

Davide Sassi

Elementi di Sistematica biologica



Copyright © MMVIII
ARACNE editrice S.r.l.

www.aracneeditrice.it
info@aracneeditrice.it

via Raffaele Garofalo, 133 A/B
00173 Roma
(06) 93781065

ISBN 978-88-548-2214-6

*I diritti di traduzione, di memorizzazione elettronica,
di riproduzione e di adattamento anche parziale,
con qualsiasi mezzo, sono riservati per tutti i Paesi.*

*Non sono assolutamente consentite le fotocopie
senza il permesso scritto dell'Editore.*

I edizione: novembre 2008

Sommario

PREFAZIONE, 15

INTRODUZIONE, 19

1. DI CHE COSA SI PARLA, 29

1.1 I fondamenti storici, 31

1.2 A cosa serve la sistematica biologica, 34

1.3 Qualche anticipazione terminologica, 35

1.4 Le differenti impostazioni teorico–metodologiche, 41

1.4.1 La scuola evolutiva classica, 41

1.4.2 La scuola fenetica, 42

1.4.3 La scuola cladistica, 42

1.4.4 La scuola cladistica trasformata, 43

1.5 I criteri per l'ordinamento, 44

1.6 Il metodo comparativo, 44

Note al capitolo 1, 48

2. FONDAMENTI EPISTEMOLOGICI, 51

2.1 Scienza e verità, 51

2.2 Fondamenti del metodo scientifico: induzione e deduzione, 55

2.3 Il falsificazionismo di Popper, 58

2.4 Le teorie come strutture organizzate: i programmi di ricerca di Lakatos, 64

- 2.5 Il principio di parsimonia, 67**
- 2.6 La sistematica biologica è scienza?, 69**
 - 2.6.1 Le scuole sistematiche e i fondamenti epistemologici moderni, 70*
 - 2.6.2 Potere predittivo, 77*
 - 2.6.3 Principio esplicativo e metodologia di indagine, 78*
 - 2.6.4 È possibile una risposta?, 81*
- 2.7 La classificazione come teoria, 81**
- 2.8 Una impostazione aristotelica, 85**
- Note al capitolo 2, 90*

3. GLI ASPETTI NORMATIVI E LA NOMENCLATURA BIOLOGICA, 95

- 3.1 La condivisione dei risultati della ricerca, 95**
- 3.2 La denominazione degli oggetti biologici, 96**
- 3.3 La nomenclatura linneana, 98**
 - 3.3.1 La moderna regolamentazione, 99*
- 3.4 Come si svolge la procedura, 101**
- 3.5 Principio di priorità, sinonimia e omonimia, 111**
- 3.6 Sottospecie e nomenclatura trinomia, 113**
- 3.7 Le categorie sovraspecifiche, 115**
- Note al capitolo 3, 118*

4. TERMINOLOGIA E CONCETTI GENERALI, 119

- 4.1 Filogenesi e ontogenesi, 120**
- 4.2 Adattazionismo e vincoli strutturali. Concetto di Bauplan, 123**
- 4.3 Analogie e omologie, 126**
- 4.4 Le ragioni della somiglianza tra le specie, 129**
- 4.5 Il processo di speciazione, 132**
- 4.6 Caratteri sistematici, 136**
 - 4.6.1 Una definizione generale, 136*
 - 4.6.2 Caratteri cromosomici, 139*
 - 4.6.3 Caratteri sierologici, 142*

4.6.4 *Caratteri molecolari*, 143

4.6.5 *Approccio alternativo o proficua integrazione?*,
144

4.7 Caratteri quantitativi e qualitativi, 146

4.8 La scelta dei caratteri da utilizzare, 147

4.8.1 *Caratteri correlati e caratteri indipendenti*, 148

4.8.2 *Ponderazione dei caratteri*, 148

4.8.3 *Omoplasie, parallelismi, convergenze, reversioni*,
150

4.9 Definizione filogenetica dei taxa, 153

4.9.1 *Gruppo polifiletico*, 153

4.9.2 *Gruppo monofiletico e gruppo parafiletico*, 154

4.9.3 *Grado e clado*, 160

4.10 Alberi radicati e non radicati, 162

Note al capitolo 4, 164

5. IL CONCETTO DI SPECIE, 169

5.1 *Concetto tipologico di specie*, 171

5.2 *Concetto nominalistico di specie*, 172

5.3 *Specie come individuo o come classe*, 172

5.4 *Concetto biologico di specie (BSC)*, 177

5.5 *Concetto hennigiano di specie (HSC)*, 181

5.6 *Concetto filogenetico di specie secondo Mishler e
Theriot (PSC–MT)*, 183

5.7 *Concetto filogenetico di specie secondo Wheeler e
Platnick (PSC–WP)*, 186

5.8 *Concetto evolutivo di specie (ESC)*, 189

5.9 *Concetto ecologico di specie*, 190

5.10 *Considerazioni ulteriori sul concetto di specie*, 191

5.11 *Categorie subspecifiche*, 200

Note al capitolo 5, 207

6. LE BASI TEORICHE DELLA SCUOLA SISTEMATICA FILOGENETICA, 211

6.1 *Una breve rassegna storica*, 212

6.2 Come è impostato il metodo cladistico, 220

6.3 Apomorfie e plesiomorfie, 224

6.4 Analisi cladistica e principio di parsimonia, 228

6.5 Un breve riepilogo, 232

6.6 Ricostruzione filogenetica e classificazione, 236

6.7 L'estinzione dell'ancestor, 238

Esercizi relativi al capitolo 6, 248

Note al capitolo 6, 259

7. L'ANALISI DEI CARATTERI, 261

7.1 L'oggetto della procedura, 262

7.2 Codifica dei caratteri, 263

7.3 Polarizzazione dei caratteri, 265

7.3.1 Metodo paleontologico, 267

7.3.2 Metodo del gruppo esterno (=outgroup), 267

7.4 Ordinamento dei caratteri, 280

7.4.1 Ordinamento con il metodo dell'outgroup funzionale, 285

7.4.2 Omologie, ricostruzioni filogenetiche e rischi di circolarità, 286

7.5 Come codificare caratteri multistato all'interno di una matrice, 289

Esercizi relativi al capitolo 7, 295

Note al capitolo 7, 300

8. COSTRUZIONE DI ALBERI E OTTIMIZZAZIONE, 301

8.1 Massima parsimonia o massima probabilità, 302

8.2 La regola di raggruppamento, 305

8.3 Metodi di costruzione di cladogrammi, 309

8.4 Argomentazione di Hennig e lunghezza di un cladogramma, 311

8.5 Algoritmo di Wagner, 321

8.6 Ulteriori procedure di ottimizzazione dei cladogrammi, 329

8.7 Moderni algoritmi di ricerca: ricerca esaustiva, Branch and Bound, euristica, 334

8.8 Metodi esatti, 334

8.8.1 *Ricerca esaustiva, 334*

8.8.2 *Branch and Bound, 335*

8.9 Metodi euristici, 340

8.9.1 *Stepwise addition, 340*

8.9.2 *Branch swapping, 341*

8.10 Metodi di ottimizzazione dei caratteri, 343

8.10.1 *Ottimizzazione di Wagner, 344*

8.10.2 *Ottimizzazione di Fitch, 351*

8.10.3 *Ottimizzazione di Dollo, 352*

8.10.4 *Ottimizzazione di Camin e Sokal, 352*

8.11 Riepilogando quanto visto fino ad ora nel capitolo, 355

8.12 Difficoltà nell'utilizzo del metodo, 357

8.12.1 *Evoluzione per reticolazione: le specie ibride, 357*

8.12.2 *Politomie, 358*

Esercizi relativi al capitolo 8, 363

Note al capitolo 8, 385

**9. STATISTICHE DESCRITTIVE E CONFRONTO
TRA CLADOGRAMMI, 387**

9.1 Alla ricerca di una valutazione complessiva dei risultati, 387

9.2 Nuove considerazioni sulla ponderazione dei caratteri, 395

9.2.1 *Ponderazione a priori, 396*

9.2.2 *Ponderazione a posteriori, 398*

9.2.2.1 *Ponderazione sulla base della compatibilità tra caratteri, 398*

9.2.2.2 *Ponderazione sulla base della consistenza dei caratteri, 401*

9.2.3 *Caratteri correlati, 407*

9.3 Tecniche di consenso, 409

9.3.1 *Albero di consenso stretto* (= *Strict consensus tree*), 411

9.3.2 *Albero di consenso “semi-stretto”* (= *Semi-strict consensus tree*), 412

9.3.3 *Albero di consenso a maggioranza* (= *Majority-rule consensus tree*), 412

9.3.4 *Albero di consenso mediano* (= *Median consensus tree*), 413

9.3.5 *Albero di consenso di Nelson* (= *Nelson consensus tree*), 413

9.3.6 *Albero di consenso di Adams* (= *Adams consensus tree*), 414

9.3.7 *Albero di sviluppo comune* (= *Common pruned tree*), 415

9.4 “Supermatrici” e “Superalberi”, 416**9.5 Valutare il grado di attendibilità dei risultati, 419**

9.5.1 *Bootstrap*, 420

9.5.2 *Jackknife*, 424

9.5.3 *Indice di Bremer* (= *Bremer Support*), 427

Esercizi relativi al capitolo 9, 433

Note al capitolo 9, 439

10. LA SISTEMATICA MOLECOLARE, 441

10.1 Il problema dell’allineamento delle sequenze, 442

10.2 L’utilizzo del DNA mitocondriale. Il DNA Barcoding, 447

10.3 Alla ricerca dell’allineamento ottimale, 455

10.4 Dalle sequenze allineate alla analisi filogenetica, 459

10.4.1 *Metodi di distanza*, 463

10.4.2 *Metodo di massima parsimonia*, 465

10.4.3 *Metodi probabilistici*, 466

10.5 Il problema dei geni paraloghi e ortologi, 471

10.6 Long Branch Attraction, 479

Esercizi relativi al capitolo 10, 486

Note al capitolo 10, 487

11. LA CLASSIFICAZIONE FILOGENETICA, 489

11.1 Filogenesi e classificazione, 490

11.2 Alcune possibili critiche, 498

11.3 Una proposta operativa: il Phylocode, 503

Esercizi relativi al capitolo 11, 520

Note al capitolo 11, 523

12. LA BIOGEOGRAFIA STORICA, 525

12.1 Dispersione e vicarianza, 527

12.2 Il dispersalismo, 530

12.3 La panbiogeografia, 532

12.4 La biogeografia filogenetista, 543

12.5 La biogeografia cladistica, 546

12.6 La dispersal–vicariance analysis, 558

12.7 La filogeografia, 562

12.8 La teoria della coalescenza, 565

Esercizi relativi al capitolo 12, 570

Note al capitolo 12, 573

13. LA RICOSTRUZIONE DI SCENARI EVOLUTIVI, 575

13.1 Correlazione tra caratteri, 576

13.2 Cospeciazione e coadattamento ovvero l'evoluzione
delle associazioni ecologiche, 580

13.2.1 Come evidenziare processi di cospeciazione: un
esempio, 583

13.2.2 Come evidenziare processi di coadattamento: un
esempio, 587

13.3 L'utilizzo dei dati paleontologici, 593

Esercizi relativi al capitolo 13, 599

Note al capitolo 13, 603

14. LA SCUOLA EVOLUTIVA CLASSICA, 605

14.1 I presupposti teorici, 606

14.2 La ricostruzione filogenetica per la scuola evolutiva, 610

14.3 La classificazione per la scuola evolutiva, 613

14.4 Gruppi radice e gruppi corona, 614

14.5 La definizione del rango, 620

14.6 La pratica della scuola evolutiva, 622

Esercizi relativi al capitolo 14, 624

Note al capitolo 14, 624

15. LA SCUOLA FENETICA NUMERICA, 625

15.1 Impostazione teorica e fondamenti metodologici, 625

15.2 Alcuni esempi di tecniche fenetiche numeriche: indici di somiglianza, 632

15.2.1 Coefficiente Simple matching, 633

15.2.2 Indice di Jaccard, 637

15.2.3 Indice di Dice-Sørensen, 639

15.3 Un confronto sugli indici numerici, 639

15.4 Ulteriori procedure di aggregazione, 641

15.5 Indici di distanza, 643

15.6 Problemi connessi all'utilizzo dei metodi fenetici, 646

Esercizi relativi al capitolo 15, 654

Note al capitolo 15, 656

16. LA CLADISTICA TRASFORMATA, 657

16.1 L'eresia interna: un ritorno alla sistematica pre-darwiniana?, 657

16.2 Le obiezioni alla cladistica "ortodossa", 662

16.3 Le critiche, 667

16.4 Un contributo operativo: la Three-item statements analysis, 671

Esercizi relativi al capitolo 16, 681

Note al capitolo 16, 683

17. LA RICERCA BIOSISTEMATICA: QUALI PROSPETTIVE FUTURE?, 685

GLOSSARIO, 693

BIBLIOGRAFIA, 731

SITOGRAFIA, 745

INDICE ANALITICO, 753

CAPITOLO 1

DI CHE COSA SI PARLA

L'immaginazione gioca un ruolo assolutamente centrale nella ricerca scientifica, come in ogni altro settore della creatività umana.

N. Eldredge

L'esigenza di evidenziare un ordine nascosto nella varietà del mondo biologico risale ai più antichi approcci nello studio della realtà che ci circonda. La prima classificazione formale dei regni naturali viene generalmente attribuita ad Aristotele (384-322 a. C.), anche se è possibile trovare traccia di tentativi precedenti in seguaci della Scuola pitagorica che risalgono al V sec. a. C. Questa ricerca è sempre stata caratterizzata dalla convinzione che l'ordine cercato non fosse un semplice artefatto ma che si configurasse come una proprietà del mondo fisico, o perché

espressione di una volontà trascendente o perché prodotto dall'azione di forze naturali, caratterizzate da una azione nel tempo regolare e, se non direttamente prevedibile, per lo meno interpretabile alla luce di poche cause generali. Lo sviluppo di questa idea guida ha portato alla formulazione, in epoche differenti, di numerosi e diversi modelli interpretativi del mondo organico. Questi molteplici approcci culturali nella lettura alla realtà che ci circonda sono, come è ovvio, intimamente legate allo *Zeitgeist* nel quale gli studiosi di scienze naturali hanno operato. Bocchi e Ceruti (1993) così descrivono, ad esempio, le cause del consolidarsi in epoca preevoluzionista del cosiddetto pensiero tipologico, a partire dalla seconda metà del XVI secolo:

«A poco a poco il tempo della storia si dilatò. Il compimento del disegno divino non era più sentito come prossimo e ineluttabile. Per lo più, di fronte alle innumerevoli concordanze e discordanze mostrate dall'intrico dei tempi storici, [i filosofi] cercarono di definire e cogliere la vera natura di un Grande Tempo: lineare, ciclico, stazionario? Tentarono di ridurre la fenomenologia lineare e irreversibile di molti processi a cicli più estesi e profondi; oppure, al contrario, credettero di riscontrare una linearità profonda dietro la ciclicità apparente dei fenomeni. La tradizione scientifica moderna si sviluppò nel contesto di queste filosofie della storia. Condivise il loro modo di interrogarsi sulla natura del tempo e sulle direzioni della storia. James Hutton e Charles Lyell cercarono di inserire l'irreversibilità di eventi e processi della storia naturale nel grandioso affresco ciclico La varietà degli organismi viventi, apparentemente inesauribile, fu concepita come il riflesso di una serie limitata e numerabile di *eide* (essenze, forme) astoriche e atemporali ...[che stabilivano] ... i vincoli immutabili a cui avrebbero dovuto conformarsi i processi naturali ...».

1.1 I fondamenti storici

Una dettagliata analisi della storia del pensiero biologico esula dagli scopi della nostra riflessione e si rimanda pertanto alle numerose e valide opere, pubblicate in anni recenti anche in Italia, che trattano in modo più o meno approfondito questo tema (v. bibliografia). Ci limitiamo qui a ricordare soltanto alcune idee che a nostro avviso hanno influenzato in maniera particolarmente significativa lo sviluppo dei fondamenti teorici della sistematica.

1. Il concetto di *Scala naturae*, secondo cui le forme biologiche costituirebbero una progressione armoniosa e ininterrotta, di complessità crescente, tra il mondo inanimato e la spiritualità. L'idea di una grandiosa architettura che, attraverso delicate connessioni, realizza una sorta di percorso ideale e sostanzialmente lineare, si potrebbe dire, “dal fango agli angeli”, nacque con le opere tardive di Aristotele (Zunino e Colomba, 1997) ebbe particolare diffusione fino alla seconda metà del XVIII secolo¹, e fu ancora presente in gran parte dell'opera di Lamarck (1744–1829). Con il rapido incremento delle conoscenze in campo botanico e zoologico, l'idea che tutte le specie potessero essere disposte in una simile sequenza lineare entrò rapidamente in crisi. Il colpo di grazia all'immagine della *Scala naturae* fu inferto dalla grande autorità di Georges Cuvier (1769–1832)², il quale sostenne con convinzione l'esistenza di quattro distinti *phyla* animali, in nessun modo riconducibili ad uno stesso schema costruttivo comune. “L'unità del mondo organico sembrò disintegrarsi quanto più e quanto meglio si veniva a conoscere il mondo della vita. Quando si capì che una linea o un principio guida unidimensionali erano inadeguati, iniziò la ricerca di schemi multidimensionali” (Mayr, 1982).
2. Il convincimento dell'esistenza di una serie di pochi modelli ideali (archetipi), diretta espressione della divinità, attorno ai quali si organizza la multiforme varietà dei viventi prese invece le mosse dalle posizioni idealistiche dei *Naturphilosophen* tedeschi, i quali

combinarono «l'osservazione di certi tipi di struttura (unità del piano) con il concetto platonico di *éidos*» (*ibid.*), ritenendo appunto che la varietà degli organismi prendesse le mosse da poche forme essenziali (= essenzialismo o tipologismo). In campo strettamente biologico il pensiero dei *Naturphilosophen*, formalizzato nella cosiddetta morfologia idealistica, godette di grande popolarità per tutta la prima metà del XIX secolo. In questa costante ricerca di un ordine nascosto, i biologi aderenti alla *Naturphilosophie* manifestarono spesso un approccio fortemente speculativo, connotato da marcati contenuti metafisici. Nelle loro interpretazioni del mondo organico compaiono continuamente concetti come armonia, opposizione di forze, regolarità geometriche, polarità. In alcuni casi vengono date classificazioni costruite su modelli numerologici, vagamente ispirati ad un misticismo di tipo pitagorico. Lo zoologo Lorenz Oken (1779–1851), forse l'esponente più significativo della *Naturphilosophie*, costruisce i gruppi tassonomici animali ad imitazione delle parti del corpo umano. Gli Invertebrati, ad esempio, sono considerati gli “animali-intestino”, i Pesci sono gli “animali-ossa”, gli Uccelli “animali-nervi” e così via. Nonostante questi eccessi, la *Naturphilosophie* ha consentito lo sviluppo di alcuni indirizzi di ricerca di grande significato per lo sviluppo delle successive conoscenze. Come rileva La Vergata (1988), «la concezione dinamica della realtà diede impulso allo studio della formazione degli organi ... la dottrina della polarità stimolò l'indagine sulla riproduzione sessuale dei vegetali ... la ricerca di corrispondenze tra organismi diversi favorì una impostazione comparativa in morfologia e in fisiologia ... ». Inoltre spetta ai seguaci della *Naturphilosophie* la dimostrazione che in natura, oltre ad affinità nelle forme e funzioni degli organi dovute alle naturali “corrispondenze” degli organismi, esiste un'altra forma di somiglianza, da essi denominata *analogia*. Ad esempio i delfini e le balene hanno affinità con i mammiferi terrestri, ma pure condividono analogie con gli altri vertebrati acquatici (pesci) che popolano gli stessi loro ambienti. I significati e le differenze tra i concetti di analogia e affinità (in seguito

denominata omologia), opportunamente sviluppati e approfonditi, costituiranno, come vedremo (cap. 4), uno degli elementi fondanti della moderna sistematica.

3. L'impostazione filosofico speculativa della *Naturphilosophie* si diffuse dalla Germania al resto dell'Europa, dominando gli ambienti accademico scientifici fino alla metà dell'800, quando prese vigore una decisa opposizione ad essa, caratterizzata, di riflesso, da una impostazione nettamente antispeculativa ed empirista, volta alla osservazione e alla raccolta e descrizione dei "fatti", e disimpegnata dalla formulazione di qualsivoglia ipotesi o interpretazione degli stessi. Oltre all'insofferenza per gli eccessi dei *Naturphilosophen*, giocò indubbiamente il fatto che nuove specie animali e vegetali, con il progredire delle esplorazioni, venivano scoperte in numero sempre crescente, e ciò impegnava duramente i sistematici in un lavoro lungo, monotono, quasi esclusivamente compilativo, ma indispensabile, di descrizione delle stesse. I sistematici dunque furono in gran parte indotti a dare al proprio lavoro un taglio molto pragmatico, e in molti casi, ostentatamente «antifilosofico se non addirittura antiteorico». È molto interessante al proposito l'opinione di La Vergata (1988), il quale attribuisce a questa fase «quella sorta di inerzia delle pratiche e delle tecniche quotidiane di classificazione che sembra caratterizzare la storia della sistematica e che fa sì che la *routine* classificatoria sia spesso in ritardo sugli sviluppi della tassonomia. Di fronte al terribile problema della realtà del genere, della specie, ecc., [molti naturalisti] oscillano fra un nominalismo pragmatico e un realismo ingenuo; per loro il *tipo* non è una forma ideale o un piano fondamentale di organizzazione (*Bauplan*³), come vogliono i morfologi idealisti; è invece un campione convenzionalmente assunto come rappresentante del gruppo di appartenenza, è la base della descrizione di un gruppo e del nome che gli è attribuitosi pensi alle sfumature idealistico-platoniche che il concetto di tipo porta con sé».

4. L'ordine nascosto viene infine visto come il prodotto di un percorso storico o evolutivo che, guidato dalla necessità di un adattamento continuo ad un ambiente perennemente mutevole, porta ad una progressiva divergenza delle caratteristiche delle entità biologiche. Pur essendo rintracciabile, in modo più o meno esplicito, e variamente espressa per quanto riguarda i meccanismi e gli effetti, dagli esordi del pensiero occidentale fino all'epoca moderna, questa idea si sviluppa pienamente con l'opera di Charles Darwin (1809–1882) e Alfred Russel Wallace (1823–1913), e da allora costituisce la principale chiave di lettura dell'intero mondo organico. Va comunque rilevato che l'impostazione essenzialistica, che ha permeato il pensiero biologico anche in tempi di molto successivi all'irruzione del darwinismo, si oppone al riconoscimento del ruolo svolto dai processi contingenti nel percorso storico degli organismi, anche quando quest'ultimo venga di fatto ammesso. È soltanto negli ultimi anni che gli evoluzionisti hanno giustamente posto l'accento su questi aspetti dello sviluppo nel tempo delle forme biologiche, rendendo finalmente possibile il completamento della rivoluzione darwiniana.

1.2 A cosa serve la sistematica biologica

Qualunque sia l'impostazione culturale che ha guidato gli zoologi e i botanici nella loro ormai plurisecolare opera di osservazione, descrizione e catalogazione degli esseri viventi, si può comunque affermare che le finalità verso cui tale impegno si è orientato sono sostanzialmente tre: 1) identificazione delle diverse forme della varietà biologica; 2) studio delle relazioni naturali tra di esse; 3) inquadramento di tali forme in categorie, generalmente disposte in ordine gerarchico inclusivo. Gli zoologi e i botanici sistematici si occupano inoltre di risolvere i problemi teorici connessi con questi obiettivi.

Pure essendo un processo comune a qualunque attività scientifica, è proprio nello studio delle forme naturali, e in particolare in quelle biologiche, che l'atto del classificare raggiunge la sua massima complessi-

tà. Ciò è reso necessario dalla straordinaria moltitudine delle strutture che si manifestano nella biosfera, e contemporaneamente è facilitato dal riconoscimento di due particolari “configurazioni” nella varietà del mondo biologico:

- a) esistono discontinuità nella multiformità degli individui, che consentono di separarli in gruppi discreti (le specie);
- b) esistono somiglianze tra le varie specie, che consentono a loro volta la formazione di raggruppamenti di ordine superiore (i generi, le famiglie ecc.).

Queste due caratteristiche sembrano effettivamente proprietà “reali” del mondo naturale, e non il prodotto di arbitrarie semplificazioni dovute a particolari stili cognitivi o condizionamenti culturali. È noto infatti che le popolazioni aborigene, per lo meno negli ambiti ai quali riconoscono una qualche utilità (alimentare ecc.) identificano nei loro territori sostanzialmente le stesse specie riconosciute dai sistematici specialisti di quella particolare fauna o flora. Come vedremo più avanti, l’utilizzo dei due elementi di somiglianza sopra indicati — tra individui nelle specie e tra le specie nei gruppi tradizionalmente riconosciuti dalla sistematica “classica” — è oggi fortemente criticato nella costruzione di “buone” classificazioni, cioè nelle classificazioni coerenti con il moderno paradigma evoluzionista. Rimane il fatto che l’evidenza di questa struttura gerarchica di somiglianze ha enormemente facilitato la descrizione della varietà biologica, determinando lo sviluppo di una disciplina ormai plurimillenaria.

1.3 Qualche anticipazione terminologica

I tre settori della sistematica indicati nel paragrafo precedente (identificazione, studio delle relazioni naturali, inquadramento in categorie) sembrerebbero chiaramente distinti, oltre che per gli scopi, anche per gli strumenti utilizzati. In realtà, anche tra gli addetti ai lavori è facile vedere questi ambiti confusi tra di loro, e anche i termini usati per identificar-

li non sembrano sempre utilizzati con il corretto significato. Vediamo dunque di delineare un minimo assetto terminologico sulla base dei significati correntemente riconosciuti.

Un importante tentativo di superare le ambiguità sopra indicate è stato compiuto dal paleontologo americano G. G. Simpson (1961), il quale ha fornito le definizioni riportate di seguito.

- *Sistematica*: è lo studio scientifico della diversità degli organismi e dei diversi tipi di relazioni che intercorrono tra di essi.
- *Tassonomia*: è lo studio degli aspetti teorici della classificazione, comprese le sue basi, principi, procedure e regole.

Ulteriori definizioni relative a questi due termini sono frequentemente reperibili in letteratura. In genere sembrano prevalere due tendenze, la prima è quella di considerarli semplicemente come sinonimi⁴, nella seconda il suggerimento di Simpson viene nel complesso accettato, a volte specificandone meglio i significati. In quest'ultimo caso le definizioni possono essere riproposte come segue:

- *Sistematica*: complesso di attività scientifiche attraverso le quali gli organismi viventi e fossili vengono, all'interno di un sistema coerente di regole e principi universalmente accettati, in primo luogo descritti e denominati, e successivamente inseriti all'interno di un sistema di classificazione. Si può pertanto affermare che «lo scopo della sistematica è scoprire gruppi di organismi in natura, gruppi che sono il prodotto dell'evoluzione» (Scott-Ram, 1990). La sistematica include anche l'indagine sullo sviluppo evolutivo degli organismi oltre che lo studio della variabilità all'interno e tra le popolazioni naturali.
- *Tassonomia*: lo studio degli aspetti teorici e delle metodologie che il sistematico utilizza per classificare. In questo senso la tassonomia non ha come oggetto di studio gli organismi, ma le classificazioni, oltre che le procedure e i principi necessari a realizzarle.

Nel dibattito animatosi a partire dall'inizio degli anni quaranta e che portò alla definizione del cosiddetto Neodarwinismo o Nuova Sintesi, venne ribadita (Simpson, 1944) la distinzione tra microevoluzione e macroevoluzione, cioè tra i processi gradualisti, governati dall'azione della selezione naturale e quindi caratterizzati da una forte componente deterministica, attraverso i quali si modificano le popolazioni interne ad una specie, e quelli più discontinui e con connotazioni più nettamente stocastiche che sarebbero alla base della formazione dei gruppi sistematici di livello superiore. Di riflesso, nell'ambito dei temi relativi alla classificazione, si iniziò a parlare di *microsistemica* e *macrosistemica*. La prima focalizza la propria ricerca sul cosiddetto problema della specie (*Species Problem*), nel quale viene dibattuto lo statuto ontologico, per così dire, da attribuire a questa fondamentale unità sistematica e la sua delimitazione sulla base di dati derivati dallo studio delle popolazioni e della relativa variabilità delle stesse. La microtassonomia affronta inoltre il problema della classificazione di tali popolazioni in ranghi di livello subspecifico. La macrotassonomia si occupa invece del riconoscimento dei taxa⁵ di livello superiore alla specie.

Ancora Simpson (1961) propone il seguente chiarimento terminologico:

La *classificazione* è il processo di ordinamento degli organismi all'interno di gruppi sulla base delle relazioni reciproche, cioè per contiguità, somiglianza o entrambe.

Nel lavoro del sistematico moderno, la classificazione è l'attività volta a collocare in unità gerarchiche (= taxa) di rango (= livello) crescente e comprendenti (= inclusive) le unità di rango inferiore (cioè l'inclusione delle entità studiate in specie, generi, famiglie ecc.). Il sistematico, dopo averle evidenziate, interpreta le relazioni tra gli organismi e le trascrive nelle forme di categorie strutturate (classi), producendo appunto una classificazione. Classificare è dunque una attività che, procedendo attraverso generalizzazioni e categorizzazioni, riassume un complesso di informazioni in uno schema simbolico convenzionale, che non

necessariamente implica elementi di descrizione (Zunino e Colomba, 1997).

In letteratura si possono comunque registrare due diverse sfumature del significato attribuito al termine classificazione:

- a) una semplice lista di nomi, arrangiata in modo da evidenziare i relativi livelli di categoria (in pratica si tratta del solo “prodotto finito”);
- b) come in *a*, ma con aggiunto l’insieme dei criteri (i principi tassonomici cui ci si ispira) e dei *caratteri sistematici* utilizzati. In questo secondo caso viene enfatizzato il “processo” (Scott-Ram, 1991).

Si potrebbe forse pensare che il concetto di classificazione sia rapidamente ed esaustivamente delineabile, e su di esso ci si possa accordare con facilità. In realtà se è semplice concordare su quale debba essere il “contenuto” di una classificazione, altra cosa è stabilire le procedure e, soprattutto, i criteri con cui operare. Sulla scelta di questi ultimi riprenderemo l’argomento nel prossimo capitolo. Per quanto riguarda il modo di procedere, accenniamo ad un sostanziale cambiamento di prospettiva a partire dal XVII secolo. Fino ad allora la metodologia prevedeva in buona sostanza un processo di suddivisione logica a partire da raggruppamenti più generali sulla base di singole proprietà, ritenute di particolare significato. Si trattava dunque di procedere di una classificazione “dall’alto verso il basso”. Da allora in poi è gradualmente maturato un approccio molto differente: classificare non separando, ma raggruppando gli oggetti biologici in categorie progressivamente più complesse sulla base di molteplici caratteristiche condivise. La classificazione discendente ha radici nella filosofia platonica e aristotelica. Per i filosofi essenzialisti un metodo basato sulla suddivisione logica era il più indicato per la ricerca di un ordine nascosto nel mondo naturale. Una “classe” di oggetti (o *ghénos* nella terminologia platonica) viene suddivisa in due “sottoclassi” o *éidos* (*tertium non datur*) sulla evidenza di un carattere “essenziale”, da distinguere dagli ininfluenti caratteri “accidentali”. Ciascun *éidos* funge da *ghénos* nel successivo passaggio di

suddivisione dicotomica, fino alla identificazione delle sottounità elementari, non ulteriormente divisibili. La classificazione discendente fu sostenuta in particolare dal botanico Andrea Cesalpino (1520–1603) ed ebbe il momento di maggiore fortuna nel periodo pre-darwiniano, grazie al carisma di Linneo, suo convinto sostenitore. La popolarità della classificazione discendente sembra comunque più relegata alle dichiarazioni di principio che non alla pratica sul campo. Platone non applicò mai il metodo della suddivisione logica (diairesi) agli oggetti biologici⁶ e Aristotele che si impegnò a fondo nello studio degli animali e delle piante, giunse addirittura a ridicolizzare il principio della divisione dicotomica. Sembra acquisito che lo stesso Cesalpino abbia elaborato la sua classificazione delle piante sulla base delle proprie osservazioni empiriche, solo in seguito sovrapponendo ad essa l'impianto della suddivisione logica basato su caratteri singoli (Mayr, 1982). Lo stesso Linneo non esitò a ricorrere con grande frequenza all'utilizzo di *politomie*, sorvolando sulla necessità delle rigorose bipartizioni previste dal metodo formalmente adottato⁷. La ragione sta nel fatto che uno schema dicotomico basato sull'utilizzo di singoli caratteri "essenziali" è efficace nella operazione di *fruizione* di un sistema classificatorio, cioè nella attività denominata *diagnosi* (o *identificazione*), ma non nella fase di costruzione del sistema classificatorio stesso. La diagnosi consiste nell'assegnare un determinato oggetto ad una classe di oggetti già definita. L'attribuzione di un esemplare ad una specie sulla presenza di una o più caratteristiche (= caratteri diagnostici), ritenute tipiche di quella specie, oppure, l'attribuzione di una specie appena scoperta e descritta ad un gruppo già noto di specie ritenute affini costituiscono esempi di diagnosi. L'identificazione è un processo di tipo deduttivo (Mayr, 1982). Per l'oggetto da identificare viene infatti ripetutamente valutata la condizione alternativa: *o è A o è non-A*. Nell'attività di identificazione i sistematici utilizzano infatti le cosiddette *chiavi dicotomiche*⁸. Si tratta di tabelle, strutturate con modalità alquanto differenti, che nella sostanza, attraverso una serie di domande riguardanti la morfologia dell'esemplare in esame, guidano lo studioso attraverso un percorso in cui ad ogni passaggio vengono proposte due scelte alternative. In questo modo il gruppo di possibili soluzioni si riduce costantemente fino alla definitiva identifi-

cazione della specie cui l'esemplare appartiene. Le "chiavi dicotomiche" sono dunque strumenti diagnostici o di identificazione. Le "classi" di oggetti prodotti ad ogni *passo* della tabella sono di tipo gerarchico inclusivo e ciascuna di esse viene ulteriormente suddivisa in due sottoclassi. Questi raggruppamenti sono comunque "artificiali", proprio perché basati su caratteri diagnostici e non su caratteri sistematici. Essi possono inoltre essere definiti *monotetici* (v. oltre, nel testo). Ribadiamo ancora una volta che nel processo di identificazione (discendente) viene reiterata la suddivisione di una classe più inclusiva in due sottogruppi tramite la messa in evidenza di *differenze*, cioè condizioni alternative e mutualmente esclusive (caratteri diagnostici). Nelle moderne procedure di classificazione (ascendente) vengono invece progressivamente accomunate unità elementari in gruppi gerarchicamente più elevati sulla base di *somiglianze*, cioè condivisioni della stessa condizione (caratteri sistematici). L'identificazione è una procedura sostanzialmente pratica e in questo caso il metodo della suddivisione logica "dall'alto" funziona. Se il significato della costruzione dello schema gerarchico è invece nella ricerca di un ordine naturale, come evidentemente è richiesto nell'approccio "filosofico" degli autori sopra citati, una classificazione discendente sembra davvero inadeguata, se non nel caso si adotti uno stile di pensiero davvero essenzialista. In caso contrario classificare sulla base delle somiglianze significa *raggruppare* procedendo dal basso, e non *suddividere* a partire da gruppi di livello gerarchico elevato. Riprenderemo il discorso nel paragrafo 2.7.

È opportuno infine richiamare i significati comunemente attribuiti ai termini seguenti, anche perché piuttosto spesso utilizzati in letteratura, pure se largamente discordanti rispetto alle definizioni date precedentemente.

Alfa-sistematica: è così generalmente denominata la prima fase dello studio di gruppi poco noti perché scoperti da poco o perché trascurati dagli specialisti più recenti. Consiste in gran parte nella identificazione, descrizione e denominazione di nuovi taxa. L'alfa-sistematica è dunque la scienza della scoperta e della descrizione delle specie.

Beta-sistematica: in un secondo tempo, quando la conoscenza del gruppo, per lo meno per quanto riguarda la sua composizione in specie, comincia ad essere sufficientemente conosciuta, i ricercatori passano gradualmente ad uno studio più approfondito della distribuzione nello spazio (geonemia e biogeografia) e delle relazioni fra gli elementi subordinati interni al gruppo ed eventualmente tra il gruppo studiato ed altri più o meno affini. Si sviluppa cioè la beta-sistematica. In un quadro di interpretazione evolucionistica, la beta-sistematica è prevalentemente volta allo studio e all'identificazione dei gruppi naturali superiori alla specie, cioè alla definizione dei rapporti filogenetici⁹.

1.4 Le differenti impostazioni teorico-metodologiche

Avendo più sopra definito il territorio di azione della sistematica, accenniamo ora brevemente — approfondiremo il discorso nei capitoli successivi — alle caratteristiche delle principali correnti teorico-metodologiche che nel corso degli ultimi decenni hanno animato un vivace dibattito sui significati, le procedure e le finalità della sistematica.

1.4.1 La scuola evolutiva classica

Per la scuola evolutiva classica *la classificazione deve rispecchiare l'evoluzione*. L'evoluzione non è solo speciazione, cioè comparsa di nuove specie a partire da altre preesistenti, ma anche modifica graduale di una specie tra un episodio di speciazione e il successivo. È necessario quindi tenere conto dei rapporti genealogici, ma anche del grado di differenziamento delle unità sistematiche considerate. L'obiettivo viene raggiunto attraverso l'accurata selezione di caratteri sistematici ritenuti significativi per evidenziare il percorso evolutivo. I testi che maggiormente hanno contribuito a definire gli indirizzi della scuola evolutiva classica sono Simpson (1961), Mayr (1969), Mayr e Ashlock (1991).

1.4.2 La scuola fenetica

Per la scuola fenetica *la classificazione deve rispecchiare il livello di somiglianza complessivo (overall similarity)* dei gruppi sistematici considerati. Ogni tentativo di interpretare in senso evolutivistico le differenze osservate allo scopo di definire lo schema delle relazioni costituisce un elemento di pre-giudizio e quindi una possibile fonte di errori. Un confronto obiettivo, operato su moltissimi caratteri, e una adeguata trattazione matematico-statistica di essi, sono in grado di per sé di fornire una *misura* rigorosa del contenuto di somiglianza tra le unità sistematiche messe a confronto e, in base ad essa, di tracciare un quadro completo delle relazioni. Riferimenti alle presunte “cause” delle relazioni vengono dunque ritenute non necessarie alla classificazione e, in aggiunta, possibili fonti di errore. Almeno nella versione più “pura” della fenetica viene inoltre evitato, perché giudicato anch’esso una forma di pregiudizio, qualunque tentativo di ponderazione diversificata dei caratteri, cioè il ritenere alcuni di essi più importanti di altri nel definire l’insieme delle relazioni. La ricerca di una classificazione oggettiva viene pertanto condotta tentando di eliminare qualunque impostazione teorica preliminare (quindi potenzialmente soggettiva) dall’analisi, comprese le informazioni di tipo filogenetico¹⁰. La prima importante sintesi delle metodologie adottate dalla scuola fenetica si ritrova nel fondamentale testo di Sokal e Sneath: *Principles of Numerical Taxonomy* (1963) e nell’opera successiva (Sneath e Sokal, 1973) degli stessi autori: *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*.

1.4.3 La scuola cladistica

Per la scuola cladistica *la classificazione deve rispecchiare la genealogia*, cioè lo schema di derivazione per discendenza delle specie, o meglio, deve configurarsi come la conversione dei rapporti genealogici in un sistema di categorie gerarchicamente inclusive. L’evoluzione è un fatto reale, quindi una classificazione che riproduca esattamente la successione degli eventi di comparsa delle nuove specie (speciazione) è una clas-

sificazione naturale, cioè veramente oggettiva. Come vedremo dettagliatamente in seguito, da un punto di vista operativo la cladistica, pur non negando il ricorso ad analisi di tipo probabilistico, utilizza frequentemente procedure ispirate ad un criterio di ordine generale, il principio di parsimonia, che impone di minimizzare le ipotesi di cambiamenti nell'aspetto di un carattere sistematico. Tra due o più ipotesi di ricostruzione filogenetica viene cioè preferita quella che richiede meno cambiamenti evolutivi per spiegare i dati. Il "manifesto" della scuola cladistica è l'opera di Willi Hennig, pubblicata in tedesco nella prima versione (1950), e conosciuta soprattutto nella prima edizione in inglese con il titolo *Phylogenetic Systematics* (1966). Dall'epoca della sua pubblicazione si è verificato un autentico diluvio di lavori successivi, volti a meglio delineare l'apparato teorico e operativo del metodo hennigiano. La cladistica è sicuramente l'ambito nel quale la tassonomia ha raggiunto il più alto livello di sviluppo, sia dal punto di vista dell'impianto teorico complessivo che per quanto riguarda la messa a punto di metodologie di lavoro.

1.4.4 La scuola cladistica trasformata

Va infine segnalata una quarta impostazione metodologica, chiamata scuola *cladistica trasformata*, che ha avuto origine soprattutto dai lavori di G. Nelson, N. Platnick e C. Patterson. Questa posizione dichiara di ispirarsi direttamente all'opera di Hennig, come la cladistica "ortodossa", ma in netta opposizione ad essa ritiene che dalla classificazione vada eliminato ogni riferimento alla teoria dell'evoluzione organica, e viene addirittura proposta una impostazione sostanzialmente di tipo pre-darwinista, basata sul riconoscimento in natura di schemi gerarchicamente inclusivi di caratteri sistematici, senza alcun riferimento, esplicito o implicito, alle cause che determinano tale gerarchia. I fondamenti della cladistica trasformata possono essere ricondotti a Platnick (1979) e Nelson e Platnick (1981).

1.5 I criteri per l'ordinamento

Ritorniamo a questo punto a quanto detto a proposito delle diverse impostazioni nella classificazione.

La classificazione può avere due ordini di finalità: pratico o generale (Mayr, 1982).

Hanno finalità pratiche le classificazioni basate su criteri di utilità. Le piante raggruppate sulla base dei principi attivi di interesse farmacologico costituiscono un esempio in tale senso, così come le piante annuali, le piante grasse, gli animali acquatici o quelli velenosi. Molto spesso i membri di questi gruppi mostrano soltanto uno o due caratteristiche in comune e quindi l'utilità di queste entità collettive è generalmente limitata. Hanno pure finalità pratiche le classificazioni il cui scopo, al contrario dei casi precedenti, è quello di immagazzinare il maggior contenuto possibile di informazione, come ad esempio la classificazione fenetica. Infine, sono compresi in tali ordinamenti le chiavi di identificazione.

Hanno finalità generali le classificazioni basate sul criterio della causa comune o sul criterio della derivazione comune. In questo secondo caso il criterio può essere scientifico (Darwin) o metafisico (Aristotele o Agassiz). Inoltre, una classificazione con finalità generali nel senso appena indicato, avente come oggetto dell'ordinamento la varietà del mondo vivente, è comunemente denominata *classificazione naturale*. Tra le classificazioni naturali possiamo distinguere quelle che fanno riferimento ad un ordine che caratterizza l'oggetto della propria indagine (e quindi viene prestata attenzione ad una *struttura*) da quelle che enfatizzano la ricerca di un *processo*: ascendenza comune o percorso evolutivo comune. La tabella 1.1 schematizza quanto detto.

1.6 Il metodo comparativo

Quale che sia l'impostazione teorica cui il sistematico faccia riferimento nella sua ricerca, le diverse scuole tassonomiche condividono comunque un approccio metodologico generale, fondamentale negli studi di

<i>Scopo dell'ordinamento</i>	<i>Criterio</i>	<i>esempio</i>	<i>riferimento</i>
finalità pratiche	utilizzo farmacologico	erbari medievali	utilizzi ed effetti sull'organismo dei principi attivi contenuti nelle essenze vegetali
	Identificazione	chiavi dicotomiche	caratteri diagnostici
	massimizzazione del contenuto informativo	fenetica	overall similarity
finalità generali (classificazioni naturali)	causa comune (ricerca di un ordine naturale, l'enfasi è posta sulla struttura)	Aristotele	scala naturae
		Agassiz	disegno divino
		cladistica trasformata	gerarchia di sinapomorfie progressivamente più inclusive (v. capitoli successivi)
	ascendenza comune (l'enfasi è posta sul processo)	classificazioni filogenetiche (cladistica)	relazione sister group (v. capitoli successivi)
percorso evolutivo comune (l'enfasi è posta sul processo)	scuola evolutiva classica	omologie	

Tabella 1.1

carattere evolucionistico, e per tale motivo irrinunciabile in ambito sistematico, anche nel caso in cui una interpretazione in chiave evolucionistica dei risultati non venga espressamente dichiarata. Tale approccio è il cosiddetto metodo comparativo. Esso consiste “nel confrontare le caratteristiche morfo–funzionali, fisiologiche, comportamentali ecc. di specie imparentate più o meno da vicino, allo scopo di evidenziarne gli adattamenti, o di indagare sulle loro relazioni filogenetiche” (Balletto, 1995).

Semplificando di molto il problema, possiamo in prima approssimazione affermare che i possibili oggetti di indagine in campo evolucionistico siano i seguenti:

- a) come nel tempo si modifichino caratteri morfologici, fisiologici, comportamentali o biochimici, attraverso quali processi, a seguito di quali forze (selettive e non selettive).
- b) come nel tempo si modifichino le specie o i gruppi di livello superiore, in questo secondo caso l'indagine è quella più propriamente evolutiva.

Il metodo comparativo, costituito dal confronto tra i caratteri del punto *a* in specie tra loro imparentate (punto *b*), consente l'integrazione tra i due ambiti di indagine.

Non è forse esagerato affermare che il metodo comparativo svolge, nella biologia evolutiva, lo stesso ruolo del metodo sperimentale nelle scienze chimico-fisiche e nella biologia funzionale, di tradizione fisiologica. Quest'ultima, come efficacemente puntualizza Mayr (1982), operando per ridurre l'universo biologico all'universo chimico-fisico, si occupa delle *cause prossime* degli eventi biologici, «responsabili dell'emissione dell'informazione genetica immagazzinata in risposta agli stimoli ambientali agenti». La secrezione di un ormone (effetto) in un uccello migratore, come risposta alla variazione della durata delle ore di luce (causa prossima), rappresenta un campo di indagine di stretta pertinenza della biologia funzionale, per il quale il metodo sperimentale, ed in genere l'approccio conforme ai criteri della scienza classica, rappresentano il più efficace strumento operativo. La ricerca delle *cause remote* di tale effetto, e cioè dei meccanismi evolutivi per cui il genotipo di quella particolare specie di uccello, si è conformato per determinare la risposta fisiologica a quel particolare stimolo¹¹, costituisce invece la pertinenza della biologia evoluzionistica. In questo caso risulta evidente che l'approccio sperimentale non consente, nella maggior parte dei casi, di condurre efficacemente la ricerca. La ragione di tale difficoltà risiede nel fatto che l'oggetto dell'indagine non è analizzabile secondo la tradizionale impostazione riduzionistica della scienza classica, ma appartiene all'ambito più propriamente sistemico ed olistico degli organismi viventi. Il metodo comparativo, a sua volta reso possibile “da attenti e dettagliati studi descrittivi”, costituisce l'aspetto caratterizzante l'approccio evoluzionistico. La biologia evoluzionistica si configura dunque come una scienza storica, o meglio, come una scienza volta allo studio di “programmi genetici storicamente acquisiti e dai loro cambiamenti nel tempo storico”. Come tale essa caratterizza il suo procedere in modo significativamente diverso dalle altre scienze empiriche. Ciò ha portato, prevalentemente in anni passati ma con risponderne anche in epoca contemporanea, ad un sostanziale misconoscimento della biologia evoluzionistica quale disciplina che meritasse l'appellativo di *scienza*. Come

è noto infatti, gli attributi che caratterizzano l'impianto teorico delle moderne scienze sperimentali sono stati definiti dagli epistemologi con particolare riferimento alle scienze fisiche. Ciò ha prodotto una certa riluttanza nel riconoscere a metodologie non sperimentali una eguale dignità in ambito scientifico.

È ancora Mayr (1982) a sottolineare la frattura determinatasi a seguito di tale giudizio: «...vi sono ancora molti filosofi che scrivono come se Darwin non fosse mai esistito e come se la biologia evoluzionistica non fosse parte della scienza».

All'importante questione del riconoscimento alla sistematica dell'attributo di disciplina scientifica dedicheremo per intero il prossimo capitolo.

Il metodo comparativo non è comunque specifico della biologia evoluzionistica, anzi, si può affermare che quest'ultima lo abbia importato proprio dalla biologia di tradizione fisicalista, basti pensare ai grandi successi dell'epoca pre-evoluzionista di Spallanzani, Malpighi, Cuvier e molti altri in diversi campi della anatomia e della fisiologia, ma è con l'irrompere della teoria dell'evoluzione organica, che esso si impone rapidamente nelle scienze biologiche. Il metodo stesso tardò invece a decollare proprio in quel settore, la sistematica, in cui l'affermarsi delle idee evoluzionistiche avrebbe forse dovuto portare i maggiori e più rapidi sconvolgimenti. I sistematici, pure accettando nella quasi totalità dei casi l'evoluzionismo, continuarono ad utilizzare procedure di tipo essenzialista nella pratica del lavoro quotidiano. Come vedremo meglio in seguito, si può affermare che, pur essendo acquisito il principio esplicativo nei riguardi delle relazioni tra le specie, fino alla prima metà del secolo scorso mancava ancora un metodo che consentisse di esplorarne con efficacia la struttura. Un primo segno di mutamento si ebbe con l'affermarsi intorno agli anni Cinquanta del neodarwinismo e con la fondazione, in ambito sistematico, della già citata scuola evolutiva classica. La scuola evolutiva ebbe l'indiscusso merito di costituire o formalizzare in modo rigoroso una serie di importanti principi guida, avviando una fertile riflessione sul significato da attribuire all'opera della sistematica biologica. Ma anche i sistematici evoluzionisti mancarono nella definizione di efficaci strumenti metodologici che, nella pratica di tutti i gior-

ni, permettessero di impostare in modo non ambiguo, non soggettivo, e possibilmente riproducibile, in una parola, in modo *scientifico* il proprio lavoro.

Tali strumenti, fondati su basi statistiche e matematiche in alcuni casi anche piuttosto complesse, cominciarono ad affermarsi e a guadagnare popolarità, dapprima lentamente, poi, con il diffondersi delle tecnologie informatiche, sempre più rapidamente, a partire dalla fine degli anni Cinquanta ad opera dei fenetisti prima e, successivamente, dei cladisti.

La fenetica e la cladistica determinarono dunque una rivoluzione nell'utilizzo del metodo comparativo in sistematica: l'introduzione di tecniche di analisi numerica consentì finalmente di impostare il confronto tra le specie sulla base di tratti morfofunzionali in un primo tempo, e poi sempre più diffusamente, anche su basi biochimiche, utilizzando criteri e tecniche rigorosamente quantitativi. Procedure standardizzate da allora consentono, o dovrebbero consentire, la riproducibilità dei risultati e anche, come vedremo, un carattere di predittività nelle inferenze ricavabili dalle analisi. In sostanza, in sistematica si pervenne al salto di qualità quando venne implementata la coordinazione tra il metodo comparativo–descrittivo e l'utilizzo di metodologie per un effettivo trattamento matematico statistico dei dati ricavabili dal metodo comparativo. Il quadro si completò con l'irrompere sulla scena della cladistica, con il suo bagaglio di indirizzi teorici e procedure di grande effetto, anche psicologico, sia sugli "adepti" che nei confronti dei seguaci delle scuole alternative.

La sistematica è da allora attraversata da un fervore dialettico mai sperimentato nella sonnacchiosa fase precedente. Il confronto critico tra le scuole, in alcuni momenti anche decisamente aspro, ha sicuramente il merito di infondere nuovo interesse per la sistematica biologica e di stimolare un profondo ripensamento dei principi generali e degli scopi ultimi. Nella fase attuale vengono dettagliatamente ridiscussi alcuni significati fondamentali, come il concetto di specie e il rapporto tra cause (evoluzione) ed effetti (relazioni filogenetiche). Tale rivoluzione concettuale è ovviamente ancora in atto, ma finalmente il processo di integrazione della sistematica biologica nell'universale modello interpretativo

dell'evoluzione organica si avvia a concludersi, a distanza di un secolo e mezzo dalla pubblicazione dell'*Origine delle specie* di Darwin.

Note al capitolo 1

1. Si veda ad esempio l'opera di Charles Bonnet (1720-1793), a cui si può forse attribuire il maggiore contributo nel dare fortuna e "pubblicità" alla *Scala Naturae*.

2. Molto interessante è il saggio di Stephen Jay Gould (2000) proprio sul tema della "conversione" di Lamarck dal modello di progressione lineare al convincimento che la natura sia più correttamente descritta da uno schema ramificato. Questa rivoluzionaria visione del mondo biologico accompagnò il cambiamento di prospettiva realizzato da Cuvier (Mayr, 1982).

3. Per un approfondimento del concetto di *Bauplan* si veda il par. 4.2.

4. Si veda ad esempio Schuh (2000).

5. Il termine *taxon* (pl. *taxa*) delinea una particolare specie o qualunque altro raggruppamento di livello gerarchico superiore (un genere, una famiglia, ecc.) o inferiore (una sottospecie). Si tratta di un termine di utilizzo generale e quindi molto frequentemente utilizzato. Un epiteto correntemente usato con lo stesso significato è *gruppo*.

6. Platone elaborò per primo tale procedimento, ma lo utilizzò per *definire* un oggetto mediante successive approssimazioni e non per costruire classificazioni (Zunino e Colomba, 1997; Zunino, 1998).

7. Per una approfondita critica al sistema di classificazione Linneo e alle incongruenze in esso contenute si veda l'accurata analisi condotta da Papaverò et al. (2001).

8. Le chiavi dicotomiche furono "lanciate" da J. B. Lamarck che le utilizzò a fondo nella sua *Flore française* del 1779.

9. Con *filogenesi* qui intendiamo il processo storico di sviluppo (evolutivo) di un *taxon*. Il termine è di utilizzo estremamente frequente in biologia evolutiva. Per una analisi più dettagliata del significato, tutt'altro che scontato, si veda il cap. 4.

10. Ricordiamo ancora che il significato del termine *filogenesi* verrà discusso nel capitolo 4.

11. La ricerca di relazioni causali di tipo adattativo rappresenta in ogni caso un principio metodologico di grande significato euristico. La biologia contemporanea insegna comunque che il cambiamento di funzione a parità di struttura ("preadattamento" nella terminologia di Darwin, *exaptation* secondo S. Jay Gould e

E. Vrba) e i meccanismi che regolano i processi ontogenetici dell'individuo, indagati dalla biologia evolutiva dello sviluppo (Evo-Devo), possono far sì che l'origine storica e l'utilità attuale non necessariamente coincidano.