

Adriano Buzzati-Traverso,  
Carlo Jucci, Nikolai W. Timofeeff-Ressovsky

## **Genetica di popolazioni**

TRATTO DA:

«La Ricerca Scientifica», 8, 1938, pp. 584-610

Ristampa anastatica digitale 2004 del saggio  
a cura di Fabio De Sio e Alessandro Volpone,  
per conto del *Quaderno SWIF di Storia della Scienza*  
<http://www.swif.uniba.it/lei/storiasc/homesci.htm>

## Genetica di popolazioni

Memoria di A. BUZZATI-TRAVERSO, C. JUCCI e N. W. TIMOFEEFF-RESSOVSKY

(dall'Istituto Zoologico "Lazzaro Spallanzani" della R. Università di Pavia e dalla Genetische Abtheilung del Kaiser Wilhelm Institut, Berlin-Buch).

- SOMMARIO: 1. *Introduzione*: a) I metodi classici per lo studio dell'evoluzione; b) Introduzione di criteri genetici negli studi evolutivi.
2. *Scopo e natura della genetica di popolazioni*: a) Metodi di studio del meccanismo della microevoluzione; b) Genetica di popolazioni.
3. *Metodi di lavoro della genetica di popolazioni*: a) Feno e geno-geografia e centri fenici e genici; b) Analisi dell'eterogeneità delle popolazioni; c) Fenoanalisi comparata di popolazioni geograficamente o ecologicamente differenti; d) Analisi di convergenze geografiche e di mimetismi; e) Analisi di polimorfismi; f) Analisi di popolazioni alla frontiera di razze, ed analisi di specie introdotte; g) Analisi di onde vitali stagionali, periodiche ed accidentali.
4. *Conclusioni*.

APPENDICE: *Organizzazione del lavoro per la genetica di popolazioni*: a) Necessità di una organizzazione; b) Schema dell'organizzazione; c) Vantaggi e interesse dell'organizzazione.

*Bibliografia*.

INTRODUZIONE. — Punti di vista e metodi genetici moderni possono venire applicati allo studio dei processi dell'evoluzione e giungere a costituire quel nuovo ramo della genetica che è la genetica delle popolazioni.

Data la vastità dell'argomento, ci limitiamo a una esposizione programmatica e dei soli concetti e fatti più importanti.

### a) *I metodi classici per lo studio dell'evoluzione.*

I procedimenti tradizionali nello studio dell'evoluzione (la quale consiste fondamentalmente nei processi dell'adattamento e della differenziazione) si fondano principalmente sui dati descrittivi della paleontologia, della morfologia comparata, della biogeografia; grazie a questi metodi descrittivi si è giunti alla rappresentazione dei più importanti eventi storici del processo evolutivo. Da Darwin in poi molto ed ingegnoso lavoro è stato compiuto in questo indirizzo, tanto da dar l'impressione che, grazie all'opera di molti biologi tra la fine del secolo 19<sup>o</sup> e il principio del 20<sup>o</sup>, questo campo di ricerca sia pressochè esaurito. Non sembra infatti probabile che attualmente o in un prossimo futuro questo stile di ricerca e di pensiero ci possa portare a nuove importanti scoperte e a una più profonda comprensione del meccanismo evolutivo.

Tutto quello che la paleontologia può mostrarci in modo più o meno completo (o meglio più o meno incompleto) è la diversità dei principali tipi di strutture morfologiche in organismi più o meno accuratamente ordinati nel tempo e nello spazio. Per quanto questo procedimento sia di grandissima importanza come quello che ci permette di documentare i fatti storici della

evoluzione, la paleontologia per se stessa, come scienza storico-descrittiva, è incapace di spiegarci il meccanismo del processo evolutivo senza l'aiuto di concetti fondati su fatti di altra indole. In realtà i fatti fondamentali di cui gli evoluzionisti si sono serviti per interpretare i dati paleontologici sono stati derivati dai campi della morfologia comparata e della biogeografia; e i concetti conduttori per l'apprezzamento e l'interpretazione dei dati disponibili furono il principio Darwiniano della selezione naturale e, sino ad un certo punto, il principio Lamarckiano di un diretto adattamento dell'organismo all'ambiente. All'applicazione di questi due principi generali ai dati della paleontologia, della morfologia comparata e della biogeografia si deve tutto il progredire delle nostre conoscenze sull'evoluzione dagli esordi sino ad oggi.

Dei due però il principio Darwiniano della selezione naturale è di gran lunga il più efficace poichè nella sua tesi generale è fondato non su assunzioni ipotetiche ma su uno dei fatti più generali che caratterizzano tutti gli esseri viventi: la sovrabbondanza quantitativa della progenie d'ogni organismo in confronto con la reale consistenza numerica della sua popolazione stabile.

Il procedimento classico di studio dell'evoluzione in fondo consiste nella verifica dei detti principi generali controllando se e come i fatti e dati della paleontologia, morfologia e biogeografia rientrano negli schemi evolutivi costruiti in base ad uno di quei due principi generali o ad ambedue. E' questo il metodo generale di studio dell'evoluzione che noi riteniamo più o meno esaurito.

I metodi di studio surricordati furono applicati soprattutto a quella che possiamo chiamare «macroevoluzione» cioè ai grandi tratti delle differenziazioni e dell'adattamento entro grandi gruppi d'organismi e categorie sistematiche superiori. Dal punto di vista del metodo, il tratto saliente di questi studi di macroevoluzione sta nella impossibilità di un intervento sperimentale diretto e nella impossibilità perfino di osservare direttamente il processo in atto, poichè la variazione è troppo lenta per la nostra misura del tempo. La macroevoluzione sarà quindi probabilmente accessibile solo in via indiretta, grazie alle informazioni che noi potremo aver raccolte dallo studio della cosiddetta «microevoluzione», cioè di quei processi della dinamica adattiva e differenziativa i quali sono di un ordine di grandezza temporale e spaziale accessibile all'osservazione e alla sperimentazione, svolgendosi in gruppi minori di organismi ed entro categorie sistematiche più basse.

Le conoscenze finora ricavate dagli studi generali sull'evoluzione possono considerarsi incoraggianti in quanto non sembrano dimostrare discontinuità o incompatibilità fra macro e microevoluzione. Siamo dunque autorizzati a sperare che i risultati dell'analisi della microevoluzione siano applicabili all'evoluzione in generale e possano quindi fornirci i criteri scientifici esatti per individuarne i meccanismi fondamentali.

b) *Introduzione di criteri genetici negli studi evolutivi.*

Nell'epoca in cui Darwin formulava il suo principio di selezione naturale e sino ai tempi recenti molto poco si sapeva intorno alla natura ed alla ereditarietà delle variazioni negli organismi. Ciò non influì sulla meravigliosa chiarezza e precisione con cui la teoria della selezione di Darwin venne formulata, ma rese impossibile un'esatta analisi della maggior parte dei dettagli della sua applicazione, e del reale meccanismo dell'adattamento e della differenziazione. Al biologo moderno sembra assai strano che gli evoluzionisti del secolo scorso (e anche all'inizio dell'attuale) abbiano dedicato così

poca attenzione alle possibilità di un'esatta analisi della variazione e della ereditarietà. Su questi problemi fondamentali del meccanismo evolutivo furono condotte discussioni puramente ipotetiche; Darwin stesso, che pure sentì il bisogno di qualche conoscenza sul meccanismo della variazione e dell'ereditarietà e capì l'insufficienza dell'ipotesi allora così in voga della « blending inheritance » (ereditarietà a mescolamento) si limitò, anch'egli, a qualche tentativo inefficace per spiegare l'ereditarietà in via prettamente ipotetica. Può darsi del resto che dal punto di vista di un felice sviluppo storico delle scienze biologiche questa mancanza di interesse per quanto riguarda i problemi della variazione e dell'ereditarietà sia stata in fondo una fortuna avendo permesso agli evoluzionisti di concentrare la loro attenzione sulla descrizione dei tratti più generali della macroevoluzione; ed è anche stato bene probabilmente che agli esordi della genetica moderna in questo secolo, dopo la riscoperta delle leggi di Mendel, la giovane scienza della genetica e la classica biologia evoluzionistica siano rimaste piuttosto isolate l'una dall'altra. I reperti sperimentali concernenti la mutazione e il meccanismo dell'ereditarietà sembravano a molti evoluzionisti e a molti genetisti della vecchia scuola in troppo aperto contrasto con la classica teoria Darwiniana della evoluzione.

Il rapido e meraviglioso sviluppo della genetica sperimentale ci ha in breve volger di tempo condotti alla situazione attuale in cui possiamo dire di possedere già una conoscenza approfondita di quanto riguarda almeno il meccanismo generale dell'ereditarietà e i fenomeni generali della mutazione. La genetica può ora iniziare la collaborazione con gli evoluzionisti in condizioni di parità. Durante questi ultimi dieci anni noi abbiamo assistito al rapido crescere dell'interesse per questa forma di collaborazione da ambo le parti. Riferendoci a quell'esaurimento dei metodi tradizionali di studio della evoluzione che sopra abbiamo ricordato, possiamo anzi affermare che la preminenza nel raccogliere nuovi dati di fatto e nuove idee sul meccanismo dell'evoluzione dovrà spettare alla genetica.

La genetica sperimentale ha rivelato la natura generale della variabilità degli organismi. Si è dimostrato sperimentalmente che le variazioni vanno classificate in due distinti gruppi: modificazioni non ereditarie e variazioni ereditarie e che la base di tutte o quasi le variazioni ereditabili è rappresentata da geni mendeliani, discreti e linearmente ordinati nei cromosomi. Sappiamo che variazioni dovute a geni mendeliani originariamente insorgono come mutazioni geniche o sono dovute al riordinamento di geni.

Sappiamo inoltre che non solo geni singoli, ma anche porzioni più grandi di cromosomi ed anche interi assetti cromosomici possono essere assoggettati a mutazioni, cioè a cambiamenti ereditari improvvisi. Osservazioni estensive sul processo mutativo in varie piante ed animali hanno mostrato che ogni tipo di variazione di caratteri morfologici e fisiologici può essere prodotto dalla mutazione. La mutazione avviene a caso e può avere vario valore biologico, per lo più abbassato. Grazie ai reperti della genetica sperimentale abbiamo oggi una conoscenza assai più completa e sicura dei fatti elementari dell'evoluzione; tale conoscenza insieme con una esatta nozione del meccanismo di trasmissione ereditaria e di ricombinazione della unità-carattere rende possibile un tentativo di analisi esatta del meccanismo elementare della microevoluzione. Il complesso dei dati sulla variazione raccolti dalla genetica sperimentale mostra così che non vi è alcuna contraddizione reale fra genetica ed evoluzionismo. Possiamo dire che in ge-

nerale lo studio dell'evoluzione ritorna alle concezioni Darwiniane fondamentali, ma grandemente arricchito dalla possibilità di analizzare il meccanismo elementare dell'origine dell'adattamento e della differenziazione.

2. SCOPO E NATURA DELLA GENETICA DI POPOLAZIONI. — Considereremo ora brevemente le vie ed i metodi generali di applicazione della genetica moderna a studi evolutivi. Più oltre daremo una definizione della natura particolare e dei metodi speciali della genetica delle popolazioni.

a) *Metodi di studio del meccanismo della microevoluzione.* — La genetica moderna introduce nella teoria dell'evoluzione una conoscenza più profonda della natura e dell'origine della variabilità e consente così l'elaborazione di nuovi metodi esatti ed anche sperimentali per lo studio della microevoluzione. Tali metodi possono venir distinti in tre gruppi.

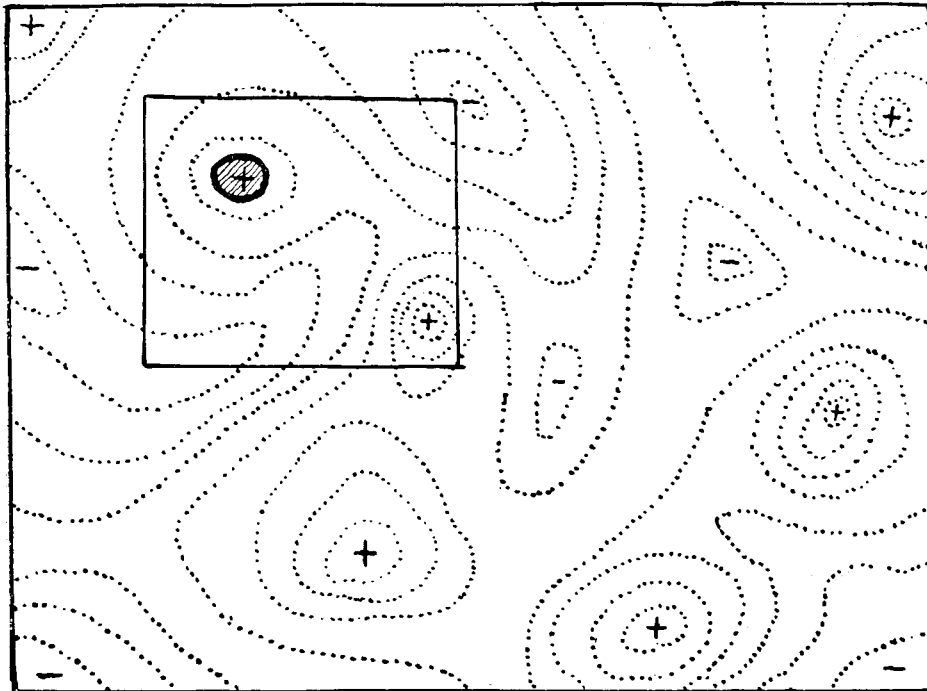


Fig. 1-a. — Rappresentazione schematica del campo di combinazioni geniche. La inadeguatezza di questa rappresentazione è data dal fatto che sono presenti solo due dimensioni, mentre sarebbero necessarie alcune migliaia di dimensioni per rappresentare realmente una popolazione naturale. Le linee punteggiate indicano i contorni di zone di maggiore o minore adattamento, da +, massimi di adattamento a --, minimi di adattamento. La zona compresa nel rettangolo in alto a sinistra, indica il campo delle possibilità evolutive di una specie (quella indicata con contorno pieno e tratteggiata all'interno), indefinitamente grande ma liberamente interincrociantesi e vivente in condizioni costanti. In tale situazione ciascun gene raggiungerà un certo equilibrio, e la specie occuperà un certo campo di variazione intorno ad un apice di adattamento. Il campo occupato rimarrà costante malgrado non vi siano mai due individui identici.

Il primo gruppo comprende i metodi matematici di studio dell'equilibrio delle popolazioni, dell'effetto della selezione, dell'isolamento, dei diversi sistemi di incrocio entro una popolazione, della pressione di mutazione, fenomeni dei quali vengono determinate idealmente le condizioni e relazioni

quantitative entro una popolazione e che si fondano sul principio generale dell'ereditarietà parcellare. Tale indirizzo di ricerche ha già raggiunto un elevato grado di sviluppo, grazie soprattutto ai contributi di R. A. FISHER, di J. B. S. HALDANE, di S. S. CETVERIKOFF e di S. WRIGHT.

Uno studio teorico della selezione senza particolare riguardo alla ereditarietà parcellare venne compiuto da VOLTERRA e confermato sperimenta-

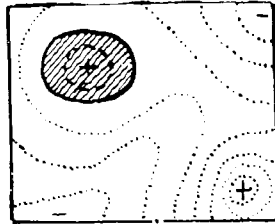


Fig. 1-b. — Effetto di un aumento della frequenza di mutazione generale, o di una diminuzione della selezione: allargamento del campo occupato dalla specie, fino al raggiungimento di un nuovo equilibrio; il livello di adattamento della specie diminuisce.

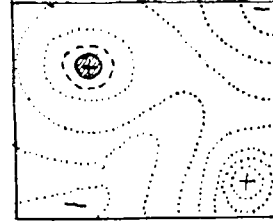


Fig. 1-c. — Effetto di un aumento di selezione, o di una diminuzione della frequenza di mutazione: diminuzione di variabilità, aumento del livello di adattamento, minore probabilità di nuove mutazioni favorevoli.

mente da GAUSE. Tali studi sono di grande importanza in quanto mostrano i limiti ideali dei processi riguardanti la gene-dinamica di popolazioni, ma d'altra parte non rivelano le condizioni che effettivamente sono realizzate entro una popolazione, essendo basati su assunzioni arbitrarie e schematiche.

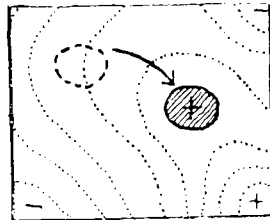


Fig. 1-d. — Effetto di un cambiamento nell'ambiente: la specie continua a muoversi venendo ad occupare zone che, nella condizione originale, erano depresse rispetto all'adattamento; cambiamento, quindi, ma senza progresso nel senso dell'adattamento.

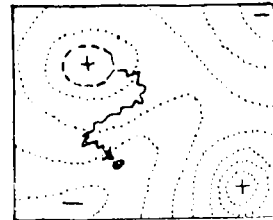


Fig. 1-e. --- Effetto della diminuzione di dimensioni di una popolazione al di sotto di un certo limite rispetto alla frequenza di mutazione e alla severità della selezione: fissazione di un qualsiasi allele in quasi tutti i loci, indipendentemente dalla direzione favorita dalla selezione: la specie scende dal suo apice adattativo, errando nel campo e finisce con l'occupare una zona assai più ridotta. La specie è diretta verso la estinzione.

per quel che riguarda le frequenze ed i valori selettivi di geni e le condizioni ecologiche della popolazione. Quale esempio dei risultati generali raggiunti da tale tipo di analisi matematica può servire la rappresentazione schematica dell'interazione fra la pressione di mutazione, le dimensioni di una popolazione e la variazione dell'ambiente (vedi fig. 1).

Il secondo gruppo comprende gli esperimenti riguardanti una analisi genetica diretta della variabilità intraspecifica. Tale tipo di lavoro è della più grande importanza, ma è ostacolato da molte difficoltà d'indole tecnica. Esso raggiunge un grandissimo valore quando una specie è analizzata in forma più o meno monografica, e ciò è possibile solo in pochissimi casi, perchè la maggior parte delle specie interessanti da un punto di vista biogeografico è

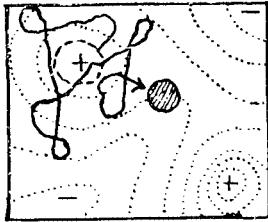


Fig. 1-f. — Effetto di una diminuzione di dimensioni di una popolazione meno pronunciata che nel caso precedente: la specie scende dal suo apice adattativo e continua a vagare nelle sue prossimità. Vi è qualche probabilità che possa incontrare qualche gradiente adattativo che conduca ad un altro apice.

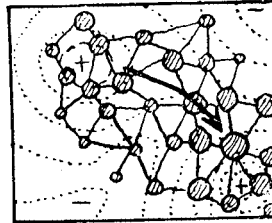


Fig. 1-g. — Caso di una grande specie suddivisa in molte razze locali, con qualche incrocio inter-razziale occasionale: il campo di combinazioni geniche occupato da ciascuna razza si sposta continuamente in un modo non adattativo; la frequenza di movimento è assai maggiore che nel caso precedente; vi sono buone probabilità che una di queste razze possa giungere sotto l'influenza di un altro apice adattativo. Questo è il meccanismo più effettivo nel campo di combinazioni geniche.

(Da Wright 1932)

spesso poco adatta per una larga sperimentazione genetica. Ciò spiega come vi siano soltanto pochissimi casi di esperimenti estensivi di questo tipo, fra i quali vanno citati i lavori di VAVILOV e della sua scuola sulle piante coltivate, gli esperimenti su specie e razze selvatiche di *Antirrhinum* condotti da BAUR, quelli di ANDERSON su *Iris*, di SUMNER su *Peromyscus*, di GOLDSCHMIDT su *Lynantria*, e l'analisi biogeografica e genetica di *Epilachna*, non ancora portata a compimento.

Il terzo gruppo di applicazioni di metodi genetici allo studio della microevoluzione consiste nell'analisi sperimentale delle varie caratteristiche del materiale dell'evoluzione, e in esperimenti modello tendenti a verificare le premesse delle spiegazioni teoriche di meccanismi evolutivi. Molto lavoro venne compiuto in questa direzione dalla genetica moderna, ma di solito senza riferimento particolare a problemi evolutivi. Esperimenti genetici ci hanno mostrato i vari tipi di mutazione: mutazione genica cromosomica e cariotipica (vedi fig. 2); ci hanno mostrato altresì che le mutazioni possono produrre tipi svariati di deviazioni morfologiche e fisiologiche dal carattere normale, talvolta così lievi da essere individuabili solo mediante metodi speciali talaltra così profondi da oltrepassare i limiti specifici o da provocare gravi fenomeni patologici. Le variazioni mutative della struttura e del numero dei cromosomi hanno rivelato vari meccanismi possibili di determinazione di isolamenti parziali ed anche totali. Studi quantitativi sulle frequenze di mutazioni indotte e spontanee hanno reso evidente che la mutazione è un fenomeno ca-

suale (venendo così ad escludere a priori qualsiasi tentativo di spiegare modificazioni evolutive direzionali, mediante corrispondenti cambiamenti genici direzionali) ed hanno fornito per lo meno l'ordine di grandezza cui attenersi nelle ipotesi sulla pressione di mutazione. I risultati generali della genetica

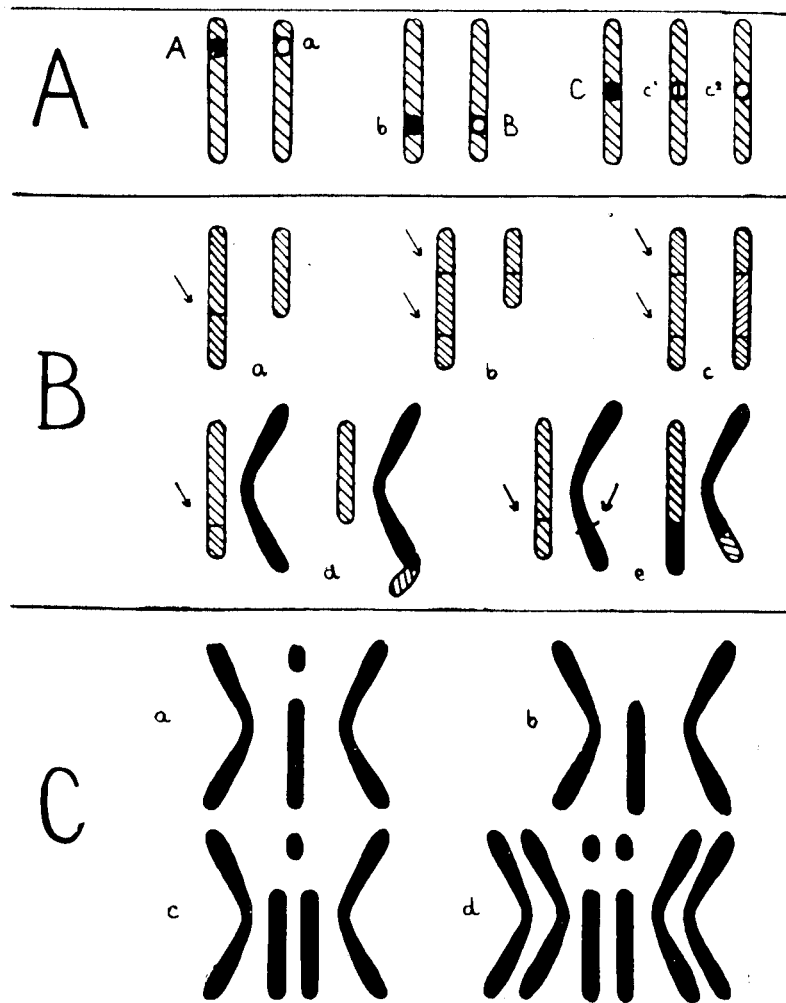


Fig. 2. — Varii tipi di mutazioni: A. Mutazione genica: Mutazione dell'allele dominante *A* nell'allele recessivo *a*, dell'allele recessivo *b*, nell'allele dominante *B*, e dell'allele dominante *C* in due differenti alleli recessivi *c*<sub>1</sub> e *c*<sub>2</sub> (alleli multipli). — B. Mutazioni cromosomiche: *a*) perdita di un frammento di cromosoma, *b*) delezione della parte mediana di un cromosoma, *c*) inversione della porzione centrale di un cromosoma, *d*) traslocazione semplice, *e*) traslocazione reciproca. — C. Mutazioni genomiche: *a*) assetto di cromosomi normale aploide, *b*) e *c*) eteroploidia [*b*) monosomia, *c*) polisomia], *d*) poliploidia.

(da N. W. Timoféeff-Ressovsky, 1938).

hanno permesso anche di raggiungere una certa conoscenza delle interrelazioni fra gene e carattere. Oltre a questi risultati d'indole generale della genetica sperimentale, che ci forniscono esatte conoscenze sul materiale elementare dell'evoluzione, fu pure possibile condurre ricerche genetiche come esperi-

mento modello per verificare alcune premesse delle spiegazioni genetiche dei processi microevolutivi. Così si è potuto verificare se realmente insorgano mutazioni in natura nelle popolazioni selvatiche, analizzare la vitalità relativa (cioè il valore biologico) delle mutazioni e delle loro combinazioni, e la dipendenza di questa vitalità dall'ambiente genotipico ed esterno. Un gran numero di osservazioni occasionali in differenti piante ed animali, ed anche

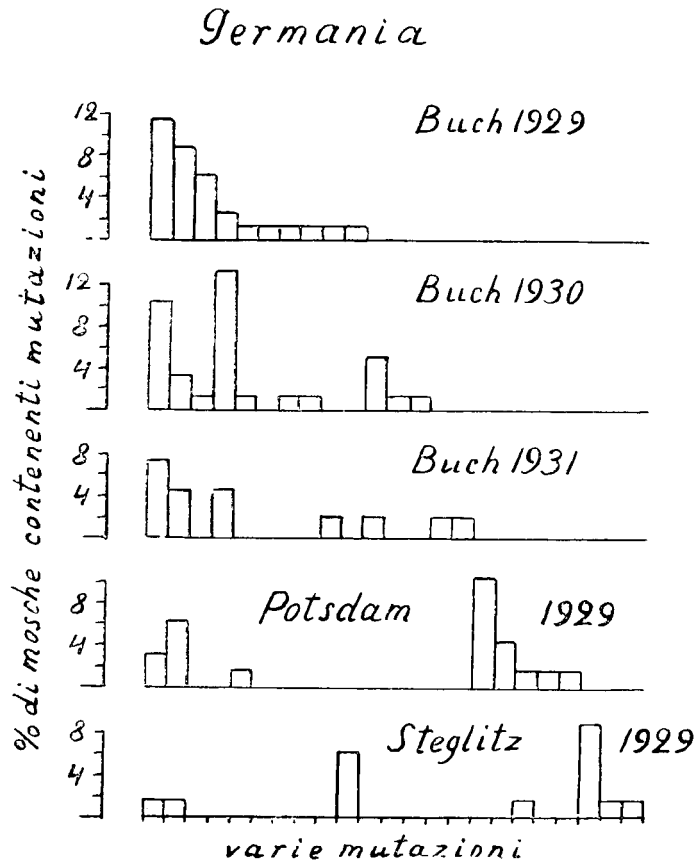


Fig. 3-a. — Percentuali di mosche eterozigoti per varie mutazioni geniche in popolazioni selvatiche di *Drosophila funebris*. Sulle ascisse sono riportate le varie mutazioni; sulle ordinate sono le percentuali di mosche che contenevano tali mutazioni in condizione eterozigote. Tre differenti popolazioni (Buch, Potsdam, Steglitz) analizzate contemporaneamente mostrarono importanti differenze in rapporto alle mutazioni in esse contenute; una popolazione (Buch) analizzata per tre anni successivi, mostrò che le mutazioni presentatesi frequentemente si mantennero nella popolazione attraverso parecchie generazioni e due periodi di sverno.

esperimenti estensivi speciali fatti per diverse specie di *Drosophila* su varie popolazioni liberamente viventi hanno portato a risultati positivi per il primo di questi argomenti. La fig. 3 mostra i risultati di esperimenti di tale tipo per le mutazioni geniche in *Drosophila funebris*, e per quelle cromosomiche in *Drosophila melanogaster*. Questi ed altri lavori analoghi dimostrarono che

sia mutazioni geniche, sia mutazioni cromosomiche sono abbondanti allo stato eterozigote in tutte le popolazioni studiate. Esperimenti riguardanti il secondo argomento vennero fatti pure occasionalmente da vari AA. con vari oggetti. Essi portarono alla conclusione che differenti mutazioni in combina-

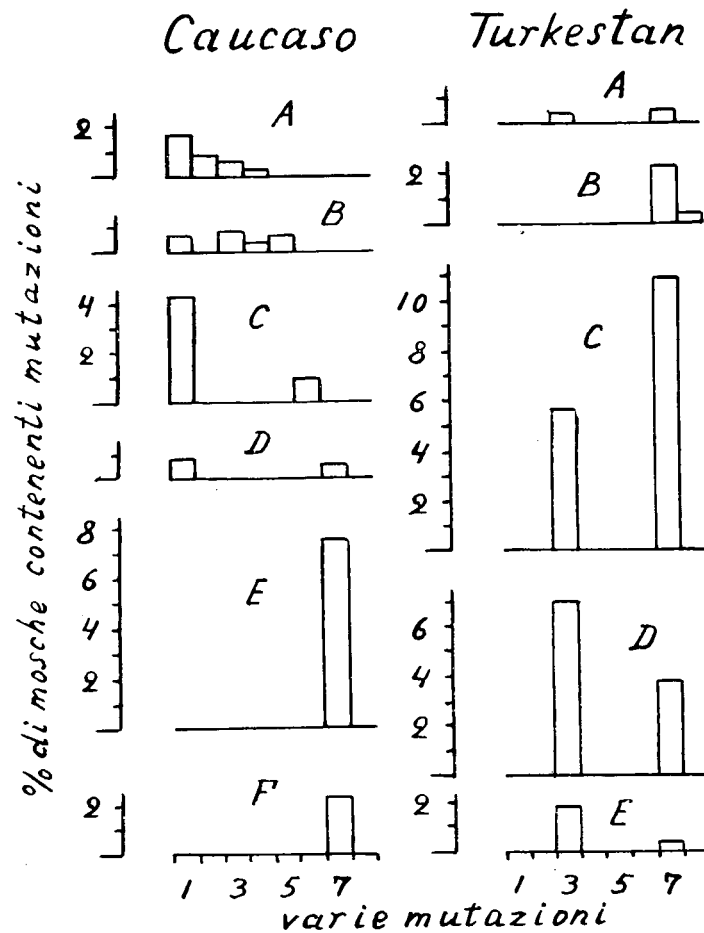


Fig. 3-b. — Percentuali di mosche eterozigote per varie mutazioni cromosomiche in popolazioni selvatiche di *Drosophila melanogaster*. Sulle ascisse sono riportate le varie mutazioni, sulle ordinate sono le percentuali di mosche che contenevano tali mutazioni allo stato eterozigote. Da notare che alcune mutazioni sono comuni a varie popolazioni in varie percentuali (p. es. 3 e 7) altre si trovano solo in una popolazione. Le popolazioni esaminate sono di: A = Kutaisi, B = Gori, C = Batumi, D = Bacu, E = Gelendgie, F = Derbent, per il Caucaso; e di A = Ose, B = Samarcanda, C = Buchara, D = Stalinabad, E = Leninabad, per il Turkestan.

(da Dubinin, Tiniakov e Sokolov, 1937).

zione possono mostrare differenti interrelazioni ed interazioni rispetto al loro coefficiente di vitalità, così come avviene per i caratteri morfologici.

Le tabelle I e II mostrano i risultati di alcuni esperimenti sulla vitalità di varie mutazioni di *Drosophila funebris*. Questi lavori ed altri analoghi

TABELLA I.

Vitalità relativa (espressa in percentuale di nascite rispetto al tipo normale) di 8 mutazioni e 10 combinazioni in *Drosophila funebris*, a temperatura costante (25° C) e a densità di popolazione larvale costante (150 uova per tubo di cultura). I valori di vitalità delle combinazioni sono confrontati con valori calcolati ammettendo un effetto additivo delle mutazioni sulla vitalità. (da «Timoféeff-Ressovsky», 1933).

Mutazioni e loro combinazioni	Valori della vitalità relativa espressi in % rispetto al tipo normale	Valori della vitalità di combinazioni calcolati ammettendo un effetto additivo	Differenza fra i valori osservati e calcolati di vitalità delle combinazioni
Abnormal abdomen (eterozigote) . . . . .	106 ± 0,5	—	—
eversae . . . . .	104 ± 0,4	—	—
Venae abnormes (eterozigote) . . . . .	89 ± 0,7	—	—
bobbed . . . . .	85 ± 0,8	—	—
singed . . . . .	79 ± 1,0	—	—
scarlet . . . . .	76 ± 0,9	—	—
lozenge . . . . .	74 ± 1,2	—	—
miniature . . . . .	70 ± 0,9	—	—
eversae-singed . . . . .	103 ± 0,5	82	+ 21
miniature-bobbed . . . . .	97 ± 0,3	59	+ 38
eversae-bobbed . . . . .	85 ± 0,8	88	— 3
eversae-Ven. abn. . . . .	84 ± 0,8	93	— 9
Ven. abn.-miniature . . . . .	83 ± 0,8	62	+ 21
Ven. abn.-bobbed . . . . .	79 ± 0,9	76	+ 3
singed-Ven. abn. . . . .	77 ± 0,9	78	— 1
lozenge-bobbed . . . . .	69 ± 1,0	63	+ 6
singed-miniature . . . . .	67 ± 1,3	55	+ 12
Ven. abn.-lozenge . . . . .	59 ± 1,2	66	— 7

TABELLA II.

Influenza della densità di popolazione larvale (50, 150 e 300 uova per tubo di cultura con una quantità costante di cibo; i detti tubi di cultura producono normalmente circa 100 mosche ciascuno), e della temperatura durante lo sviluppo sulla vitalità relativa di tre mutazioni legate al sesso in *Drosophila funebris*. (da «Timoféeff-Ressovsky», 1933).

Condizioni di cultura	Vitalità relativa di			
	eversae	miniature	bobbed	
Differenti densità di popolazione larvale (in numero di uova per tubo); temperatura 25° C.	50 uova	101 %	93 %	77 %
	150 uova	104 %	69 %	85 %
	300 uova	95 %	47 %	92 %
Differenti temperature: densità costanti di popolazioni larvali (150 uova per tubo).	15° C.	98 %	91 %	75 %
	25° C.	104 %	69 %	85 %
	30° C.	97 %	64 %	94 %

dimostrano che il valore biologico di una determinata mutazione singola può essere notevolmente influenzato dalla combinazione con altre mutazioni, da numerosi piccoli cambiamenti mutativi in vari geni (il che può essere compreso sotto il nome di «ambiente genotipico» del gene in questione), e da diversi fattori dell'ambiente esterno. E' pure importante notare che i geni possono avere valori di vitalità differenti, e perfino opposti, allo stato omozigote ed eterozigote.

Tutta l'esperienza raccolta dai fatti appartenenti al terzo gruppo di applicazioni dei metodi genetici agli studi evolutivi conferma che, a priori, la maggior parte dei fatti evolutivi può venir spiegata sulla base di una teoria genetico-selezionistica.

Le mutazioni e le loro combinazioni dando origine ad ogni sorta di variazione dei caratteri possono fornire il materiale per l'evoluzione. Lo studio particolareggiato delle mutazioni e delle loro combinazioni in condizioni diverse ci mostra quanto dettagliatamente, specializzatamente ed efficacemente possa agire la selezione nel produrre adattamenti.

Gli stessi esperimenti sulla vitalità mostrano inoltre che non è necessario attribuire valore selettivo ai caratteri in quanto tali; si può perfino ammettere che da un punto di vista generale le combinazioni genotipiche e non i caratteri come tali abbiano valori selettivi positivi o negativi (1). La relatività dei valori di vitalità dei singoli geni ci mostra un'altra importante possibilità, che cioè lo stesso gene possa avere valori selettivi differenti non solo in differenti condizioni esterne ma anche in parti diverse di una popolazione, contenenti combinazioni diverse di altri geni; e ogni volta che, per una qualsiasi ragione, un gene (o un carattere) venga selezionato positivamente, esso deve trascinare con sé automaticamente altri geni, che costituiscano un ambiente genotipico ottimale per il gene o per i geni in questione. Questi ultimi reperti spiegano assai bene la presenza di molti caratteri neutri, di correlazioni fisiologiche, e la constatazione che anche i più piccoli gruppi subspecifici differiscono per un numero grande di geni mendeliani. L'alta eterozigotia sperimentalmente provata nelle popolazioni liberamente viventi, le quali contengono mutazioni diverse in varie concentrazioni, mantiene permanentemente una sufficiente potenza evolutiva nella popolazione. Le mutazioni geniche e cromosomiche eterozigote costituiscono per così dire i «candidati» al processo storico dell'evoluzione, sempre presenti e pronti a venir captati da una selezione positiva o dal processo di differenziazione evolutiva in quel punto dell'area della specie in cui gli ambienti esterno e genotipico e la dinamica della popolazione dovessero favorirli.

La selezione agendo sul materiale elementare dell'evoluzione produce adattamenti. Ora l'evoluzione consiste in adattamenti e differenziazione; e se una parte di quest'ultima è certamente dovuta allo stesso processo di selezione adattativa e lo accompagna, abbiamo però ragioni per ammettere che il fattore principale della differenziazione sia l'isolamento nelle sue varie forme. Sappiamo che le specie, le unità basilari della filogenia, mostrano sempre incompatibilità genetica parziale o perfino completa, cui spesso si

(1) Può essere fatta una distinzione fra selezione di caratteri e selezione di geni: la prima è quel tipo di selezione che agisce direttamente su un carattere morfologico o fisiologico particolare avente come tale un valore selettivo positivo o negativo; la seconda è quel tipo di selezione che riguarda caratteri morfologici o fisiologici che non hanno un valore selettivo come tali, ma che essendo il prodotto di uno o più geni che vengono selezionati a causa della loro vitalità relativa determinata da qualche altro carattere o dalla combinazione con altri geni, vengono pure selezionati.

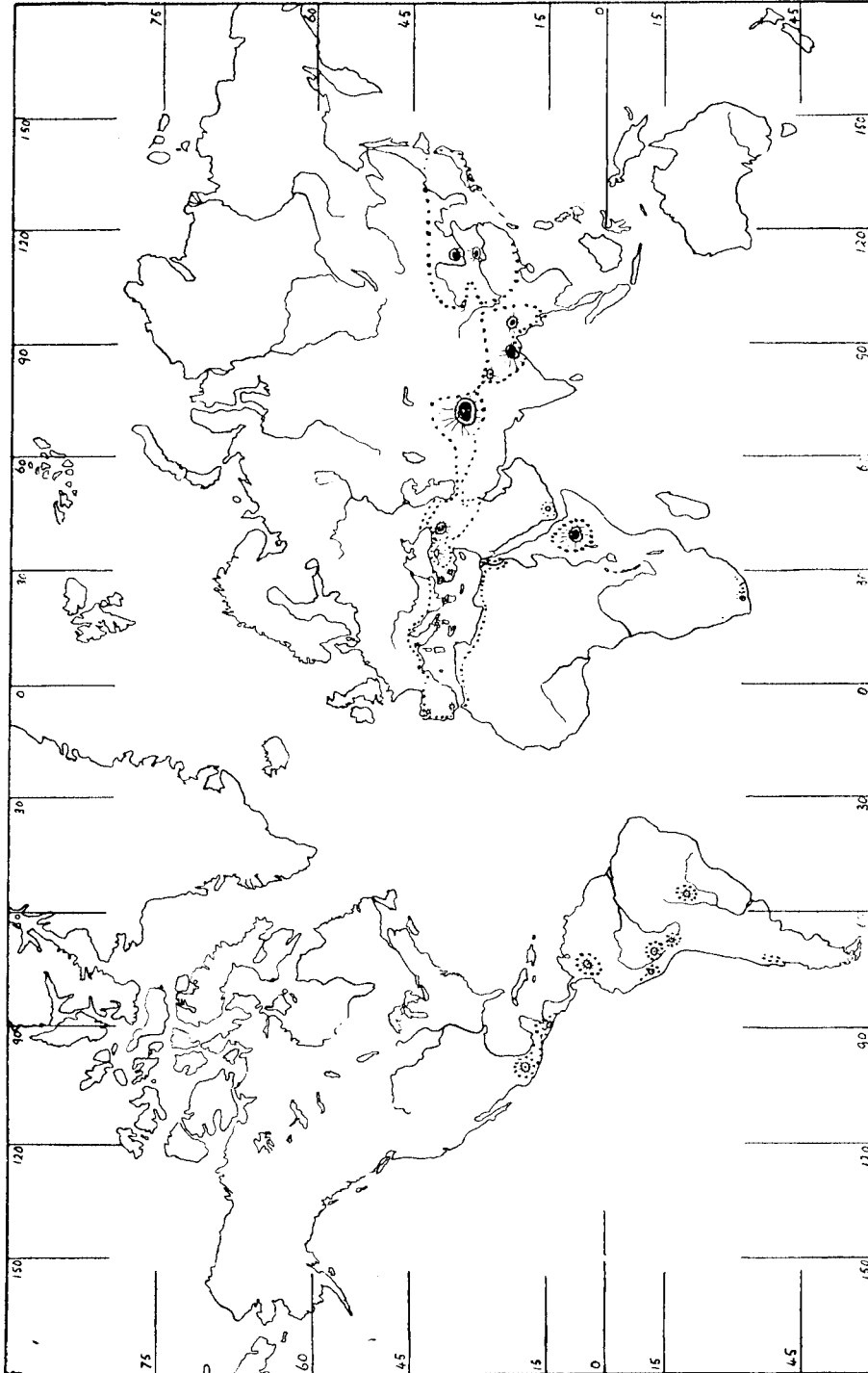


Fig. 4. — I centri di diversità delle piante coltivate, secondo Vavilov. Le zone segnate con cerchi e macchie nere rappresentano le zone di origine delle piante coltivate. (da Vavilov, 1929).

dà il nome di isolamento fisiologico. La spiegazione della formazione di specie in rapporto con l'isolamento fisiologico fu ed è tuttora uno dei problemi più ardui della teoria dell'evoluzione, ma anche in questo tipo di processi, la genetica sperimentale ha rivelato una ricca molteplicità di meccanismi; le recenti scoperte della frequenza di mutazioni cromosomiche in popolazioni liberamente viventi, collegate con tutti i dati sopra ricordati a proposito delle mutazioni geniche, ci consentono di sperare che anche in questo campo difficilissimo di studi evolutivi si possano raggiungere fondate conclusioni.

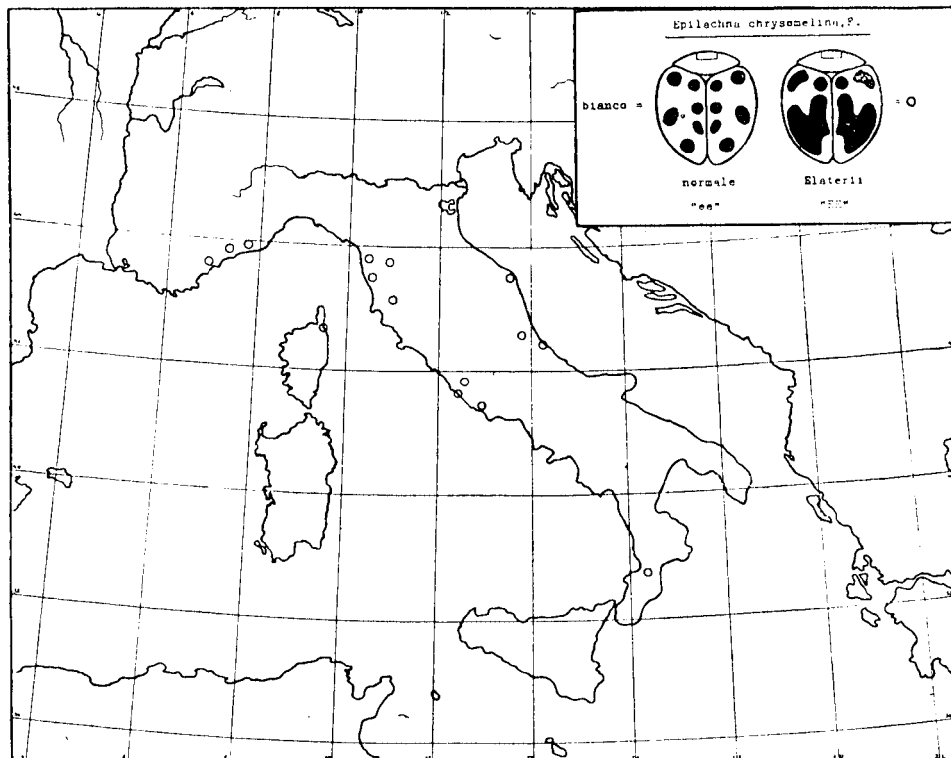


Fig. 5. — Distribuzione geografica del gene dominante «E» = «Elaterii», in «*Epilachna chrysomelina*. L'area bianca rappresenta la distribuzione dell'allele recessivo normale, i cerchietti neri la distribuzione del gene «E». (da Zarapkin, 1937).

b) *Genetica di popolazioni*. — La genetica moderna ci fa dunque conoscere numerosi fatti concernenti il materiale dell'evoluzione; e ci permette di formulare di qualsiasi tipo di meccanismo evolutivo un numero di spiegazioni teoriche superiore a quel che ci occorre. Ma questo sta nella natura stessa delle cose: il processo dell'evoluzione, essendo un evento storico unico, realizza solo qualcuno dei meccanismi possibili *a priori*. Perciò uno dei compiti più importanti nell'analisi del meccanismo della microevoluzione dovrebbe consistere in osservazioni esatte ed in analisi di condizioni genetiche, ecologiche, biogeografiche e statistiche, compiute su popolazioni di specie differenti. Questo contatto di punti di vista e metodi genetici moderni con parti colareggiate osservazioni e descrizioni sistematiche, ecologiche e biogeografiche.

collegate al lavoro biologico di campagna, costituisce il contenuto della genetica di popolazioni.

La genetica di popolazioni viene così ad avere tre compiti principali: 1° mettere a disposizione della ricerca teorica sul meccanismo del processo dell'evoluzione fatti debitamente osservati in natura, che possano avere importanza e interesse per lo sviluppo della teoria dell'evoluzione; 2° verificare empiricamente le premesse teoriche mediante metodi adeguati e materiali adatti; e 3° scegliere sempre fra le numerose possibilità aprioristiche di spiegare il meccanismo evolutivo sopra ricordate, quelle che hanno un significato reale nel processo storico dell'evoluzione.

3. *Metodi di lavoro della genetica di popolazioni.* — S'intende che in un campo così vasto e complesso come quello che la genetica di popolazioni comprende, i metodi speciali di lavoro e gli oggetti di ricerca possono essere numerosissimi; anzi si può ben dire che è impossibile esporli o anche soltanto prevederli tutti.

Qualsiasi tipo di analisi genetica, ecologica, statistica (« microsistemica »), e « microbiogeografica » di popolazioni vegetali o animali, condotta secondo principi genetici, può essere di grande importanza per gli studi genetici della microevoluzione. Vogliamo accennare soltanto a qualcuno dei metodi e degli oggetti di ricerca sulla genetica di popolazioni, che sono o specialmente interessanti dal nostro punto di vista, o più o meno evidenti e facili da realizzare.

a) *Feno- e geno-geografia e centri fenici e genici.* — Sappiamo ormai parecchio intorno alla sistematica generale e alla biogeografia di molte specie, ma in quasi tutti i casi i sistematici danno descrizioni generali di razze dotate di realtà sistematica, cioè di gruppi di caratteri o di combinazioni di caratteri che posseggono già un'area di distribuzione più o meno definita e caratteristica. Pochissimo o quasi nulla si sa intorno alla concentrazione e alla distribuzione di caratteri elementari singoli e di geni singoli entro una popolazione di una specie. Sappiamo tuttavia che nella maggior parte dei casi le combinazioni di caratteri tipiche per una razza geografica o per una sottospecie solo molto raramente mostrano, come insieme, una frontiera di distribuzione precisamente delimitata; la maggior parte dei caratteri singoli formanti un complesso razziale tipico è distribuito ampiamente, e qualche volta gradatamente, al di fuori dell'*habitat* della specie. Ogni sistematico e biogeografo sa che in molti casi siamo o incapaci di indicare con precisione le frontiere di razza, o anche di dare una descrizione più o meno precisa dei vari gruppi subspecifici, perchè popolazioni diverse differiscono l'una dall'altra solo nella concentrazione di vari caratteri. In qualche caso possediamo indizi dell'esistenza di importanti regolarità nella distribuzione di caratteri singoli entro l'area di una specie. Ciò dimostra l'importanza di studi condotti su larga scala sulla distribuzione geografica e sulla concentrazione di caratteri elementari singoli entro le popolazioni di varie specie. Queste ricerche, messe in rapporto con considerazioni generali biogeografiche, ecologiche e statistiche, ci consentirebbero di formulare conclusioni sulla dinamica dei caratteri e sui probabili processi formativi di razze entro la specie considerata. Finora vennero compiuti studi di questo tipo su larga scala solo da Vavilov e della sua scuola; essi portarono al riconoscimento di centri di diversità, i quali, secondo la teoria di Vavilov, rappresentano i centri di origine delle piante coltivate (*vedi fig. 4*). In soggetti adatti, questo metodo fenogeografico può essere perfezionato da un'analisi genetica dei caratteri elementari, e condurre così al metodo della geno-geografia, che mira alla cono-

scienza della distribuzione e concentrazione di geni entro una specie. Tentativi di lavori genogeografici su larga scala vennero fatti solo da Vavilov in alcune piante coltivate e da Serebrovsky e suoi collaboratori su alcune popolazioni di gallinacci domestici in Russia. L'opera di Vavilov mostrò una interessante regolarità nella distribuzione di alleli recessivi alla periferia dell'area della

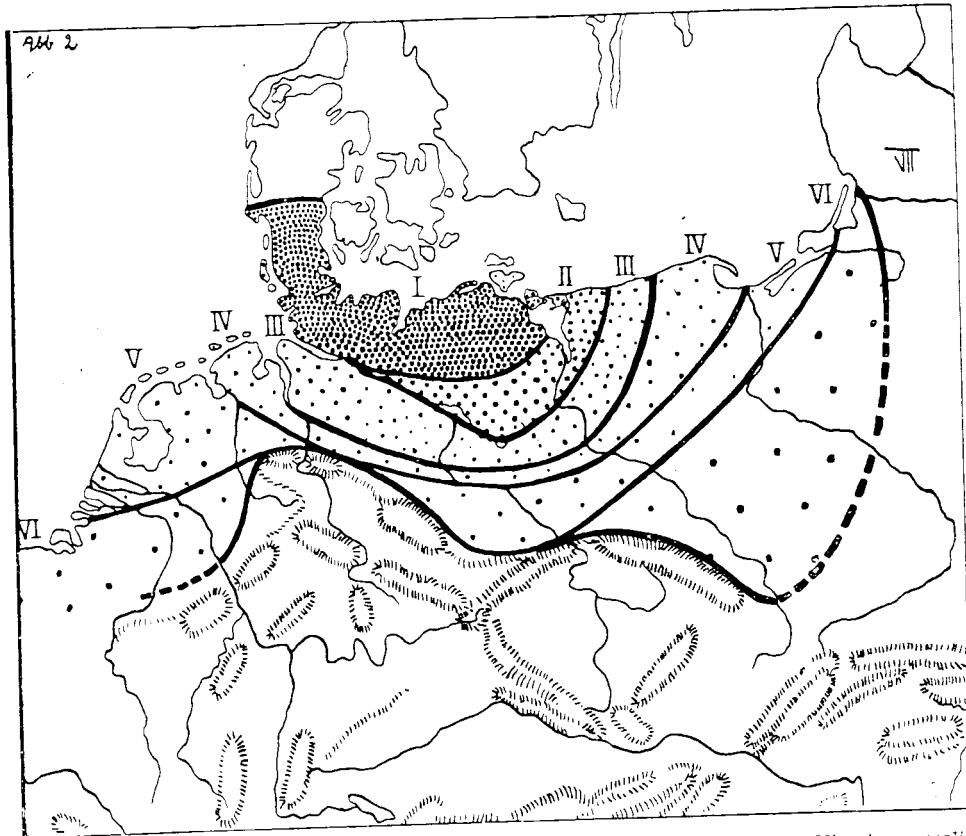


Fig. 6. — Distribuzione geografica del gene «simplex», forma dentaria di *Microtus arvalis*, nella Germania settentrionale:

I =	90 %	delle popolazioni selvatiche	contiene «simplex»
II =	70-65 %	»	»
III =	50 %	»	»
IV =	30-20 %	»	»
V =	15-10 %	»	»
VI =	5 %	»	»
VII =	— di 5 %	»	»

(da Zimmermann, 1937).

specie, il che è in accordo con le deduzioni teoriche per popolazioni mendeliane. Alcune osservazioni riguardanti la distribuzione e la concentrazione di singoli geni entro alcune parti dell'area della specie furono compiute anche su altri oggetti; le figg. 5 e 6 mostrano il risultato di tali osservazioni in *Epilachna chrysomelina* e in *Microtus arvalis*.

Il primo metodo di lavoro della genetica di popolazioni, da prendere in speciale considerazione per la sua importanza, consiste quindi nello studio

monografico della fenologia, e se possibile, della geno-geografia di varie specie vegetali ed animali. Come soggetti per questo tipo di lavoro possono servire tutte le specie di piante ed animali che mostrano caratteri morfologici sufficientemente differenziati e variabili, e che siano facilmente ottenibili in gran copia da punti differenti dell'area di distribuzione della specie. Anche popolazioni di animali domestici e di piante coltivate in paesi con agricoltura estensiva e primitiva possono rappresentare un ottimo materiale per questo tipo di studi.

b) *Analisi dell'eterogeneità di popolazioni*. — Questi studi possono essere condotti su oggetti adatti, analizzando geneticamente (mediante incrocio, o con l'aiuto di ceppi speciali contenenti geni indicatori) il contenuto in mutanti eterozigoti di varie popolazioni in tempi differenti (vedi fig. 3). Questo tipo di studi ci mostrerà la distribuzione, la concentrazione e le fluttuazioni qualitative e quantitative dei mutanti, che rappresentano «candidati» potenziali al processo evolutivo entro le popolazioni di una specie. Di particolare interesse sono tali studi compiuti su popolazioni prossime alla frontiera dell'area della specie, ed in popolazioni sottoposte a pronunciate fluttuazioni quantitative stagionali o periodiche. Di grande importanza è anche lo studio delle mutazioni cromosomiche in tali popolazioni, rappresentando simili mutazioni il materiale per molti possibili meccanismi di quell'isolamento fisiologico, che è certamente uno dei fattori più importanti nella formazione delle specie. L'oggetto più adatto per questo tipo di ricerca è costituito dalle varie specie di *Drosophila*: che offrono il vantaggio di prestarsi facilmente allo studio della genetica generale e per alcune delle quali si conosce già molto nei riguardi delle frequenze di mutazione. Il risultato degli studi di genetica di popolazioni di *Drosophila*, combinato con la conoscenza dell'ordine di grandezza della pressione di mutazione, sarà di grande importanza per considerazioni evolutive generali. Per lo studio delle mutazioni geniche in popolazioni selvatiche possono anche venir adoperate tutte le specie animali o vegetali che si prestano all'allevamento e all'incrocio. Per le mutazioni cromosomiche sono buoni oggetti, oltre alla *Drosophila*, tutte quelle specie di Ditteri che posseggono cromosomi giganti ben sviluppati nelle ghiandole salivari o in altri tessuti e che possono essere facilmente allevati (o che possano venir raccolti in natura nell'appropriato stadio di sviluppo) permettendo in tal modo di individuare facilmente mutazioni cromosomiche (vedi fig. 7). Lavori recenti sulle mutazioni cromosomiche presenti in varie popolazioni di *Drosophila pseudoobscura* e *Drosophila miranda*, hanno dimostrato che un metodo estremamente importante per studi microfilogenetici consiste nel confrontare inversioni di determinati cromosomi e nell'analizzare l'ordine secondo il quale esse possono derivare l'una dall'altra. (Dobzhansky, 1938).

L'analisi particolareggiata del contenuto in mutazioni geniche e cromosomiche di differenti popolazioni liberamente viventi costituisce così il secondo metodo importante per lavori di genetica di popolazioni.

c) *Fenoanalisi comparata di popolazioni geograficamente o ecologicamente differenti*. — Questo metodo è ovvio. Qualsiasi tipo di dati raccolti con sufficiente esattezza, si tratti di osservazioni morfologiche o di ecologiche, può servire di base a considerazioni di genetica di popolazioni. Particolare significato avrebbe l'individuazione e il controllo sperimentale di caratteri fisiologici più o meno adattativi, perchè finora si è raccolto pochissimo materiale al riguardo. Quali esempi possono servire le analisi di ecotipi in

piante di Turesson, o le «razze termiche» in *Drosophila funebris* rappresentate nella fig. 8. Negli studi riguardanti caratteri morfologici si dovrebbero usare metodi biometrici esatti, quali quelli sviluppati da Heincke e da Zarapkin, la cui efficienza è stata dimostrata su materiali geneticamente conosciuti. Per questi studi vari oggetti possono essere impiegati e soprattutto: fra gli insetti diverse specie di *Drosophila*, di Coccinellidi, locustidi ed emitteri, fra i molluschi forme quali *Arion*, *Murella*, *Tachaea* ed *Helix*, fra gli uccelli i generi *Parus*, *Turdus*, *Passer* e fra le piante un gran numero di specie comuni e variabili. Due gruppi di oggetti potrebbero presentare un interesse particolare: alcuni organismi planctonici appartenenti ai gruppi dei Clado-

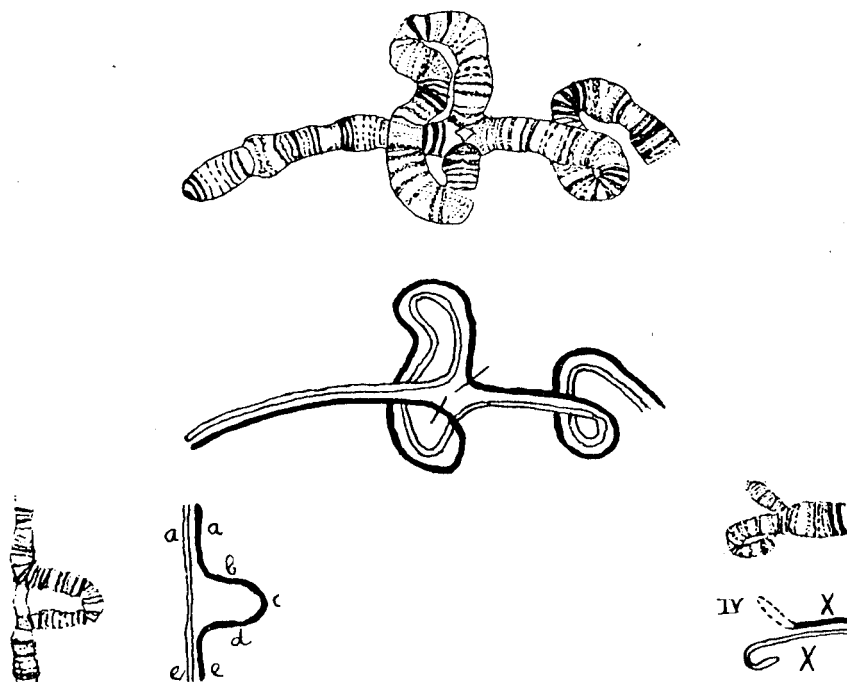


Fig. 7. — Vari tipi di mutazioni cromosomiche e come si rivelano all'analisi dei cromosomi delle ghiandole salivari di larve eterozigoti per queste mutazioni in *Drosophila*. In alto: inversione, i cromomeri della zona invertita di un cromosoma si appaiano con quelli del cromosoma normale e danno luogo alla formazione di un anello (vedi schema). A sinistra in basso: deficienza, il cromosoma normale appaiandosi con quello che manca di un segmento, non trova da appaiare i suoi cromomeri omologhi a quelli della zona assente. A destra in basso: traslocazione reciproca: un segmento di cromosoma X si è staccato e traslocato nel quarto cromosoma, il quale a sua volta ha perduto un segmento che si è riattaccato nel punto di rottura del cromosoma X; nella figura è riprodotto un cromosoma X normale e quello con il segmento di quarto cromosoma (secondo Painter, 1934 e Mackensen, 1935, modificato).

ceri, Copepodi e Rotiferi, in quanto questi organismi vivono in un ambiente che può venir studiato in forma precisa; e, almeno in alcune nazioni, gli uccelli ed i mammiferi oggetto di caccia, che possono venir studiati statisticamente su larga scala, sebbene in una forma più o meno grossolana, nei mercati di pellicce e di selvaggina. Quali oggetti classici per lo studio degli effetti dell'isolamento possono venir studiati elementi della flora o della fauna

delle isole, e pesci d'acqua dolce soprattutto in quelle forme che risiedono in laghi più o meno isolati, regioni lacustri, e sistemi fluviali.

Si vede quindi che in questo campo di ricerche può essere organizzata una forma di cooperazione con gli studiosi che attualmente si occupano di sistematica e biogeografia. L'unica differenza con il lavoro classico dei sistematici e dei biogeografi consiste nella introduzione di concetti genetici come

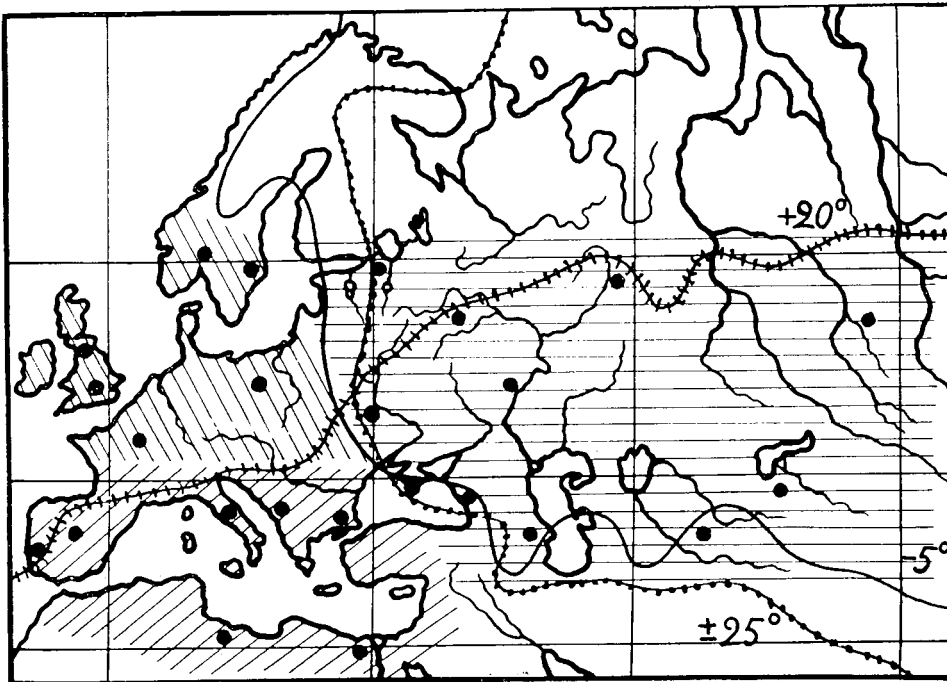


Fig. 8. — «Razze termiche» in *Drosophila funebris*. Le zone variamente tratteggiate indicano l'area di distribuzione di varie razze di *Drosophila funebris*, fenotipicamente uguali ma con vitalità relativa differente a varie temperature. Quelle delle regioni più fredde resistono meglio a basse temperature e viceversa. Da notare la quasi perfetta regolarità di distribuzione rispetto alle isoterme. I punti neri indicano i punti d'origine delle razze studiate.

(da Timofeeff-Ressorsk, 1935).

principio direttivo, in accordo col quale dovrebbero venir scelti e oggetti e metodi di lavoro. Non è la descrizione di forme nuove, mèta della sistematica classica, nè l'analisi di specie o forme rare, di pertinenza della biogeografia generale, faunistica e floristica, che può essere importante per ricerche di genetica di popolazioni, ma una fenoanalisi dettagliata, messa in rapporto con osservazioni ecologiche e di statistica di popolazioni, compiuta sulle specie più comuni.

d) *Analisi di convergenze geografiche e di mimetismi*. — È impossibile descrivere in breve il lavoro su questi problemi della biogeografia ed evoluzione, i quali, insieme con le così dette regole climatiche della zoogeografia (legge di Bergmann, di Allen, di Gloger, ecc.) costituiscono uno dei campi preferiti dei lavori biogeografici. Possiamo solo dire che ricerche statistiche, fenoanalitiche ed ecologiche condotte su larga scala ed usando metodi

esatti porteranno certamente ad importanti risultati in questi campi. Soprattutto i casi di mimetismo ed alcuni casi di convergenze geografiche, possono venir spiegati probabilmente come una selezione di caratteri accompagnata da una selezione autonoma di un ambiente genotipico ottimale. Tali studi possono così essere di grande importanza per lo studio del meccanismo di selezione di caratteri (2).

e) *Analisi di polimorfismi*. — Specie che presentano polimorfismo pronunciato e ampia distribuzione possono essere di grande importanza per lo studio di due problemi: modo reale d'azione della selezione in natura e variabilità geografica *in statu nascendi*. In alcune coccinelle (in particolare *Adalia bipunctata*, che ha due forme principali, nera con macchie rosse e rossa con macchie nere e parecchie forme secondarie) p. es., possono esser compiuti studi statistici di caratteri elementari entro una popolazione in stadi differenti del suo ciclo stagionale. Risultati preliminari di tali lavori su una popolazione di *Adalia bipunctata*, dopo lo svernamento, in estate, e immediatamente prima dello svernamento, mostrano che il numero relativo delle varie forme aumenta durante la stagione estiva e la invernale, venendo così ad indicare che il polimorfismo può essere dovuto a differenti coefficienti di sopravvivenza delle varie forme in diverse condizioni esterne. Studi esatti di questo tipo, messi in relazione con osservazioni sulla ecologia e la dinamica della popolazione considerata, possono fornirci importanti dati sul tipo e sull'ordine di grandezza della pressione di selezione in natura. Studi esatti fenogeografici, e se possibile, genogeografici condotti su specie fortemente polimorfe, quali parecchi coccinellidi, potrebbero darci importanti informazioni sul meccanismo di differenziazione razziale.

Specie polimorfe possono così fornirci materiale eccellente per studi genogeografici.

f) *Analisi di popolazioni alla frontiera di razze, ed analisi di specie introdotte*. — In questo paragrafo vogliamo soltanto sottolineare i concetti che furono già ricordati nei primi paragrafi di questa parte, e che verranno pure ripresi nel prossimo, se pure in altra forma.

Le popolazioni prossime alla frontiera dell'area razziale presentano un particolare interesse. Tali popolazioni mostrano delle diversità nella loro dinamica statistica (forti fluttuazioni quantitative; un più alto grado di incrocio dovuto all'isolamento di piccole popolazioni che occupino stazioni ancora adatte alla forma stessa; migrazioni territoriali, che spesso avvengono alle frontiere dell'area di distribuzione); esse spesso sono adattate a condizioni ambientali differenti da quelle tipiche per l'intera specie considerata: e spesso esse sono soltanto popolazioni «temporanee», occupanti cioè certi territori solo per un tempo più o meno lungo, quando speciali combinazioni di condizioni permettano alla specie di insediarsi. Ciò rende tali popolazioni specialmente interessanti per l'analisi di processi di selezione e delle influenze della dinamica della popolazione sulla sua costituzione genetica. A seconda degli oggetti e delle condizioni particolari vari metodi di analisi fenoalettica, statistica o genetica possono venir applicati per i singoli casi. Considerazioni analoghe si possono fare per casi di specie recentemente introdotte in un paese da note località lontane; un'analisi esatta genetica delle popolazioni della zona d'origine e di quella nuovamente occupata

(2) Vedi nota I.

da una tale specie, ci può fornire importanti dati riguardanti il meccanismo degli adattamenti selettivi.

g) *Analisi di onde vitali stagionali, periodiche ed accidentali.* — L'ultimo metodo di lavoro della genetica di popolazioni, che noi qui ricorderemo consiste nell'analisi di popolazioni in vari stadi delle loro «onde vitali».

Sappiamo che le popolazioni di molte specie sono sottoposte a fluttuazioni quantitative molto pronunciate. Tali fluttuazioni possono essere stagionali, periodiche od accidentali. Esse possono pure essere connesse a certi stadi (i primi) di sviluppo nel ciclo biologico degli organismi. L'ampiezza di tali fluttuazioni può essere molto grande, e raggiunge in molte specie di insetti, in alcuni organismi planctonici, ed in alcuni roditori un ordine di grandezza di circa 1 : 1000 e perfino 1 : 10000. Cetverikoff (1915) chiamò queste fluttuazioni quantitative «onde vitali» e fece notare la loro grande importanza nei processi di selezione e di differenziazione entro una specie.

L'analisi di popolazioni in diversi stadi delle loro onde vitali ci può fornire notizie importanti sull'azione della selezione, e su molti altri meccanismi riguardanti la dinamica della popolazione considerata. Durante la parte ascendente dell'onda vitale, quando la popolazione aumenta rapidamente, la selezione deve necessariamente diminuire; durante la parte discendente invece quando il numero degli individui diminuisce rapidamente, la selezione deve aumentare notevolmente, rispetto alla pressione di selezione in popolazioni quantitativamente più o meno stabili. Perciò, studi sistematicamente condotti su popolazioni in diversi stadi delle loro onde vitali ci danno una occasione del tutto unica di studiare il reale modo d'agire della selezione. In alcuni casi popolazioni grandi e più o meno panmittiche all'apice della loro onda vitale si dividono in piccole «popolazioni relitte» più o meno isolate durante il periodo di diminuzione quantitativa; in tali casi può venir studiata l'influenza della dinamica statistica della popolazione sulla struttura della popolazione stessa. Sarebbe quindi di particolare interesse seguire il destino di mutazioni geniche e cromosomiche in una popolazione durante i vari stadi delle onde vitali. Ai limiti dell'area di distribuzione tali onde possono, per così dire, «rompersi», producendo fluttuazioni territoriali della popolazione; tali onde «rotte» alla frontiera dell'area specifica, o intorno a certi biotopi entro l'area della specie possono assumere parte importante nel processo di differenziazione. Le onde vitali, specialmente se formano nel loro declino piccole popolazioni isolate, e soprattutto in casi in cui la diminuzione della popolazione non sia dovuta a fattori selettivi, sono molto importanti per i processi genetico-automatici, in quanto permettono un aumento o diminuzione rapida e perfino improvvisa della concentrazione di alcune mutazioni geniche o cromosomiche, presenti quali «candidati» entro la popolazione considerata.

Qualsiasi analisi fenotipica o genetica condotta sistematicamente su onde vitali, e perfino una semplice descrizione statistica di queste, accompagnate da osservazioni ecologiche, rappresenta quindi un metodo molto importante negli studi di genetica di popolazioni.

4. CONCLUSIONI. — Abbiamo cercato di mostrare come sussistano sia possibilità teoriche di applicare metodi genetici moderni a studi evolutivi, sia vie e metodi empirici di aggredire questo importante problema. La nostra breve esposizione di alcuni di questi metodi ha mostrato in forma sufficientemente evidente che la maggior parte di essi richiede ampi materiali sta-

tistici, e raccolte di materiale ed osservazioni sistematicamente ripetute. Date queste sue tipiche particolarità, la genetica di popolazioni può essere resa molto più efficientemente realizzabile mediante l'organizzazione e la cooperazione di vari specialisti. Sarebbe quindi di grande importanza costituire un'organizzazione scientifica e finanziaria che permettesse un lavoro permanente di raccolta e di biologia di campagna in vari punti di una nazione o di un grande territorio, punti scelti in base a particolari criteri da un punto di vista biogeografico o ecologico. Una tale organizzazione non solo accrescerebbe grandemente l'efficienza dei singoli specialisti occupati nell'analisi dettagliata del materiale, ma permetterebbe anche una convergenza ed un concentramento degli sforzi, per lo più non coordinati, di molti sistematici e biologi di campagna, verso i metodi moderni di aggredire il problema della evoluzione. L'aumentare delle proporzioni di esperimenti ed osservazioni per la genetica di popolazioni e soprattutto l'applicazione simultanea dei vari metodi di ricerca, non soltanto farebbe aumentare assai la velocità di sviluppo della genetica di popolazioni, ma renderebbe possibile pure una precisa analisi per una più profonda conoscenza del processo della microevoluzione.

Nell'appendice verrà esposta in breve una proposta per un programma di organizzazione di lavori di genetica di popolazioni.

#### APPENDICE

### Organizzazione del lavoro per la genetica di popolazioni

a) *Necessità di un'organizzazione.* — A parte le esigenze speciali di ciascuna ricerca, qualsiasi lavoro di genetica di popolazioni si fonda sullo studio comparato di materiali biologici provenienti da località geograficamente, biogeograficamente, ed ecologicamente diverse.

Il biologo di campagna e il dilettante raccolgono in natura materiali di questo genere, ma sporadicamente e le loro osservazioni restano di interesse puramente sistematico ed ecologico perchè solo la comparazione per ampi territori e la coordinazione di simili materiali di osservazione può, rivelando concordanze e discordanze, aprire la via a nuovi problemi interessanti tanto la biogeografia quanto la genetica.

Realizzare una organica coordinazione delle frammentarie osservazioni che i dilettanti e i biologi di campagna vengono raccogliendo significherebbe creare un *corpus* di materiali preziosi per studi bio-genogeografici e nello stesso tempo dare a quei ricercatori la possibilità di venire a contatto con le idee vivificatrici della biologia moderna, nelle quali essi potrebbero trovare nuove ragioni di interesse al loro lavoro e l'orgoglio di collaborare allo studio di problemi biologici generali.

Occorre quindi costituire e far funzionare una organizzazione di ricerca che abbia per compiti principali: 1) raccogliere in varie regioni, contemporaneamente e in epoche determinate, materiali biologici interessanti; 2) provvedere alla elaborazione di tali materiali ai fini di una più esatta e approfondita conoscenza del meccanismo della microevoluzione. Non sarebbe impossibile giungere in possesso di tutti i dati e di tutte le informazioni necessarie ad affrontare con successo i problemi geogeografici accennati nelle precedenti pagine, senza l'aiuto di una organizzazione specializzata. E' infatti, tra l'altro, indispensabile la sicurezza di poter disporre dei materiali desiderati proprio nel momento in cui essi sono necessari; ora le istituzioni

biologiche e parabiologiche oggi esistenti nelle varie nazioni non hanno la possibilità di soddisfare tali esigenze.

b) *Schema dell'organizzazione*. — Caratteri indispensabili dell'organizzazione da noi prevista sono necessariamente i seguenti:

— l'organizzazione deve essere centralizzata così da permettere l'accentramento e la coordinazione dei materiali provenienti da varie regioni e l'esecuzione di lavori sistematicamente organizzati richiesti dalla organizzazione centrale agli organi dipendenti, secondo programmi di ricerca rigorosamente definiti;

— deve quindi essere costituito un gruppo centrale che disponga di un Istituto di ricerca dotato di tali mezzi che consentano la elaborazione della maggior parte del materiale ricevuto; esso provvederà ad assegnare in istudio il resto del materiale a quei ricercatori che non fanno parte del gruppo stesso e che manifestino interesse per tale tipo di lavori;

— devono essere costituite stazioni biologiche, distribuite secondo opportuni criteri biogeografici, ecologici, climatici, nel territorio da studiare: stazioni che provvedano alla raccolta del materiale e delle informazioni secondo le richieste del gruppo centrale ed inviino a questo il materiale, perchè possa essere elaborato.

Costituita l'organizzazione su questo schema, le spetterebbero numerosi altri compiti, oltre a quelli suaccennati. A prescindere dalla sua struttura interna (la quale, oltre al gruppo centrale e alle stazioni dipendenti, dovrebbe naturalmente comprendere anche un comitato consultivo, per decidere quali problemi biologici siano da aggredire di volta in volta), l'organizzazione per la Genetica di Popolazioni provvederà ad assicurarsi la fattiva collaborazione delle altre istituzioni biologiche o parabiologiche già esistenti e a propagandare questo tipo di ricerche presso la grande schiera dei dilettanti e dei ricercatori isolati, la cui cooperazione dovrebbe essere di grande importanza per lo sviluppo dell'organizzazione stessa.

Non esporremo qui ulteriori particolari dell'organizzazione, data la natura programmatica di queste pagine e poi che ci riserviamo di ritornare diffusamente su quest'argomento in altra sede. Prima di concludere desideriamo però porre in rilievo quale possa essere l'interesse di una simile organizzazione e quale importanza essa possa presentare per lo sviluppo delle scienze biologiche.

c) *Vantaggi e interesse dell'organizzazione*. — Il significato e l'importanza di un'Organizzazione per la Genetica di Popolazioni hanno costituito sostanzialmente l'oggetto delle pagine che precedono in cui crediamo d'aver dimostrato che in un certo senso l'organizzazione stessa condiziona i risultati delle ricerche che ci proponiamo.

Ma vogliamo ora sottolineare il fatto che una organizzazione del tipo più sopra schematizzato potrebbe avere parte importantissima nello sviluppo delle scienze biologiche in qualsiasi paese e in particolar modo in Italia, ove la genetica fu sinora oggetto di troppo scarsa attenzione.

Abbiamo già accennato ai numerosi dilettanti che dedicano la parte migliore della loro attività allo studio in natura di un determinato gruppo di piante o d'animali. Molti di loro, in questi ultimi tempi, hanno cominciato a rendersi conto che l'osservazione e la descrizione di minute differenze fra razze, sottospecie, varietà, ecc., non ha grande significato biologico o che per lo meno, non ha più quella funzione che ancora le compete qualche decina di anni fa, quando l'attenzione della maggior parte dei biologi era concentrata sulla sistematica e sulla biogeografia descrittiva. Ne consegue che l'interesse riposto in questo tipo di studi va man mano spostandosi verso altri campi.

Un'organizzazione del tipo di quella qui progettata potrebbe, attraverso un'efficace campagna propagandistica, attirare l'attenzione di questi biologi dilettanti sui

nuovi indirizzi introdotti dalla genetica nella biologia moderna e sull'importanza che una interpretazione genetica potrebbe assumere per molti dei fatti osservati in natura. Una nuova era degli studi naturalistici si aprirebbe con reciproco vantaggio dei diletanti e degli studiosi di genetica di popolazioni.

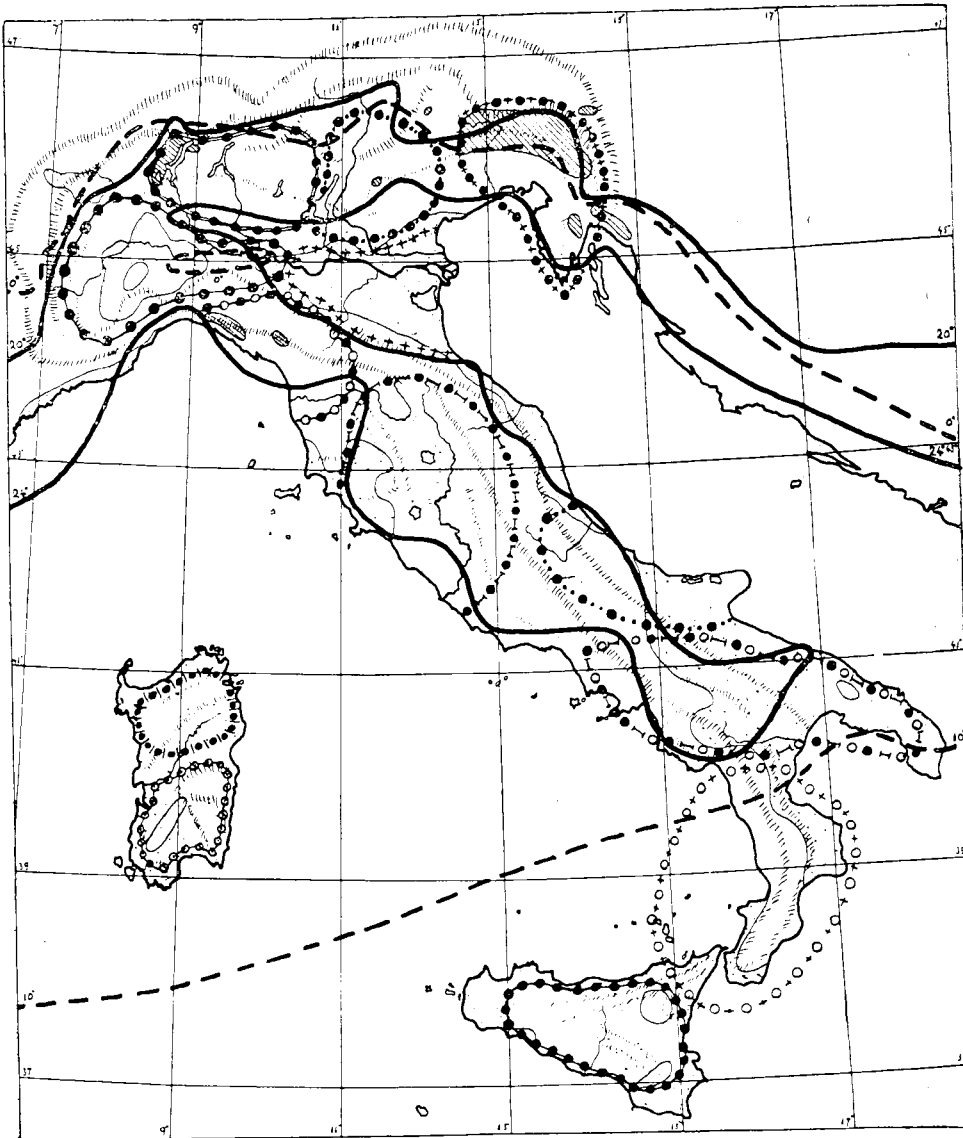


Fig. 9. — Rappresentazione schematica delle zone di pertinenza alle stazioni biologiche in Italia. Il numero e l'estensione delle rispettive zone, è puramente schematico e serve prevalentemente a far vedere che sarebbe conveniente suddividere inizialmente il territorio italiano in circa 12-15 stazioni.

E infine, poi che le singole stazioni dovrebbero anche funzionare come centro di propaganda per gli studi biologici, cooperando con scuole e altri istituti educativi

della regione, l'organizzazione gioverebbe anche ad allargare la cerchia degli interessati alla biologia.

Ultimo punto: la genetica, insieme con l'embriologia sperimentale, costituisce oggi il ramo più vivo e promettente degli studi biologici; l'organizzazione in Italia di studi sulla genetica di popolazioni varrebbe, in un certo senso, a far riguadagnare il tempo perduto e potrebbe rapidamente portare la biologia italiana in questo campo a quel livello che essa ha raggiunto in altre nazioni; un'organizzazione come quella di cui abbiamo esposto il piano sarebbe unica al mondo e con la sua centralità permetterebbe un progredire degli studi molto più rapido di quanto non sia concesso a ricercatori isolati.

Se poi si riflette alla particolare struttura geografica dell'Italia, alla estensione delle ricerche alle isole, all'Africa settentrionale, all'Etiopia, è facile vedere come ci siano offerte condizioni del tutto eccezionali perchè una organizzazione di questo tipo possa condurre a risultati assai importanti. E se al medesimo compito coopereranno analoghe organizzazioni che sembra stiano per sorgere in Germania e nelle nazioni scandinave, sarà realizzata la meravigliosa possibilità di studiare genetica di popolazioni e sue conseguenze ai fini evolutivi sopra un territorio che va dal Capo Nord all'Equatore.

Le zone indicate sulla carta d'Italia della fig. 9 indicano molto sommariamente quale potrebbe essere il numero di stazioni biologiche da costituire in un primo tempo; le aree attribuite alle singole stazioni sono naturalmente schematizzate; le sfere d'azione di ogni stazione verranno stabilite in base ai dati forniti da specialisti per le singole regioni.

## BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON E., 1936: *The species problem in Iris*. (« Ann. Missouri Bot. Gard. », v. 23).
- BALKASCINA E. e ROMASCIOFF D., 1935: *Genetische Struktur der Populationen von Drosophila phalerata, transversa und vibrissina*. (« Biol. Zurn. », v. 4).
- BAUR E., 1925: *Die Bedeutung von Mutationen für das Evolutionsproblem*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 37).
- 1932: *Artengrenzung und Artbildung in der Gattung Antirrhinum*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 63).
- CETWERIKOFF S. S., 1915: *Life-waves*. (« Dnevn. Zool. Otd. Moscow. », v. 3).
- 1926: *On some features of the evolutionary process from the viewpoint of modern genetics*. (« Zurn. Exper. Biol. », v. 2).
- 1928: *Ueber die genetische Beschaffenheit wilder Populationen*. (« Verh. 5. Kongr. Vererb. », Bd. 2).
- CRAMPTON H. E., 1916 e 1932: *Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus Partula I and II*. (« Carn. Inst. Wash. », Publ. N. 228 e 410).
- DOBZHANSKY T., 1927: *Studies on the manifold effects of certain genes in Drosophila melanogaster*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 43).
- 1933: *On the sterility of the interracial hybrids in Drosophila pseudoobscura*. (« Proc. Nat. Acad. Sci. » (U.S.A.), v. 19).
- 1933: *Geographical variation in lady-beetles*. (« Amer. Nat. », v. 67).
- 1934: *Survey of the phenomena of the reconstruction of the chromosomal apparatus*. (« Bull. Appl. Bot. etc. », ser. II, N. 6).
- 1935: *Drosophila miranda, a new species*. (« Genetics », v. 21).
- 1935: *Fecundity in Drosophila pseudoobscura at different temperatures*. (« J. Exper. Zool. », v. 71).
- 1935: *A critique of the species concept in biology*. (« Philos of Science », v. 2).

- 1937: *Genetic nature of species differences*. (« Amer. Nat. », v. 71).
- 1937: *Further data on Drosophila miranda and its hybrids with Drosophila pseudoobscura*. (« J. of Genetics », v. 34).
- 1937: *Genetics and the origin of species*. (« Colum. Univers. Press. », New York).
- DOBZHANSKY T. e BOCHE R. D., 1934: *Intersterile races of Drosophila pseudoobscura* (« Biol. Zentralb. », Bd. 54).
- DOBZHANSKY T. e TAN C. C., 1936: *Studies on hybrid sterility. III*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 72).
- DUBININ N. P., 1931: *Genetico-automatical processes and their bearing on the mechanism of organic evolution*. (« Zurn. Eksp. Biol. », v. 7).
- 1936: *Experimental alteration of the number of chromosome pairs in Drosophila melanogaster*. (« Biol. Zurn. », v. 5).
- DUBININ N. P. e ROMASCIOFF D., 1932: *Die genetische Struktur der Art und ihre Evolution*. (« Biol. Zurn. », v. 1).
- DUBININ N. P. e collaboratori, 1934: *Experimental study of the ecogenotypes of Drosophila melanogaster. I e II*. (« Biol. Zurn. », v. 3).
- DUBININ N. P. e collaboratori, 1937: *Intraspecific chromosome variability*. (« Biol. Zurn. », v. 6).
- FISHER R. A., 1930: *The genetical theory of natural selection*. (« Clarendon Press. », Oxford).
- 1931: *The evolution of dominance*. (« Biol. Rev. », v. 6).
- 1932: *The evolutionary modification of genetic phenomena*. (« Proc. 6. Int. Congr. Genet. », v. 1).
- 1936: *The measurement of selective intensity*. (« Proc. Roy. Soc. London », ser. B, v. 121).
- FORD E. B., 1930: *The theory of dominance*. (« Amer. Natur. », v. 64).
- GAUSE G. F., 1934: *The struggle for existence*. (William & Wilkins, Baltimore).
- GERSHENSON S., 1934: *Mutant genes in a wild population of Drosophila obscura*. (« Amer. Nat. », v. 68).
- GOEDSCHMIDT R., 1929-1933: *Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II-VII*. (« Roux Arch. Entw. », Bd. 116, 126, 130).
- GORDON C., 1936: *The frequency of heterozygosis in free-living populations of Drosophila subobscura*. (« J. of Genet. », v. 33).
- GREGOR F. e SANSOME E., 1927: *Experiments on the genetics of wild populations*. (« J. of Genet. », v. 17).
- HALE CARPENTER D., 1936: *The facts of mimicry still require selection for their explanation*. (« Proc. Roy. Soc. London », ser. B, v. 121).
- HALDANE J. B. S., 1924-1932: *A mathematical theory of natural and artificial selection*. (« Proc. Cambridge Phil. Soc. », v. 23, 26, 27, 28).
- 1932: *The causes of evolution*. (Harper, London).
- 1932: *Can evolution be explained in terms of known genetic facts?* (« Proc. 6. Int. Congr. Genet. », v. 1).
- 1936: *Primary and secondary effects of natural selection*. (« Proc. Roy. Soc. London », ser. B, v. 121).
- HARDY G. H., 1908: *Mendelian proportions in a mixed population*. (« Science », v. 28).
- HARLAND S. C., 1936: *The genetical conception of the species*. (« Biol. Rev. », v. 11).
- HEINCKE F., 1898: *Naturgeschichte des Herings*. (« Abh. d. Seefisch. », Bd. 2-3).
- JENKIN I. J., 1936: *Natural selection in relation to the grasses*. (« Proc. Roy. Soc. London », ser. B, v. 121).
- KOLTZOFF N. K., 1933: *The problem of progressive evolution*. (« Biol. Zurn. », v. 2).
- KOZHEVNIKOV B. TH., 1936: *Experimentally produced caryotypical isolation*. (« Biol. Zurn. », v. 5).
- LUSH J. L., 1937: *Animal breeding plans*. (« Coll. Press, Ames, Iowa »).
- MACKENSEN O., 1935: *Locating genes on salivary chromosomes*. (« J. of Hered. », 26, 163-174).

- MORGAN T. H., 1932: *The scientific basis of evolution*. (New-York).
- MULLER H. J., 1923: *Mutation*. («Eugen., Genet., Famil.», v. 1).
- 1925: *Why polypoidy is rarer in animal than in plants*. («Amer. Natur.», v. 59).
- 1929: *The methods of evolution*. («Sci. Monthly.», v. 29).
- 1936: *On the variability of mixed races*. («Amer. Natur.», v. 70).
- NIKORO Z., GUSSEV S., PAVLOV E. e GRIASNOV I., 1935: *The regularities of sex isolation in some stocks of Drosophila melanogaster*. («Biol. Zurn.», v. 4).
- PAINTER T. S., 1934: *Salivary chromosomes and the attack on the gene*. («J. of Hered.», 25).
- PETROV S. G., 1936: *The population of fowl near Shabalino*. («Biol. Zurn.», v. 5).
- PHILIPTSCHENKO J. A., 1924: *Ueber Spaltungsprozesse innerhalb einer Population bei Panmixie*. («Z. ind. Abst. Vererb.», Bd. 35).
- REINIG W. P., 1935: *Ueber die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen*. («Sitzber. Ges. Naturf. Freund.», Berlin).
- 1937: *Die Holarktis*. (Fischer, Jena).
- 1937: *Melanismus, Albinismus, Rufinismus*. (Thiene, Leipzig).
- 1938: *Elimination und Selektion*. (Fischer, Jena).
- ROMASCIOFF D. D., 1931: *On the conditions of equilibrium in populations*. («Zurn. Exper. Biol.», v. 7).
- ROZANOVA M. A., 1930: *Modern methods of plant systematics*. («Bull. Appl. Bot. etc.», Suppl. 41).
- SEREBROVSKY A. S., 1927: *Genetic Analysis of the population of domestic fowt of the Daghestan mountaineers*. («Zurn. Exper. Biol.», v. 3).
- 1928: *Genogeography and the gene-staff of the domestic animals in Russia* («Naucn. Slovo», Nr. 9).
- 1929: *Problems and methods of gene-geography*. («Trady, Sjezda, Genetiki, i Selekai, Leningrad», v. 2).
- SHULL A. F., 1936: *Evolution*. (Mc Graw Hill, New York).
- SPELT G., 1931: *Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von Drosophila melanogaster*. («Z. ind. Abst. Vererb.», Bd. 60).
- STUBBE H., 1934: *Einige Kleinmutationen von Antirrhinum majus*. («Der Zuchter», Bd. 6).
- 1938: *Genmutationen*. («Handb. Vererb.», Borntäger, Berlin).
- STURTEVANT A. H., 1918: *An analysis of the effects of selection*. («Carn. Inst. Wash.», Pubbl. n. 264).
- 1929: *The genetics of Drosophila simulans*. («Carn. Inst. Wash.», Pubbl. n. 399).
- STURTEVANT A. H. e DOBZHANSKY T., 1936: *Inversions in the third chromosome of the wild races of Drosophila pseudoobscura and their use in the study of the history of the species*. («Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.)», v. 22).
- STURTEVANT A. H. e TAN C. C., 1937: *The comparative genetics of Drosophila pseudoobscura and Drosophila melanogaster*. («J. of Genet.», v. 34).
- SUKACEW W., 1928: *Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Das ein zwischen Biotypen derselben Art*. («Z. ind. Abst. Vererb.», Bd. 47).
- SUMNER F. B., 1932: *Genetic distributional and evolutionary studies of the subspecies of Peromyscus*. («Bibliogr. Genet.», v. 9).
- SVESNIKOVA I. N., 1936: *Translocations in hybrids as an indication of caryotype evolution*. («Biol. Zurn.», v. 5).
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY H. A. e N. W., 1927: *Genetische Analyse einer freilebenden Drosophila melanogaster-Population*. («Roux' Arch. Entwmech.», Bd. 109).
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY N. W., 1932: *Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch-getreunten Populationen von Drosophila melanogaster*. («Biol. Zentr.», Bd. 52).
- 1932: *The genogeographical work with Epilachna chryosomelina*. («Proc. 6, Int. Congr. Genet.», v. 2).

- 1923: *Ueber die relative Vitalität von Drosophila melanogaster und Drosophila funebris*. (« Arch. Naturgesch. », N. F., Bd. 2).
- 1934: *Ueber den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps*. (« Nachr. ges. Wiss. », Göttingen, Biologie, N. F. Bd. I, n. 2-6).
- 1934: *Ueber die Vitalität einiger Genmutation und ihrer Combinationen bei Drosophila funebris und ihre Abhängigkeit von genotypischen und von ausseren Milieu*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 66).
- 1935: *Ueber geographischen Temperaturrassen bei Drosophila funebris*. (« Arch. Naturgesch. », N. F., Bd. 4).
- 1935: *Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila*. (« Nachr. ges. Wiss. », Göttingen, Biologie, N. F. Bd. I, n. 11).
- 1936: *Some genetic experiments on relative viability*. (« Proc. Roy. Soc. London », ser. B., v. 121).
- 1935: *Experimentelle Untersuchungen der erblichen Belastung von Populationen*. (« Der Erbarzt. », Bd. 2).
- 1938: *Mutabilità sperimentale in Genetica*. (Hoepli, Milano) (in corso di stampa).
- TURESSON G., 1923: *Zur Natur und Begrenzung der Artcinheiten*. (« Hereditas », v. 12).
- VAVILOV N. J., 1927: *Essais géographiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en Russie*. (Rapp. Inst. d'Agricult. de Rome).
- 1927: *Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants*. (« Bull. Appl. Bot. etc. », v. 17).
- 1928: *Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen*. (« Verh. 5. Intern. Kongr. Vererb. », Bd. 1).
- 1929: *The problem of the origin of cultivated plants and domestic animals, as conceived at the present time*. (« Trudy Vses. Sjezda Genetiki », Leningrad, 1929).
- VOLTERRA V., 1931: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. (Paris).
- WRIGHT S., 1921: *Systems of matings*. (« Genetics », v. 6).
- 1931: *Evolution in Mendelian population*. (« Genetics », v. 16).
- 1932: *The rôles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution*. (« Proc. 6. Intern. Congr. Genet. », v. I).
- 1935: *Evolution in populations in approximate equilibrium*. (« J. of Genet. », v. 30).
- ZARAPKIN S. N., 1937: *Phänoanalyse von einige Populationen der Epilachna chryso-melina*. (« Z. ind. Abst. Vererb. », Bd. 73).
- ZIMMERMANN K., 1937: *Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse*. (« Arch. Naturgesch. », N. F., Bd. 4).