



Fondazione Internazionale Balzan

Peter e Rosemary Grant

Premio Balzan 2005
per la biologia delle popolazioni

Estratto dal libro
Premi Balzan 2005. Laudationes, discorsi, saggi, Milano, 2006
(edizione aggiornata e ampliata, 2009)



LIBRI SCHEIWILLER

*Questa monografia su Peter e Rosemary Grant
viene ripubblicata in occasione delle celebrazioni
per il bicentenario della nascita di Charles Darwin.*

*I coniugi Grant partecipano al Darwin Day 2009
al Museo Civico di Storia Naturale di Milano,
la sera di venerdì 6 febbraio 2009, alle ore 21,
con una Balzan Distinguished Lecture
su L'evoluzione dei fringuelli di Darwin.*

© 2009, Fondazione Internazionale Balzan, Milano [www.balzan.org]

© 2009, 24 ORE Motta Cultura, Milano [www.mottaeditore.it]

Printed in Italy

SOMMARIO

Premio Balzan 2005 per la biologia delle popolazioni. Motivazioni del Premio e <i>laudatio</i>	5
Discorsi di ringraziamento	8
<i>Biologia delle popolazioni e speciazione</i>	11
Progetto di ricerca	26
Dati biografici e bibliografici	29
Fondazione Internazionale Balzan	33

Premio Balzan 2005 per la biologia delle popolazioni

Motivazioni del Premio e laudatio

Peter e Rosemary Grant si sono distinti per i loro importanti studi grazie ai quali hanno dimostrato l'evoluzione in atto dei fringuelli delle Galapagos. Hanno mostrato come rapidi mutamenti nella dimensione del corpo e del becco in risposta alla mutata disponibilità di cibo siano guidati dalla selezione naturale. Essi hanno inoltre chiarito i meccanismi tramite i quali nascono nuove specie e come la diversità genetica viene mantenuta nelle popolazioni naturali. L'opera dei coniugi Grant ha avuto un'influenza fondamentale sui campi della biologia delle popolazioni, dell'evoluzione e dell'ecologia.

Le 14 specie di fringuelli che vivono nelle isole Galapagos sono state tra i motivi ispiratori fondamentali che hanno condotto Charles Darwin a chiarire il meccanismo, oggi universalmente accettato, del mutamento evolutivo: la selezione naturale. Durante il suo viaggio a bordo della nave inglese HMS Beagle, Darwin visitò l'arcipelago delle Galapagos e dedusse che le specie di fringuelli che aveva osservato avevano affinità con le specie provenienti dal continente sudamericano. Ipotizzò che le diverse specie con becchi diversi erano nate dall'adattamento alle condizioni ecologiche locali sulle varie isole come risultato della selezione naturale. Le prove raccolte su altre specie suggerirono che la separazione geografica di ogni popolazione insulare fosse un requisito importantissimo per la loro divergenza. Questo processo di mutamento evolutivo nella formazione di nuove specie divenne la tesi centrale del libro di Darwin del 1859 *On the Origin of Species (L'origine delle specie)*.

I coniugi Grant hanno portato l'opera di Darwin nel XXI secolo grazie a uno straordinario studio a lungo termine che ha combinato gli strumenti di indagine e le basi teoriche dell'ecologia, del comportamento, della genetica e dell'evoluzione. Le loro scoperte hanno essenzialmente confermato e ampliato l'ipotesi di Darwin, ma l'hanno anche tradotta in un linguaggio contemporaneo, analizzando i meccanismi che ne sono i fondamenti.

Prima di tutto, i Grant hanno mostrato quanto rapida possa essere l'azione della selezione naturale. Essi hanno scoperto che se la disponibilità di cibo per gli uccelli muta di anno in anno, come conseguenza delle variazioni climatiche legate a El Niño, si ha una forte selezione naturale che porta a cambiamenti nella dimensione e nella forma del becco e del corpo. Nelle annate in cui il seme è più duro, gli uccelli con un becco più grande e forte hanno un vantaggio selettivo, mentre nelle altre annate è vero il contrario. Due aspetti notevoli delle loro scoperte sono: a) la quantità consistente di variazioni genetiche per questi tratti ecologicamente importanti (forma del becco e del corpo) nelle popolazioni naturali, e b) la grande rapidità con cui le caratteristiche di queste popolazioni possono mutare. Entrambe queste scoperte sono giunte veramente inattese per i biologi evuzionisti di quell'epoca.

Secondariamente, i coniugi Grant hanno rivelato il meccanismo tramite il quale le diverse popolazioni di fringuelli delle Galapagos possono col tempo risultare isolate dal punto di vista riproduttivo e, quindi, evolversi in nuove specie. I due ricercatori hanno scoperto che, nella scelta di un compagno, le femmine di fringuello delle Galapagos attuano una discriminazione tra i maschi in base al loro canto. Sia il canto in sé, che la preferenza per un canto particolare, vengono tramandati dai genitori ai piccoli attraverso l'apprendimento. I canti vengono trasmessi come patrimonio culturale dal padre al figlio. Questo processo assicura che la femmina si accoppi solo con maschi con un background simile al suo, stabilendo così un isolamento riproduttivo tra gruppi: una preconditione essenziale per la formazione di una specie. L'isolamento riproduttivo tra le specie di fringuelli delle Galapagos non è tuttavia completo. Ci sono occasionalmente degli ibridi e questi sono a volte, ma non sempre, svantaggiati a livello di selezione. Quando essi si sviluppano con successo, aiutano a trasmettere i geni tra le specie, mantenendo così, se non addirittura aumentando, la diversità genetica tra le popolazioni.

Come terzo punto, i coniugi Grant hanno utilizzato la variazione del DNA mitocondriale e le regioni microsatellitari del DNA nucleare per dimostrare che le 14 specie di fringuelli si sono evolute esattamente dallo stesso antenato comune che è giunto alle Galapagos 2-3 milioni di anni fa. Sono stati anche in grado di identificare un gene *Bmp4* che influenza lo sviluppo della forma del becco e che, quindi, potrebbe aver giocato un ruolo importante nelle divergenze evolutive dei fringuelli delle Galapagos.

Il lavoro dei Grant sui fringuelli delle Galapagos è universalmente riconosciuto tra i più significativi studi sperimentali sull'evoluzione degli ultimi decenni. Viene citato in tutti i maggiori libri di testo sull'evoluzione ed è stato il soggetto di un popolare libro divulgativo, *The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time* di Jonathan Weiner (1994, Alfred Knopf, New York; *Il becco del fringuello. Giorno per giorno l'evoluzione delle specie*, 1994, Arnoldo Mondadori Editore, Milano).

I coniugi Grant sono due eminenti scienziati nel loro campo e meritano a pieno titolo di ricevere il Premio Balzan per la biologia delle popolazioni.

Discorsi di ringraziamento

Sala del Consiglio nazionale, Palazzo federale, Berna – 11 novembre 2005

*Consigliere federale,
Presidenti della Fondazione Balzan,
Membri della Fondazione Balzan,
Signore e Signori,*

essere scelti per un premio dalla Fondazione Balzan, famosa e apprezzata a livello internazionale, è un grande onore e qualcosa di veramente molto speciale.

È un fatto speciale in quanto, unica tra le Fondazioni che conosco, la Fondazione Balzan specifica che parte della somma è destinata a giovani ricercatori che operino nello stesso campo del premiato. Questa peculiare caratteristica è particolarmente appropriata nel nostro caso. La nostra ricerca degli ultimi 33 anni si è incentrata su una serie ben precisa di quesiti, tutti legati allo stesso luogo, l'arcipelago delle Galapagos, e potrebbe quindi essere paragonata a un edificio costruito su roccia vulcanica. Sette giovani studiosi ci hanno aiutati a gettarne le fondamenta: tre studenti che avevano appena conseguito il dottorato e quattro laureati. Ora, tre decenni dopo, la Fondazione Balzan ci offre la possibilità di aiutare, a nostra volta, questa nuova generazione di giovani studiosi a gettare le proprie fondamenta.

Il secondo motivo per cui siamo così lieti di ricevere questo premio è che si tratta dell'affermazione delle ricerche che abbiamo deciso di condurre nei campi della biologia delle popolazioni e dell'evoluzione. Piuttosto che percorrere un sentiero già tracciato, abbiamo armonizzato la disciplina ecologica della biologia osservativa con metodi di analisi genetica, per rivelare la potenza e la frequenza della selezione naturale come causa dell'evoluzione; e abbiamo fatto tutto questo nello stesso ambiente che ispirò il giovane Charles Darwin. Darwin credeva che l'evoluzione si manifestasse solo in un ampio lasso di tempo. Ora è chiaro che l'evoluzione ha luogo nell'arco della vita umana, e a volte anche molto velocemente.

Il terzo e ultimo motivo, del tutto personale, per il quale sono così lieto di condividere questo premio con Rosemary, è che esso conferma la possibilità che marito

e moglie riescano a lavorare insieme come un team, senza tener conto di avanzamenti e riconoscimenti personali. Speriamo che questo premio ricevuto insieme serva da incoraggiamento ad altre coppie, che si potrebbero chiedere se è possibile condurre una ricerca scientifica in tandem piuttosto che da soli.

Conscio della lista di eminenti studiosi che sono stati parimenti riconosciuti da questa onoreficenza, accetto la mia parte del Premio Balzan per la biologia delle popolazioni per l'anno 2005 con grande piacere, gratitudine e umiltà.

Peter R. Grant

*Consigliere federale,
Presidenti della Fondazione Balzan,
Membri della Fondazione Balzan,
Signore e Signori,*

ricevere il Premio Balzan 2005 per la biologia delle popolazioni è un grande onore e ne siamo profondamente grati. È anche un grande piacere personale ricevere questo premio in Svizzera, poiché i mesi stimolanti che abbiamo trascorso all'Università di Zurigo hanno significato tanto per noi e ci hanno lasciato molti ricordi entusiasmanti e intuizioni valide ancora oggi.

È un privilegio del tutto particolare ricevere questa onorificenza da una Fondazione il cui scopo è “incoraggiare nel mondo, senza distinzioni di nazionalità, di razza e di religione, la cultura, la scienza e le più meritevoli iniziative umanitarie, di pace e di fratellanza fra i popoli”.

Questi obiettivi nobili e unici riecheggiano nella nostra mente poiché una delle lezioni più significative imparate durante la nostra collaborazione con gli studiosi di molti paesi è che la comunicazione interculturale, sia che si realizzi tra persone con tradizioni etniche diverse, che tra persone specializzate in discipline scientifiche differenti, porta con sé un notevole approfondimento di comprensione, rispetto e saggezza.

Si dice spesso che non possiamo scegliere i nostri genitori o la nostra etnicità, ma che possiamo invece scegliere i nostri amici, e che un interesse comune consenta di superare le barriere di razza, religione, età e status socioeconomico. I benefici di un interscambio di idee e informazioni tra le culture sono immensi, si scopre molto dei sistemi di disuguaglianza che affliggono la nostra società e riconosciamo così più chiaramente le forze e le imperfezioni delle nostre culture di provenienza. Proprio in questo risiede la nostra speranza di rendere il mondo di domani un luogo migliore e più umano.

Nella nostra ricerca, la collaborazione con i colleghi di svariate discipline ha creato sinergie che ci hanno portato a una comprensione più profonda sia dei problemi, che delle soluzioni. Utilizzando un approccio sfaccettato e grazie alle informazioni provenienti dai campi della genetica, della biologia evolutiva, della paleontologia, del comportamento animale e dell'ecologia siamo arrivati collettivamente a scoperte sorprendenti, che hanno contribuito a una comprensione più meccanicistica di come l'evoluzione ha prodotto la diversità degli organismi che vediamo nei reperti fossili e nel mondo intorno a noi.

Sono grata alla Fondazione Balzan perché riconosce e celebra il valore del sapere, e sono profondamente riconoscente per la fantastica opportunità che questo premio offre ai giovani ricercatori del futuro. Sono le fondazioni, come la Fondazione Balzan, che, incoraggiando con la sua saggezza lo scambio interculturale e intergenerazionale, renderanno il mondo di domani un luogo migliore e più umano.

B. Rosemary Grant

Biologia delle popolazioni e speciazione*

di Peter R. Grant

Class of 1877 Professor of Zoology, Princeton University, Princeton, New Jersey
e B. Rosemary Grant

Research Scholar and Professor, Princeton University, Princeton, New Jersey

Un problema fondamentale della biologia è quello di capire le fasi del processo di speciazione, perché la dinamica con cui una specie si scinde in due ci permette di comprendere la biodiversità che osserviamo oggi.

A partire dal 1973, abbiamo deciso di affrontare questo problema studiando i fringuelli di Darwin nell'arcipelago delle Galapagos. La recente radiazione adattativa dei fringuelli in un arcipelago isolato è un sistema particolarmente adatto per chiarire come avvengono i processi di adattamento e di moltiplicazione delle specie e come interpretarli. I vantaggi vengono dal fatto che tutte le quattordici specie di fringuelli sono strettamente imparentate fra loro in quanto sono derivate da un comune antenato negli ultimi 2-3 milioni di anni; nessuna specie si è estinta per le attività umane e non ci sono quindi anelli mancanti; vivono in ambienti prevalentemente indisturbati nei quali si sono evolute e si sono distribuite tra le diverse isole con vari gradi di distinzione morfologica. Quindi, considerando le popolazioni dell'intero arcipelago, è come se l'intero processo di speciazione in tutti i suoi stadi, dalla colonizzazione iniziale alla divergenza e infine alla formazione di una barriera riproduttiva tra le specie, fosse rimasto fisso nello spazio, consentendoci di studiarne ogni passaggio.

Premesse metodologiche

Tre problemi strettamente connessi ci hanno preoccupato fin dall'inizio: come si può spiegare la speciazione; come e con quale frequenza ha luogo l'adattamento all'ambiente; e infine come si mantiene la variabilità genetica quantitativa (cioè di quei tratti che variano in maniera continua, come le dimensioni del becco, n.d.t.) in piccole popolazioni, a fronte di forze che tendono a ridurla come la selezione

* Una prima traduzione in italiano del presente saggio, pubblicato in lingua originale nel volume *Premi Balzan 2005. Laudationes, discorsi, saggi*, Milano, 2006, è stata curata e pubblicata dal bimestrale "Darwin" (n. 11 del gennaio-febbraio 2006), si ringrazia per averne consentito l'utilizzo.

naturale e la deriva genetica casuale. Per cercare di rispondere abbiamo adottato la strategia di associare studi comparativi, che mettevano a confronto diverse combinazioni di specie su tutto l'arcipelago, a ricerche intensive di lunga durata sulle popolazioni delle isole di Genovesa (11 anni) e di Daphne Major (33 anni). Considerando gli aspetti ecologici, comportamentali e genetici dell'evoluzione, e ponendo attenzione alle loro interazioni, speravamo di arrivare a comprendere meglio l'evoluzione dei fringuelli rispetto a quanto sarebbe stato possibile esaminando uno solo di questi aspetti.

La speciazione

La speciazione inizia quando si costituisce una nuova popolazione, continua con la divergenza di quest'ultima dalla popolazione precedente e si completa quando gli individui delle due popolazioni coesistono nello stesso luogo senza ibridarsi. Ma come avvengono questi processi? In condizioni naturali è raro avere l'opportunità di osservare l'intero iter, mentre è possibile osservare singolarmente ciascuno dei passaggi.

Il primo passo della speciazione implica una divergenza ecologica e uno dei modi con cui si presenta è il processo evolutivo dell'adattamento all'ambiente attraverso la selezione naturale di una variazione fenotipica ereditabile. Normalmente l'adattamento viene solo inferito dai ricercatori, perché di rado si ha la possibilità di studiarlo direttamente, ma le nostre ricerche ci hanno consentito di indagarlo in ambo i modi.

Adattamento inferito

In passato, l'adattamento dei fringuelli sulle diverse isole è stato dedotto da una parte misurando le dimensioni e la forma del becco nelle varie specie, dall'altra in base alle caratteristiche dell'alimentazione (Lack, D., *Darwin's Finches*, Cambridge University Press, Cambridge 1947). I nostri studi iniziali hanno rafforzato queste conclusioni attraverso la campionatura, la misurazione e la quantificazione delle caratteristiche fisiche del cibo disponibile nelle diverse isole, di quello effettivamente ingerito e delle dimensioni del becco.

David Lack aveva avuto due intuizioni sulla storia evolutiva dell'adattamento dei fringuelli. La prima (a) era che le interazioni competitive tra le specie spiegano alcuni casi di distribuzione mutuamente esclusiva dei caratteri e la maggiore diffe-

renza nelle dimensioni del becco tra i fringuelli simpatrici, che coesistono cioè in una stessa area (fenomeno detto «spostamento dei caratteri»); la seconda (b) riguardava le interazioni competitive, che dovrebbero essere più severe nella stagione secca, quando il cibo scarseggia. Entrambe le considerazioni hanno trovato conferma nel nostro lavoro sul campo. Una simulazione realizzata mediante un modello ha prodotto una maggiore concordanza tra le dimensioni del becco osservate e quelle previste quando si sono incluse nel modello le interazioni competitive rispetto a quando non le si è prese in considerazione. E in effetti la disponibilità di cibo nella stagione secca, salvo rare eccezioni, è inferiore che nella stagione delle piogge e ovviamente la popolazione diminuisce quando il cibo scarseggia. Pertanto le specie si adattano all'ambiente e un elemento importante dell'ambiente è la presenza di specie concorrenti. Quindi le considerazioni di Lack erano entrambe importanti e corrette.

Selezione naturale osservata

Le inferenze sull'evoluzione adattativa avvenuta nel passato sono più plausibili se confortate da una dimostrazione dell'evoluzione in corso oggi. Abbiamo raggiunto una migliore comprensione dell'adattamento con studi di lunga durata sulle popolazioni dei fringuelli terricoli (le varie specie del genere *Geospiza*) delle due isole di Genovesa e Daphne Major. Abbiamo catturato e misurato un grande numero di fringuelli e li abbiamo contrassegnati con fasce colorate sulle zampe per seguirne il destino. Questa tecnica semplice ed efficace ci ha consentito di mettere in luce i ritmi del cambiamento ecologico ed evolutivo in corso. Ha dimostrato inoltre che i fringuelli terricoli possono vivere fino a 16 anni, un risultato inatteso se si considera che gli *habitat* delle pianure delle Galapagos presentano a volte condizioni climatiche rigide, e che le specie delle regioni settentrionali temperate hanno una longevità inferiore. Ancora più straordinaria è stata la scoperta che cambiamenti adattativi significativi possono avvenire in meno di un anno; si tratta quindi, almeno potenzialmente, di un processo rapido e non smisuratamente lento come si supponeva.

Il verificarsi della selezione naturale è stato chiaramente dimostrato durante la siccità che ha colpito l'isola di Daphne Major nel 1977. I fringuelli terricoli di taglia media (*Geospiza fortis*) hanno consumato gran parte dei piccoli semi disponibili per poi passare a cibarsi sempre più dei semi grandi e duri, divenuti in proporzione più abbondanti. Tuttavia solo gli esemplari più grandi, con i loro larghi bec-

chi, riuscivano a rompere i semi ed estrarne il contenuto. Questi fringuelli quindi sono sopravvissuti con una frequenza relativamente alta: era in corso una selezione naturale. Durante i 33 anni di studi abbiamo scoperto che la selezione naturale non è ristretta a un solo carattere, una particolare specie o un'unica isola; ha avuto luogo anche nella popolazione dei fringuelli terricoli dei cactus (*Geospiza scandens*) su Daphne, e nei grandi fringuelli terricoli dei cactus (*Geospiza conirostris*) e nei grandi fringuelli terricoli (*Geospiza magnirostris*) su Genovesa. La selezione avviene di frequente e varia, come direzione e forza, a seconda delle particolari condizioni ambientali.

La selezione naturale genera l'evoluzione se la caratteristica in questione è ereditaria. I nostri studi hanno dimostrato che i tratti morfologici soggetti alla selezione naturale (le dimensioni del becco e del corpo) erano altamente ereditari e che le correlazioni genetiche fra loro erano in genere molto forti e uniformemente positive. Questi risultati sono stati utilizzati per prevedere le risposte evolutive a una selezione naturale ripetuta, e le previsioni sono state verificate osservando i cambiamenti che avvenivano di generazione in generazione. Le osservazioni hanno corrisposto con buona precisione alle previsioni, sia dopo la siccità del 1977 sia in seguito a eventi di selezione negli anni successivi, dimostrando così che la selezione naturale conduce a frequenti cambiamenti evolutivi in natura. Queste considerazioni ci aiutano a capire molto circa l'instabilità evolutiva delle popolazioni quando sono sottoposte a un cambiamento ambientale: per esempio, aiutano a spiegare i grandi cambiamenti a cui sono andati incontro diversi organismi in periodi di tempo apparentemente brevi che risultano dai reperti paleontologici.

Un'altra conclusione di rilievo è stata che per capire l'evoluzione nel lungo periodo è tanto importante il continuo monitoraggio dell'ambiente quanto lo è il continuo monitoraggio delle popolazioni di fringuelli. Tutto questo è emerso da uno studio sulle conseguenze di El Niño nel 1983, un evento senza precedenti per durata e intensità che ha rovesciato sulle isole piogge torrenziali, al quale sono seguiti due anni di siccità. Il contrasto non avrebbe potuto essere più estremo. Semplicisticamente si poteva prevedere una replica degli eventi del 1977, con una selezione dello stesso tenore. Ma una previsione simile sarebbe stata del tutto sbagliata perché nel 1983 la vegetazione, e quindi il contesto ambientale in cui gli uccelli si procuravano il cibo, aveva subito profondi cambiamenti: le piante che producevano semi grandi erano state soppiantate, come specie prevalenti, da quelle a semi picco-

li. La nuova situazione si è protratta a lungo, dato che l'abbondanza di semi piccoli è perdurata fino al 1999, e solo negli ultimi sei anni, relativamente secchi, la vegetazione ha iniziato a riavvicinarsi per quantità e composizione a quella esistente prima del 1983, pur senza essere ancora tornata alle caratteristiche di quel periodo.

Il punto importante è che due siccità non hanno mai gli stessi effetti visto che le conseguenze dipendono dalle condizioni iniziali. Le siccità possono esercitare o meno effetti selettivi sui fringuelli a seconda che all'inizio del fenomeno vi sia un'abbondanza di semi piccoli o di quelli grandi (e di quali), ma anche a seconda della precedente storia evolutiva degli uccelli. Così la siccità del 1977 ha prodotto marcate conseguenze selettive sul becco di due specie, mentre quella del 1985-86 ha avuto effetti meno evidenti e nella direzione opposta sul becco di una sola delle specie, e la siccità del 1988-89 non ha avuto effetti selettivi su nessuna delle due specie.

Questo studio ha offerto un fondamento empirico per le teorie generali sull'adattamento alle risorse alimentari con o senza diversificazione della specie. Inoltre ha svelato un fatto sorprendente: in conseguenza della selezione naturale, i fringuelli dell'isola di Daphne Major non sono morfologicamente o geneticamente gli stessi rispetto ai loro antenati. L'ambiente circostante è cambiato, e gli uccelli pure. In collaborazione con due ricercatori dell'Università di Harvard, Arkhat Abzhanov e Cliff Tabin, stiamo ora esplorando i cambiamenti evolutivi delle dimensioni del becco anche a livello di genetica molecolare.

Colonizzazione ed effetto del fondatore

Secondo il classico modello di speciazione per «effetto del fondatore» proposto da Ernst Mayr, il passo cruciale della speciazione si verifica nel momento in cui viene fondata una nuova popolazione da parte di un piccolo numero di individui. In questa situazione una rapida evoluzione può aver luogo come risultato dell'inincrocio (*inbreeding*), della deriva genetica casuale, della perdita di variabilità genetica e della selezione di un gruppo di geni le cui interazioni cambiano per effetto di una sostanziale alterazione delle frequenze degli alleli. Se i cambiamenti sono abbastanza profondi possono produrre una nuova specie, isolata dal punto di vista riproduttivo dalla popolazione che l'ha generata allorché successivamente entri in contatto con essa. Nonostante sia stato scritto molto sulle possibili conseguenze evolutive dell'effetto del fondatore, di rado è stato possibile esaminare i cambiamen-

ti genetici che si verificano in concreto in natura. Noi abbiamo avuto la fortuna di essere testimoni della nascita di una nuova popolazione sull'isola di Daphne Major e abbiamo così potuto effettuare una valutazione diretta di questo modello. Due femmine e tre maschi del fringuello terricolo grosso (*Geospiza magnirostris*) hanno generato una popolazione alla fine del 1982, in concomitanza con l'inizio di El Niño, e abbiamo così avuto occasione di seguire la loro sorte, e quella dei loro discendenti, per i successivi vent'anni.

Come previsto dal modello dell'effetto del fondatore, nei primi dieci anni si è verificata una depressione da inincrocio (una perdita di vigore dovuta alla scarsa variabilità genetica causata dall'accoppiamento ripetuto tra consanguinei) più pronunciata rispetto a quanto non fosse mai stato documentato per le due popolazioni residenti di *G. fortis* e *G. scandens*. Tuttavia la sopravvivenza dei primi individui nati dagli inincroci si è rivelata ben più elevata del previsto. Spesso le eccezioni sono più istruttive delle osservazioni che concordano con le aspettative. In questo caso, la conclusione tratta dall'inattesa osservazione è che gli svantaggi genetici dell'inincrocio possono essere superati dai vantaggi ecologici derivanti dall'abbondanza di cibo e dall'assenza di effetti negativi sulla sopravvivenza dovuti alla densità di popolazione. Un'altra osservazione inaspettata è che si sono avuti eventi di immigrazione ripetuti da più di un'isola, e non solo dall'isola più vicina a Daphne. L'immigrazione ricorrente ha contribuito a eliminare tutti gli effetti di lunga durata dell'inincrocio, e al fatto che non si sia verificato alcun cambiamento sostanziale sia nei caratteri fenotipici sia nelle frequenze alleliche dei microsattelliti. Queste osservazioni, nella misura in cui possono essere generalizzate, non offrono alcuna conferma del modello di speciazione attraverso l'effetto del fondatore e mostrano come esso possa fallire. Tuttavia, anche se questo specifico modello non è applicabile, il processo di speciazione può comunque essere più probabile nelle piccole popolazioni insulari che in quelle più grandi, come discusso di seguito.

Effetto collaterale dell'adattamento

Un'alternativa alla speciazione tramite l'effetto del fondatore è l'ipotesi della speciazione come effetto collaterale dell'adattamento formulata da Theodosius Dobzhansky. Se gli stessi caratteri morfologici che subiscono cambiamenti adattativi svolgono anche un ruolo nella riproduzione, come segnali nella scelta del partner per l'accoppiamento, allora la speciazione potrebbe procedere come sem-

plice conseguenza del cambiamento adattativo. Secondo questa tesi per spiegare la separazione di una popolazione ancestrale in diverse specie non occorre chiamare in causa alcun fattore genetico particolare, dato che la differenziazione viene prodotta in primo luogo da fattori ecologici, e il fatto che in seguito, allorché le popolazioni entrino in contatto tra di loro, si verifichi l'astensione dall'ibridazione (per isolamento pre-accoppiamento) è una conseguenza secondaria e passiva del cambiamento adattativo.

I nostri primi studi su Daphne, Genova e altre isole hanno confermato l'importanza dei fattori ecologici e soprattutto della composizione del cibo, che varia da isola a isola. In quest'ottica è facile osservare come i fringuelli che da un'isola si stabiliscono su un'altra, creando così una nuova popolazione riproduttiva, incontrano una differente disponibilità alimentare e vanno così incontro a un adattamento evolutivo dei caratteri del becco in funzione della nuova dieta. Ciò costituirebbe già una barriera agli scambi genetici tra la popolazione originale e quella derivata se le dimensioni e la forma del becco fossero anche i caratteri chiave usati dai fringuelli per la ricerca del partner e se le divergenze adattative fossero abbastanza ampie. Gli esperimenti realizzati in proposito utilizzando campioni impagliati da museo hanno confermato questa ipotesi: i fringuelli di diverse specie terricole su Daphne, Genova e altre isole discriminavano tra esemplari locali della propria specie ed esemplari di specie simili della stessa isola, o della stessa specie ma residenti su un'altra isola, e la discriminazione si basava sulle differenze di forma e dimensioni del becco. Gli esperimenti hanno infatti escluso due possibilità alternative: le dimensioni del corpo erano le stesse in alcune delle coppie esaminate e il piumaggio era identico in tutti gli esemplari.

L'ipotesi dell'effetto collaterale, tuttavia, non è compatibile con un fatto, piuttosto problematico: su Daphne e altrove gli uccelli più grossi di una piccola specie (per esempio *G. fuliginosa*) sono più simili nella dimensione del becco ai membri più piccoli di una specie più grande (*G. fortis*) che alla maggior parte dei membri della propria stessa popolazione. Se i caratteri del becco fossero l'unico fattore nella scelta del partner, le specie dovrebbero ibridarsi, e per la precisione dovrebbero farlo gli individui con dimensioni del becco simili. Dato che tutti i dati raccolti in passato sull'ibridazione risultavano ambigui, occorre studiare a lungo termine per accertare che effettivamente, seppur di rado, alcune specie di fringuelli di Darwin si ibridano. Lo scambio genetico tra le specie difatti è stato con-

fermato attraverso l'identificazione dei genitori con il DNA microsatellite, ma lo studio su Daphne ha prodotto un risultato inaspettato: quando *G. fortis* e *G. fuliginosa* si ibridano, sembrano farlo senza considerazione per le rispettive dimensioni del becco. Ciò non contraddice l'ipotesi dell'effetto collaterale, ma ne mostra l'insufficienza. Nella scelta del partner deve entrare in gioco qualche altro elemento che di norma induce all'accoppiamento conspecifico ma di quando in quando porta invece all'ibridazione. Questo elemento è il canto.

La tesi dell'importanza del canto è stata avanzata dapprima da Robert Bowman, che l'ha sostenuta con un ricco corredo di analisi del canto e dei profili di trasmissione del suono. Bowman ha dimostrato che alcune caratteristiche del canto, come l'altezza del tono, variavano tra le specie in funzione della dimensione del corpo, mentre altre caratteristiche variavano in funzione delle modalità di trasmissione del suono nell'habitat occupato. Facendo seguito a questi studi, abbiamo dimostrato che gli individui che ascoltavano un canto registrato, in assenza di qualsiasi indizio morfologico, potevano discriminare tra il canto della propria specie e quello di specie affini. Le due serie di esperimenti descritti hanno quindi dimostrato che il canto e la forma del becco vengono usati come segnali per l'accoppiamento. Come mai allora le specie si ibridano? La risposta sta in parte nella modalità con cui i fringuelli apprendono il canto e altre informazioni che usano in seguito nella scelta del partner.

Bowman, con una piccola serie di esperimenti di laboratorio in cui esponeva i fringuelli nelle prime settimane di vita a canti registrati, ha dimostrato che il canto viene appreso tra i 10 e i 30 giorni successivi alla schiusa tramite un processo di *imprinting*. Il canto è uno, esclusivo dei maschi, e, una volta appreso, rimane immutato a vita. Questi risultati, associati ad analisi di discendenza su Daphne e Genovesa, hanno dimostrato che il canto si trasmette tipicamente da padre a figlio. Tuttavia la normale trasmissione può essere turbata dall'imprinting erroneo cui possono andare incontro i piccoli uccelli esposti ai canti di altre specie. Per chiarire le cause delle perturbazioni è stato necessario un lungo studio su Daphne, reso difficile dalla rarità di questi eventi e dalla particolarità delle circostanze in cui accadono. In un caso, per esempio, una coppia aggressiva di *G. scandens* ha costretto gli occupanti di un altro nido, *G. fortis*, ad abbandonarlo e ha allevato il piccolo nato da un uovo di *G. fortis* insieme ai propri. Il piccolo maschio *G. fortis* «in affidamento», una volta cresciuto, ha prodotto il canto di *G. scandens*.

Un elemento chiave per capire come le caratteristiche del canto e del becco vengano usate nella scelta del partner è emerso dagli studi di discendenza: nelle coppie che si ibridano o si reincrociano (un ibrido si incrocia con uno dei genitori), il segnale principale sia per i maschi sia per le femmine è il canto paterno. Gli uccelli che hanno subito un imprinting erroneo infatti scelgono il partner in base al canto piuttosto che alla morfologia, e gli ibridi si accoppiano con membri delle specie che cantano come i loro padri. I caratteri del becco diventano il segnale principale solo quando c'è una grande differenza nella dimensione del becco fra l'ibrido, o l'individuo generato dal reincrocio, e i potenziali partner della specie che produce il suo canto. Per esempio, esemplari di *G. fortis* che per un imprinting alterato hanno imparato a riconoscere il canto del molto più grosso *G. magirostris* su Daphne non si sono ibridati. Una spiegazione succinta dello sviluppo delle preferenze per l'accoppiamento è che il canto si impara dai genitori e da altri esemplari conspecifici in associazione ai caratteri morfologici, in primo luogo la forma e la dimensione del becco.

Un modello di adattamento e probabilità

La speciazione inizia in condizioni di separazione geografica fra due popolazioni (allopatria) come risultato dell'adattamento locale dei tratti del becco, trasmissibili geneticamente, che sono importanti anche nella scelta del partner. Divergono anche i caratteri del canto, trasmessi culturalmente. Alcune caratteristiche del canto, come la frequenza, variano in relazione alla dimensione del corpo e altre, come la velocità di ripetizione delle note, variano in relazione alla taglia del becco e alla muscolatura della mandibola, forse indipendentemente dalle dimensioni del corpo. Quindi diverse osservazioni sui fringuelli di Darwin sono coerenti con l'ipotesi dell'effetto collaterale dell'adattamento avanzata da Dobzhansky. Ci sono tuttavia due motivi per ritenere che occorra un modello di speciazione più completo.

In primo luogo è necessario rendere esplicito il ruolo dell'apprendimento nello sviluppo delle preferenze per l'accoppiamento. Le preferenze non sono innate o «geneticamente determinate». Grazie all'apprendimento un membro di una specie può, in una certa misura, produrre i canti di un'altra specie, nonostante la differente forma del becco e può scegliere il partner basandosi in larga parte sul canto appreso. Una domanda cruciale è quindi quali caratteristiche del canto siano impiegate per tale scelta e come queste divergano. Qualsiasi evento che causi tale divergenza in condizioni di allopatria porta alla speciazione.

In secondo luogo bisogna incorporare in modo esplicito nel modello il ruolo della probabilità, in quanto questo è un fattore importante nella differenziazione del canto. Il cambiamento nella composizione dei canti individuali, da una generazione all'altra, probabilmente avviene attraverso errori nell'imitazione, di cui su Daphne abbiamo notato qualche esempio seppur lieve. Il caso più straordinario è stata la comparsa di una variante insolita nel canto della popolazione dei *G. scandens*, causata a quanto pareva da una spina di cactus conficcata nella gola di un esemplare. I suoi figli hanno appreso e cantato lo stesso canto anomalo, che a distanza di due generazioni veniva eseguito da almeno cinque maschi sull'isola. Le frequenze delle varianti del canto si modificano in modo casuale di generazione in generazione perché alcuni maschi lasciano più figli di altri, in modo molto simile alle casuali variazioni di frequenza degli alleli selettivamente neutrali. Abbiamo documentato questo fenomeno su Daphne nelle popolazioni dei *G. fortis* e dei *G. scandens*, come pure nella popolazione dei *G. magnirostris* nei primi anni dopo la colonizzazione dell'isola.

L'importanza del caso nella speciazione è sottolineata dal fatto che popolazioni di una stessa specie su isole vicine con habitat quasi identici possono produrre canti distinti. L'esempio più solido è dato da *Geospiza difficilis*, il fringuello terricolo dal becco affilato, nelle isole settentrionali di Wolf e di Darwin. Tra le due popolazioni non ci sono differenze morfologiche o di habitat che aiutino a giustificare le differenze nel canto, e dunque non resta altra possibile spiegazione che una fortuita differenza iniziale nella colonizzazione delle due isole, o una deriva culturale casuale nelle caratteristiche del canto simile alla deriva genetica casuale. Sarebbero necessarie prove di ascolto di canti registrati per verificare se gli uccelli di un'isola rispondano ai canti dell'altra. Le differenze sono però così profonde che con ogni probabilità le due popolazioni si ignorerebbero, perché i membri dello stesso *G. difficilis* su una terza isola, Genovesa, distinguono tra i canti dell'isola di Wolf e i propri, piuttosto simili. In questo caso le pur sottili differenze tra i canti di Genovesa e quelli di Wolf, probabilmente nella scansione temporale del canto, hanno creato una potenziale barriera riproduttiva tra le due popolazioni.

Cambiamento molecolare dipendente dal tempo

Un'altra possibilità è che le popolazioni rimangano separate su isole diverse per un tempo sufficiente alla formazione di barriere riproduttive semplicemente in conseguenza dell'accumulo di alleli diversi attraverso le mutazioni. Si

arriva così al punto in cui, anche se i membri delle due popolazioni si incontrano e scelgono di accoppiarsi, non sono in grado di produrre una prole fertile e vitale perché le specie sono ormai geneticamente incompatibili: durante lo sviluppo dei piccoli si verificano interazioni negative tra il genoma materno e quello paterno.

Incompatibilità genetiche non sono state identificate tra le quattro coppie di fringuelli terricoli che si sono ibridate su Daphne e Genova, né per quanto riguarda la fitness riproduttiva, né per le capacità di sopravvivenza della progenie di ibridazioni e reincroci. Infatti, seguendo la sorte di questa progenie per verificarne l'eventuale svantaggio rispetto alle specie progenitrici, siamo giunti all'importante conclusione che la loro *fitness* (capacità di giungere a riprodursi e lasciare discendenti) non è immutabile ma varia a seconda dell'ambiente: come le variazioni ambientali alterano la fitness negli uccelli nati dagli incroci, così influenzano quella della progenie di ibridazioni e reincroci.

Dal 1973 al 1982 su Daphne i pochi ibridi nati dall'accoppiamento di *G. fortis* con *G. fuliginosa* o *G. scandens* non sono sopravvissuti abbastanza da riprodursi (come pure è accaduto a molti non ibridi). In quel momento abbiamo pensato che la causa stesse nelle incompatibilità genetiche, ma il loro successo riproduttivo dal 1983 in poi ha dimostrato che questo non era vero. La loro sorte dipendeva dal rifornimento alimentare. Prima del 1983 i semi grandi e duri di *Opuntia echinos* e i frutti legnosi di *Tribulus cistoides* erano le fonti di cibo dominanti. Gli ibridi non riuscivano ad aprire i frutti di *Tribulus* per giungere ai semi e impiegavano il doppio del tempo rispetto ai *G. scandens* per aprire i semi di *Opuntia*. Il passaggio a una continua e abbondante produzione di semi piccoli e morbidi in seguito al fenomeno climatico di El Niño nel 1983 ha offerto una fornitura alimentare appropriata agli ibridi e ai reincroci, dotati di becco di dimensioni intermedie. Dal 1983, la sopravvivenza di queste ultime due categorie è stata pari se non superiore a quella delle specie pure.

Queste scoperte dimostrano che durante la speciazione il comportamento appreso è di primaria importanza nella creazione di barriere riproduttive. Solo in un momento successivo le specie accumulano un cambiamento genetico tale che, se anche provassero ad accoppiarsi, sarebbero incapaci di generare una prole fertile e vitale. Quest'ultimo passo segna l'incontrovertibile completamento della specia-

zione. Molte, se non tutte, le popolazioni coesistenti dei fringuelli di Darwin non sono ancora giunte a questo stadio, sebbene di fatto si comportino come specie, rimanendo distinte anche a fronte di scambi genetici occasionali.

Mantenimento del potenziale per il cambiamento evolutivo

Nell'ultimo milione di anni o più le oscillazioni tra le condizioni glaciali e interglaciali alle latitudini temperate hanno causato l'innalzamento e l'abbassamento del livello dei mari. Nell'arcipelago delle Galapagos, piccole isole sono ripetutamente emerse e sono state sommerse. Le loro popolazioni di fringuelli possono aver rappresentato il punto di partenza per la formazione di specie attraverso la selezione e l'ibridazione. Gli studi odierni sulle popolazioni di una piccola isola come Daphne possono fare luce su queste dinamiche e in particolare su come venga mantenuta la variabilità genetica quantitativa.

La variabilità genetica si perde attraverso la deriva e la selezione ed è rigenerata dalla mutazione. In linea di principio, i tassi di perdita e di aumento potrebbero equivalersi, portando a un livello d'equilibrio mantenuto a lungo. All'inizio questo semplice schema appariva insufficiente a spiegare gli alti livelli di variabilità fenotipica, e presumibilmente genetica, nei caratteri quantitativi in molte popolazioni di fringuelli. Gli spostamenti di uccelli da un'isola a un'altra, che producono un alto tasso di scambio genico, sono una possibile risposta al problema, ma in tal caso ne generano un altro: perché, nonostante un flusso genico così sostenuto, le medie dei caratteri di varie popolazioni differiscono tanto?

Un'alternativa al flusso genico intraspecifico è il flusso genico tra le specie. Lunghi studi su Daphne e Genovesa hanno dimostrato che i rari eventi di ibridazione (<1%) e il successivo scambio genico attraverso i reintroci (fenomeno detto introgressione) accrescono la variabilità genetica, legando in questo modo il destino evolutivo di una specie all'altra. L'interdipendenza fluttua in relazione ai cambiamenti di direzione dei reintroci; su Daphne, per esempio, si è passati da un flusso genico predominante da *G. scandens* a *G. fortis* a un flusso predominante in direzione opposta. L'introgressione non è stata bilanciata da una perdita di variabilità genetica attraverso una selezione direzionale oscillante; al contrario, negli ultimi vent'anni l'ingresso di nuovi alleli nella popolazione di *G. scandens* è aumentato e oggi la maggior parte degli individui mostra le tracce genetiche dei reintroci. Quindi, *G. fortis* e *G. scandens* al momento stanno convergendo, sia dal punto di vista

fenotipico sia da quello genetico, ma sono tenuti separati dal canto. Questa straordinaria situazione si è creata grazie a un'alta sopravvivenza degli ibridi e dei reincontri e non attraverso un aumento delle ibridazioni.

Implicazioni dell'ibridazione

Lo scambio di geni attraverso l'ibridazione ha implicazioni interessanti per la speciazione. Per esempio, implica una tensione dinamica tra specie ecologicamente differenziate derivate da un comune antenato. Questa situazione è alquanto diversa dalla consueta visione della speciazione come un costante incremento delle differenze tra le popolazioni che porta infine all'isolamento riproduttivo.

Gli eventi su *Daphne* illustrano come i fenomeni di divergenza possano essere capovolti in determinate condizioni ambientali. Il risultato, se il processo continua, è difficile da prevedere, ma si possono immaginare quattro alternative. Le specie possono rimanere distinte come sono ora, separate dalla diversità del canto. Possono finire per fondersi in un'unica popolazione bilingue e panmittica – in cui cioè ogni individuo può accoppiarsi a caso con qualsiasi altro di sesso opposto, senza preferenze – come risultato di un aumento della frequenza di ibridazione nelle successive generazioni, dovuta a una maggiore somiglianza morfologica. O ancora, il contesto ambientale potrebbe tornare alle condizioni precedenti al 1983 e in tal caso lo scambio genetico potrebbe diminuire, la fitness degli ibridi potrebbe calare e le due specie si separerebbero tornando alle rispettive caratteristiche morfologiche del 1973, quando abbiamo dato inizio alle ricerche.

Se l'ambiente cambia, una quarta possibilità è quella di una nuova traiettoria evolutiva condotta dalla selezione naturale e facilitata dall'ibridazione. L'ibridazione e il reincontro giocano un ruolo di facilitazione. Oltre ad accrescere la variabilità su cui possono agire gli agenti di selezione, l'ibridazione di specie con differenti allometrie (l'aumento di dimensioni di una parte del corpo in relazione al resto), come *G. fortis* e *G. scandens*, indebolisce la correlazione genetica tra i diversi tratti, allentando i vincoli genetici alle nuove direzioni del cambiamento evolutivo.

A nostro parere questi effetti dell'ibridazione possono essere generalizzabili. Isole piccole e transitorie come *Daphne*, con sistemi ecologici unici, possono essere state teatro di fenomeni di introgressione che hanno facilitato nuove direzioni evolutive e hanno contribuito alla radiazione adattativa. È noto che l'ibridazione non è

ristretta a Daphne e a Genovesa. In tutto l'arcipelago le specie sono spesso geneticamente più simili l'una all'altra sulla stessa isola che su isole differenti, e questo è indice di una diffusa ibridazione, seppure a basso livello, dato che le specie di una stessa isola possono ibridarsi mentre quelle su isole diverse non lo fanno. Può darsi che l'ibridazione vada avanti in modo episodico sin da quando la diversificazione adattativa dei fringuelli ancestrali ha dato luogo a due popolazioni che vivevano nello stesso ambiente. L'ibridazione può essere stata importante nelle prime fasi delle radiazioni adattative anche in altri organismi e in altri ambienti nel mondo.

L'importanza di studi a lungo termine su singoli sistemi

Uno studio continuo, ripetuto ogni anno, può permettere di capire più a fondo le cause del cambiamento e di misurarlo con più precisione. Nel nostro caso, la continuità ci ha offerto indubbi benefici che non avremmo ottenuto con studi saltuari. Forse la scoperta più significativa è che gli effetti di lungo periodo di eventi rari ma potenti possono avere conseguenze durature per l'ambiente e per gli organismi che lo sfruttano. Studi irregolari o di breve durata con ogni probabilità non sarebbero in grado di individuare questi eventi e interpretarne le conseguenze.

Il migliore esempio è dato dall'evento critico che è stato il fenomeno El Niño nel 1982-83 su Daphne. Se avessimo interrotto gli studi prima di quell'anno avremmo potuto concludere erroneamente che le siccità selezionano invariabilmente corpi e becchi larghi, che gli ibridi non si riproducono e che l'isola non può sostenere altre specie (come *G. magnirostris*). Se avessimo iniziato dopo il 1983, invece, saremmo rimasti all'oscuro delle origini dell'attuale processo di ibridazione e convergenza di *G. fortis* e *G. scandens*, non avremmo testimoniato la colonizzazione dei *G. magnirostris* e non avremmo ragione di credere che quest'ultimo non sia sempre stato un membro della comunità di fringuelli che si riproducono sull'isola. La nostra stima dell'importanza ecologica ed evolutiva della variazione ambientale annuale sarebbe stata molto indebolita.

Conclusioni

Concludiamo sottolineando che il nostro studio, come altri studi di lunga durata, non è progredito attraverso un costante accumulo di conoscenze e comprensione lungo una traiettoria lineare. Le aspettative iniziali erano condizionate dalle idee che ci eravamo fatti in base alla letteratura, e, com'è quasi inevitabile, abbiamo incontrato sorprese durante il percorso. Le occorrenze di El Niño e le siccità si so-

no dimostrati fenomeni molto più intensi di quello che potevamo aspettarci e il cambiamento evolutivo è stato molto più rapido delle previsioni. Ci siamo resi conto gradualmente dell'importanza del canto e dell'interazione fra l'evoluzione genetica e quella culturale, di un cambiamento nel destino degli ibridi (e delle sue implicazioni per la speciazione), del fatto che i cambiamenti della vegetazione provocati dai mutamenti climatici potevano avere – accanto alle ovvie conseguenze ecologiche – anche conseguenze evolutive, e del fatto che un capovolgimento climatico non comporta uno stravolgimento delle caratteristiche della vegetazione perché vi è un'inerzia nel sistema. La scala temporale rilevante per l'analisi dei fenomeni si è spostata dall'anno al decennio. Alcune osservazioni, come il successo dell'inincrocio in *G. magnirostris*, ci hanno costretto a ripensare la teoria. Infine, non avevamo alcuna base per supporre che al termine dello studio le popolazioni non sarebbero state, da un punto di vista fenotipico e genetico, com'erano all'inizio. Le conseguenze di quest'ultimo risultato sono ancora in fase di verifica.

Queste scoperte sono state rese possibili dalla protezione e conservazione dello speciale biota delle Galapagos a opera del Galapagos National Parks Service. Questi sforzi, cui a volte si sono opposti con forza interessi commerciali, sono stati sostenuti dalla Charles Darwin Foundation e dalla Charles Darwin Research Station sull'isola di Santa Cruz, e da organizzazioni di fund-raising tra cui la Charles Darwin Foundation Inc. e la Friends of Galapagos in Svizzera, Gran Bretagna e in altri paesi europei. L'ulteriore approfondimento delle conoscenze sui processi evolutivi nell'arcipelago delle Galapagos, negli ambienti marino e terrestre, dipenderà in modo cruciale dalla continuità di questa campagna per la conservazione. Con il suo riconoscimento dell'importanza della ricerca sulla biologia delle popolazioni dei fringuelli di Darwin, il Comitato Generale Premi Balzan incoraggerà quest'attività e, noi ci auguriamo, stimolerà iniziative analoghe per una più ampia conservazione dei sistemi naturali nel mondo. Siamo infinitamente grati per questo.

Progetto di ricerca

Evoluzione delle piccole popolazioni

Peter e Rosemary Grant hanno utilizzato metà dell'ammontare del Premio Balzan per finanziare quattro linee di ricerca sui seguenti argomenti: scelta di accoppiamento e speciazione nelle specie di *Drosophila*; endogamia e patologie nelle piccole popolazioni dei tordi beffeggiatori delle Galapagos; base molecolare del modello craniofaciale specie-specifico degli uccelli; e sviluppo del becco in una specie non comune di fringuello di Darwin, il fringuello cantore.

Ai risultati ottenuti è stato dedicato un simposio di due giorni tenutosi presso l'Università di Princeton, il 5-6 settembre 2008.

1. Scelta di accoppiamento e speciazione nelle specie di *Drosophila*. Margarita Ramos (*Ph.D. student*) si è dedicata allo studio delle basi genetiche e dell'importanza adattativa dell'evoluzione della *Drosophila* concentrandosi sulle differenze di pigmentazione esistenti tra la *Drosophila yakuba* e la *Drosophila santomea*. Mentre la *Drosophila yakuba* mostra il tipico modello di pigmentazione addominale del sottogruppo della *Drosophila melanogaster*, nella *Drosophila santomea* sia i maschi sia le femmine hanno perso la maggior parte della pigmentazione e presentano un addome giallo. La *Drosophila santomea* è una specie endemica dell'isola di São Tomé. Margarita ha sviluppato e applicato una tecnica per l'identificazione dei singoli geni responsabili delle differenze di pigmentazione addominale tra le specie. La ricerca di laboratorio è stata svolta sotto la supervisione del prof. David Stern presso l'Università di Princeton.

2. Endogamia e patologie nelle piccole popolazioni dei tordi beffeggiatori delle isole Galapagos. Con il suo studio, Paquita Hoek (*Ph.D. student*) ha esaminato l'ipotesi secondo cui la minor variazione genetica dovuta all'endogamia riduce, nelle piccole popolazioni endogamiche, la capacità di reagire alle patologie infettive. A questo scopo, si sono studiate quattro specie allopatriche di tordi beffeggiatori delle isole Galapagos e si è determinata la variabilità genetica delle popolazioni di diversa dimensione utilizzando marcatori genetici neutri (microsatelliti). Questi chiari risultati hanno importanza diretta per la tutela della specie del tordo beffeggiatore dell'isola Floreana, specie attualmente costituita da due sole popolazioni (20-45 individui sull'isolotto Champion e circa 100 tra

Baia Gardner e Floreana). In collaborazione con il Servizio del Parco Nazionale delle Galapagos e la Stazione di ricerca Charles Darwin, si è stabilito di reintrodurre sull'isola Floreana questa specie di tordo beffeggiatore per ottenere una terza popolazione, più grande, già presente su Floreana nel passato e poi estintasi circa 120 anni fa, come conseguenza dell'impatto umano. La ricerca è stata svolta sotto la supervisione del prof. Lukas Keller presso l'Università di Zurigo.

3. Base molecolare del modello craniofacciale specie-specifico degli uccelli.

Céline Clabaut (*post-doctoral fellow*) ha studiato la base molecolare del modello craniofacciale dei fringuelli terricoli medi di Darwin, delle isole Galapagos, sotto la direzione del dott. Arkhat Abzhanov presso l'Università di Harvard. Il prof. Abzhanov aveva già scoperto la correlazione tra il livello e il momento di espressione della proteina morfogenetica dell'osso 4 (Bmp4) nel mesenchima distale della parte superiore del becco e la presenza di becchi più grandi e più profondi. Lo scopo principale della ricerca svolta da Céline Clabaut nel corso della sua Balzan fellowship era quello di studiare la base genetica dell'espressione specie-specifica della proteina Bmp4. Il lavoro congiunto ha permesso di (1) mostrare che la sequenza di codifica della proteina Bmp4 nei fringuelli di Darwin è troppo protetta per essere responsabile dell'espressione specie-specifica della proteina Bmp4, (2) avviare l'analisi dei cambiamenti *cis-regolatori*, e (3) sviluppare due efficaci approcci per identificare gli *enhancer*: primo, un rilevamento ad ampia portata dell'attività *enhancer* con topi ibridi transgenici e, secondo, una ricerca più precisa attraverso i *lentivirus*.

4. Sviluppo del becco in una specie non comune di fringuello di Darwin, il fringuello cantore.

Jennifer Gee (*post-doctoral fellow*) ha lavorato nello stesso laboratorio di Céline Clabaut, applicando tecniche simili alla ricerca delle differenze tra il fringuello cantore (*Certhidea*) e i fringuelli terricoli (*Geospiza*). I risultati di questo studio indicano che la peculiare forma allungata e appuntita del becco del fringuello cantore si deve alla soppressione degli stessi fattori molecolari sovregolati nei fringuelli terricoli con becchi grandi e larghi. L'antenato del fringuello cantore poteva quindi avere avuto un becco più tipico del fringuello di Darwin e un programma di sviluppo corrispondente a questa morfologia. L'approccio del gene candidato è utilizzato per rilevare le differenze nelle fasi precoci dello sviluppo; come nel progetto di Céline Clabaut, si sono utilizzati i polli per la sperimentazione delle nuove tecniche così da poter scegliere le più adatte e applicarle poi ai fringuelli, materiale molto più limitato.

Dichiarazione dei premiati

Con i fondi per la ricerca inclusi nel Premio Balzan abbiamo sostenuto l'attività scientifica di quattro giovani ricercatori per un periodo di tre anni. La ricerca dei due post-dottorati è stata completata. La ricerca dei due laureati è quasi ultimata. Sono in programma pubblicazioni sul lavoro svolto e la ricerca continua grazie a fondi di diversa provenienza.

Alla conclusione della ricerca dei due post-dottorati, sostenuta dai fondi Balzan, abbiamo organizzato una conferenza dal titolo *Evoluzione delle piccole popolazioni* per offrire ai giovani ricercatori la possibilità di presentare i risultati da loro ottenuti a un pubblico di circa un centinaio di scienziati con interessi di ricerca analoghi. La conferenza si è tenuta presso l'Università di Princeton nei giorni 5-6 settembre 2008 ed è consistita di trentadue presentazioni. Ventiquattro sono state lezioni di autorevoli studiosi di ecologia, comportamento ed evoluzione provenienti da Costa Rica, Gran Bretagna, Svizzera, Germania, Stati Uniti e Canada. Quattro sono state esposizioni fatte dai giovani ricercatori; nelle ultime quattro studenti appena laureatisi presso università ecuadoriane hanno fornito brevi riassunti di ricerca a integrazione delle loro presentazioni poster. Il nostro invito agli studenti ecuadoriani è stato un modo di ringraziare la nazione che ci ha aiutato nel corso delle nostre ricerche. Siamo convinti che la conferenza sia stata un grande successo, tanto durante i lavori quanto nei momenti di pausa per il caffè o il pranzo, quando gli studenti e i ricercatori hanno potuto incontrarsi in piccoli gruppi e stabilire importanti contatti professionali e di amicizia.

Dati biografici e bibliografici

PETER R. GRANT è nato a Norwood, Londra, il 26 ottobre 1936.

È Class of 1877 Professor of Zoology Emeritus, Princeton University (dal 2008).

1960: BA (Honors), Cambridge University

1964: Ph.D., University of British Columbia

1964-1965: post-doctoral Fellowship, Yale University

1965-1968: Assistant Professor, McGill University

1968-1973: Associate Professor, McGill University

1973-1977: Professor, McGill University.

1977-1985: Professor, University of Michigan

1985: Professor, Princeton University

1989: Class of 1877 Professor of Zoology, Princeton University

Visiting Professor presso le Università di Uppsala (1981, 1985) e Lund (1981).

Membro di numerose istituzioni accademiche internazionali, fra cui le seguenti: Royal Society of London, Royal Society of Canada, American Philosophical Society, American Academy of Arts and Sciences, American Association for the Advancement of Science, American Society of Naturalists e American Academy of Sciences.

È inoltre membro delle seguenti associazioni professionali o enti culturali, fra cui le seguenti: Society for the Study of Evolution, Ecological Society of America, American Ornithologists' Union, Linnean Society of London, Society for Behavioural Ecology, Charles Darwin Foundation.

Ha ricevuto lauree *ad honorem* dalle Università di San Francisco, Quito (2005), e Zurigo (2008).

Ha fatto parte, o fa parte, dei comitati editoriali di numerose riviste accademiche, fra cui *Ecology* (1968-1970), *Evolutionary Theory* (dal 1973), *Biological Journal of the Linnean Society* (dal 1984), e *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (1990-1993).

È cittadino onorario di Puerto Bacquerizo, I. San Cristóbal, Galapagos, dal 2005.

B. ROSEMARY GRANT è nata a Arnside, Inghilterra, l'8 ottobre 1936.

È Research Scholar and Professor of Zoology Emeritus, Princeton University (dal 2008).

1960: BSc (Honors), Edinburgh University, Scotland

1960-1964: Research Associate, University of British Columbia, Canada

1964-1965: Research Associate, Yale University

1973-1977: Research Associate, McGill University

1977-1985: Research Associate, University of Michigan

1985: Ph.D., Uppsala University

1985: Research Scholar and Lecturer

1997: Senior Research Scholar and Professor, Princeton University

Visiting Professor all'Università di Zurigo (2002 e 2003).

Membro di numerose istituzioni accademiche internazionali, fra cui le seguenti: American Academy of Arts and Sciences (1997), Charles Darwin Foundation (2002), Royal Society of Canada (2004), Royal Society of London (2007), American Academy of Sciences (2008), American Society of Naturalists (2008).

Ha ricevuto lauree *ad honorem* dalla McGill University (2002) e dalle Università di San Francisco, Quito (2005) e Zurigo (2008)

È cittadina onoraria di Puerto Bacquerizo, I. San Cristóbal, Galapagos, dal 2005.

PETER R. GRANT e B. ROSEMARY GRANT riceveranno le Darwin-Wallace Medal del 2009 alla Linnean Society of London in occasione del 200esimo compleanno di Charles Darwin's, il 12 febbraio 2009.

Insieme, hanno ricevuto numerosi riconoscimenti, fra cui i seguenti: Municipality of Puerto Ayora Science Award, I. Santa Cruz, Galapagos (2006), American Institute of Biological Sciences Outstanding Scientist Award (2005), Distinguished Scientists Award dal American Institute of Biological Sciences (2005), Grinnell Award dalla University of California at Berkeley (2003), Loye and Alden Miller Award dalla Cooper Ornithological Society (2003), Darwin Medal dalla Royal Society of London (2002), E.O. Wilson Prize dalla American Society of Naturalists (1998) e Leidy Medal dalla Academy of Natural Sciences of Philadelphia (1994).

Per il loro libro *Evolutionary Dynamics of a Natural Population: The Large Cactus Finch of the Galapagos* (Chicago, University of Chicago Press, 1989) hanno ricevuto nel 1991, dalla Wildlife Society, il Wildlife Publication Award. Il libro di Jonathan Weiner, *The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time* (New York, Alfred Knopf, 1994), in cui Rosemary e Peter Grant discutono gli affascinanti risultati di vent'anni di ricerca, ha vinto nel 1995 il Pulitzer Prize (Non-Fiction), ed è stato tradotto in italiano con il titolo *Il becco del fringuello: giorno per giorno l'evoluzione della specie* (Milano, Arnoldo Mondadori Editore, 1995). Il loro ultimo libro è *How and Why Species Multiply. The radiation of Darwin's Finches* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey), pubblicato nel 2008.

Insieme, Peter e Rosemary Grant hanno pubblicato numerosi saggi su riviste scientifiche, fra i quali:

- Fission and fusion of Darwin's finch populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2821-2829, 2008
- Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 661-668, 2008
- The calmodulin pathway and the evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. *Nature* 442: 563-567, 2006 (with others)
- Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313: 224-226, 2006
- Species before speciation is complete. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 93: 94-102, 2006
- The origin and diversification of Galapagos mockingbirds. *Evolution* 60: 370-382, 2006 (with others)
- Comparative landscape genetics and the adaptive radiation of Darwin's finches: the role of peripheral isolation. *Mol. Ecol.* 14: 2943-2957, 2005 (with others)
- Hybridization in the recent past. *American Naturalist* 166: 56-67, 2005 (with others)
- Darwin's finches, *Current Biology* 15: R614-R615, 2005
- What Darwin's finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity, *Bioscience*, vol. 53, n. 10: 965-975, 2003
- Simulating secondary contact in allopatric speciation: an empirical test of pre-mating isolation, *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 542-556, 2002
- Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches, *Science* 296: 707-711, 2002

- Adaptive radiation of Darwin's finches, *American Scientist* 90: 130-139, 2002
- Lack of premating isolation at the base of a phylogenetic tree, *American Naturalist* 160: 1-19, 2002
- Non-random fitness variation in two populations of Darwin's finches, *Proceedings of the Royal Society B* 267: 131-138, 2000
- Quantitative genetic variation in populations of Darwin's finches, in *Adaptive Variation in the Wild*, 3-49, T.A. Mousseau, B. Sinervo and J.A. Endler, eds., Oxford University Press, New York, 1999
- Hybridization and speciation in Darwin's finches: the role of sexual imprinting on a culturally transmitted trait, pp. 404-422 in D.J. Howard and S. Berlocher, eds., *Endless forms: species and speciation*, Oxford University Press, 1998
- Genetics and the origin of bird species, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94: 7768-7775, 1997
- Hybridization, sexual imprinting and mate choice, *American Naturalist* 149: 1-28, 1997
- Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's Finches, *Evolution* 50: 2471-2487, 1996
- Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation, *Evolution* 49: 241-251, 1995
- Phenotypic and genetic consequences of hybridization in Darwin's Finches, *Evolution* 48: 297-316, 1994
- Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's Finches, *Ecology* 73: 766-784, 1992
- Hybridization of bird species, *Science* 256: 193-197, 1992

Fondazione Internazionale Balzan

La Fondazione Internazionale Balzan nasce a Lugano nel 1956 grazie alla generosità di Lina Balzan che, alla morte del padre Eugenio e ispirandosi ai suoi propositi, destina il cospicuo patrimonio ereditato a un'opera per onorarne la memoria.

Eugenio Francesco Balzan, nato a Badia Polesine (Rovigo) il 20 aprile 1874 da famiglia di proprietari terrieri decaduti, aveva passato quasi tutta la vita lavorativa al *Corriere della Sera* di Milano. Entrato al giornale nel 1897, era diventato in pochi anni redattore, capocronaca e inviato speciale. Nel 1903 il direttore Luigi Albertini gli affidava la gestione amministrativa della società editrice del *Corriere* della quale diventava comproprietario con una piccola partecipazione azionaria. Amministratore abile e oculato, ma anche personaggio di spicco nella Milano del suo tempo, lasciava l'Italia nel 1933 per l'opposizione di ambienti ostili all'indipendenza del *Corriere*. Si trasferiva allora in Svizzera, tra Zurigo e Lugano, dove si era fatto accreditare da anni le proprie rendite, collocate con successo, e proseguiva l'intensa attività benefica verso enti e singoli. Rientrato ufficialmente in Italia nel 1950, Eugenio Balzan moriva a Lugano, nella Svizzera italiana, il 15 luglio 1953.*

La Fondazione Balzan ha carattere internazionale e agisce attraverso due sedi: una di diritto italiano e l'altra di diritto svizzero.

La *Fondazione Internazionale Premio E. Balzan - "Premio"*, con sede a Milano, ha lo scopo di incoraggiare, senza distinzioni di nazionalità, di razza e di religione, la cultura, le scienze e le più meritevoli iniziative umanitarie, di pace e di fratellanza tra i popoli. Vi provvede attraverso l'assegnazione annuale di quattro premi nelle categorie "lettere, scienze morali e arti" e "scienze fisiche, matematiche, naturali e medicina".

Le candidature per i premi nei campi scientifici e umanistici provengono da tutto il mondo, da enti culturali appositamente interpellati, e sono selezionate dal *Comitato Generale Premi* a composizione europea. Dal 2001 l'ammontare di ciascun premio è di un milione di franchi svizzeri, di cui la metà dovrà essere destinata dal premiato a un lavoro di ricerca, favorendo preferibilmente i giovani.

Con un intervallo non inferiore a un triennio, la Fondazione Balzan assegna anche un "Premio per l'umanità, la pace e la fratellanza tra i popoli", di entità variabile.

La *Fondazione Internazionale Premio E. Balzan - "Fondo"*, con sede a Zurigo, amministra il patrimonio lasciato da Eugenio Balzan.

* Renata Brogginì, *Eugenio Balzan 1874-1953. Una vita per il "Corriere", un progetto per l'umanità*, Milano, 2001; Renata Brogginì, *Eugenio Balzan 1874-1953. A Biography*, Milano, 2007.

Organi della Fondazione Internazionale Balzan

(al 1° gennaio 2009)

Consiglio di Fondazione “Premio”

Bruno Bottai (Italia), *Presidente*
Carlo Fontana (Italia), *Vicepresidente*
Marco Cameroni (Svizzera)
Achille Casanova (Svizzera)
Enrico Decleva (Italia)
Paolo Matthiae (Italia)
Alberto Quadrio Curzio (Italia)

Comitato Generale Premi

Salvatore Veca (Italia), *Presidente*
M.E.H. Nicolette Mout (Paesi Bassi), *Vicepresidente*
Enric Banda (Spagna)
Giovanni Busino (Italia/Svizzera)
Nicola Cabibbo (Italia)
Bengt Gustafsson (Svezia)
John Richard Krebs (Regno Unito)
Nicole Le Douarin (Francia)
Paolo Matthiae (Italia)
Erwin Neher (Germania)
Antonio Padoa Schioppa (Italia)
Dominique Schnapper (Francia)
Gottfried Scholz (Austria)
Dmitry O. Shvidkovsky (Russia)
Quentin Skinner (Regno Unito)
Werner Stauffacher (Svizzera)
Karlheinz Stierle (Germania)
Marc Van Montagu (Belgio)
Luzius Wildhaber (Svizzera)

Consiglio di Fondazione “Fondo”

Achille Casanova (Svizzera), *Presidente*
Bruno Bottai (Italia)
Luisa Bürkler-Giussani (Svizzera)
Maria Casutt Dietrich (Svizzera)
Carlo Fontana (Italia)
Claudio Generali (Svizzera)
Arina Kowner (Svizzera)

**I Premi Balzan per le lettere, scienze morali, arti,
per le scienze fisiche, matematiche, naturali e la medicina**

- | | | |
|------|---|---|
| 2008 | WALLACE S. BROECKER (USA) | scienza del mutamento climatico |
| | MAURIZIO CALVESI (Italy) | arti figurative dal 1700 |
| | IAN H. FRAZER (Australia/Regno Unito) | medicina preventiva, inclusa la vaccinazione |
| | THOMAS NAGEL (USA/Serbia) | filosofia morale |
| 2007 | ROSALYN HIGGINS (Regno Unito) | diritto internazionale dopo il 1945 |
| | SUMIO IJIMA (Giappone) | nanoscienza |
| | MICHEL ZINK (Francia) | letteratura europea (1000-1500) |
| | JULES HOFFMANN (Francia) e
BRUCE BEUTLER (USA) | immunità innata |
| 2006 | LUDWIG FINSCHER (Germania) | storia della musica occidentale dal XVII secolo |
| | QUENTIN SKINNER (Regno Unito) | storia e teoria del pensiero politico |
| | PAOLO DE BERNARDIS (Italia) e
ANDREW LANGE (USA) | astronomia e astrofisica osservative |
| | ELLIOT MEYEROWITZ (USA) e
CHRISTOPHER SOMERVILLE
(USA/Canada) | genetica molecolare delle piante |
| 2005 | PETER HALL (Regno Unito) | storia sociale e culturale delle città dall'inizio del XVI secolo |
| | LOTHAR LEDDEROSE (Germania) | storia dell'arte dell'Asia |
| | PETER e ROSEMARY GRANT
(USA/Regno Unito) | biologia delle popolazioni |
| | RUSSELL HEMLEY (USA) e
HO-KWANG MAO (USA/Cina) | fisica dei minerali |

- 2004 **PIERRE DELIGNE** (USA/Belgio) matematica
NIKKI RAGOZIN KEDDIE (USA) il mondo islamico dalla fine del XIX
alla fine del XX secolo
MICHAEL MARMOT (Regno Unito) epidemiologia
COLIN RENFREW (Regno Unito) archeologia preistorica
- 2003 **REINHARD GENZEL** (Germania) astronomia infrarossa
ERIC HOBSBAWM (Regno Unito/Egitto) storia europea dal 1900
WEN-HSIUNG LI (USA/Taiwan) genetica e evoluzione
SERGE MOSCOVICI (Francia/Romania) psicologia sociale
- 2002 **WALTER JAKOB GEHRING** (Svizzera) biologia dello sviluppo
ANTHONY THOMAS GRAFTON (USA) storia degli studi umanistici
XAVIER LE PICHON (Francia/Vietnam) geologia
DOMINIQUE SCHNAPPER (Francia) sociologia
- 2001 **JAMES SLOSS ACKERMAN** (USA) storia dell'architettura (compresa
l'urbanistica e l'architettura del paesaggio)
JEAN-PIERRE CHANGEUX (Francia) neuroscienze cognitive
MARC FUMAROLI (Francia) storia e critica letteraria dal XVI secolo
ad oggi
CLAUDE LORUIS (Francia) climatologia
- 2000 **ILKKA HANSKI** (Finlandia) scienze ecologiche
MICHEL MAYOR (Svizzera) strumentazione e tecniche in astronomia
e astrofisica
MICHAEL STOLLEIS (Germania) storia del diritto dal XVI secolo ad oggi
MARTIN LITCHFIELD WEST (Regno Unito) antichità classica

- 1999 **LUIGI LUCA CAVALLI-SFORZA** (USA/Italia) scienza delle origini dell'uomo
- JOHN ELLIOTT** (Regno Unito) storia moderna dal XVI al XVIII secolo
- MIKHAEL GROMOV** (Francia/Russia) matematica
- PAUL RICŒUR** (Francia) filosofia
- 1998 **HARMON CRAIG** (USA) geochimica
- ROBERT MCCREDIE MAY** (Regno Unito/Australia) biodiversità
- ANDRZEJ WALICKI** (USA/Polonia) storia: storia culturale e sociale del mondo slavo dal regno della Grande Caterina alle rivoluzioni russe del 1917
- 1997 **CHARLES COULSTON GILLISPIE** (USA) storia e filosofia delle scienze
- THOMAS WILSON MEADE** (Regno Unito) epidemiologia
- STANLEY JEYARAJA TAMBIAH** (USA/Sri Lanka) scienze sociali: antropologia sociale
- 1996 **ARNO BORST** (Germania) storia: culture medievali
- ARNT ELIASSEN** (Norvegia) meteorologia
- STANLEY HOFFMANN** (USA/Francia/Austria) scienza politica: relazioni internazionali dei nostri giorni
- 1995 **YVES BONNEFOY** (Francia) storia e critica delle belle arti in Europa dal Medioevo ai giorni nostri
- CARLO M. CIPOLLA** (Italia) storia economica
- ALAN J. HEEGER** (USA) scienza dei nuovi materiali non biologici

- 1994 **NORBERTO BOBBIO** (Italia) diritto e scienza delle politiche
(governo dei sistemi democratici)
- RENÉ COUTEAUX** (Francia) biologia (struttura della cellula con
particolare riferimento al sistema nervoso)
- FRED HOYLE** (Regno Unito) e
MARTIN SCHWARZSCHILD
(USA/Germania) astrofisica (evoluzione delle stelle)
- 1993 **WOLFGANG H. BERGER** paleontologia, con particolare riferimento
(USA/Germania) all'oceanografia
- LOTHAR GALL** (Germania) storia: società del XIX e XX secolo
- JEAN LECLANT** (Francia) arte e archeologia dell'antichità
- 1992 **ARMAND BOREL** (USA/Svizzera) matematica
- GIOVANNI MACCHIA** (Italia) storia e critica delle letterature
- EBRAHIM M. SAMBA** (Gambia) medicina preventiva
- 1991 **GYÖRGY LIGETI** musica
(Austria/Ungheria/Romania)
- VITORINO MAGALHÃES GODINHO** storia: nascita e sviluppo dell'Europa
(Portogallo) nel XV e XVI secolo
- JOHN MAYNARD SMITH** (Regno Unito) genetica e evoluzione
- 1990 **WALTER BURKERT** (Germania) scienze dell'antichità (bacino mediterraneo)
- JAMES FREEMAN GILBERT** (USA) geofisica (terra solida)
- PIERRE LALIVE D'EPINAY** (Svizzera) diritto internazionale privato
- 1989 **EMMANUEL LÉVINAS** (Francia/Lituania) filosofia
- LEO PARDI** (Italia) etologia
- MARTIN JOHN REES** (Regno Unito) astrofisica delle alte energie

- 1988 **SHMUEL NOAH EISENSTADT** (Israele/Polonia) sociologia
RENÉ ETIEMBLE (Francia) letteratura comparata
MICHAEL EVENARI (Israele/Francia) e **OTTO LUDWIG LANGE** (Germania) botanica applicata
(ivi compresi gli aspetti ecologici)
- 1987 **JEROME SEYMOUR BRUNER** (USA) psicologia umana
RICHARD W. SOUTHERN (Regno Unito) storia medievale
PHILLIP V. TOBIAS (Sud Africa) antropologia fisica
- 1986 **OTTO NEUGEBAUER** (USA/Austria) storia della scienza
ROGER REVELLE (USA) oceanografia/climatologia
JEAN RIVERO (Francia) diritti fondamentali della persona
- 1985 **ERNST H.J. GOMBRICH** (Regno Unito/Austria) storia dell'arte occidentale
JEAN-PIERRE SERRE (Francia) matematica
- 1984 **JAN HENDRIK OORT** (Paesi Bassi) astrofisica
JEAN STAROBINSKI (Svizzera) storia e critica delle letterature
SEWALL WRIGHT (USA) genetica
- 1983 **FRANCESCO GABRIELI** (Italia) orientalistica
ERNST MAYR (USA/Germania) zoologia
EDWARD SHILS (USA) sociologia
- 1982 **JEAN-BAPTISTE DUROSELLE** (Francia) scienze sociali
MASSIMO PALLOTTINO (Italia) scienze dell'antichità
KENNETH VIVIAN THIMANN (USA/Regno Unito) botanica pura e applicata

1981	JOSEF PIEPER (Germania)	filosofia
	PAUL REUTER (Francia)	diritto internazionale pubblico
	DAN PETER MCKENZIE, DRUMMOND HOYLE MATTHEWS e FREDERICK JOHN VINE (Regno Unito)	geologia e geofisica
1980	ENRICO BOMBIERI (USA/Italia)	matematica
	JORGE LUIS BORGES (Argentina)	filologia, linguistica e critica letteraria
	HASSAN FATHY (Egitto)	architettura e urbanistica
1979	TORBJÖRN CASPERSSON (Svezia)	biologia
	JEAN PIAGET (Svizzera)	scienze sociali e politiche
	ERNEST LABROUSSE (Francia) e GIUSEPPE TUCCI (Italia)	storia
1962	PAUL HINDEMITH (Germania)	musica
	ANDREJ KOLMOGOROV (Russia)	matematica
	SAMUEL ELIOT MORISON (USA)	storia
	KARL VON FRISCH (Austria)	biologia

I Premi Balzan per l'umanità, la pace e la fratellanza tra i popoli

2007 **KARLHEINZ BÖHM** (Austria)

2004 **COMUNITÀ DI SANT'EGIDIO**

2000 **ABDUL SATTAR EDHI** (Pakistan/India)

1996 **COMITATO INTERNAZIONALE DELLA CROCE ROSSA**

1991 **ABBÉ PIERRE** (Francia)

1986 **ALTO COMMISSARIATO O.N.U. PER I RIFUGIATI**

1978 **MADRE TERESA DI CALCUTTA** (India/Macedonia)

1962 **S.S. GIOVANNI XXIII** (Città del Vaticano/Italia)

1961 **FONDAZIONE NOBEL**

Finito di stampare
nel mese di gennaio 2009
a cura di 24 ORE Motta Cultura, Milano
Printed in Italy