

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI  
**RENDICONTI**

---

GIANMARCO CORNEO

**DNA satelliti ed evoluzione**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 57 (1974), n.5, p. 458–466.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1974\\_8\\_57\\_5\\_458\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1974_8_57_5_458_0)>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

---

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma  
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)*

*SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

**Biologia molecolare.** — DNA *satelliti ed evoluzione* (\*). Nota di GIANMARCO CORNEO, presentata (\*\*) dal Socio S. RANZI.

SUMMARY. — Satellite DNAs are large fractions of the eukaryote genome, made up of short nucleotide sequences very highly repeated in a more or less identical manner. They are located in the constitutive heterochromatin mainly in the pericentromeric regions of the chromosomes, and are species specific. Related species might have similar satellite DNAs.

Their main function appears to be the pairing of homologous chromosomes in meiosis. This function is probably related to the repetitiveness more than to the nucleotide sequence of satellite DNAs. Genetic mutations might be not strictly selected by natural selection along satellite DNAs which on the basis of the simplicity of their sequence are genetically inert, do not code for any protein and are not even transcribed *in vivo*.

Satellite DNAs can therefore accumulate mutations which are then multiplied many times by saltatory replication or other mechanisms. This could explain the great differences in base composition of satellite sequences in species even strictly related phenotypically. Here it is proposed that satellite DNAs function as sterility barriers between diverging incipient species.

Since many other mechanisms of reproductive isolation (mainly behavioral, ethological, mechanical and environmental) have been developed, species may diverge into two different species without sterility barriers. In these cases satellite DNAs might be still very similar in closely related species.

Satellite DNAs functioning as sterility barriers might therefore be a relatively old mechanism of reproductive isolation. As such they seem not to be adaptive, and to be a means of speciation independent of phylogenetic evolution. They might have appeared in evolution with sexual reproduction, to which their appearance might be related in an unknown manner perhaps through subsequent unequal crossing-over, a mechanism of multiplication which might be an alternative to saltatory replication.

#### 1. CARATTERIZZAZIONE DEI DNA SATELLITI IN SPECIE DIVERSE

La presenza di sequenze nucleotidiche altamente ripetute è una caratteristica del DNA degli eucarioti [1]. Queste sequenze ripetute appaiono spesso come bande satelliti quando il DNA venga centrifugato in gradienti di densità di CsCl o di Cs<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> all'equilibrio [2-8]. I DNA satelliti in genere differiscono in composizione in basi e quindi in sequenza di basi in ogni specie, anche quelle più vicine filogeneticamente, mentre nell'ambito di ciascuna specie l'aspetto dei DNA satelliti, almeno per quanto riguarda l'analisi in CsCl e in Cs<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, appare identico in ogni individuo, anche di razze diverse, e in ogni tessuto di ciascun individuo. Appare quindi di poter presumere che i DNA satelliti in generale siano specifici di ogni singola specie.

(\*) Lavoro eseguito presso il Centro di Studi di Patologia molecolare applicata alla Clinica, Direttore prof. Luigi Villa, con l'apporto finanziario del Consiglio Nazionale delle Ricerche (Contributo n. CT 73.00531.04).

(\*\*) Nella seduta del 14 novembre 1974.

Altri due fatti fondamentali devono essere considerati. I DNA satelliti hanno una sequenza nucleotidica estremamente semplice: l'unità nucleotidica ripetitiva non è più lunga di alcune centinaia di basi secondo studi sulla cinetica di rinaturazione del DNA [1], e secondo analisi diretta della sequenza nucleotidica dei DNA satelliti l'unità ripetitiva originaria appare essere ancora più semplice [9].

Questo ed il fatto che i DNA satelliti sembrano non essere trascritti *in vivo* [10] esclude che essi contengano dei geni e possano fungere da codice per la sintesi di proteine. La grande diversità di sequenza nucleotidica riscontrata nei DNA satelliti di specie diverse fa supporre che la sequenza nucleotidica di per sé abbia scarsa importanza per la funzione che i DNA satelliti prevalentemente svolgono: appare più verosimile che la loro funzione sia legata alla loro ripetitività e semplicità di sequenza nucleotidica.

Esistono alcune sequenze nucleotidiche ripetitive, costituite da geni ripetuti quali i geni degli RNA ribosomale, 5 s, transfer e degli istoni. Queste sono tuttavia eccezioni: i DNA satelliti nucleari in genere cui qui si fa riferimento, non contengono geni. Essi inoltre sono localizzati, nei cromosomi, nella eterocromatina costitutiva prevalentemente pericentromerica: ciò è stato dimostrato mediante ibridazione *in situ* dei DNA satelliti sui cromosomi [11-13].

I DNA satelliti sono in genere diversi anche in specie filogeneticamente vicine. Il criterio con cui ciò può essere valutato è la composizione in basi determinata in relazione alla densità in CsCl. Esistono tuttavia specie correlate aventi DNA satelliti simili in densità in CsCl [14-15]: ciò potrebbe essere dovuto al fatto che tali satelliti siano comparsi durante l'evoluzione prima della separazione di tali specie. La apparente stabilità dei DNA satelliti in alcune specie vicine potrebbe anche dipendere dal tempo in cui si è verificata la divergenza fra due specie. Se tale tempo è relativamente breve, è ovvio che i DNA satelliti possano essere poco diversi per la lentezza ed occasionalità del ritmo mutazionale.

## 2. FUNZIONE DI APPAIAMENTO DEI CROMOSOMI OMOLOGHI NELLA MEIOSI ED EVOLUZIONE DEI DNA SATELLITI

Per quanto riguarda la funzione dei DNA satelliti è stato proposto che essi conferiscano un diretto vantaggio selettivo ai cromosomi che li portano, in quanto questi cromosomi avrebbero una migliore sopravvivenza ai processi meccanici della meiosi [16]. I DNA satelliti avrebbero pertanto la funzione di favorire l'appaiamento dei cromosomi omologhi durante la meiosi. Come questo avvenga non è noto con esattezza. Tuttavia è presumibile che in tale funzione meccanica nella meiosi la struttura di una sequenza nucleotidica abbia maggiore importanza del tipo di sequenza ed i DNA satelliti per la loro peculiare sequenza nucleotidica hanno verosimilmente una specifica conformazione molecolare.

È verosimile che nello svolgere la funzione di determinare o favorire l'appaiamento dei cromosomi omologhi nella meiosi, il tipo di sequenza nucleotidica dei DNA satelliti abbia scarsa importanza e che pertanto quest'ultima non sia sottoposta ad uno stretto controllo da parte della selezione naturale. Questa ipotesi è sostenuta dal fatto che DNA satelliti anche molto diversi fra loro svolgono verosimilmente la stessa funzione in specie diverse.

Il problema della diversità dei DNA satelliti fra specie e specie si ricollega al discorso sulle origini dei DNA satelliti. Le sequenze nucleotidiche dei DNA satelliti, inerti geneticamente, non sarebbero sottoposte ad uno stretto controllo selettivo da parte della selezione naturale e le mutazioni accumulate in alcune di tali sequenze potrebbero poi essere moltiplicate numerose volte per replicazione saltatoria o per altri meccanismi sconosciuti di moltiplicazione nella genesi di un nuovo DNA satellite. Ciò potrebbe di per sé spiegare l'insorgere di ampie divergenze nelle sequenze satelliti fra specie diverse.

Inoltre che le sequenze satelliti accumulino un numero di mutazioni apparentemente molto elevato è dimostrato dal fatto che i DNA satelliti, benché rinaturino molto rapidamente per la loro elevata ripetitività, riformano, dopo denaturazione, delle catene a doppia elica molto imperfette, come si può facilmente rilevare dalle loro curve di fusione dopo rinaturazione [17-18].

Un'altra considerazione a favore di tale ipotesi è che la selezione naturale agisce sul fenotipo, che non è influenzato dalle sequenze inerti geneticamente. È difficile intuire quale vantaggio o svantaggio selettivo potrebbe avere nei riguardi dell'ambiente un DNA satellite piuttosto che un altro, dato che la adattabilità genetica su cui la selezione naturale dovuta all'ambiente agisce, si esplica attraverso funzioni geniche diverse. Infatti i DNA satelliti non sembrano avere una funzione genica.

Pertanto l'elevata capacità di accumulare mutazioni, propria dei DNA satelliti, la grande differenza nelle sequenze satelliti riscontrata anche in specie filogeneticamente molto vicine, e la posizione preferibilmente pericentromerica dei DNA satelliti, stanno a favore dell'ipotesi che essi svolgano un ruolo nell'impedire l'accoppiamento dei cromosomi omologhi nella meiosi di ibridi ottenuti da specie diverse. Questo fa sì che la specificità di specie diverse sia mantenuta perché gli ibridi eventualmente formati sono sterili e costituisce un meccanismo evolutivo di carattere genetico e non ambientale di estrema importanza.

L'insorgenza di nuove specie è dovuta alla separazione geografica fra due gruppi di una popolazione, che porta alla formazione di due popolazioni diverse monomorfe. Su tali due gruppi potrebbero agire simultaneamente due tendenze evolutive diverse: l'una basata sulla selezione naturale che si esplica sul genotipo avente una maggiore adattabilità genetica all'ambiente; l'altra basata sulla evoluzione genetica dei DNA inerti geneticamente, come i DNA satelliti.

La comparsa di nuovi DNA satelliti, o l'evoluzione dei DNA satelliti verso altre sequenze ripetitive diverse, potrebbero costituire un netto punto di passaggio di carattere saltatorio fra specie e specie, al di fuori e al di sopra della selezione naturale.

### 3. BARRIERA DI STERILITÀ NEGLI IBRIDI

La comparsa dei DNA satelliti nella evoluzione sembra essere legata alla riproduzione sessuata negli eucarioti. È pertanto logico pensare che anche la loro funzione sia legata alla riproduzione sessuata: essa potrebbe consistere nel costituire la barriera di sterilità negli ibridi fra specie diverse anche fra loro strettamente correlate. Gli ibridi ottenuti sono sterili perché non si ha l'accoppiamento dei cromosomi omologhi nella meiosi.

I DNA satelliti pertanto permetterebbero e controllerebbero la riproduzione sessuata fra individui della stessa specie, e la impedirebbero fra individui di specie diverse. Essi permetterebbero quindi la persistenza di un elevato ritmo evolutivo negli eucarioti, condizionato dalla ricombinazione genetica che è la diretta conseguenza della riproduzione sessuata. Il meccanismo attraverso cui essi svolgono questa funzione sarebbe la barriera di sterilità che essi stabiliscono fra due diverse specie incipienti e che impedisce il rimescolamento di due nuovi genotipi distinti.

L'evoluzione dei DNA satelliti potrebbe svolgersi nel tempo con un ritmo relativamente indipendente dalla selezione naturale. Le caratteristiche fenotipiche, essendo invece legate alla selezione naturale, evolvono nel tempo con un ritmo estremamente variabile a seconda delle mutevoli circostanze ambientali. Una selezione normalizzante ridurrà al minimo differenze genetiche tendenti a modificare il fenotipo; al contrario una selezione diversificante determinerà la rapida comparsa nel tempo di ampie differenze fenotipiche.

Forse per l'insorgere di cospicue differenze fenotipiche bastano poche differenze genetiche, preservate però dalla selezione naturale; mentre per quanto riguarda i satelliti potrebbero insorgere differenze di sequenza fra individui diversi di una stessa specie non sottoposte ad uno stretto controllo da parte della selezione naturale, e differenze cospicue insorgerebbero fra specie diverse.

Le ipotesi evolucionistiche che tentarono in passato di fare una netta distinzione fra evoluzione filogenetica e speciazione sono state superate ed abbandonate dalla teoria neosintetica della scuola neo-darwiniana, secondo la quale la speciazione è dovuta ad una rivoluzione genetica che porterebbe ad una totale ricostituzione del genotipo [19-21]. Tuttavia quali siano i meccanismi e le modalità mediante le quali tale rivoluzione genetica avvenga, e quali siano i suoi rapporti con l'evoluzione filogenetica non appare del tutto chiaro.

Il punto cruciale della speciazione è la comparsa di meccanismi di isolamento riproduttivo fra due popolazioni appartenenti inizialmente alla stessa specie. La speciazione è quindi dovuta principalmente ad un particolare settore della evoluzione, quello concernente i meccanismi di isolamento riproduttivo.

La domanda quindi che ci si deve porre è se l'evoluzione dei meccanismi di isolamento riproduttivo segue le regole della filogenesi o no; e poiché la filogenesi è adattiva bisogna chiederci se i meccanismi di isolamento riprodut-

tivo siano adattivi, cioè siano sottoposti alle leggi della selezione naturale o non lo siano.

I meccanismi di isolamento riproduttivo si possono suddividere in meccanismi che esplicano la loro azione prima dell'accoppiamento (isolamento di ambiente e stagionale, isolamento etologico, isolamento meccanico) e dopo l'accoppiamento (mortalità dei gameti, mortalità degli zigoti, ridotta sopravvivenza degli ibridi, parziale o completa sterilità degli ibridi).

I meccanismi di isolamento riproduttivo pre-accoppiamento sono adattivi, e sono controllati dalla selezione naturale; essi costituiscono in pratica la parte di gran lunga preminente nel determinare l'effettivo isolamento delle specie, specialmente negli animali. I meccanismi post-accoppiamento, di cui la barriera di sterilità costituisce l'ultimo ad intervenire in ordine di tempo quando tutti gli altri siano stati superati, determinano, al contrario dei precedenti, uno spreco di gameti: essi non sono sottoposti alla selezione naturale, e si riscontrano più frequentemente nelle piante, in cui essendo l'ibridazione dovuta al caso i meccanismi pre-accoppiamento hanno molto minor rilievo.

Pertanto la maggior parte dei meccanismi di isolamento riproduttivo è adattiva, e segue l'evoluzione filogenetica. Tuttavia la barriera di sterilità, che secondo quanto riportato sopra potrebbe essere costituita dai DNA satelliti, è sotto certi aspetti non adattiva e non sottoposta alla selezione naturale. Non necessariamente la barriera di sterilità è costituita solamente dai DNA satelliti: essa potrebbe essere costituita anche da cospicue differenze, di grossa entità fra le due specie diverse, in altre parti del genoma e quindi in altre parti dei cromosomi; ma è ben difficile che nel genoma esistano fra specie filogeneticamente molto vicine, appena divergenti, delle sequenze nucleotidiche così grossolanamente diverse e di entità così cospicua come sono i DNA satelliti.

Anche se tali sequenze esistessero, e ciò non appare né dallo studio chimico-fisico del DNA, né dagli studi di ibridazione molecolare fra DNA di specie filogeneticamente vicine, esse dovrebbero svolgere una funzione minima rispetto a quella dei DNA satelliti nei processi meccanici della meiosi.

Non tutti i DNA ripetitivi debbono necessariamente avere questa funzione. Essa appare però, per quanto sopra esposto, poter essere la principale funzione dei DNA satelliti.

È importante sottolineare che, anche in base agli studi paleontologici, una rapida evoluzione filogenetica è un fenomeno diverso, rispetto ad una rapida speciazione. L'interpretazione di tale fatto potrebbe essere che l'evoluzione filogenetica sia adattiva, sia cioè guidata dalle modificazioni ambientali e pertanto dalla selezione naturale, mentre la speciazione non sia, almeno in parte, adattiva [20]. Il fatto che una rapida speciazione, come si riscontra nella cosiddetta radiazione adattiva, sia spesso accompagnata da un rapido evolvere filogenetico delle varie linee divergenti, può dipendere sia dal fatto che la speciazione è condizionata dalla separazione geografica come l'evoluzione filogenetica, quest'ultima attraverso differenze ecologiche, sia dall'isolamento riproduttivo, instauratosi per la separazione delle popolazioni preesistenti in specie distinte, e favorente una evoluzione filogenetica divergente.

Se i DNA satelliti costituiscono la barriera di sterilità negli eucarioti, per la ampia diversità della loro sequenza, ciò potrebbe spiegare alcune situazioni riscontrate in natura. Ad esempio, la presenza di varietà ampiamente diverse nell'ambito di una stessa specie potrebbe spiegarsi con lo stabilirsi di caratteristiche fenotipiche molto diverse per una elevata pressione selettiva su due popolazioni diverse di quella specie, mentre barriere di sterilità non si sarebbero ancora formate perché l'evoluzione dei DNA satelliti è relativamente indipendente dalla selezione naturale. Al contrario le cosiddette specie gemelle sarebbero casi in cui una forte pressione selettiva unificante ridurrebbe le differenze fenotipiche fra due specie, mentre la comparsa di sequenze satelliti diverse indipendenti dalla selezione naturale potrebbe stabilire quelle barriere di sterilità che possono costituire il primo passo nella separazione delle specie. Ciò non significa assolutamente che la barriera di sterilità sia il meccanismo di isolamento riproduttivo principale. Le forze di adattamento e la selezione naturale hanno nella storia della evoluzione valorizzato enormemente gli altri meccanismi di isolamento, particolarmente quelli pre-accoppiamento sopra elencati; e la barriera di sterilità, particolarmente negli animali, è un meccanismo residuo quale ultima barriera, ma che in effetti è scarsamente operativo.

Sarebbe quindi un fatto del tutto normale riscontrare delle specie, tali a tutti gli effetti, in cui si sono stabiliti efficaci meccanismi di isolamento riproduttivo pre-accoppiamento, senza che ancora si siano stabilite efficaci barriere di sterilità, e che quindi non presentino ancora dei DNA satelliti nettamente distinti.

Ciò fa pensare pertanto che i DNA satelliti possano avere un ruolo di scarso rilievo, per lo meno attualmente, nella speciazione particolarmente degli animali, mentre nelle piante, in cui è noto che i meccanismi di isolamento post-accoppiamento sono ancora importanti nel mantenere la separazione delle specie, essi conserverebbero ancora la loro importanza come meccanismo di isolamento riproduttivo.

#### 4. ORIGINE E SIGNIFICATO EVOLUTIVO DEI DNA SATELLITI

La principale ipotesi sull'origine dei DNA satelliti è che essi si formino per replicazione saltatoria di un breve segmento del genoma [1].

Una seconda possibilità è che i DNA satelliti abbiano origine per successivi « crossing over » ineguali nelle specie sessuate [21]. Ogni teoria sulla origine dei DNA satelliti deve innanzitutto spiegare la grande diversità fra specie e specie nelle sequenze satelliti.

I DNA satelliti in due specie correlate potrebbero differire molto se uno dei due satelliti deriva da una unità ripetitiva dell'altro satellite in cui è avvenuta una mutazione. Tale unità ripetitiva si replica poi numerosissime volte ad esempio per replicazione saltatoria, dando luogo ad un satellite con caratteristiche fisico-chimiche molto diverse da quelle del primo satellite.

Tuttavia nel momento in cui è avvenuta la mutazione nella unità ripetitiva che poi andrà incontro a replicazione saltatoria, non era prevedibile che successivamente si sarebbe riscontrata tale replicazione saltatoria, e pertanto è verosimile che quella singola mutazione non abbia portato ad alcuna importante modificazione nella funzione di quella sequenza satellite in cui essa è avvenuta. Appare quindi probabile che una mutazione a livello dei DNA satelliti non sia sottoposta ad una forte pressione selettiva da parte della selezione naturale perché non influisce, entro limiti piuttosto ampi, sulla adattabilità dell'individuo.

In tal senso si può ritenere che le sequenze satelliti accumulino mutazioni in grado maggiore che le sequenze nucleotidiche del genoma aventi funzione genica.

Tuttavia l'evento principale nella genesi di nuovi satelliti appare essere il meccanismo che dà luogo alla moltiplicazione di una breve sequenza unitaria. Come tale moltiplicazione avvenga, sia essa una replicazione saltatoria o no, non è noto. Appare poco verosimile che essa si verifichi in un singolo individuo. È più probabile che essa avvenga in una popolazione ristretta, riproduttivamente isolata, per separazione geografica od ambientale. La moltiplicazione di una sequenza satellite potrebbe anche essere prodotta da successivi « crossing over » ineguali [21], ed una volta avvenuta la moltiplicazione, la nuova sequenza satellite formatasi potrebbe diffondersi a tutta la popolazione.

Questa ipotesi implicherebbe anche un notevole polimorfismo delle sequenze satelliti negli individui della stessa popolazione.

Ammettendo che la funzione di accoppiamento dei cromosomi omologhi nella meiosi svolta dai DNA satelliti sia una funzione meccanica attribuibile alla ripetitività di sequenza e probabilmente alla struttura dei DNA satelliti, più che al tipo di sequenza nucleotidica, la variabilità di quest'ultima sarebbe tollerabile entro limiti relativamente ampi. Questo potrebbe permettere un certo grado di polimorfismo delle sequenze satelliti in individui di una stessa specie. Solo in casi estremi vi potrebbero essere variazioni così ampie da determinare anomalie patologiche della meiosi e conseguente sterilità. Questo potrebbe essere un mezzo per eliminare variazioni troppo ampie dalla media in una singola popolazione, e potrebbe spiegare la relativa stabilità dei DNA satelliti in una singola specie.

Invece, in popolazioni isolate riproduttivamente, diverse sequenze satelliti si potrebbero formare conducendo all'instaurarsi di barriere di sterilità fra le due nuove specie incipienti.

È evidente che i DNA satelliti hanno importanza esclusivamente nella riproduzione sessuata: perciò dovrebbero essere particolarmente importanti negli animali che vanno però già sviluppando meccanismi di isolamento riproduttivo di carattere diverso anatomico, etologico ed ecologico, che sono sottoposti alle leggi della selezione naturale. Sotto questo punto di vista anche la speciazione sembra ora essere, almeno negli organismi superiori più evoluti, regolata da meccanismi diversi dalla barriera di sterilità, e dipendenti dalla selezione naturale, mentre la barriera di sterilità ed i DNA satelliti sono da

essa indipendenti. Questa potrebbe essere una tendenza generale dell'evoluzione, che anch'essa evolve e si adatta sviluppando nuovi meccanismi e modalità. Tuttavia la barriera di sterilità conserva ancora in molti casi la sua funzione essenziale e potrebbe ancora essere talvolta il « primum movens » nello sviluppo di nuove specie. In ogni caso essa sembra essere stata nel tempo il primo meccanismo di isolamento riproduttivo, comparso forse con la stessa riproduzione sessuata. Essa costituisce infatti il meccanismo che garantisce alla ricombinazione genetica, scopo della riproduzione sessuata, la sua principale funzione, cioè quella di aumentare la variabilità genetica aprendo nuove vie e moltiplicando enormemente la potenzialità evolutiva.

In conclusione, i DNA satelliti nella storia della evoluzione sembrano essere comparsi con i primi organismi con riproduzione sessuata, e con la comparsa dei cromosomi quale mezzo di divisione del genoma divenuto ormai troppo complesso per dividersi in un unico cromosoma quale quello batterico, nella mitosi. Essi potrebbero essere stati il primo meccanismo di isolamento riproduttivo nella storia della evoluzione. A questo se ne sarebbero sovrapposti altri più efficienti e di minor costo in termini di spreco di gameti. Per questo motivo, particolarmente nelle specie animali, i DNA satelliti costituirebbero un residuo di meccanismi evolutivi in parte superati.

Per quanto riguarda l'evoluzione dei DNA satelliti, essi potrebbero andare persi nel tempo per successive mutazioni e diffusione attraverso il genoma, dove potrebbero assumere, avendo perso la loro elevata ripetitività, nuove e differenti funzioni.

Come recentemente la tecnica dell'ibridazione *in situ* dei DNA satelliti ha aperto nuove prospettive di ricerca alla citogenetica, così lo studio dei DNA satelliti in specie gemelle, in specie che possono formare ibridi fra loro e in ogni caso dubbio dal punto di vista tassonomico, potrebbe aprire nuove prospettive agli studiosi di tutte le branche della scienza interessate alla evoluzione.

## 5. BIOLOGIA MOLECOLARE ED EVOLUZIONE

Lo studio della evoluzione dei DNA satelliti contribuisce a considerare l'evoluzione sotto un nuovo punto di vista prettamente molecolare mediante uno sguardo diretto sul DNA di ciascuna specie.

La biologia molecolare sta aprendo nuove prospettive in campo evolutivo, fornendo nuovi mezzi e nuove vie oltre a quelli già cospicui messi a disposizione dalla paleontologia, dalla sistematica, dalla tassonomia e dalla genetica delle popolazioni.

Dapprima lo studio delle proteine e delle loro sequenze di aminoacidi ha permesso di dimostrare differenze fra specie e specie in proteine ed enzimi svolgenti la stessa funzione, ma ha anche dimostrato differenze notevoli fra popolazioni di una stessa specie ed anche fra individui diversi di una stessa specie. Il passo ulteriore è stato lo studio delle sequenze nucleotidiche del DNA ed il confronto fra DNA di specie diverse mediante esperimenti di ibri-

dazione molecolare. In particolare questi ultimi hanno dimostrato un grado sorprendentemente elevato di ibridazione fra i DNA totali di specie filogeneticamente vicine. Ad esempio il DNA dello scimpanzé ibrida con il DNA umano per il 99 % [23].

L'analisi della sequenza nucleotidica del DNA di ciascuna specie è un primo approccio allo studio diretto della variazione genetica da un punto di vista molecolare. Lo studio delle sequenze nucleotidiche che sono trascritte e tradotte corrisponde in parte allo studio del fenotipo, mentre lo studio delle sequenze non trascritte, geneticamente inerti, come i DNA satelliti, si avvicina di più allo studio del cariotipo che potrebbe esser in qualche modo condizionato dai DNA satelliti.

Tali indagini sul DNA e sulle proteine a livello molecolare in campo evolutivista stanno in effetti conducendo ad una rivalutazione del ruolo delle mutazioni geniche nella evoluzione [24] ed allo sviluppo di una nuova teoria neutralistica dell'evoluzione.

#### BIBLIOGRAFIA

- [1] R. J. BRITTEN e D. E. KOHNE (1968) - « Science », 161, 529.
- [2] S. KIT (1961) - « J. Mol. Biol. », 3, 711.
- [3] G. CORNEO, E. GINELLI e E. POLLI (1967) - « J. Mol. Biol. », 23, 619.
- [4] G. CORNEO, E. GINELLI e E. POLLI (1970) - « J. Mol. Biol. », 48, 319.
- [5] G. CORNEO, E. GINELLI e E. POLLI (1971) - « Biochim. Biophys. Acta », 247, 528.
- [6] Y. COUDRY, F. QUETIER e E. GUILLE (1970) - « Biochim. Biophys. Acta », 217, 259.
- [7] F. E. ARRIGHI, M. MANDEL, J. BERGENDHAL e T. C. HSU (1970) - « Biochem. Genet. », 4, 367.
- [8] J. INGLE, G. G. PEARSON e J. SINCLAIR (1973) - « Nature New Biol. », 242, 193.
- [9] E. M. SOUTHERN (1970) - « Nature », 227, 794.
- [10] M. L. MELLI, E. GINELLI, G. CORNEO e R. DI LERNIA - « J. Mol. Biol. » in pubblicazione.
- [11] M. L. PARDUE e J. G. GALL (1970) - « Science », 168, 1356.
- [12] K. W. JONES (1970) - « Nature », 255, 912.
- [13] K. W. JONES e G. CORNEO (1971) - « Nature New Biol. », 233, 268.
- [14] J. A. MAZRIMAS e F. T. HATCH (1972) - « Nature New Biol. », 240, 102.
- [15] J. G. GALL e D. D. ATHERTON (1974) - « J. Mol. Biol. », 85, 633.
- [16] P. M. B. WALKER (1971) - « Nature », 229, 306.
- [17] G. CORNEO, E. GINELLI e E. POLLI (1970) - « Biochemistry », 9, 1565.
- [18] J. S. ULLMAN e B. J. MCCARTHY (1973) - « Biochim. Biophys. Acta », 294, 416.
- [19] T. DOBZHANSKY (1951) - *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, 3rd ed., New York.
- [20] G. G. SIMPSON (1953) - *Major features of evolution*, Columbia University Press, New York.
- [21] E. MAYR (1963) - *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Cambridge.
- [22] E. M. SOUTHERN - In pubblicazione.
- [23] K. W. JONES, J. PROSSER, G. CORNEO, E. GINELLI e M. BOBROW (1972) - « Symposia Medica Hoechst », 6, 45.
- [24] M. KIMURA e T. OHTA (1974) - « Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.) », 71, 2848.