

1

La vita: organizzazione, evoluzione e One Health

Manlio Vinciguerra

Introduzione

1. Definizione della vita

Secondo la definizione operativa della NASA citata nel capitolo, come viene definita la vita?



Inquadra il QRCode per le soluzioni

La vita rappresenta uno dei fenomeni più complessi, dinamici e affascinanti dell'universo conosciuto, un processo unico che sfida le nostre comprensioni più profonde della materia, dell'energia e dell'informazione. Essa può essere definita operativamente come un **sistema chimico auto-sostenuto capace di evoluzione darwiniana** (*a self-sustaining chemical system capable of Darwinian evolution*), secondo la definizione ampiamente adottata dalla NASA nel contesto astrobiologico. Questa formulazione, proposta inizialmente nel 1994 da un comitato consultivo NASA su suggerimento di Carl Sagan e successivamente discussa e raffinata, cattura l'essenza della vita terrena senza limitarsi a caratteristiche chimiche specifiche, rendendola utile per la ricerca di forme di vita extraterrestri. Il termine *self-sustaining* implica che il sistema non richiede interventi esterni continui per mantenere la propria organizzazione e funzionalità, mentre *capable of Darwinian evolution* sottolinea la presenza di un meccanismo ereditario imperfetto (replicazione con variazione), trasmissione fedele ma mutabile dell'informazione, e selezione naturale che favorisce varianti più adatte all'ambiente mutevole.

Questa definizione operativa descrive la vita non come una sostanza statica, ma come un processo emergente da interazioni molecolari complesse e gerarchiche, che trasforma materia inorganica semplice in sistemi biologici altamente organizzati, dinamici e adattivi. Le origini della vita sulla Terra non furono un evento improvviso o miracoloso, bensì il risultato di una transizione graduale e multifasica dalla chimica prebiotica, un "brodo primordiale" di molecole organiche semplici, a sistemi autocatalitici, autoreplicanti e metabolici, in un contesto geochimico estremo del pianeta primordiale caratterizzato da oceani, vulcani, impatti meteoritici e gradienti energetici intensi.

Le stime più recenti, basate su analisi filogenetiche, biomarcatori e modelli bayesiani rilassati, collocano l'esistenza del *Last Universal Common Ancestor* (LUCA o ultimo antenato comune universale) intorno a 4,2 miliardi di anni fa (con intervalli di confidenza tra circa 4,09 e 4,33 Ga; 1 Ga corrisponde a un miliardo di anni), solo poche centinaia di milioni di anni dopo la formazione della Terra (4,54 Ga) e la comparsa di oceani liquidi stabili (circa 4,4-4,3 Ga). Questo implica che l'abiogenesi, ossia il passaggio dalla non-vita alla vita, sia avvenuto in modo relativamente rapido, forse entro 100-400 milioni di anni dalla disponibilità di ambienti abitabili, in contesti come sorgenti idrotermali alcaline, pozze superficiali evaporitiche o persino impatti asteroidali che avrebbero consegnato precursori organici.

Esperimenti classici, come quello di Miller-Urey del 1953, hanno dimostrato la sintesi spontanea di aminoacidi e altri precursori da gas riducenti sotto scariche elettriche. Tuttavia, ricerche recenti hanno ampliato il quadro: *microlightning* in aerosol atmosferici, la catalisi su vetri basaltici prebiotici e la sintesi di ribonucleotidi attivati in presenza di borati e composti semplici come cianuro di idrogeno supportano la formazione ubiquitaria di blocchi di RNA. L'ipotesi del “mondo a RNA” (*RNA world*) rimane centrale: l'RNA avrebbe agito simultaneamente come materiale genetico (archiviazione e replicazione) e catalizzatore (ribozimi), risolvendo il dilemma “uovo-gallina” tra DNA e proteine. Avanzamenti prebiotici recenti mostrano la formazione di RNA in condizioni realistiche, autocatalisi e protocellule basate su condensati lipidici o minerali, rafforzando l'idea di un'emergenza *stepwise* da chimica prebiotica a proto-vita.

Questo capitolo esplora in profondità le origini e le proprietà fondamentali dei sistemi viventi (organizzazione gerarchica, metabolismo aperto, omeostasi, crescita, riproduzione, risposta agli stimoli, evoluzione e adattamento), il ruolo centrale della cellula come unità minima strutturale e funzionale della vita, i meccanismi dell'evoluzione darwiniana nella sua forma classica (selezione naturale su variazione ereditabile) e nelle estensioni moderne (sintesi estesa, inclusiva di *bias* evolutivi, nicchia *construction*, ereditarietà multi-livello), e le implicazioni del paradigma **One Health** per comprendere le interconnessioni profonde tra salute umana, animale, vegetale e ambientale in un contesto di interdipendenza globale.

In un'epoca segnata da cambiamenti globali accelerati e antropogenici (come il riscaldamento climatico con aumento di temperature medie e eventi estremi, la deforestazione su scala continentale, l'urbanizzazione rapida che altera paesaggi e flussi biogeochimici, la globalizzazione dei commerci e dei trasporti che favorisce la diffusione di patogeni, l'intensificazione dell'allevamento industriale con rischi di *spillover* (salto di specie) zoonotici e la resistenza antimicrobica), questi concetti assumono una rilevanza cruciale non solo per la comprensione scientifica della biosfera e della sua evoluzione storica, ma anche per la sostenibilità planetaria a lungo termine, la sicurezza sanitaria globale, la prevenzione di crisi pandemiche emergenti, la conservazione della biodiversità e la promozione di un approccio integrato alla gestione delle risorse naturali e alla salute ecosistemica.

Comprendere come la vita sia emersa da processi chimici non viventi, come si sia organizzata in sistemi cellulari complessi e come continui a evolvere in risposta a pressioni ambientali, fornisce le basi per affrontare le sfide contemporanee: dalla modellizzazione di impatti climatici sulla diversità biologica alla progettazione di strategie One Health per mitigare rischi zoonotici in un mondo sempre più interconnesso e vulnerabile. Solo attraverso questa prospettiva integrata, che unisce astrobiologia, biologia evolutiva, ecologia e scienze sociali, possiamo sperare di preservare e comprendere la straordinaria resilienza e fragilità della vita sulla Terra.

1.1 Origini e proprietà dei sistemi viventi

Le origini della vita sulla Terra rappresentano uno dei grandi enigmi scientifici, con stime che collocano l'emergere dei primi sistemi biologici in un intervallo temporale compreso tra circa **4,2 e 3,8 miliardi di anni fa** (Ga), poco dopo la formazione degli oceani nel periodo Hadeano e la stabilizzazione di ambienti acquosi liquidi sulla superficie planetaria. La Terra si formò circa **4,54 Ga** fa da un disco protoplanetario, e le prime condizioni abitabili (presenza di acqua liquida, gradienti termici e chimici intensi) si stabilizzarono entro **4,4-4,3 Ga**, nonostante gli impatti meteoritici frequenti e un'atmosfera primitiva riducente o neutra.

2. Organismo precursore della vita

Quale organismo è considerato l'antenato comune ultimo di tutti gli esseri viventi attuali e intorno a quando è stimata la sua esistenza?



Inquadra il QRCode per le soluzioni

Evidenze filogenetiche recenti, basate su analisi di geni duplicati pre-LUCA e su modelli di orologio molecolare rilassato calibrati con fossili microbici e record isotopici, suggeriscono che **LUCA**, l'antenato comune ultimo di tutti gli organismi viventi (**Tabella 1.1**), esistesse intorno a **4,2 Ga**, con intervalli di confidenza al 95% tra **4,09 e 4,33 Ga**.

Tabella 1.1. Caratteristiche del LUCA (antenato comune universale di tutti gli organismi viventi) secondo le evidenze filogenetiche e genomiche.

Caratteristica	Descrizione
Età stimata	Circa 4,2 miliardi di anni fa (4,09-4,33 miliardi di anni)
Tipo di organismo	Organismo procariotico simile a un batterio, anaerobico acetogeno
Genoma	DNA con codice genetico universale, circa 2,5 Mb, codificante per ~2600 proteine
Struttura cellulare	Membrana lipidica a doppio strato, ribosomi, apparato di trascrizione e traduzione da DNA/RNA a proteine
Metabolismo	Via Wood-Ljungdahl per fissazione del carbonio e crescita acetogenica, possibile uso di idrogeno, gluconeogenesi/glicolisi, componenti del ciclo TCA; non fotosintetico né metanogeno
Ambiente	Probabilmente in ambienti idrotermali ricchi di ferro-zolfo, termofilo
Altre caratteristiche	Possedeva un sistema immunitario precoce, faceva parte di un ecosistema microbico; complessità genomica simile a procarioti moderni

Tabella 1.1 ► TCA: *tricarboxylic acid cycle*.

Questo implica un emergere della vita relativamente rapido, entro poche centinaia di milioni di anni dalla disponibilità di ambienti abitabili, forse solo **100-200 milioni di anni** dopo la formazione degli oceani. Studi pubblicati su *Nature Ecology & Evolution* e discussi in riviste come *Science*, hanno utilizzato approcci di *cross-bracing* per ridurre l'incertezza nelle stime temporali, confermando che LUCA possedeva un genoma di almeno **2,5 Mb** (fino a 2,99 Mb), codificante circa **2600 proteine**, paragonabile a procarioti moderni. LUCA era probabilmente un organismo anaerobico acetogeno o chemoautotrofo, capace di metabolizzare idrogeno e CO₂, con un rudimentale sistema immunitario contro virus, e vissuto in un ecosistema già complesso con nicchie biogeochimiche diversificate (**Tabella 1.1**).

Fossili microbici controversi rafforzano questa cronologia antica. Nel **cratone di Pilbara** (Australia occidentale), strutture stromatolitiche e microfossili filamentosi nella Dresser Formation (~3,48 Ga) e in formazioni come Apex Chert (~3,465 Ga) o Kitty's Gap Chert (~3,45 Ga) rappresentano alcune delle evidenze dirette più antiche di vita cellulare, con biomarcatori isotopici ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$) e morfologie che supportano origini biologiche, sebbene dibattute per possibili processi abiotici. Nel **Greenstone Belt di Nuvvuagittuq** (Québec, Canada), strutture filamentose in formazioni di ferro-*banded* (~3,77-4,28 Ga, con controversie su età effettiva Eoarcheana o Hadeana) sono state interpretate come microfossili di batteri ossidanti ferro in ambienti idrotermali, ma revisioni recenti (2022-2025) suggeriscono età Neoarcheane (~2,5 Ga) per alcuni depositi, con possibili strutture abiotiche o *overprint* metamorfici. In ogni caso, la vita microbica apparve entro poche centinaia di milioni di anni dalla formazione della Terra, probabilmente in ambienti idrotermali alcalini (come sorgenti sottomarine) o superficiali ricchi di gradienti chimici, energetici e minerali catalitici, dove reazioni redox e cicli termici favorirono la sintesi prebiotica.

Esperimenti classici, come quello di **Miller-Urey** (1953), hanno dimostrato la sintesi spontanea di aminoacidi e precursori organici da gas primordiali (metano, ammoniaca, idrogeno, vapore acqueo) sotto scariche elettriche simulanti fulmini in un'atmosfera riducente (**Figura 1.1**). Rianalisi moderne hanno rivelato che il recipiente di vetro (borosilicato o silice) giocò un ruolo catalitico sottovalutato, rilasciando silicati e creando microcavità per reazioni concentrate. Nuovi esperimenti, pubblicati su *Science Advances*, indicano che **microlightning**, ovvero microscariche elettriche tra goccioline d'acqua cariche in nebbie, aerosol o spruzzi atmosferici, generano aminoacidi (glicina, alanina) e composti C-N in modo più efficiente e ubiquitario rispetto a fulmini rari. Questo meccanismo, osservato in nebbie primordiali o cascate, supera limitazioni del modello originale, ampliando le

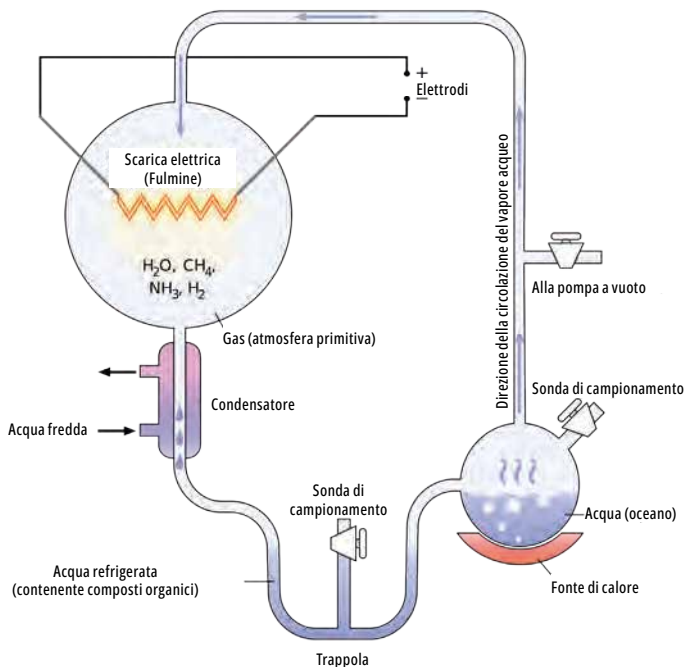
▼ **Figura 1.1**

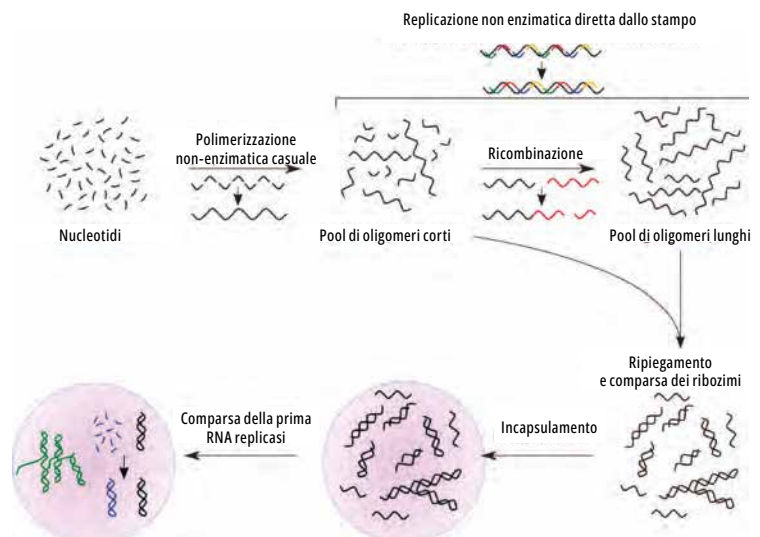
Figura 1.1. Rappresentazione schematica dell'esperimento di Miller-Urey del 1953. L'esperimento di Miller-Urey del 1953, condotto da Stanley Miller sotto la supervisione di Harold Urey all'Università di Chicago, simulava le condizioni dell'atmosfera primordiale della Terra. L'apparecchiatura includeva acqua, metano, ammoniaca e idrogeno, con scariche elettriche (*electrical sparks*) per imitare i fulmini. Dopo una settimana, si formarono molecole organiche (da metano [CH_4] e ammoniaca [NH_3]) come aminoacidi, i mattoni della vita. Questo dimostrò la possibilità di sintesi abiogenica, supportando l'ipotesi dell'evoluzione chimica. L'esperimento è un'icona nelle ricerche sull'origine della vita, influenzando studi successivi.

Immagine è adattata da: Inkscape (<https://inkscape.org/>), distribuita sotto licenza Creative Commons Attribution 3.0 (CC BY 3.0).

▼ **Figura 1.2**

Figura 1.2. Ipotesi del mondo a RNA. Una rappresentazione schematica dell'ipotesi classica del mondo RNA. Inizialmente, la sintesi e la polimerizzazione casuale di nucleotidi portano a pool di oligomeri di acidi nucleici, nei quali può verificarsi una replicazione non enzimatica diretta dal *template*. Reazioni di ricombinazione portano alla generazione di oligomeri più lunghi. Sia gli oligomeri lunghi che quelli corti possono ripiegarsi in strutture di complessità variabile, portando all'emergere di ribozimi funzionali. Man mano che la complessità aumenta, emerge la prima replicasi RNA, e l'incapsulamento porta a protocellule con identità genetica distinte capaci di evoluzione. In realtà, è probabile che molteplici processi si siano verificati in parallelo, piuttosto che in modo strettamente sequenziale, e l'incapsulamento potrebbe essere avvenuto in qualsiasi stadio.

Immagine è adattata da: Review of the Universe (<https://universe-review.ca/index.htm>), distribuita sotto licenza Creative Commons Attribution 4.0 (CC BY 4.0).



condizioni prebiotiche possibili in ambienti acquosi dinamici e fornendo un'energia continua per la sintesi organica.

Teorie contemporanee enfatizzano transizioni graduali e multifasiche dalla chimica prebiotica a sistemi viventi, con l'ipotesi del **mondo a RNA**, che rimane centrale e dominante. L'RNA fungeva da materiale genetico (archiviazione e replicazione) e catalizzatore (ribozimi), risolvendo il paradosso "uovo-gallina" tra DNA (stabile ma non catalitico) e proteine (catalitiche ma non autoreplicanti) (**Figura 1.2**). Ricerche recenti rafforzano questa ipotesi: esperimenti mostrano, infatti, la formazione naturale di ribonucleotidi ed RNA in condizioni prebiotiche realistiche (con borati, cianuro, fosfati e cicli *freeze-thaw* o termici), modellizzazioni supportano replicasi RNA che producono copie accurate con varianti emergenti, e studi su condensati RNA o protocellule lipidiche-minerali indicano emergenza *stepwise* di reti autocatalitiche.

Le proprietà fondamentali dei sistemi viventi, secondo le definizioni astrobiologiche della National Aeronautics and Space Administration (NASA) includono: **organizzazione gerarchica** (da molecole a ecosistemi), **metabolismo aperto** con scambio di energia e materia, **omeostasi** (mantenimento di equilibrio interno dinamico), **crescita e sviluppo**, **riproduzione con ereditarietà** (replicazione informativa), **risposta a stimoli ambientali**, **evoluzione** tramite variazione ereditabile e selezione naturale, e **capacità di adattamento** a lungo termine. Un sistema vivente scaturisce come **proprietà emergente** da interazioni molecolari complesse in compartimenti (protocellule lipidiche, minerali o idrotermali), caratterizzate da dualità **sistema-processo**: strutture organizzate (membrane, polimeri) supportano processi dinamici (metabolismo, replicazione), e processi generano strutture stabili. La replicazione informativa (con mutabilità), la selezione naturale e la dissipazione di energia consentono evoluzione. La vita è un processo lontano dall'equilibrio termodinamico, che genera **entropia negativa interna** (ordine locale) dissipando energia ambientale, in accordo con la seconda legge della termodinamica e principi di non-equilibrio, che favoriscono complessità auto-organizzata.

1.2 La cellula come unità della vita

3. Teoria cellulare

Chi ha formulato la teoria cellulare classica e quali sono i tre contributi principali?



Inquadra il QRCode per le soluzioni

La cellula rappresenta l'**unità fondamentale** della vita, il mattone strutturale e funzionale minimo capace di manifestare tutte le proprietà caratteristiche dei sistemi viventi: metabolismo, omeostasi, crescita, riproduzione, risposta agli stimoli e capacità evolutiva. Questa idea centrale è codificata nella **teoria cellulare classica**, formulata in due fasi principali durante il XIX secolo. Nel 1838-1839, il botanico tedesco **Matthias Jakob Schleiden** osservò che tutti i tessuti vegetali erano composti da cellule, concludendo che la cellula era l'elemento essenziale delle piante; contemporaneamente, il fisiologo **Theodor Schwann** estese questa osservazione agli animali, affermando che sia piante che animali sono costituiti da cellule come unità di base. Insieme, Schleiden e Schwann affermarono che la cellula fosse l'unità strutturale universale della vita, segnando un avanzamento concettuale decisivo nella biologia. Successivamente, nel 1855, il patologo **Rudolf Virchow** aggiunse il principio dinamico cruciale: **omnis cellula e cellula** (ovvero ogni cellula deriva da una cellula preesistente), confutando definitivamente la generazione spontanea per le cellule e stabilendo la continuità cellulare attraverso la divisione. Questa triade, Schleiden e Schwann per la composizione cellulare e Virchow per l'origine, rimane il pilastro della biologia moderna, confermata da oltre un secolo e mezzo di evidenze microscopiche, biochimiche e genomiche.

Le cellule si distinguono in due domini principali di organizzazione: **procarioti** (*Bacteria* e *Archaea*) ed **eucarioti** (*Eukarya*, inclusi protisti, funghi, piante e animali). Questa divisione riflette una profonda dicotomia evolutiva, con i procarioti che rappresentano forme ancestrali più semplici e gli eucarioti che esibiscono maggiore complessità strutturale e funzionale.

Le **cellule procariotiche** sono tipicamente unicellulari e prive di un nucleo definito o di organelli delimitati da membrane. Il loro materiale genetico, un singolo cromosoma circolare (spesso accompagnato da plasmidi), è localizzato in una regione del citoplasma chiamata **nucleoide**, non separata dal resto della cellula da una membrana nucleare. I ribosomi sono di tipo **70S** (più piccoli e distinti da quelli eucariotici), composti da subunità 30S e 50S. La parete cellulare, presente nella maggior parte dei batteri, contiene **peptidoglicano** (un polimero di zuccheri e amminoacidi che conferisce rigidità e protezione osmotica), mentre negli *Archaea* la parete è composta da pseudopeptidoglicano, polisaccaridi o proteine, adattandosi a condizioni estreme. Le dimensioni sono generalmente ridotte, con un diametro compreso tra **0,1 e 5 μm** (anche se alcuni giganti come *Thiomargarita namibiensis* raggiungono centinaia di micrometri e nanobatteri scendono sotto 0,2 μm). Questa piccolezza favorisce un rapporto superficie/volume elevato, permettendo una rapida diffusione di nutrienti e metaboliti, senza il bisogno di sistemi di trasporto interni complessi. Nonostante la semplicità apparente, i procarioti presentano una straordinaria versatilità metabolica, includendo forme chemioautotrofe e fotoautotrofe, oltre a organismi eterotrofi; possono essere anaerobi obbligati o facoltativi, aerobi oppure fermentanti. Inoltre, colonizzano ambienti estremi, come quelli ipertermofili (>80-120 °C), alofili (alta salinità), acidofili (pH<3), alcalofili e barofili (alte pressioni), e svolgono ruoli ecologici cruciali nei cicli biogeochimici globali (come fissazione dell'azoto, ciclizzazione del carbonio, solfatazione, metanogenesi, ossidazione di composti inorganici). Rappresentano la maggioranza della biomassa terrestre e la principale fonte di diversità metabolica sul pianeta.

Le **cellule eucariotiche**, al contrario, esibiscono un'organizzazione altamente compartimentalizzata. Sono caratterizzate da un **nucleo membranoso** vero e proprio, delimitato da una doppia membrana nucleare con pori nucleari che regolano il traffico bidirezionale di molecole tra nucleo e citoplasma. Il DNA è organizzato in cromosomi lineari associati a istoni e altre proteine, formando la cromatina che si condensa durante la divisione cellulare (mitosi o meiosi). Possiedono numerosi **organelli specializzati** delimitati da membrane: **mitocondri** (produzione di adenosina trifosfato [*adenosine triphosphate*, ATP] via respirazione aerobica), **reticolo endoplasmatico** (rugoso per sintesi proteica, liscio per lipidi e detossificazione), **apparato di Golgi** (modificazione, smistamento e secrezione di proteine e lipidi), **lisosomi** (digestione intracellulare), **perossisomi** (ossidazione di acidi grassi e detossificazione di perossido di idrogeno), e nei vegetali **cloroplasti** (fotosintesi) e **vacuolo centrale** (turgore, stoccaggio). I ribosomi sono di tipo **80S** (subunità 40S e 60S), più grandi e complessi. Il **citoscheletro** è altamente sviluppato, con microtubuli (per motilità intracellulare, mitosi, ciglia/flagelli), microfilamenti di actina (contrazione, motilità ameboide, citocinesi) e filamenti intermedi (resistenza meccanica). Le dimensioni tipiche variano da **10 a 100 μm** di diametro (con esempi estremi: uova di struzzo >10 cm, neuroni estesi fino a metri in lunghezza assonale, alghe unicellulari come la *Valonia*, di diversi cm). Questa maggiore grandezza richiede sistemi di trasporto attivi (vescicole, motilità citoscheletrica) per superare i limiti diffusivi. Le cellule eucariotiche supportano spesso la **multicellularità**, con differenziazione cellulare, specializzazione tissutale e cooperazione tra tipi cellulari (ad es., tessuti animali, organi vegetali), permettendo una complessità organismica elevata.

La **teoria endosimbiotica**, proposta da **Lynn Margulis** nel 1967 (inizialmente nel suo articolo "On the Origin of Mitosing Cells"), spiega elegantemente l'origine di mitocondri

e cloroplasti come risultato di endosimbiosi seriale: procarioti aerobici (α -proteobatteri) e fotosintetici (cianobatteri) furono inglobati da un ospite archeale ancestrale e non digeriti, stabilendo una relazione mutualistica. Evidenze accumulate includono: genomi mitocondriali e cloroplastici circolari con sequenze batteriche, ribosomi 70S-like, doppie membrane (esterna dall'ospite, interna dal simbionte), divisione binaria indipendente, sequenze filogenetiche che collocano mitocondri tra α -proteobatteri e cloroplasti tra cianobatteri. Ricerche recenti rafforzano ulteriormente questa ipotesi con analisi genomiche comparative, filogenomica e studi su endosimbionti moderni analoghi (ad es., batteri intracellulari in amebe), confermando eventi endosimbiotici multipli secondari e terziari in diverse linee eucariotiche (ad es., plastidi secondari in alghe rosse, verdi, stramenopili).

Queste differenze strutturali e organizzative riflettono un'evoluzione profonda e non lineare: dai procarioti ancestrali (forme dominate per miliardi di anni) agli eucarioti complessi, la **compartmentalizzazione** ha permesso maggiore efficienza metabolica (ad es., separazione di vie anaboliche/cataboliche), regolazione genica sofisticata (trascrizione nucleare, *splicing*, controllo post-trascrizionale), innovazione evolutiva (multicellularità, sessualità, differenziazione) e adattamento a nicchie ecologiche diverse. L'emergere degli eucarioti, probabilmente intorno a 1,8-2,1 Ga fa con l'acquisizione mitocondriale, ha rappresentato una transizione chiave nella storia della vita, abilitando la complessità biologica osservata oggi.

1.3 Evoluzione darwiniana

4. Evoluzione
Quali sono i tre principi fondamentali della teoria dell'evoluzione per selezione naturale proposta da Charles Darwin?



Inquadra il QRCode per le soluzioni

L'evoluzione per selezione naturale, proposta dal naturalista inglese **Charles Darwin** nel suo capolavoro del 1859 intitolato *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (comunemente noto come *L'origine delle specie*), rimane tutt'oggi il meccanismo centrale e fondante della diversificazione biologica sulla Terra. Darwin, influenzato dalle sue osservazioni durante il viaggio sul HMS Beagle (1831-1836), dalle letture di geologi come Charles Lyell (che proponeva un gradualismo geologico) e di economisti come Thomas Malthus (che discuteva la sovrappopolazione e la lotta per le risorse), sviluppò una teoria rivoluzionaria che spiegava come le specie cambiassero nel tempo senza invocare cause sovranaturali. Al cuore della sua argomentazione c'era l'identificazione di tre principi chiave: la **variazione individuale** (ogni organismo presenta differenze uniche rispetto ai conspecifici, dovute a fattori ereditari o ambientali), l'**ereditarietà** (tali variazioni possono essere trasmesse alla prole, anche se Darwin non conosceva i meccanismi genetici sottostanti, ipotizzando un "pangenesi" errato ma intuitivo) e la **lotta per l'esistenza** (in un mondo con risorse limitate, gli individui competono per la sopravvivenza, il cibo, i partner e lo spazio). Da questi elementi, Darwin concluse che i tratti vantaggiosi, ossia quelli che conferiscono un vantaggio adattativo in un dato ambiente, aumentano la probabilità di sopravvivenza e di riproduzione differenziale, portando gradualmente alla prevalenza di tali tratti nelle popolazioni successive. Questo processo, analogo alla selezione artificiale praticata dagli allevatori, agisce su scale temporali geologiche, generando nuove specie attraverso l'accumulo di piccole variazioni. La teoria darwiniana sfidò le visioni creazioniste dominanti dell'epoca, come il fissismo di Linneo o il catastrofismo di Cuvier, e pose le basi per la biologia evolutiva moderna, influenzando svariati ambiti, come la paleontologia e l'ecologia. Esempi classici includono l'adattamento dei becchi dei fringuelli delle Galápagos, osservati da Darwin, o la resistenza agli antibiotici nei batteri, che dimostrano la selezione naturale in azione su tempi brevi.

La **sintesi moderna** dell'evoluzione, sviluppata tra gli anni 1930 e 1940, rappresentò un'integrazione cruciale tra la selezione naturale darwiniana e le scoperte emergenti in

ambito genetico, statistico e relativo alle popolazioni, risolvendo le lacune della teoria originale di Darwin, che mancava in origine di un meccanismo ereditario preciso. Questo quadro unificato, spesso chiamato “neodarwinismo” o “sintesi evolutiva moderna” (*modern synthesis*), fu forgiato da svariati pionieri. Tra questi si annoverano: il matematico britannico **Ronald Fisher**, che nel 1918-1930 dimostrò matematicamente come la selezione naturale potesse agire su variazioni continue, usando modelli statistici come l’analisi della varianza; il genetista britannico **J.B.S. Haldane**, che negli anni ‘20-’30 quantificò l’impatto della selezione su tratti genetici, introducendo concetti come il “costo della selezione” e applicandoli a fenomeni come la melanizzazione industriale nelle falene *Biston betularia*; lo statistico americano **Sewall Wright**, che negli anni ‘30 sviluppò modelli di “paesaggi adattativi” e enfatizzò il ruolo della deriva genetica in popolazioni piccole, con effetti come la *shifting balance theory*; il naturalista russo-americano **Theodosius Dobzhansky**, che nel suo libro del 1937 *Genetics and the Origin of Species* collegò la genetica mendeliana alla speciazione, introducendo concetti come l’isolamento riproduttivo; e lo zoologo tedesco-americano **Ernst Mayr**, che negli anni ‘40-’50 chiari il concetto di specie biologica e il ruolo dell’isolamento geografico nella speciazione allopatrica. Insieme, questi studiosi definirono l’evoluzione come un **cambiamento nelle frequenze alleliche nelle popolazioni nel tempo**, spostando il focus dal livello individuale a quello popolazioneale. I fattori chiave di questo cambiamento includono: la **mutazione** (la fonte primaria di variazione grezza, come errori nella replicazione del DNA o esposizioni a mutageni, che introduce nuovi alleli a tassi bassi ma costanti); la **selezione naturale** (il processo differenziale che favorisce alleli vantaggiosi, aumentando la loro frequenza attraverso fitness relativa); la **deriva genetica** (un effetto casuale che altera le frequenze alleliche per caso, particolarmente dominante in popolazioni piccole dove eventi stocastici come bottiglie di collo o effetti fondatori possono fissare o eliminare alleli neutri); il **flusso genico** (lo scambio di alleli tra popolazioni attraverso migrazione o ibridazione, che può omogeneizzare le popolazioni o introdurre nuova variazione); e la **mutazione ricorrente** (il ripetersi di mutazioni identiche, che bilancia la perdita di alleli per deriva o selezione). Questa sintesi ha fornito un *framework* matematico rigoroso, supportato da modelli come l’equazione di Hardy-Weinberg (1908), che descrive l’equilibrio genetico in assenza di forze evolutive, e ha influenzato applicazioni pratiche come la conservazione della biodiversità, l’agricoltura selettiva e la medicina evolutiva (ad es., l’evoluzione della farmacoresistenza nei patogeni).

Negli ultimi decenni, a partire dagli anni 2000 e accelerando negli anni 2010-2020, l’**Extended Evolutionary Synthesis** (EES) ha proposto un quadro teorico più inclusivo e multidimensionale, che va oltre la sintesi moderna, integrando processi e meccanismi precedentemente sottovalutati o marginalizzati (**Tabella 1.II**). Promossa da studiosi, come Eva Jablonka, Marion Lamb, Massimo Pigliucci e Kevin

▼ Tabella 1.II

Tabella 1.II. Concetti e meccanismi della sintesi evolutiva estesa (*Extended Evolutionary Synthesis*) rispetto alla sintesi moderna.

Caratteristica	Descrizione
Causazione reciproca	Gli organismi influenzano e sono influenzati dall’ambiente
	Lo sviluppo e la selezione naturale guidano insieme l’evoluzione
Eredità inclusiva	L’eredità va oltre i geni: include epigenetica, comportamenti e cultura
	I tratti acquisiti possono influenzare l’evoluzione
Variazione non casuale	Le variazioni fenotipiche non sono random, ma guidate dallo sviluppo, dando direzione all’evoluzione
Tassi variabili	L’evoluzione può essere rapida o lenta, con cambiamenti ambientali che influenzano molti individui allo stesso tempo
Prospettiva sull’organismo	Gli organismi sono centrali: modificano l’ambiente e determinano le variazioni