analogia o di evoluzione convergente. I criteri usati per differenziare l'omologia dall'analogia nel campo del comportamento sono gli stessi elaborati dai morfologi. Il criterio della qualità specifica riguarda le somiglianze formali ed è un indice tanto più significativo di omologia quanto più numerosi sono i singoli caratteri in cui vi è concordanza; si tratta peraltro di un criterio che di rado basta da solo a provare un'omologia. Il criterio della posizione fa riferimento alla somiglianza della posizione relativa di un carattere in un più ampio sistema strutturale. Ad esempio, le ossa craniche dei vertebrati hanno spesso forme così diverse che non è possibile accertare a prima vista se un singolo osso sia frontale, parietale o nasale. Dalla posizione specifica rispetto alle altre ossa è possibile però stabilire un'eventuale omologia. Il criterio della connessione attraverso forme intermedie è utile quando esistono forme di transizione che fungono da collegamento, come nel caso dello zoccolo equino, la cui evoluzione dall'originaria estremità pentadattile è ben documentata da una serie di reperti paleontologici provenienti da strati diversi. Come si è detto, nel ricostruire l'evoltersi del comportamento dobbiamo affidarci allo studio comparato di specie viventi. Mettendo a confronto varie specie di fasianidi R. Schenkel (v., 1956 e 1958) è riuscito a seguire la progressiva ritualizzazione con cui l'invito al cibo si è trasformato in corteggiamento. Lo stadio meno ritualizzato è presente nel gallo domestico, che per attirare la gallina all'accoppiamento raspa più volte con le zampe, arretra e becca il terreno emettendo richiami anche quando non trova cibo; in tal caso solleva col becco dei sassolini come se fossero commestibili, al che la gallina accorre a cercare anch'essa, mettendosi davanti a lui. In questo modo il gallo attira la gallina all'accoppiamento, utilizzando un comportamento che deriva dall'ambito della cura parentale. Il fagiano comune (*Phasianus colchicus*) attira le femmine in modo analogo. Il lofophoro splendente (*Lophophorus impeyanus*) si inchina profondamente dinanzi alla femmina con le penne della coda leggermente aperte a ventaglio, beccando il terreno; quando la femmina accorre per cercare il cibo, il maschio apre al massimo le ali e la coda e rimane fermo a capo chino, piegando lentamente la sola coda avanti e indietro. Le attività di corteggiamento del pavone, infine, sono così ritualizzate che senza una conoscenza delle forme intermedie sopra descritte sarebbe impossibile indovinarne l'origine. L'animale fa la ruota, la scuote, arretra di qualche passo, poi inclina la ruota in avanti e punta il becco verso terra tenendo il collo teso; anche qui la femmina accorre davanti al maschio e becchetta il suolo in cerca di cibo. Nei pavoni giovani sussiste ancora il richiamo al cibo vero e

proprio: mentre fanno la ruota infatti raspano e beccano il terreno. Ciò dimostra che nell'ontogenesi si manifesta la forma di comportamento originaria. Lo studio dell'evoluzione dei movimenti espressivi umani ha ricevuto notevoli contributi dalle ricerche sui primati. J.A.R.A.M. van Hooff (v., 1971) ha dimostrato ad esempio che il sorriso deriva dall'atto di mostrare silenziosamente i denti, che indica sottomissione. Nella filogenesi quest'atto difensivo ha cambiato significato, diventando un gesto amichevole di pacificazione.

6. Ecologia del comportamento

L'etologia descrive fenomeni, s'interroga sulle loro cause e avanza infine ipotesi sulla funzione di un dato comportamento, ossia sul suo valore ai fini della sopravvivenza. Con lo sviluppo della sociobiologia (v. Hamilton, 1964; v. Wilson, 1975) si è costituita una branca dell'etologia a indirizzo ecologico, che studia l'adattività operando una sintesi tra l'approccio ecologico e quello della genetica delle popolazioni. Basandosi sulla teoria evuzionistica, i sociobiologi hanno elaborato modelli matematici che consentono previsioni puntuali rispetto a un dato comportamento. L'ipotesi di partenza è che la selezione naturale favorisca gli organismi che si comportano in modo da propagare al massimo i propri geni. I sociobiologi si servono di modelli di ottimizzazione nell'analisi dei più svariati contesti funzionali, ad esempio per stabilire quando diventa conveniente per un animale difendere il proprio territorio. Ogni difesa del territorio impegna energie e implica rischi; il beneficio che ne deriva dev'essere sempre maggiore dei costi sopportati, e in base a ciò avviene la selezione degli organismi. Esempi di modelli di ottimizzazione sono forniti da J. R. Krebs e N. B. Davies (v., 1978 e 1981).

Molto si è discusso circa le unità su cui opera la selezione: questa riguarda sempre i geni e avviene a partire da individui e da gruppi chiusi di individui strettamente imparentati fra loro (v. Dawkins, 1976; v. Eibl-Eibesfeldt, 1982 e 1987). Poiché la selezione naturale premia gli organismi che si comportano in modo da trasmettere alla generazione successiva il maggior numero possibile di propri geni, gli individui favoriscono i propri discendenti diretti e gli individui a loro imparentati, in cui quei geni sono rappresentati in percentuale elevata. Nell'ambito delle popolazioni gli individui in concorrenza coi loro conspecifici adoperano spesso strategie diverse per conseguire i propri scopi nella lotta e nell'accoppiamento. I modelli matematici hanno messo in evidenza che in determinate condizioni tende a formarsi un polimorfismo comportamentale equilibrato: si parla a questo proposito di 'strategie evolutivamente stabili' (v. Maynard Smith e Price, 1973). Mentre alcuni animali, ad esempio, si limitano a un combattimento puramente rituale, altri lottano fino alle estreme conseguenze. Mediante modelli matematici è possibile mostrare in quali condizioni si stabilizzi su un dato valore il rapporto fra i primi e i secondi. In casi del genere si parla di 'situazioni evolutivamente stabili'. Un'enumerazione degli adattamenti all'ambiente naturale, animato e inanimato, prodotti dalla selezione oltrepasserebbe i limiti del presente contributo (per alcuni esempi v. Eibl-Eibesfeldt, 1987).

7. Etologia umana

L'idea che l'uomo sia venuto al mondo come una tabula rasa e abbia acquisito solo attraverso processi di apprendimento il patrimonio comportamentale rilevante per la sua sopravvivenza deve considerarsi ormai superata. Abbiamo già citato numerosi esempi di adattamento filogenetico nel comportamento umano, che si ritrovano nel campo della percezione, del movimento, degli impulsi, dei modelli di riferimento e delle predisposizioni all'apprendimento. Il nostro comportamento ha dunque radici sia filogenetiche, sia storico-culturali. Le prime sono molto antiche, tanto che nel nostro agire sociale sono ancora rintracciabili elementi ereditati dai rettili, a cui se ne sono

sovrapposti altri ereditati dai mammiferi e infine altri ancora specificamente umani. Questi ultimi sono anch'essi molto antichi, essendosi sviluppati nella lunga era del Paleolitico, in cui i nostri progenitori vivevano in piccole società dedite alla caccia e alla raccolta.

A questa sottostruttura biologica innata si è sovrapposta la cultura, con le sue specifiche regole di comportamento. La capacità d'immagazzinare le esperienze individuali nella memoria, nella scrittura e in altri mezzi d'informazione consente un rapido adattamento ai mutamenti delle condizioni ambientali. In tal modo l'uomo prosegue l'evoluzione sul piano culturale e può proporsi degli scopi. Ciò non toglie che ogni agire umano è sempre commisurato in ultima analisi al criterio della fitness: per quanto capace di reagire attivamente ai mutamenti ambientali, l'uomo rimane pur sempre soggetto alla selezione.

D'importanza decisiva per l'evoluzione culturale è stato il linguaggio verbale, di cui solo l'uomo dispone e alla cui acquisizione è predisposto da una serie di adattamenti filogenetici. Appena cominciano a imparare a parlare i bambini si appropriano delle regole fondamentali della grammatica e compiono alcune tipiche generalizzazioni. L'apprendimento del linguaggio è per così dire intrinsecamente programmato nel normale sviluppo infantile e ci sono ben note le strutture cerebrali che consentono quest'acquisizione. Si è cercato di spiegare in vari modi l'evoluzione del linguaggio. Nelle culture tradizionali la funzione sociale è preminente: si parla del più e del meno, si spettegola, si litiga, si chiacchiera affettuosamente coi bambini. La ritualizzazione delle interazioni sociali attraverso il linguaggio ha senza dubbio una grande importanza: chi poteva sostenere o risolvere un conflitto ricorrendo alla parola era certamente avvantaggiato rispetto a chi doveva risolvere tutto solo sul piano del comportamento non verbale, cioè con la minaccia o con la lotta. Mediante il linguaggio verbale l'uomo può inoltre riferire eventi del passato e fare promesse per il futuro, trasmettere ad altri istruzioni di comportamento e descrivere agli interlocutori oggetti che non sono presenti.

a) Il comportamento sociale

Nei vertebrati la socialità si è sviluppata in più fasi evolutive. Il comportamento sociale dei rettili conosce solo il dominio e la sottomissione. Anche nel corteggiamento maschile la minaccia ha un ruolo decisivo mentre le femmine disposte ad accoppiarsi assumono una posizione di sottomissione. Il comportamento di questi animali è dunque esclusivamente agonistico. La capacità di comportarsi in modo amichevole è nata solo con lo svilupparsi delle cure parentali negli uccelli e nei mammiferi. Le cure materne hanno dato origine a un repertorio di moduli comportamentali percepiti essenzialmente come amichevoli, e dai richiami dei piccoli si sono sviluppati segnali in grado di innescare tali comportamenti. Lo studio comparato del corteggiamento mostra che nelle più svariate specie di uccelli e di mammiferi il rapporto tra madre e figli si è ritualizzato in azioni di corteggiamento: negli uccelli l'imboccamento della covata si è trasformato nel becchettamento affettuoso tra partners, così come nelle scimmie antropoidi e nell'uomo l'alimentazione bocca a bocca ('bacio di nutrizione') si è trasformata nel bacio (v. Eibl-Eibesfeldt, 1970). Con lo sviluppo delle cure parentali sono nati inoltre la capacità di amare, ossia di stringere legami personali, e il coinvolgimento emotivo nei confronti degli altri. Per molte specie era infatti importante che il piccolo sapesse riconoscere la propria madre e che questa dedicasse le sue cure esclusivamente alla propria prole. Sono questi i presupposti per la formazione di legami di coppia e familiari nonché dei gruppi chiusi di mammiferi superiori, compresi gli uomini.

I rapporti interumani sono caratterizzati da una certa ambivalenza. Come per molti altri animali, anche per l'uomo i propri simili sono portatori di segnali che possono provocare attrazione e avvicinamento, oppure rifiuto e allontanamento. Se questi segnali vengono percepiti insieme, tra le due tendenze comportamentali nasce un conflitto, che si manifesta già nella prima infanzia. Fra i sei e gli otto mesi di età il bambino comincia ad aver paura degli estranei: mentre prima sorrideva a

chiunque, ora distingue sempre più le persone conosciute da quelle estranee. Se verso le prime continua a comportarsi amichevolmente, verso le altre assume un atteggiamento in cui si mescolano l'attrazione e la paura. Dapprima, ad esempio, il piccolo sorride all'estraneo, ma dopo pochi istanti si volge verso la madre e nasconde la testa nel suo seno in cerca di protezione, per poi ristabilire il contatto visivo amichevole. Se l'estraneo rimane a distanza, in genere il bambino acquista rapidamente fiducia; ma se si avvicina senza dar tempo al piccolo di abituarsi alla sua presenza, provoca spesso in lui una reazione di panico. Questo modello di comportamento reattivo è presente in tutti i bambini normali, senza che abbiano avuto esperienze negative con estranei. A una certa età i propri simili vengono dunque percepiti come portatori di segnali capaci di suscitare al tempo stesso reazioni di attrazione e di ripulsa. Lo studio comparato delle culture mostra che questa risposta ambivalente verso gli estranei è un modello di comportamento universale. Sono noti anche altri segnali capaci di scatenare nell'uomo reazioni contrastanti di questo genere. Il contatto visivo funziona in un primo momento come segnale positivo, con cui si avverte il partner che i canali di comunicazione sono aperti; se però si fissa l'altro troppo a lungo, il contatto visivo è sentito come una minaccia. In effetti, è risultato sperimentalmente che un contatto visivo prolungato provoca in chi lo subisce uno stato di eccitazione, con aumento della pressione sanguigna e della frequenza delle pulsazioni.

L'instaurarsi di rapporti personali riduce sensibilmente l'effetto dei segnali che scatenano la paura, così che prevalgono le reazioni di tipo amichevole; nei rapporti con persone note il comportamento si orienta quindi verso la fiducia, mentre nell'impatto con estranei i segnali provenienti dai propri simili che suscitano paura agiscono incontrastati, per cui prevalgono le reazioni di diffidenza. Questo semplice modello reattivo ha effetti di vasta portata sulla nostra convivenza sociale; storicamente esso ha fatto sì che gli uomini si associassero in piccoli gruppi chiusi i quali di fronte agli estranei assumevano un atteggiamento di difesa. Questa tendenza a formare gruppi circoscritti ha favorito lo sviluppo del pluralismo culturale: Erik Erikson (v., 1966) ha giustamente parlato in proposito di 'pseudospeciazione' culturale. La stessa tendenza ha dato peraltro origine all'etnocentrismo, con tutte le sue manifestazioni negative come la xenofobia e la guerra, che la nostra attuale coscienza morale non può non condannare e che vanno superate con mezzi culturali.

L'ambivalenza delle relazioni interumane grava anche sulla vita nell'anonima società di massa. Ci troviamo quotidianamente a contatto con persone pressoché sconosciute; nelle grandi città, di conseguenza, i nostri simili diventano in un certo senso un peso e una causa di stress, in quanto i segnali che ci invitano a prendere le distanze, non attenuati dalla conoscenza personale, agiscono incessantemente su di noi. Ci sforziamo di mitigare questo senso di estraneità uniformandoci agli altri nel contegno e nell'abbigliamento, ma ci riusciamo solo in parte. Il timore degli estranei è chiaramente riconoscibile nel comportamento degli abitanti delle grandi città. Si evitano i contatti visivi - chiunque ne avrà fatto esperienza trovandosi nell'ascensore di un albergo con degli sconosciuti -, si nascondono sotto una maschera le proprie espressioni per non tradire lo stato d'animo del momento. Chi rivela i propri sentimenti invita al contatto e si rende quindi vulnerabile. Questa dissimulazione può diventare talmente connaturata che non si riesce più a deporre la maschera nemmeno nell'ambito familiare, e si è costretti a ricorrere a terapie specifiche per ripristinare la normale capacità comunicativa.

La paura dei propri simili nella moderna società di massa pone gravi problemi: il continuo, sottile stress da paura induce l'individuo a cercare sicurezza in un'ideologia o in una personalità carismatica. Questo fenomeno del legame fondato sulla paura, sfruttato dai demagoghi di tutti i tempi, deriva da un modulo di comportamento infantile. Molti piccoli di animali si rifugiano presso la madre in caso di pericolo, e non perdono quest'abitudine nemmeno per effetto di stimoli punitivi; al contrario, esperimenti su pulcini di oca e su giovani scimmie Rhesus hanno dimostrato che tale comportamento s'intensifica quando viene punito mediante scosse elettriche. Più tardi le stesse scimmie lo

trasferiscono sui membri del gruppo più elevati in rango, che rappresentano ugualmente un rifugio, anche quando sono essi stessi a provocare lo stato di paura. Ciò accade anche nell'uomo: è noto che i bambini maltrattati dai genitori sono fortemente attaccati a essi, tanto che gli assistenti sociali hanno spesso difficoltà a separarli dalla famiglia. Gli enti assistenziali d'altra parte esistono solo da poco, mentre prima, per lungo tempo l'unica possibilità che un bambino aveva di sopravvivere consisteva nel legarsi strettamente ai genitori. Sarebbe un errore condannare senz'altro l'anonima società di massa a causa di questi suoi aspetti negativi e vagheggiare un ritorno alla vita idilliaca del paesello. L'anonimato ha anch'esso i suoi vantaggi: si pensi ad esempio all'affrancamento dall'intolleranza di certe norme sociali e alle straordinarie possibilità di sviluppo culturale che solo la grande città offre. D'altra parte è possibile favorire, con opportuni provvedimenti urbanistici, la formazione di comunità più piccole, in cui il singolo sia inserito in un gruppo di persone familiari e possa così acquistare sicurezza e diventare meno sensibile alle parole d'ordine dei demagoghi.

Il piccolo gruppo umano è rappresentato da famiglie in cui marito e moglie costituiscono di regola una coppia stabile fondata sulla convivenza a lungo termine e sulla divisione dei compiti. Una serie di adattamenti filogenetici, che qui sarebbe troppo lungo esaminare nei particolari, assicura la coesione tra i partners e il reciproco attaccamento tra genitori e figli. Quest'ultimo legame si estende anche alle generazioni successive, così che in un organismo familiare troviamo per lo più riunite tre generazioni: nonni, genitori e figli.

Uomo e donna sono biologicamente predisposti, dal punto di vista anatomico, fisiologico e comportamentale, a una diversificazione dei rispettivi ruoli. Moduli comportamentali specifici di ciascun sesso si sviluppano anche quando si tende a contristarli con l'educazione. Nei kibbutzim israeliani si è cercato di allevare i bambini in modo egualitario superando la tradizionale divisione dei compiti tra i due sessi, allo scopo di liberare la donna sia dal predominio economico dell'uomo, mediante il suo pieno inserimento nel mondo del lavoro, sia dalla schiavitù delle cure materne mediante l'educazione collettiva dei bambini. Questi venivano perciò affidati ad appositi assistenti e solo a sera tornavano a casa per un'ora di ricreazione coi genitori. M. E. Spiro (v., 1954) studiò un kibbutz organizzato secondo questi principi e trovò che i suoi abitanti li avevano messi effettivamente in pratica: le donne s'impegnavano nella politica ed esercitavano gli stessi ruoli lavorativi degli uomini, lasciando la cura dei figli agli assistenti. Spiro ne trasse la conclusione che la famiglia non è qualcosa di naturale, ma un prodotto dello sviluppo culturale. Tornando però una generazione dopo nello stesso kibbutz egli constatò che le donne cresciute in esso non accettavano più che i loro figli fossero affidati prevalentemente a estranei, rinunziavano a esercitare attività 'maschili' e dimostravano, accanto a un minor interesse per la politica, una crescente attrazione per la vita familiare e per i loro bambini. Sorpreso da questa controrivoluzione femminile attuata da donne allevate in modo egualitario, Spiro riesaminò più attentamente i dati della sua prima indagine e trovò che i bambini dei due sessi, pur essendo cresciuti tutti nelle stesse condizioni e con gli stessi giocattoli, giocavano in modo diverso. I maschietti avevano preso a modello gli uomini e le bambine le donne, scegliendo però, fra tutti i modelli femminili disponibili, proprio quello materno. Ciò fa pensare a preferenze innate, a proposito delle quali Spiro ha parlato di 'determinanti preculturali' anche per i ruoli sessuali psichici (per altre notizie al riguardo v. Eibl-Eibesfeldt, 1986²).

Nei gruppi umani, in virtù di una predisposizione propria dei primati, si formano ordinamenti gerarchici. Nei gruppi di primati gli individui di rango elevato sono al centro dell'attenzione degli altri membri, e il più alto in grado è facilmente identificabile in base alla frequenza degli sguardi che gli altri gli rivolgono, dimostrandogli così la loro considerazione. Lo stesso accade nei gruppi di bambini e di ragazzi: i membri di rango più elevato sono al centro dell'attenzione ed emergono perché organizzano i giochi, compongono i litigi e tranquillizzano i compagni. Essi sanno anche difendere la loro posizione ma ciò che li distingue non è l'aggressività, bensì l'insieme di qualità sociali positive per le quali vengono scelti dagli altri come capi (v. Hold, 1974). La gerarchia fondata sulle capacità

direttive si differenzia così dai rapporti di puro dominio, in cui l'individuo più forte sottomette gli altri vincendone la resistenza, come nel caso tipico della 'gerarchia di beccata' in un pollaio. La formazione di una gerarchia presuppone, oltre al bisogno di considerazione di chi aspira a un rango elevato, la predisposizione, di chi è incapace di assumere una posizione dominante, a seguire il capo e a sottomettersi.

Un esperimento condotto da S. Milgram (v., 1966) mostra quanto sia problematica questa disposizione all'obbedienza. Ai partecipanti fu fatto credere che si trattasse di valutare l'efficacia degli stimoli punitivi sull'apprendimento: in qualità di 'insegnanti' essi avrebbero dovuto infliggere a un 'allievo' seduto nella stanza accanto delle scosse elettriche punitive, con intensità crescente da 15 a 450 volt all'aumentare del numero di risposte sbagliate. Sebbene l'allievo fosse presentato agli insegnanti e fosse fatto provare loro di persona l'effetto delle scosse elettriche, tutti gli insegnanti, ubbidendo all'"autorità" rappresentata dal direttore scientifico della ricerca, inflissero all'allievo punizioni che se fossero state reali gli avrebbero procurato gravi danni. Dapprima Milgram attribuì questo comportamento alla mancanza di messaggi di ritorno, e modificò quindi le condizioni sperimentali facendo ascoltare agli insegnanti le reazioni dell'allievo (anch'esse fittizie, in quanto incise su nastro magnetico): all'aumentare di intensità delle scariche elettriche corrispondevano espressioni di crescente sofferenza, proteste e infine grida di dolore. In questo secondo caso alcuni insegnanti si rifiutarono di continuare l'esperimento, ma la stragrande maggioranza di essi eseguì fino in fondo gli ordini dell'autorità presente, dimostrando in tal modo che l'attitudine all'ubbidienza prevaleva sulla compassione.

Tra la tendenza maschile al dominio e la sessualità esistono interessanti connessioni. Nei tennisti, quando vincono un incontro, il tasso di testosterone nel sangue aumenta notevolmente nel giro di ventiquattr'ore, mentre se perdono diminuisce con altrettanta rapidità; lo stesso accade nelle prestazioni intellettuali, come si è constatato in un gruppo di studenti di medicina, il cui tasso di testosterone aumentava quando superavano un esame e diminuiva quando venivano bocciati (v. Mazur e Lamb, 1980). Queste reazioni corrispondono ai meccanismi arcaici propri dei rettili, che nell'uomo, in condizioni normali, sono controllati dai meccanismi associativi sviluppatasi con la cura della prole.

b) Comportamento territoriale e guerra

Nei vertebrati, compresi i mammiferi, la territorialità rappresenta la norma. Individualmente o in gruppo questi animali occupano un determinato territorio - perlomeno in certe stagioni - difendendolo dai conspecifici estranei. Sebbene i conflitti territoriali siano onnipresenti nella storia umana, si è voluto credere che quest'elemento di discordia sia nato insieme con l'agricoltura, mentre nello stadio della caccia e della raccolta gli uomini sarebbero vissuti in società libere e aperte, che non avevano nessuna proprietà da difendere. Oggi sappiamo che questa concezione non corrisponde alla realtà, perché anche i popoli cacciatori e raccoglitori posseggono dei territori, con cui si assicurano le risorse necessarie per sopravvivere (v. Eibl-Eibesfeldt, 1975). Con la delimitazione del territorio si sono sviluppate nell'uomo anche particolari forme di difesa del gruppo da cui è nata quella forma di aggressione intraspecifica che chiamiamo guerra e che, in questo stadio, costituisce un prodotto dell'evoluzione culturale. In essa vengono utilizzati alcuni impulsi emotivi della disposizione alla lotta, mentre ne vengono repressi altri, come quello della compassione, i quali impediscono che le aggressioni assumano aspetti distruttivi. Si fa credere a se stessi e agli altri membri del gruppo che i nemici appartengano a un'altra specie umana, o addirittura che non siano uomini, e in tal modo si trasferisce artificialmente il conflitto sul piano della lotta interspecifica, in cui non valgono più le norme della lealtà e dell'umanità; così fanno, ad esempio, gli indiani Yanomamö quando parlano dei loro confinanti come di una preda di caccia. Diventa allora una virtù uccidere i nemici, impegnandosi a favore del proprio gruppo. Al filtro normativo biologico che vieta di uccidere i conspecifici si

sovrappone un filtro normativo culturale che impone di eseguire il comportamento opposto. L'ethos della guerra è un recente prodotto culturale che, per quanto si ricollegli alla difesa del gruppo familiare, va molto al di là di essa. Il suo sviluppo è stato favorito dall'evolversi delle armi a distanza e poi di quelle telecomandate, perché anche una persona assolutamente incapace di ucciderne un'altra in un confronto faccia a faccia può far partire un missile. Del resto l'uomo ha cominciato prestissimo a impiegare armi a distanza contro i suoi simili: raffigurazioni di guerrieri che si scagliano frecce s'incontrano già nelle pitture rupestri del Mesolitico. Il fatto che la guerra sia una conseguenza dell'evoluzione culturale e sia in contrasto con la nostra coscienza e con le forti tendenze dell'uomo a stabilire legami coi suoi simili fa ritenere che esista senz'altro la possibilità di superarla culturalmente; ciò presuppone però che si riesca, mediante accordi internazionali, a far sì che le funzioni finora svolte dalla guerra vengano assolte in modo incruento (per la bibliografia v. Eibl-Eibesfeldt, 1975).

8. Autocontrollo e libertà

Nell'uomo la percezione, il pensiero e l'azione sono determinati, come si è visto, da adattamenti filogenetici e culturali: in particolare la cultura ha il potere di frenare in noi quegli impulsi che i controlli innati non sono sufficienti a governare. D'altro canto alcuni dei nostri comportamenti preprogrammati hanno perduto in parte la loro adattività. Con l'anonima società di massa, tipicamente tecnologica e metropolitana, l'uomo si è costruito un ambiente per il quale non era fatto. Poiché negli ultimi diecimila anni non siamo cambiati biologicamente, coloro che oggi detengono il potere hanno la stessa emotività che l'uomo aveva nell'età della pietra e non sono quindi sufficientemente preparati dal punto di vista biologico a impiegare gli enormi potenziali di cui dispongono (v. Eibl-Eibesfeldt, 1988). Nella situazione attuale gli uomini hanno dunque più che mai bisogno di autocontrollo, e ciò presuppone che conoscano se stessi, così da evitare i gravi rischi connessi con l'ignoranza dei loro comportamenti preprogrammati. Se è vero che, come sempre è avvenuto nell'evoluzione, si possono trarre insegnamenti dalle catastrofi prodotte dai nostri comportamenti errati, sarebbe però preferibile correggere in tempo gli errori facendosi guidare dalla conoscenza scientifica di noi stessi.

L'esplorazione del nostro comportamento è stata finora ostacolata da tendenziosità e da pregiudizi. Gli uomini sono stati sempre disposti a investire grandi risorse nell'indagine del mondo esterno, acquistando un dominio della natura sproporzionato alle loro capacità di autocontrollo. In ogni tempo l'uomo è stato un artefice appassionato, che si è creato sempre nuovi utensili, dall'amigdala alle più sofisticate apparecchiature elettroniche. Oggi vi è una sproporzione quasi grottesca tra la dovizia dei fondi destinati all'ulteriore sviluppo di questa cultura tecnologica e la scarsità degli investimenti nella ricerca sull'uomo. Certamente ciò non dipende soltanto dalla mentalità propria dell'homo faber, ma anche da pressioni ideologiche di vario genere, che ci propongono un'autoimmagine consolidata e rassicurante. La conoscenza di noi stessi potrebbe indurci a rivedere o a ribaltare certe concezioni a noi care, e questo turba gli spiriti non liberi, tenacemente aggrappati a un'ideologia: costoro non vogliono sapere, e si sforzano di giustificare questo loro atteggiamento oscurantistico. Secondo uno degli argomenti più spesso addotti contro l'etologia, mettere in luce gli elementi innati nell'uomo favorirebbe una sorta di fatalismo biologico, e per questo motivo ci si rifiuta di prendere atto dei risultati delle ricerche biologiche sul comportamento. In realtà gli etologi hanno sempre insistito sul fatto che l'uomo è per sua natura un essere culturale, e che dall'esistenza di una situazione di fatto biologica non è lecito dedurre fatalisticamente che tale situazione sia imm modificabile. L'uomo può anche apprendere a comportarsi in modo contrario alla sua natura innata: certamente così si impone delle costrizioni, ma senza di esse non è concepibile una convivenza civile e armoniosa. Il problema consiste piuttosto nel capire quale margine d'azione

l'uomo possa concedere alla sua natura primaria, quella biologica. Un'organizzazione sociale totalmente repressiva, fondata su ideali fuori della realtà, sarebbe difficilmente tollerabile, perché non siamo solo esseri sociali, ma anche individui che aspirano alla libertà. Inoltre dobbiamo sempre chiederci se ciò che facciamo è funzionale all'adattamento nel senso della fitness, ossia alla capacità di sopravvivenza misurata sul potenziale riproduttivo. Un gruppo che in nome di un qualche ideale non si riproducesse più si escluderebbe dall'evoluzione. A questo proposito occorre anche ricordare che la natura - dal punto di vista della necessità di sopravvivere - non può fornire alcun modello normativo. In natura avvengono molte cose tremende, a volte la lotta per l'esistenza si combatte davvero 'con le unghie e coi denti' ma ciò non costituisce per noi un imperativo. Anche la cooperazione rappresenta una strategia di sopravvivenza, come ho messo in risalto fin dal 1970 nel mio libro *Liebe und Hass*, in cui ho esaminato le predisposizioni associative dell'uomo e la loro origine filogenetica. L'uomo è l'unico essere vivente capace di proporsi scopi a lungo termine; nello stabilire questi scopi e nel perseguirli dobbiamo farci guidare dalla conoscenza e dalla ragione. Ma a esse bisogna che sia associato l'amore, nato dall'attaccamento delle madri per i loro piccoli: solo così sarà possibile opporsi agli allettamenti di una ragione motivata soltanto dall'aspirazione al dominio.

Etologia, psicologia e scienze sociali

Storia della Scienza (2003)

di **Robert A. Hinde**

Etologia, psicologia e scienze sociali

I primi etologi si interessarono al comportamento degli animali, rifiutando sia il concetto di scatola nera, cioè l'approccio stimolo-risposta degli psicologi comportamentisti, sia il soggettivismo indisciplinato a quel tempo prevalente tra gli studiosi di psicologia comparata in Europa. I fondatori dell'etologia tentarono di applicarne i principi al comportamento umano (Lorenz 1950) e alcuni dei loro allievi richiamarono l'attenzione su similitudini poco significative tra il comportamento animale e quello dell'uomo finendo per gettare discredito sull'etologia. Comunque, a parte queste eccezioni, la spinta iniziale fu diretta quasi interamente allo studio del comportamento animale. I sociologi, in parte per i loro pregiudizi e in parte per l'avventatezza di qualche etologo, non presero in seria considerazione la possibilità che l'etologia potesse apportare contributi alla loro disciplina. Tuttavia, a partire dagli anni Cinquanta del secolo scorso, i principi dell'etologia sono penetrati gradualmente nelle scienze sociali arrivando a esercitare, in tempi recenti, una forte influenza in svariati campi.

Quali sono questi principi? L'etologia ebbe una sua teorizzazione, attualmente in gran parte rifiutata, che differentemente dall'approccio degli anni Cinquanta al fenomeno dell'apprendimento e diversamente dalla psicoanalisi, non fu mai caratterizzata da una vera e propria teoria; le sue caratteristiche stabili consistono piuttosto in alcuni atteggiamenti orientativi. Tra i più importanti vi è l'idea che lo studio del comportamento debba iniziare con osservazioni e descrizioni accurate effettuate in condizioni che siano naturali per le specie considerate, e che questo tipo di analisi debba essere accompagnato dalla consapevolezza che l'insieme è qualcosa di più della semplice somma delle parti. Inoltre gli etologi hanno ritenuto che la piena comprensione di un aspetto del comportamento richieda una risposta a quattro domande fondamentali: Cos'è che determina il comportamento? (in questo caso riferendoci a fattori sia interni sia esterni all'organismo); Come si sviluppa nell'individuo?; Come si è evoluto? e Qual è oppure qual è stata la sua funzione? ovvero, per essere

più precisi, Quali sono le conseguenze adattative per cui tale comportamento si è, o si era, conservato nel repertorio comportamentale di una specie?

Sebbene queste domande siano distinte da un punto di vista logico, il loro studio risulta spesso mutuamente fecondo. Le ultime due riguardano questioni a quel tempo trascurate dagli psicologi ma che, come verrà detto più avanti, sono attualmente tenute in considerazione in quanto permettono una migliore comprensione di alcuni aspetti del comportamento umano.

Poiché, a partire dagli anni Cinquanta, alcuni aspetti e idee dell'approccio etologico sono penetrati nelle discipline psicologiche e nelle scienze sociali, spesso correnti di pensiero e metodologie si sono fuse, rendendo difficile in taluni campi distinguere gli studi 'etologici' del comportamento umano da quelli più tradizionali. Nel seguito tenteremo di illustrare alcuni modi in cui l'etologia sta contribuendo alla comprensione del comportamento umano.

Processo di sviluppo e rapporti causa-effetto

Sviluppo del bambino e psichiatria

Alcuni dei primi tentativi di applicare l'approccio etologico allo sviluppo del bambino puntarono all'identificazione di 'schemi motori specifici' paragonabili agli 'schemi fissi di azione' (FAP, fixed action patterns) che costituivano un argomento centrale nello studio del comportamento animale. Un'attenta descrizione della sequenza delle risposte di tipo riflesso con cui il neonato trova il capezzolo della madre ha contribuito, per esempio, a risolvere alcuni problemi che insorgono con l'allattamento al seno. In tempi piuttosto remoti, gli etologi cominciarono a descrivere i movimenti espressivi dell'uomo e, successivamente, il loro lavoro si collegò a quello iniziato poco più tardi da psicologi come Paul Ekman. Nicholas G. Blurton Jones ha per primo utilizzato la metodologia dell'osservazione etologica in studi sui bambini in età d'asilo, e ha mostrato, per esempio, che la lotta, un gioco apparentemente aggressivo, non è correlata positivamente a paradigmi comportamentali come aggrottare le ciglia, colpire e dare spintoni, sebbene sembri avere molti aspetti in comune con questi. Comunque, l'ampia descrizione degli schemi motori analizzati da Blurton Jones ha prodotto una massa di dettagli inutili e a volte fuorvianti, e le successive applicazioni dell'osservazione etologica sono state adattate in modo da poter comprendere il significato sottostante alle azioni.

Il campo nel quale l'approccio etologico ha avuto implicazioni di ampia portata è quello del ruolo del rapporto tra genitore e figlio nello sviluppo della personalità. Secondo John Bowlby (1969), uno psicanalista londinese, quelle che vengono chiamate le 'paure irrazionali dell'infanzia' - la paura di cadere, di forti rumori improvvisi, di essere lasciati soli, e così via - sarebbero state altamente adattative nell'iniziale processo evolutivo degli ominidi. Ciò ha portato all'integrazione dell'etologia, della psicoanalisi, della teoria dei sistemi e della psicologia dello sviluppo nella 'teoria dell'attaccamento'. Bowlby ha notato come la relazione genitore-figlio coinvolga diversi schemi comportamentali che si sono adattati durante l'evoluzione per il mutuo beneficio di entrambi. Molti di questi, come il sorriso del bambino e l'intonazione alta della voce che i genitori usano per parlare con i figli, hanno la funzione di rafforzare i loro legami. Bowlby ha ipotizzato l'esistenza nel bambino di un 'sistema comportamentale di attaccamento' tale da coinvolgere schemi tra loro correlati dell'interazione tra genitore e figlio e nel genitore di un 'sistema di comportamento parentale' corrispondente. Il concetto di sistema comportamentale è stato ripreso da Gerard Pieter Baerends negli studi sulle vespe e sui pesci ciclidi. Bowlby ha inoltre suggerito che il bambino costruisce un modello operante interno di sé, degli altri e delle relazioni, sulla base del proprio rapporto con chi principalmente si prende cura di lui, e che tale modello influenzi il suo comportamento futuro e possa

esserne modificato. Egli ha sottolineato l'importanza del senso di sicurezza che il genitore dà al figlio, rispondendo in modo attento e sensibile ai suoi bisogni, e ha sostenuto che la natura e il grado di questa sicurezza potrebbero avere, più avanti nel corso della vita, importanti ripercussioni sullo sviluppo della personalità. Mary Dinsmore Salter Ainsworth e i suoi collaboratori (1978) hanno sviluppato un procedimento di laboratorio per la valutazione degli aspetti più rilevanti del rapporto tra genitore e figlio, riuscendo a dimostrare che la sicurezza nella prima infanzia è legata alla sensibilità della risposta materna e che essa ha varie relazioni con lo sviluppo successivo. Per esempio, in assenza di eventi particolarmente significativi nel corso della vita, i bambini che a un anno di età sono stati classificati come sicuri tendono nella successiva fase dell'asilo a interagire meglio con i coetanei. È interessante notare che le differenze legate al sesso, osservate negli individui di quattro anni di età, riguardano principalmente i bambini insicuri.

Il riconoscimento dell'importanza della sicurezza nell'infanzia ha portato allo studio del suo ruolo nelle interazioni tra gli adulti e allo sviluppo di varie tecniche finalizzate alla sua valutazione. Così Carol George, Nancy Kaplan e Mary Main (1985) hanno ideato uno schema di intervista per studiare, con le dovute cautele, il ricordo che le madri hanno del rapporto avuto con le proprie madri, e Kim Bartholomew (1993) ha fornito un'elaborazione del modello operante interno di Bowlby per distinguere due dimensioni, l'una relativa alla positività del modello di sé, e l'altra relativa alla positività delle aspettative degli altri. Questo lavoro ha dimostrato che la mente del neonato non va considerata come una tabula rasa, ma che al contrario i bambini possiedono fin dalla nascita (o sviluppano rapidamente) un repertorio di schemi comportamentali, la facoltà di rispondere agli stimoli e le capacità psicologiche, fattori che sono alla base dello sviluppo successivo. Tali osservazioni sono state accompagnate dallo studio intensivo delle capacità del bambino e degli aspetti del comportamento che emergono precocemente e che sembrano essere indipendenti da esperienze specifiche.

Di particolare importanza, a tale proposito, è stato lo studio sulla natura dell'apprendimento. Associata all'idea che la mente del neonato fosse una tabula rasa era la supposizione che tutte le esperienze umane fossero simili, in grado cioè di influenzare similmente il comportamento futuro. Tuttavia, studi condotti su animali hanno dimostrato come la capacità di apprendimento sia spesso limitata a contesti particolari, dato che l'animale si adatta prontamente alle circostanze soltanto in alcune situazioni (Tinbergen 1951). William Thorpe ha indicato, per esempio, che l'apprendimento gioca un ruolo essenziale nello sviluppo del canto del fringuello (*Fringilla coelebs*). Un esemplare cresciuto acusticamente isolato da altri fringuelli è in grado di produrre soltanto un canto molto semplice; infatti, questi uccelli possono imparare solamente canti con una struttura simile a quella del canto della propria specie. Il ciuffolotto (*Pyrrhula pyrrhula*), una specie affine, può imparare unicamente il canto del maschio da cui è stato allevato. Conclusioni simili al riguardo sono state raggiunte dagli psicologi sperimentali. Così John Garcia e alcuni collaboratori hanno mostrato che i ratti possono imparare a evitare cibo avvelenato, anche se l'effetto dannoso può essere avvertito solo un certo tempo dopo l'ingestione. È stato anche dimostrato come i ratti associno l'effetto dannoso molto più prontamente al sapore che ad altri stimoli presenti in quel momento. Questi dati portano alla generalizzazione che gli organismi, inclusi gli esseri umani, hanno una predisposizione ad apprendere alcuni comportamenti piuttosto che altri, e che i limiti di tale apprendimento non dipendono dalla difficoltà del compito ma dal soggetto e dal contesto (Hinde e Stevenson-Hinde 1973).

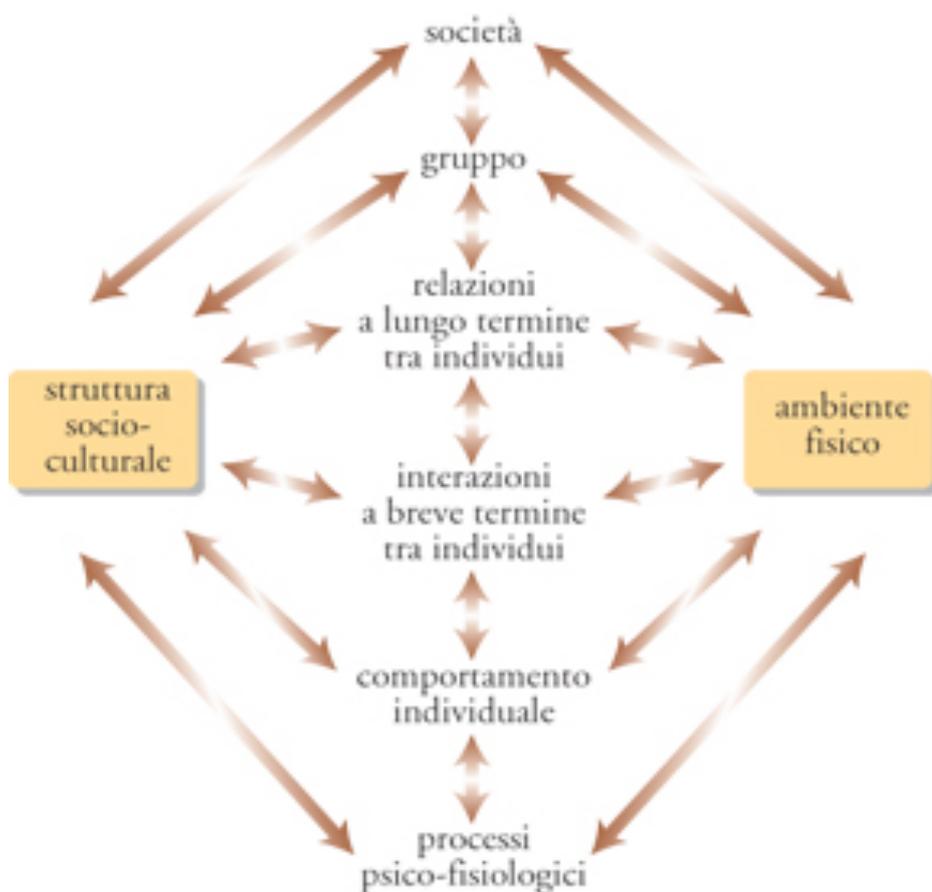
Questa conclusione ha avuto un'ampia ripercussione sulla concezione della natura dell'intelligenza. Negli anni Settanta Paul Rozin, uno psicologo sperimentale, ha sostenuto che l'evoluzione ha

comportato una specializzazione adattativa per particolari contesti, contrastando in questo modo l'opinione sostenuta a quel tempo dalla maggior parte dei suoi colleghi, secondo la quale l'evoluzione dell'intelligenza ha implicato un graduale miglioramento delle capacità generali di apprendimento. Negli ultimi anni l'idea che l'intelligenza umana dipenda da un meccanismo di tipo generale sostanzialmente unitario è caduta sempre più in discredito. Jerry Fodor ha proposto che la mente sia formata da alcuni sistemi di input discreti che alimentano un meccanismo cognitivo centrale responsabile dell'intelligenza. Howard Gardner, assumendo una posizione diversa, ha distinto sette tipi di intelligenza: linguistica, musicale, logico-matematica, spaziale, di coordinazione motoria, di comprensione di sé stessi e di comprensione degli altri. Più recentemente gli psicologi di impronta evoluzionistica hanno proposto che la mente coinvolga un gran numero di meccanismi obiettivo-specifici.

Le scienze sociali

Con l'arricchirsi delle conoscenze è inevitabile che le discipline debbano delimitare il loro campo di interesse, distinguendosi meglio le une dalle altre e dividendosi in sottodiscipline specialistiche. Questo è stato certamente il caso delle scienze sociali dell'uomo: la psicologia dell'individuo, la psicologia sociale, la sociologia e l'antropologia occupano dipartimenti universitari separati e spesso i contatti tra tali discipline sono limitati. Tuttavia gli etologi, studiando gli animali in Natura, si sono confrontati con le relazioni tra i comportamenti degli individui, i rapporti interindividuali e la struttura sociale del gruppo. Per un lungo periodo l'attenzione è stata concentrata sulla questione della dominanza e della subordinazione, e la struttura del gruppo animale è stata vista principalmente in termini di gerarchia. Tuttavia studi più dettagliati, in modo particolare quelli sui primati non umani, hanno rivelato che la questione della dominanza non è il solo fattore, e neanche il più importante, e che la struttura del gruppo può essere molto complicata. Per esempio, la struttura di un branco di macachi (*Macaca mulatta*) dipende primariamente dalla relazione affiliativa tra i parenti. Spesso nel branco esistono diverse famiglie matriarcali, ognuna formata da una matriarca, dalle sue figlie con un rango inverso all'età, e dalla loro prole organizzata in modo analogo. Le femmine sono membri permanenti del branco, mentre i maschi formano una gerarchia indipendente, spostandosi da un gruppo all'altro in modo intermittente e stabilendo soltanto occasionalmente rapporti, che di solito non sono duraturi, con le femmine.

Tali dati hanno condotto all'idea che i diversi livelli di complessità sociale non possano essere studiati in modo indipendente poiché si influenzano a vicenda. Per molti scopi è quindi conveniente riconoscere livelli successivi: processi psicofisiologici all'interno degli individui, comportamento individuale, interazioni a breve termine tra individui e relazioni a lungo termine tra individui, gruppi e società ([fig. 1](#)).



Hinde 1

Fig. 1 - Rappresentazione semplificata delle relazioni tra i diversi livelli di complessità sociale.

Un'importante distinzione va fatta tra il concetto di interazione e quello di relazione. Per ciò che riguarda il comportamento, una relazione coinvolge una successione di interazioni tra due individui che si conoscono, così che ogni interazione sia influenzata da quelle precedenti, e spesso dall'aspettativa sulle interazioni future. Naturalmente, la situazione è più complessa di quanto abbiamo detto, poiché interazioni e relazioni coinvolgono anche aspetti cognitivi ed emozionali (Hinde 1997).

Ognuno di questi livelli ha proprietà indipendenti dal livello inferiore. Così, una relazione può includere uno o più tipi di interazione, ma questa proprietà non è attinente alle singole interazioni. Per esempio, sebbene durante un'interazione il comportamento di ciascuno dei due partner possa intrecciarsi con quello dell'altro, questa proprietà risulta essere irrilevante per il comportamento di un individuo isolato. Inoltre, noi usiamo concetti differenti per spiegare ciascun livello: nell'interpretare perché due fratelli stanno litigando (livello di interazione), ci si potrebbe concentrare sul loro desiderio per lo stesso giocattolo. Se si volesse spiegare perché litigano sempre (livello di relazione), si potrebbe fare riferimento alla rivalità tra fratelli.

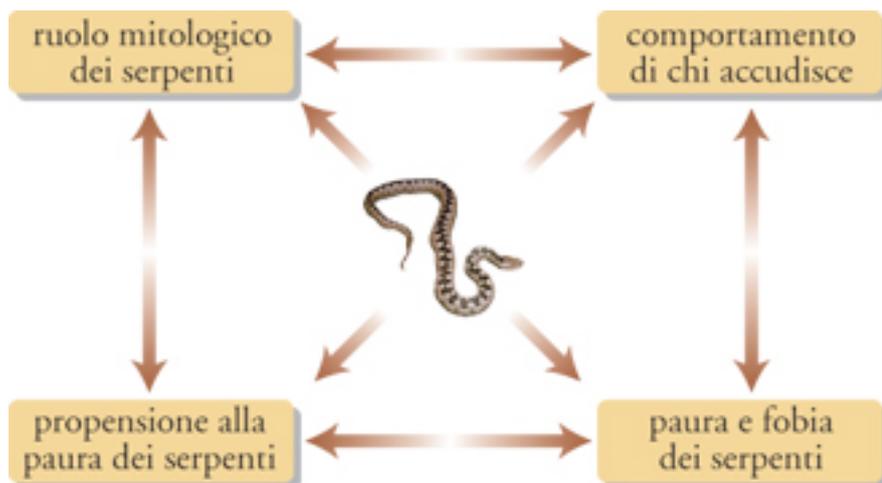
Ognuno di questi livelli influenza quelli adiacenti ed è influenzato da essi. Così, ciò che si verifica in un'interazione è influenzato dalla natura degli individui coinvolti e anche da quella della relazione in cui è coinvolto. La qualità della relazione è influenzata dalla natura delle interazioni coinvolte e anche dal gruppo al quale gli individui appartengono, poiché la relazione di A con B è condizionata dalla relazione di B con C. Ciò comporta che i vari livelli, incluso quello dell'individuo, non siano da considerare come entità statiche, ma quali processi che vengono continuamente creati, mantenuti e ridimensionati dai rapporti dialettici tra i livelli stessi.

Tutto ciò è ugualmente applicabile alla nostra specie anche se in questo caso è presente un ulteriore fattore: la struttura socioculturale. Con questo termine intendiamo riferirci alle regole, alle credenze, ai valori e alle istituzioni con i loro ruoli costitutivi, che sono più o meno noti agli individui che fanno parte di tale struttura (in questo contesto il termine struttura è utilizzato per indicare che regole, valori, ecc. sono, almeno parzialmente, correlati tra loro). Essa ha anche relazioni dialettiche con ognuno dei livelli di complessità: per esempio, le regole che riguardano il matrimonio influenzano la frequenza dei divorzi, e la frequenza dei divorzi influenza le regole che riguardano il matrimonio. Inoltre ognuno di questi livelli influenza l'ambiente fisico e ne è a sua volta influenzato.

È evidente che questi differenti livelli di complessità costituiscono il soggetto di diverse discipline delle scienze sociali. Eppure l'esistenza di rapporti dialettici che intercorrono tra i vari livelli sta a significare che lo sviluppo e il rapporto di causa-effetto di ogni aspetto del comportamento umano non possono essere totalmente compresi soffermandosi su un solo livello di analisi. Questa opinione è in diretto contrasto con quella sostenuta da Emile Durkheim, secondo il quale i fenomeni sociali possono essere compresi solo in termini di variabili sociali.

L'esempio seguente mostra l'importanza delle relazioni dialettiche tra i diversi livelli. Nonostante vi siano una o due possibili eccezioni, la speciale importanza attribuita ai serpenti è sostanzialmente ubiquitaria tra le culture umane, e la risposta primaria nei loro confronti è la fuga e la paura. Sono state avanzate diverse ipotesi per spiegare questo fenomeno. Studi compiuti su bambini cresciuti in un istituto, che non avevano mai visto un serpente, hanno dimostrato che molti di loro cominciavano ad avere paura all'età di uno o due anni. Il grado di paura del bambino dipendeva dal comportamento della persona che principalmente si prendeva cura di lui: reazioni di grande paura da parte di quest'ultima, infatti, potevano indurre nel bambino una paura duratura dei serpenti. Dati analoghi sono stati raccolti in studi condotti sui macachi. Mentre le scimmie cresciute nel loro ambiente naturale mostrano di avere paura dei serpenti, quelle allevate in laboratorio non ne hanno (Galef 1999). Tuttavia, è probabile che un macaco allevato in laboratorio diventi permanentemente timoroso dei serpenti qualora gli venga mostrato il filmato di una scimmia cresciuta nel proprio ambiente naturale che ha paura dei serpenti. Invece, quando a un macaco allevato in laboratorio viene mostrato un filmato in cui una scimmia cresciuta nel suo ambiente naturale si impaurisce alla vista di un fiore, esso non diventa timoroso né dei fiori né dei serpenti (Mineka 1987).

In questo modo sembra che, sia per le scimmie sia per gli esseri umani, i serpenti siano decisamente importanti come stimoli, e che esista una tendenza a imparare dal comportamento di altri individui ad averne paura. Tuttavia, nel caso della specie umana è da tener presente una ulteriore questione: i serpenti infatti giocano un ruolo importante nella mitologia della maggior parte delle culture e normalmente essi simboleggiano il male o la morte. Uno splendido esempio è fornito dai dipinti di Rubens nei quali le anime dannate scendono nell'Inferno con i serpenti che mordono loro i genitali: un'immagine certamente sufficiente a intimorire chiunque. Il ruolo dei serpenti nella mitologia deve essere stato supportato dall'iniziale propensione ad averne paura, e ne ha poi contribuito anche ad alimentarla (fig. 3).



Hinde 2

Fig. 3 - Schema delle relazioni dialettiche che originano la paura nei confronti dei serpenti.

Tuttavia, in alcune culture, i serpenti sono associati ad altri concetti in aggiunta o perfino in sostituzione della paura e del male. In India, per esempio, richiamano sia la fertilità sia il pericolo, e

immagini di Shiva raffigurano la divinità con i serpenti avvolti attorno al corpo come fili di pietre preziose, indicando l'ambiguità della sua potenza al tempo stesso creatrice e distruttrice. La piena comprensione del ruolo dei serpenti, in questo modo, ci richiede di separare con attenzione le relazioni tra le tendenze biologiche basilari, le relazioni con altri individui e la struttura socioculturale.

Principî simili possono essere applicati a molti, forse a tutti gli aspetti del comportamento umano. Per esempio, la prontezza degli individui ad andare in guerra è accentuata dalla propaganda che crea un'immagine del nemico come malvagio, pericoloso e subumano. Il successo di questa propaganda è dovuto, in larga misura, al fatto che essa va ad agire su certe propensioni di base dell'uomo, come la paura degli stranieri, l'aggressività, la fedeltà al gruppo (essa stessa con una base complessa), e così via.

Lo studio delle relazioni personali è stato trascurato dagli psicologi fino a tempi recenti per ragioni che non sono immediatamente evidenti. Sebbene i clinici avessero raccolto numerosi dati, il loro è stato prevalentemente un approccio caso per caso che non ha portato alla costruzione di un insieme organico di conoscenze. Recentemente etologi, sociologi, esperti di comunicazione e altri studiosi hanno collaborato alla costruzione di una scienza delle relazioni umane. In accordo con i principî etologici, ciò richiede che si provveda a creare una base descrittiva, che si specifichino i principî propri della dinamica delle relazioni e che, infine, se ne definiscano i limiti.

La base descrittiva comporta dimensioni che concernono numerosi aspetti: il contenuto delle interazioni nella relazione, cioè cosa fanno insieme le persone coinvolte nel rapporto; la varietà di queste interazioni, ovvero se le persone interagiscono in uno o in molti modi; la qualità delle interazioni e della comunicazione nella relazione; altre caratteristiche che derivano dalla frequenza relativa e dalla struttura delle interazioni; la reciprocità e la complementarità delle interazioni, ossia se i partner mostrano lo stesso tipo di comportamento nelle loro interazioni, oppure se ciascuno presenta un comportamento diverso ma complementare a quello dell'altro; la frequenza dei loro conflitti e il modo con il quale cercano di risolverli; la distribuzione del potere tra i partner, e come essi la percepiscano; l'equilibrio tra il parlare di sé e la riservatezza nel rapporto; la percezione interpersonale, ovvero se ciascuno vede l'altro com'è veramente o come si vede egli stesso e se si è compresi dal proprio partner; la soddisfazione, ossia se ciascuno si sente soddisfatto del rapporto rispetto a ciò che pensa gli sia dovuto e in confronto con altri possibili rapporti; infine, la dedizione al rapporto.

La dinamica della relazione dipende dalle caratteristiche individuali dei partner e dalle relazioni tra le loro caratteristiche. Dipende, inoltre, dalle influenze sociali estranee al rapporto e dai tentativi a opera dei partecipanti di mantenere una visione coerente del mondo cercando di riconciliare credenze e valori apparentemente incompatibili e attribuendo in maniera appropriata le cause agli eventi. Anche la reciprocità dello scambio e la retroazione positiva e negativa giocano un ruolo importante. Nonostante le dinamiche delle interazioni interpersonali siano alquanto complesse, una scienza multidisciplinare delle relazioni umane sta cominciando ad affermarsi (Hinde 1997).

Evoluzione e funzione biologica del comportamento

Abbiamo visto che gli etologi tentano di dare una risposta alle domande riguardanti non solo lo sviluppo e il rapporto di causa-effetto, ma anche l'evoluzione e la funzione biologica del comportamento. Occorre chiedersi se queste domande possano essere applicate utilmente alla nostra specie.

Per quanto riguarda il corso dell'evoluzione, c'è poco da dire. Alcuni schemi motori umani e altri aspetti del comportamento umano sono molto simili a quelli dei primati non umani: la sequenza dei movimenti usata dai neonati per trovare il capezzolo della madre ne è un esempio evidente. Alcuni sembrano residui di schemi che erano adattativi all'inizio della nostra storia evolutiva. Come abbiamo già affermato, le cosiddette paure irrazionali dell'infanzia devono aver avuto un ruolo importante nel nostro repertorio ancestrale: sembra che il riflesso di Moro (una risposta di riflesso mostrata dai neonati che consiste nell'apertura iniziale delle braccia seguita dallo stringere le mani) derivi dal riflesso per il quale i piccoli primati si aggrappano al ventre della propria madre. In altri casi ancora, sono stati proposti possibili collegamenti tra i movimenti espressivi umani e quelli dei nostri antenati primati non umani: i casi del sorriso e del riso, per esempio, sono stati ampiamente studiati. In generale, l'assenza di prove riguardanti il loro comportamento riduce i tentativi di rintracciare un percorso evolutivo dettagliato del comportamento umano a livello di pura speculazione. Tuttavia, un esame attento dei manufatti dei preumani fornisce testimonianze interessanti delle loro capacità cognitive, e su questa base ci sono stati importanti tentativi per valutare le caratteristiche generali dell'evoluzione umana (Mithen 1996).

Per quanto riguarda gli aspetti funzionali del comportamento, la situazione è molto diversa, e un approccio biologico al comportamento umano sta facendo luce su alcuni temi importanti. Per descrivere la natura di questo tipo di studio l'approccio migliore sembra essere quello storico.

Nel 1964 William D. Hamilton mise in evidenza che la selezione naturale può operare non soltanto per favorire varianti con maggiore successo riproduttivo individuale, ma anche per incoraggiare soggetti che agiscono in modo tale da beneficiare individui a loro imparentati, pur se a discapito del proprio interesse. La frequenza con cui ciò si verifica e l'ampiezza dell'effetto dipendono dal grado di parentela tra colui che agisce e coloro che traggono profitto dall'atto. Per fare un esempio molto semplice, immaginiamo il cambiamento di un gene che porti un individuo a essere pronto a sacrificare la propria vita per gli altri. Una copia del gene scomparirebbe qualora il portatore morisse, ma se tale atto salvasse la vita a più di due discendenti (ognuno dei quali con una probabilità del 50% di possedere il gene in questione), più di due fratelli, più di otto cugini, e così via, la frequenza del gene aumenterebbe comunque. Ciò fornisce una spiegazione evolutiva dei molti comportamenti che appaiono dannosi per chi li attua; il comportamento parentale di sacrificio in favore della prole ne costituisce un primo esempio. Edward O. Wilson (1975) fece sue le idee di Hamilton in un volume basilare, *Sociobiology: the new synthesis*, un'integrazione magistrale di materiale proveniente dall'etologia, dall'ecologia, dalla genetica delle popolazioni e dalle discipline a esse correlate. Il suo scopo primario era quello di interpretare le caratteristiche dell'organizzazione sociale partendo da una conoscenza dei parametri della popolazione e dalle limitazioni biologiche imposte dalla costituzione genetica della specie. Benché minata da inutili e bellicose affermazioni secondo cui la sociobiologia, con il passare del tempo, avrebbe inghiottito discipline come l'etologia, la psicologia e le scienze sociali, la posizione di Wilson ha creato le basi per numerosi stimolanti tentativi volti a fornire intuizioni funzionali su aspetti del comportamento umano. Queste intuizioni cadono approssimativamente nelle seguenti categorie, che si sovrappongono tra di loro.

L'approccio sociobiologico

Sebbene la cura parentale possa essere compresa in termini biologici, essendo i figli portatori dei geni dei genitori, le dinamiche del comportamento parentale vengono complicate dal fatto che, dedicando risorse a un figlio, i genitori possono ridurre la capacità di prendersi cura dei successivi. Così, la prole può richiedere più di quanto non sia appropriato dare per il genitore; questo può determinare un conflitto di interessi tra genitori e figli. Sebbene ciò non implichi necessariamente che si verifichi il

conflitto comportamentale (Bateson, comunicazione personale), molti aspetti della relazione tra genitore e figlio nell'uomo, a partire dall'iniziale protezione fornita dal genitore, attraverso le difficoltà dello svezzamento fino al conflitto adolescenziale, rientrano in questo modello. Informazioni aneddotiche e altre testimonianze suggeriscono che i genitori siano inclini a impegnare più risorse per l'ultimo figlio, non essendoci una generazione successiva di figli per la quale conservare tali risorse.

Il comportamento per il quale si aiutano gli altri a proprio svantaggio temporaneo è stato anche descritto come 'altruismo reciproco', o principio del "ti aiuterò se tu tenderai ad aiutarmi in seguito". Ciò è in accordo con i dati secondo i quali i rapporti tra esseri umani adulti sono in parte basati su principi di scambio sociale la cui aspettativa è la reciprocità, benché i criteri per la valutazione di ciò che è giusto varino in base al tipo di rapporto e alle circostanze. Alcuni autori hanno suggerito che i rapporti sono governati da un contratto sociale, ed esistono prove che gli individui non solo si risentono se vengono beneficiati meno di quanto essi ritengono di meritare, ma avvertono un certo disagio anche se vengono beneficiati troppo (Hinde 1997).

Ecologia comportamentale umana

Lo scopo di questa disciplina è determinare come la variabilità comportamentale all'interno delle popolazioni e tra di esse sia influenzata da fattori ecologici e sociali (Borgerhoff Mulder 1991). Inoltre tenta di dimostrare che il comportamento umano tende a massimizzare il successo riproduttivo dell'individuo coinvolto o quello dei parenti stretti, come conseguenza di tendenze comportamentali evolute. Per esempio, fra i cacciatori-raccoglitori del Kalahari (Africa meridionale), le donne, a differenza di quanto si verifica in numerose società non occidentali, distanziano molto nel tempo la nascita dei loro bambini, riproducendosi circa una volta ogni 4 anni. Benché ciò possa suggerire che esse in questo modo non massimizzino la propria potenzialità riproduttiva, Richard Lee ha indicato che le donne raccolgono la maggior parte del cibo di cui hanno bisogno, e mentre provvedono a ciò devono portare con sé i propri figli, riducendo in tal modo la quantità di cibo che possono trasportare. Blurton Jones (1987), partendo da ipotesi ragionevoli circa il peso del cibo che una donna deve portare affinché i suoi figli siano adeguatamente nutriti, ha mostrato che l'intervallo tra due nascite consecutive è determinato dal peso che la madre può trasportare, e che l'intervallo di 4 anni è quello ottimale.

Come altro esempio, Monique Borgerhoff Mulder ha studiato il successo riproduttivo tra i Kipisigis del Kenya. In questa popolazione solo gli uomini possiedono la terra e la condividono in parti uguali con le loro mogli. Questa ricercatrice ha scoperto che la quantità di terra che spetta a una moglie è direttamente correlata con il suo successo riproduttivo. Le donne tendono a sposare uomini che hanno in quel momento un minor numero di mogli e un più grande appezzamento di terra, massimizzando in questo modo il loro potenziale riproduttivo; inoltre, la terra è ereditata dai figli e non dalle figlie. Il successo riproduttivo degli uomini, nel corso della vita, tende quindi a essere legato alla quantità di terra posseduta dal padre. Una simile relazione di dipendenza è stata riscontrata per le figlie, ma in questo caso si devono verificare una fecondità anticipata e un contesto territoriale particolarmente vasto. Un approccio analogo è stato applicato a molti aspetti del comportamento umano: la ricerca del cibo e la dieta, la condivisione del cibo, le differenze legate al sesso nel comportamento riproduttivo, i sistemi di accoppiamento, le cure parentali, e così via (Borgerhoff Mulder 1991).

I risultati di queste ricerche sono di grande interesse, anche se presentano alcuni problemi. Sebbene un certo numero di studi abbia indicato, nelle società non industrializzate, una correlazione tra la

ricchezza e il successo riproduttivo, essa non è sempre valida. Così, nelle società occidentali il rapporto tra la ricchezza e il successo riproduttivo dipende dalle condizioni sociali e può essere di tipo inverso. Vi sono infatti molte situazioni nelle quali gli esseri umani non si comportano in modo biologicamente adattativo. Una spiegazione consiste nel fatto che i cambiamenti verificatisi negli ultimi millenni nell'ambiente in cui l'uomo vive sono stati così rilevanti che tendenze comportamentali risultate adattative in un primo stadio della nostra evoluzione, non lo sono più: per esempio, le paure irrazionali potrebbero non essere adattative in un ambiente urbano. D'altra parte il comportamento non adattativo potrebbe essere un'espressione eccessiva o inappropriata di una tendenza che è normalmente adattativa (come la golosità). Inoltre, gli individui possono essere costretti da altre persone o dalla struttura socioculturale ad agire in modi che non favoriscono il loro interesse riproduttivo, come avviene, per esempio, nel celibato religioso (Hinde 1987). Borgerhoff Mulder, in un'attenta discussione su questa e altre questioni, ha sostenuto, in modo ottimistico, che studi sulle conseguenze dell'adattamento individuale faranno luce sulla struttura e sull'evoluzione delle società umane. La ricercatrice auspica un ulteriore sviluppo della teoria dei giochi per esaminare situazioni nelle quali i vantaggi individuali sono compromessi dalle strategie di altre persone, l'uso di modelli ottimali più complessi per trattare la diversità delle pressioni della selezione, nonché il riconoscimento dell'importanza dei processi storici.

Psicologia evoluzionistica

La psicologia evoluzionistica intende mostrare che particolari aspetti del comportamento umano si sono adattati per determinate funzioni. Ciò comporta l'assunzione che il cervello-mente includa molti meccanismi specializzati dominio-specifici; la validità di tale ipotesi dipende in larga misura dalla possibilità di dimostrare che il 'disegno evolutivo' degli aspetti del comportamento determini efficienza, economicità e precisione nell'operazione. Per esempio, gli aspetti dell'altro sesso che gli esseri umani trovano attraenti sembrano essere quelli che consentono di massimizzare il loro successo riproduttivo (Buss 1994). Vi sono evidenze significative a sostegno dell'idea che le nausee legate alla gravidanza rappresentino un meccanismo per proteggere il feto dalle tossine: una conclusione che pone il fenomeno in una prospettiva del tutto differente. Jerome H. Barkow, Leda Cosmides e John Tooby (1992) hanno dimostrato che la capacità di comprendere regole condizionali del tipo "se P allora Q" e di rilevare le eventuali violazioni è maggiore quando tali regole si concretizzano in una situazione sociale. In una serie di esperimenti è stato chiesto ai soggetti se fosse stata violata un'ipotesi in quattro diverse situazioni. In un caso, per esempio, la regola era "se una persona sta bevendo birra, allora deve avere più di vent'anni". Ai soggetti furono consegnate quattro schede, ognuna contenente su un lato informazioni sull'età dell'individuo e sull'altro informazioni su ciò che il soggetto stava bevendo. Le informazioni erano di quattro tipi: "bere birra", "bere Coca-Cola", "25 anni" e "16 anni". La soluzione corretta evidenziava come una scheda che contenesse la prima e l'ultima informazione fosse errata. Mentre in questa situazione, che coinvolge la possibile violazione di un contratto sociale, venne fornita la risposta corretta dal 75% circa dei soggetti, in una condizione in cui la regola era semplicemente descrittiva e non riguardava il contratto sociale un numero molto minore di soggetti risolveva il problema. Sulla base di questi risultati, gli autori hanno suggerito che le violazioni del contratto sociale stimolino un meccanismo adattatosi grazie all'evoluzione. Come sempre nell'etologia comportamentale, la prova che un certo comportamento sia frutto di un adattamento non è inconfutabile. Per esempio, i bambini hanno molte più opportunità di imparare le violazioni del contratto sociale, e di disapprovarle, rispetto alle violazioni di altre regole condizionali.

In ogni caso, il punto importante in tutti questi approcci è l'attenzione all'influenza della selezione

naturale sul comportamento sociale umano. Sta diventando inoltre chiaro che questa influenza potrebbe essere stata, e lo è attualmente, molto più complessa di quanto appaia a prima vista. Per esempio, gli esseri umani possono cambiare il loro ambiente, e ciò può influenzare l'impatto della selezione naturale (Odling-Smee et. al. 1996). La struttura socioculturale influenza gli schemi di accoppiamento e la mobilità, con lo stesso possibile risultato. I cambiamenti socioculturali possono perciò influenzare quelli genetici (Boyd e Richerson 1985; Durham 1991).

Conclusioni

Forse la lezione più importante che scaturisce da quanto abbiamo discusso è che nessun approccio può da solo condurci alla piena comprensione della complessità del comportamento umano; nessuna disciplina ne ha la chiave. Piuttosto, dobbiamo cercare di integrare le scoperte delle scienze comportamentali sviscerando la dialettica tra i livelli successivi di complessità. Un percorso verso questo obiettivo comporta l'integrazione dell'approccio incentrato sullo sviluppo e sui rapporti causa-effetto con quello funzionale. Il primo passo consiste nell'identificare le 'caratteristiche relativamente stabili', ossia quelle che, sebbene variabili da individuo a individuo, sono presenti in tutti gli esseri umani o in tutti i membri di una classe di sesso o di età. La stabilità di queste caratteristiche tra gli individui potrebbe essere una conseguenza della Natura, dell'esperienza comune o di entrambe. Esempi comportamentali potrebbero essere l'importanza attribuita ai serpenti o la tendenza dei neonati a legarsi alla madre. Quindi gli aspetti più complessi del comportamento umano possono essere attribuiti alle interazioni tra tali caratteristiche o tra gli individui, proprio come la propaganda di guerra gioca sulle propensioni basilari dell'uomo e sulle interazioni tra di esse. È verosimile che le caratteristiche relativamente stabili, o la maggior parte delle loro conseguenze, risulterebbero di tipo adattativo (Hinde 1987). Tale percorso richiede l'integrazione dell'etologia con le scienze sociali.

Etologia umana

Enciclopedia della Scienza e della Tecnica (2007)

di **Robert A. Hinde**

Etologia umana

Lo studio del comportamento animale ha costituito da sempre l'obiettivo principale dell'etologia. Tuttavia, in tempi recenti, questa disciplina ha iniziato a emanare forti stimoli anche sulle scienze sociali e sullo studio del comportamento umano. Qui saranno illustrati gli ambiti di ricerca attraverso i quali l'etologia sta esercitando tali influenze. A tale riguardo saranno descritti diversi esempi, tra cui l'importanza del riconoscimento delle relazioni dialettiche tra i differenti livelli di complessità sociale, la teoria dell'attaccamento nella psicologia dello sviluppo, l'effetto dei vincoli biologici sui processi di apprendimento, lo studio del comportamento dell'uomo in rapporto alle sue conseguenze funzionali. I primi etologi erano naturalisti interessati al comportamento animale e, a parte poche eccezioni tra cui lo stesso Konrad Lorenz, l'interesse iniziale fu concentrato quasi esclusivamente sullo studio del comportamento degli animali in natura. I sociologi, da parte loro, per via di alcuni pregiudizi che nutrivano e a causa dell'avventatezza di qualche etologo, dapprima non presero in seria considerazione la possibilità che l'etologia potesse apportare contributi utili all'analisi del comportamento umano. Tuttavia, a partire dagli anni Cinquanta i principî teorici e le scoperte più importanti dell'etologia sono penetrati gradualmente nelle scienze sociali arrivando a esercitare, in

tempi recenti, una forte influenza in svariati campi.

Quali sono questi principi? Le caratteristiche più proficue dell'etologia consistono in alcuni approcci epistemologici generali a proposito della ricerca. Particolarmente significativa è l'idea che lo studio del comportamento debba iniziare da osservazioni e descrizioni accurate, effettuate in condizioni che siano naturali per le specie considerate; inoltre, è determinante che in questo tipo di analisi si tenga ben presente che il tutto è qualcosa di molto più complesso della semplice somma delle parti. Gli etologi ritengono anche che la comprensione di un determinato aspetto del comportamento dipenda dalla risposta a quattro domande fondamentali, relative ai principali fattori causali che, a diversi livelli, sono necessari per spiegare e comprendere il comportamento sia degli animali che degli uomini: cosa produce questo comportamento (in termini di fattori immediati sia interni che esterni all'organismo)? Come si sviluppa nell'individuo? Come si è evoluto filogeneticamente? Qual è o qual è stata la sua funzione? Infine, per essere più precisi, quali sono le conseguenze adattative per cui tale comportamento si è conservato nel repertorio comportamentale di una specie?

sommario

1. Etologia e scienze sociali. 2. Processi di sviluppo e spiegazione del comportamento. 3. Evoluzione e funzione biologica del comportamento. □ Bibliografia.

1. Etologia e scienze sociali

Sebbene sia importante tenere distinte le domande fondamentali dell'etologia da un punto di vista teorico, il loro studio risulta spesso mutuamente fecondo sul piano pratico. In particolare, le domande relative all'evoluzione filogenetica o alla funzione di un dato comportamento riguardano questioni un tempo trascurate dagli psicologi, ma ora tenute in piena considerazione dato che permettono una migliore comprensione di alcuni aspetti del comportamento umano normale e patologico. Anzi, grazie all'influenza dell'etologia sulla psicologia e sulle scienze sociali, ha preso sempre più piede l'idea che i diversi livelli di complessità sociale non possano essere studiati in modo indipendente l'uno dall'altro poiché si influenzano a vicenda. Gli studiosi di scienze sociali concordano oggi sul fatto che sia più conveniente riconoscere livelli successivi: processi psicofisiologici all'interno degli individui, comportamento individuale, interazioni a breve termine tra individui, relazioni a lungo termine tra individui, gruppi, società.

Un'importante distinzione, frutto di questa influenza, è quella tra il concetto di 'interazione' e quello di 'relazione': una relazione coinvolge una successione di più interazioni tra due individui che si conoscono, cosicché ogni interazione è influenzata da quelle precedenti e spesso dall'aspettativa di interazioni future. Naturalmente la situazione è più complessa di così, poiché relazioni e interazioni coinvolgono anche aspetti cognitivi ed emozionali. Ognuno di questi livelli ha proprietà emergenti non presenti al livello inferiore. Così, una relazione può includere uno o più tipi di interazioni e questa proprietà non si applica alle singole interazioni. In un'interazione, il comportamento di ciascuno dei due partner può intrecciarsi o meno con quello dell'altro, e questa proprietà è irrilevante per il comportamento di un individuo isolato. Inoltre, noi usiamo concetti differenti per spiegare ciascun livello: nell'interpretare perché due fratelli stiano lottando (livello di interazione), ci si potrebbe concentrare sul loro desiderio immediato per lo stesso giocattolo. Se si volesse spiegare perché litigano sempre (livello di relazione), si potrebbe attribuire questo al costrutto di rivalità tra fratelli.

Ognuno dei livelli in questo modello influenza quelli adiacenti ed è influenzato da essi. Così, ciò che si verifica in un'interazione è influenzato dalla natura degli individui coinvolti e anche dalla natura della relazione in cui l'interazione è inclusa. La qualità della relazione è a sua volta influenzata dalla natura delle interazioni coinvolte, e anche dal gruppo sociale al quale gli individui appartengono, poiché la

relazione di A con B è condizionata dalla relazione di B con C. Ciò comporta il fatto che i vari livelli, incluso quello dell'agire individuale, non siano da considerare come entità statiche ma come processi che vengono continuamente creati, mantenuti e ridimensionati dai rapporti dialettici tra i livelli stessi.

Tutto ciò si applica alle specie animali e ugualmente alla specie umana, ma in quest'ultimo caso è presente un ulteriore fattore: la struttura socioculturale, ovvero l'insieme di regole, credenze, valori e istituzioni con le loro funzioni prescrittive, che sono più o meno noti agli individui che ne fanno parte. Questa struttura stabilisce relazioni dialettiche con ognuno dei livelli di complessità: per esempio, le regole che riguardano il matrimonio influenzano anche la frequenza dei divorzi e la frequenza dei divorzi influenza le regole che riguardano il matrimonio. È evidente che questi differenti livelli di complessità costituiscono l'oggetto di diverse branche delle scienze sociali. Ma l'esistenza di rapporti dialettici tra i vari livelli significa che lo sviluppo e il rapporto di causa-effetto di ogni aspetto del comportamento umano non possono essere totalmente compresi soffermandosi su un solo livello di analisi. Si tenterà perciò di illustrare i vari modi in cui l'etologia oggi sta contribuendo alla comprensione del comportamento umano.

2. Processi di sviluppo e spiegazione del comportamento

Alcuni dei primi tentativi di applicare l'approccio etologico allo sviluppo del bambino si sono concentrati sull'identificazione di moduli motori specifici, paragonabili ai **moduli fissi di azione** (FAP, Fixed action patterns), che costituivano un argomento centrale nello studio del comportamento animale. Per esempio, un'attenta descrizione della sequenza delle risposte di tipo riflesso con cui il neonato trova il capezzolo della madre ha contribuito a risolvere alcuni problemi che insorgono durante l'allattamento al seno. Inoltre, da molto tempo gli etologi si impegnano a descrivere i movimenti e le espressioni facciali con cui l'uomo esprime le sue emozioni, e il loro lavoro si è collegato a quello condotto da psicologi come Paul Ekman.

Il campo nel quale l'approccio etologico ha avuto invece implicazioni di più ampia portata è quello dello studio degli effetti che il rapporto con i genitori ha sullo sviluppo della personalità del bambino. Secondo John Bowlby (1969), uno psicanalista interessato agli studi etologici sull'allevamento dei piccoli nei Primati, quelle che vengono considerate paure irrazionali nell'infanzia (la paura di cadere, di forti rumori improvvisi, di essere lasciati soli, e così via) sarebbero state altamente adattative nell'iniziale processo evolutivo degli Ominidi. Bowlby ha osservato come la relazione madre-bambino coinvolga diversi moduli comportamentali che si sono sviluppati durante l'evoluzione per il beneficio di entrambi. Molti di questi moduli, come il sorriso del bambino e l'intonazione acuta della voce che i genitori usano per parlare con i loro figli, hanno la funzione di rafforzare i legami tra di loro. Bowlby ha così ipotizzato l'esistenza di piani e strutture del comportamento complementari che favoriscono l'evoluzione della nostra specie: nel bambino è presente un 'sistema comportamentale di attaccamento', che entra in relazione con un 'sistema di accudimento' corrispondente nel genitore che si prende cura di lui (di solito la madre).

Bowlby ha inoltre suggerito che il bambino costruisce, nel corso di molteplici interazioni con l'ambiente, un 'modello operativo interno' che include rappresentazioni mentali di sé, degli altri e delle relazioni con le figure emotivamente rilevanti, e che tale modello interno influenzi il suo comportamento futuro e possa essere da esso modificato. In particolare riveste molta importanza il senso intimo di sicurezza che il genitore induce nel figlio, rispondendo in modo attento e sensibile ai suoi bisogni, ed è un fatto oggi acclarato che la natura e il grado di sicurezza personale forniti dal genitore possono avere importanti ripercussioni sullo sviluppo della personalità del bambino. Grazie a Bowlby, dunque, l'integrazione dell'etologia con la psicoanalisi, la teoria dei sistemi e la psicologia dello sviluppo ha portato alla nascita della **teoria dell'attaccamento**, che oggi è una pietra miliare

nello studio della psicologia infantile normale e patologica (fig. 2).

Una delle principali collaboratrici di Bowlby, Mary D. Ainsworth, ha sviluppato con il suo gruppo di ricerca una procedura di osservazione etologica in laboratorio per valutare la dinamica del rapporto tra madre e bambino; grazie a questo metodo, si è potuto dimostrare che nella prima infanzia il senso di sicurezza personale e autostima è legato alla sensibilità della risposta materna e che esso influenza in diversi e importanti modi lo sviluppo successivo. Per esempio, se non intervengono eventi particolarmente traumatici a cambiare le cose nel corso della vita, i bambini che a un anno d'età sono stati classificati come sicuri tendono a interagire meglio con i coetanei all'asilo e negli anni successivi. Il senso di sicurezza di sé nella prima infanzia è considerato oggi così importante e predittivo dell'adattamento psicologico successivo che Carol George, Nancy Kaplan e Mary Main hanno ideato un protocollo di intervista semistrutturata per studiare lo stile di attaccamento negli adulti in funzione del rapporto che l'individuo riferisce di aver avuto con i propri genitori.

Lo studio dell'apprendimento è stato un campo fecondo di applicazione delle scoperte dell'etologia. Poiché i primi psicologi pensavano alla mente del neonato come a una tabula rasa, si riteneva che tutte le esperienze umane potessero essere apprese con la stessa facilità, così da influenzare il comportamento futuro. Tuttavia, studi condotti su diverse specie animali hanno dimostrato come la capacità di apprendimento sia spesso limitata a contesti particolari, dato che un animale apprende prontamente in alcune situazioni ma non in altre. Per esempio, William H. Thorpe ha mostrato che l'apprendimento gioca un ruolo essenziale nello sviluppo del canto del fringuello (*Fringilla coelebs*); un individuo allevato in una situazione di isolamento acustico da altri fringuelli è in grado di produrre soltanto un canto molto semplice. Per di più, questi uccelli non possono imparare qualsiasi canto cui vengono esposti, ma solo quelli con una struttura simile a quella del canto della propria specie.

Parimenti il ciuffolotto (*Pyrrhula pyrrhula*), una specie imparentata col fringuello, può imparare unicamente il canto del maschio da cui è stato allevato.

Conclusioni simili sono state raggiunte dagli psicologi sperimentali. Per esempio, John García e collaboratori hanno mostrato che i ratti possono imparare a evitare cibo avvelenato, anche se l'effetto nocivo viene avvertito solo tempo dopo l'ingestione, ma che essi associano molto più prontamente l'effetto del veleno al sapore del cibo piuttosto che ad altri stimoli presenti in quel momento nell'ambiente. Generalizzando, questi dati suggeriscono che gli organismi, inclusi gli esseri umani, hanno una predisposizione ad apprendere meglio alcune cose piuttosto che altre, e che i limiti di tale apprendimento non dipendono dalla difficoltà del compito bensì dall'interazione tra l'identità biologica del soggetto e il contesto.

Tutto ciò ha avuto un'ampia ripercussione sulle teorie dell'intelligenza umana. Negli anni Settanta lo psicologo sperimentale Paul Rozin formulò la teoria secondo cui l'evoluzione avrebbe comportato una specializzazione adattativa per particolari contesti. Tale ipotesi era in aperto contrasto con quelle sostenute a quel tempo dalla maggior parte dei suoi colleghi, secondo i quali l'evoluzione dell'intelligenza avrebbe implicato un graduale ma generale miglioramento delle capacità di apprendimento. Negli ultimi anni, invece, l'idea che l'intelligenza umana dipenda da un meccanismo di tipo generale e unitario è stata progressivamente abbandonata. Così, per esempio, Jerry Fodor ha ipotizzato che la mente sia formata da alcuni sistemi di input modulari e indipendenti tra loro, che alimentano un meccanismo cognitivo centrale responsabile dell'intelligenza; Howard Gardner ha invece descritto ben sette tipi di intelligenza biologicamente differenti: linguistica, musicale, logico-matematica, spaziale, motoria, di comprensione di sé stessi e di comprensione degli altri. Più recentemente, gli psicologi di impronta evolucionistica hanno proposto che la mente coinvolga un gran numero di meccanismi obiettivo-specifici.

3. Evoluzione e funzione biologica del comportamento

Abbiamo visto che gli etologi tentano di dare una risposta alle domande riguardanti non soltanto lo sviluppo e il rapporto di causa-effetto, ma anche l'evoluzione e la funzione biologica del comportamento. Queste domande possono essere applicate utilmente alla specie umana? Per quanto riguarda il corso dell'evoluzione, si può dire che alcuni moduli motori e altri aspetti del comportamento umano sono in effetti molto simili a quelli dei Primati non umani; la sequenza dei movimenti usata dai neonati per trovare il capezzolo della madre costituisce un esempio evidente. Alcuni sembrano residui di moduli che erano adattativi all'inizio della nostra storia evolutiva. Come abbiamo già detto, le cosiddette 'paure irrazionali dell'infanzia' devono aver avuto un ruolo importante nel nostro repertorio comportamentale ancestrale; sembra che il 'riflesso di Moro' (una risposta di riflesso mostrata dai neonati che consiste nell'apertura iniziale delle braccia seguita dallo stringere le mani) derivi dal riflesso con il quale i piccoli dei Primati si aggrappano al ventre della madre per essere trasportati. In generale, la mancanza di dati obiettivi sul comportamento degli Ominidi riduce i tentativi di rintracciare un percorso evolutivo dettagliato del comportamento umano a livello di pura speculazione. Tuttavia, un esame attento dei manufatti prodotti offre testimonianze interessanti delle capacità cognitive dei nostri antenati e ciò ha suggerito spunti importanti per studiare le caratteristiche generali dell'evoluzione umana cognitiva. Per quanto riguarda gli aspetti funzionali del comportamento, la situazione è molto diversa e un approccio biologico al comportamento umano sta facendo luce su alcuni temi importanti. Per descrivere la natura di questo tipo di studio, l'approccio migliore sembra essere quello storico.

Nel 1964 William D. Hamilton mise in evidenza che la selezione naturale può operare per favorire non solo varianti con maggior successo riproduttivo individuale, ma anche individui che agiscono in modo tale da beneficiare del successo di altri individui imparentati con loro, seppure a danno del proprio. La frequenza con cui ciò si verifica e l'ampiezza dell'effetto dipendono dal grado di parentela tra colui che agisce e coloro che ne traggono profitto. Per fare un esempio molto semplice, immaginiamo un gene che porti l'individuo che lo possiede a essere pronto a sacrificare la propria vita per gli altri. Una copia del gene scomparirebbe se il portatore morisse, ma se quest'atto salvasse la vita a più di due discendenti (ognuno dei quali con una probabilità del 50% di possedere il gene in questione), più di due fratelli, più di otto cugini, e così via, allora la frequenza del gene aumenterebbe comunque. Ciò offre una spiegazione evolutiva dei molti casi di comportamento che appaiono dannosi per chi li attua, tra i quali il comportamento parentale di sacrificio in favore della prole costituisce un primo esempio.

Il comportamento per cui si aiutano gli altri a proprio svantaggio temporaneo è stato anche descritto come 'altruismo reciproco'. Questo è in accordo con i dati secondo i quali i rapporti tra esseri umani adulti sono in parte basati su principi di scambio sociale la cui aspettativa è la reciprocità, benché i criteri per la valutazione di ciò che è giusto cambino in base al tipo di rapporto e alle circostanze. Alcuni autori hanno suggerito che i rapporti sono governati da un contratto sociale, ed esistono prove che gli individui non solo si risentono se vengono beneficiati meno di quanto essi ritengono di meritare, ma avvertono un certo disagio anche se vengono beneficiati troppo.

Edward O. Wilson (1975) fece sue le idee di Hamilton in un testo basilare, *Sociobiology: the new synthesis*, un'integrazione magistrale di materiale proveniente dall'etologia, dall'ecologia, dalla genetica delle popolazioni e dalle discipline a esse correlate. Il suo scopo primario era quello di interpretare le caratteristiche dell'organizzazione sociale partendo da una conoscenza dei parametri della popolazione e dalle limitazioni biologiche imposte dalla costituzione genetica della specie. Benché minata da inutili e pretenziose affermazioni secondo cui la **sociobiologia**, col passare del tempo, avrebbe inglobato discipline come l'etologia, la psicologia e le scienze sociali, la posizione di Wilson ha stimolato numerose e accattivanti intuizioni funzionali su aspetti del comportamento umano.

Sebbene le cure parentali possano essere comprese in termini biologici semplici, dato che i figli sono

portatori dei geni dei loro genitori, le dinamiche del comportamento parentale vengono complicate dal fatto che, dedicando risorse a un figlio, i genitori possono ridurre la capacità di prendersi cura dei successivi. Così, la prole può richiedere più di quanto non sia appropriato dare per il genitore; questo può determinare un conflitto di interessi tra genitori e figli. Anche se ciò non implica necessariamente che si verifichi una contesa comportamentale tra genitori e figli, molti aspetti della relazione tra genitore e figlio nell'uomo, a partire dall'iniziale protezione fornita dal genitore, attraverso le difficoltà dello svezzamento fino al conflitto adolescenziale, rientrano in questo modello. Informazioni aneddotiche e altre testimonianze suggeriscono infatti che i genitori siano inclini a impegnare più risorse per l'ultimo figlio rispetto a quelli precedenti, non essendoci una generazione di figli successiva per la quale conservare le risorse.

Ecologia comportamentale umana

Lo scopo di questa disciplina è quello di determinare come la variabilità comportamentale all'interno delle popolazioni e tra di esse sia influenzata da fattori ecologici e sociali. Inoltre essa tenta di dimostrare che il comportamento umano tende a massimizzare il successo riproduttivo dell'individuo coinvolto o quello dei parenti stretti, come conseguenza di tendenze comportamentali evolute. Per esempio, fra i cacciatori-raccoglitori del Kalahari, le donne, a differenza di quanto si verifica in molte altre società non occidentali, distanziano molto nel tempo la nascita dei loro bambini, riproducendosi circa una volta ogni quattro anni. Benché ciò possa suggerire che in questo modo non massimizzano la propria potenzialità riproduttiva, si è visto che l'attività di raccolta del cibo è per gran parte compito delle donne, le quali mentre provvedono a ciò devono portare con sé i propri figli, riducendo in tal modo la quantità di alimenti che possono trasportare. Nicholas G. Blurton Jones (1987), partendo da stime attendibili circa il peso del cibo che una donna deve portare affinché i suoi figli siano adeguatamente nutriti, ha mostrato che l'intervallo tra due nascite consecutive è determinato dal carico che la madre può trasportare, e che l'intervallo di quattro anni è quello ottimale.

Come altro esempio, Monique Borgerhoff Mulder ha studiato il successo riproduttivo tra i Kipisigis del Kenya. In questa popolazione solo gli uomini possiedono la terra, che condividono in parti uguali con le loro mogli. Questa ricercatrice ha scoperto che la quantità di terra che spetta a una moglie è correlata positivamente con il suo successo riproduttivo. Le donne tendono a sposare uomini che hanno in quel momento un minor numero di mogli e un più grande appezzamento di terra, massimizzando in questo modo il loro potenziale riproduttivo. La terra è ereditata dai figli e non dalle figlie; in questo modo il successo riproduttivo degli uomini tende a essere legato alla quantità di terra posseduta dal padre. Una relazione simile è stata riscontrata per le figlie, ma in questo caso è la conseguenza di un menarca anticipato di ragazze cresciute in territori vasti. Un approccio simile è stato applicato a molti aspetti del comportamento umano: la ricerca del cibo e la dieta, la condivisione del cibo, le differenze legate al sesso nel comportamento riproduttivo, i sistemi di accoppiamento, le cure parentali ecc.

I risultati di queste ricerche sono di grande interesse, ma presentano anche alcuni problemi. Sebbene un certo numero di studi abbia indicato, nelle società non industrializzate, una correlazione tra la ricchezza e il successo riproduttivo, essa non è sempre valida. Così, per esempio, nelle società occidentali il rapporto tra la ricchezza e il successo riproduttivo dipende dalle condizioni sociali e può essere di tipo inverso. Ci sono infatti molte situazioni, che richiedono una spiegazione, nelle quali gli esseri umani non si comportano in modo biologicamente adattativo. Secondo alcune teorie, i cambiamenti verificatisi negli ultimi millenni nell'ambiente in cui l'uomo vive sarebbero stati così rilevanti da far diventare non adattative tendenze comportamentali che in un primo stadio della nostra evoluzione lo erano. La loro espressione attuale potrebbe essere il risultato del cambiamento delle condizioni: per esempio, le paure irrazionali dei bambini descritte da Bowlby potrebbero non essere adattative in un ambiente urbano; oppure, un comportamento disfunzionale (come

l'alimentazione eccessiva) potrebbe rappresentare l'espressione esagerata o inappropriata di una tendenza che in altri contesti sarebbe adattativa. Inoltre, gli individui possono essere costretti da altre persone o dalla struttura socioculturale ad agire in modi che non favoriscono il loro interesse riproduttivo, come avviene, per esempio, nel celibato religioso.

Borgerhoff Mulder (1991), in un'attenta discussione su questa e altre questioni, ha sostenuto in modo ottimistico che studi sulle conseguenze dell'adattamento individuale faranno luce sulla struttura e sull'evoluzione delle società umane. Questa ricercatrice auspica un ulteriore sviluppo della teoria dei giochi per lo studio di situazioni nelle quali i vantaggi individuali siano compromessi dalle strategie di altre persone, l'uso di modelli ottimali più complessi per analizzare la diversità delle pressioni della selezione, nonché il riconoscimento dell'importanza dei processi storici.

Psicologia evuzionistica

Questa disciplina intende dimostrare che particolari aspetti del comportamento umano si sono adattati per particolari funzioni. Ciò comporta l'assunzione che il cervello e la mente includano molti meccanismi specializzati dominio-specifici; la validità di tale ipotesi dipende in larga misura dalla possibilità di dimostrare che il 'disegno evolutivo' degli aspetti del comportamento determini efficienza, economicità e precisione nell'operazione. Per esempio, gli aspetti dell'altro sesso che gli esseri umani trovano attraenti sembrano essere quelli che consentono di massimizzare il loro successo riproduttivo. Vi sono evidenze significative a sostegno dell'idea che le nausee legate alla gravidanza rappresentino un meccanismo per proteggere il feto dalle tossine: una conclusione che pone il fenomeno in una prospettiva del tutto differente.

Jerome H. Barkow, Leda Cosmides e John Tooby (1992) hanno dimostrato che la capacità di comprendere regole condizionali del tipo "se P allora Q" e di rilevare le eventuali violazioni è maggiore quando queste regole si concretizzano in una situazione sociale. In una serie di esperimenti è stato chiesto ai soggetti se era stata violata un'ipotesi in quattro diverse situazioni. In un caso, per esempio, la regola era "se una persona sta bevendo birra, allora deve avere più di vent'anni". Ai soggetti furono consegnate quattro schede, ognuna contenente su un lato informazioni sull'età dell'individuo e sull'altro informazioni su ciò che il soggetto stava bevendo. Le informazioni erano "bere birra", "bere Coca-Cola", "25 anni" e "16 anni". La soluzione corretta è che la prima e l'ultima scheda devono essere controllate. Mentre in questa situazione, che coinvolge la possibile violazione di un contratto sociale, circa il 75% dei soggetti fornì la risposta corretta, in una condizione in cui la regola era semplicemente descrittiva e non riguardava il contratto sociale, i soggetti risolvevano il problema con successo con un'efficienza di gran lunga minore. Sulla base di questi risultati, gli autori hanno suggerito che le violazioni del contratto sociale stimolino un meccanismo adattatosi grazie all'evoluzione. Come sempre nell'ecologia comportamentale, la prova che tale comportamento sia frutto di un adattamento non è inconfutabile. Per esempio, i bambini hanno molte più opportunità di imparare le violazioni del contratto sociale, e di disapprovarle, rispetto alle violazioni di altre regole condizionali.

In ogni caso, il punto importante in tutti questi approcci è l'attenzione data agli influssi della selezione naturale sul comportamento sociale umano. Inoltre, sta diventando chiaro che tali influssi potrebbero essere stati, e attualmente sono, molto più complessi di quanto non appaia a prima vista. Gli esseri umani possono cambiare il loro ambiente e ciò può influenzare l'impatto della selezione naturale; analogamente, la struttura socioculturale dei gruppi umani influenza gli schemi di accoppiamento e la mobilità, con lo stesso possibile risultato: i cambiamenti socioculturali possono quindi influenzare il corredo genetico.

