

3. LA SCIENZA DELLA CLASSIFICAZIONE

3.1 — INTRODUZIONE

Classificare significa letteralmente definire dei gruppi di oggetti, di organismi, idee, ecc. sulla base di caratteri comuni ed esclusivi. La classificazione è dunque un'operazione mentale, antica quanto il pensiero, che ha lo scopo di ordinare «gli oggetti» considerati in modo gerarchico: gruppi più ampi caratterizzati da attributi più generali comprendono gruppi progressivamente più piccoli definiti da caratteri più restrittivi. Tale operazione consente di definire in modo chiaro tali «oggetti» e di riconoscerne le relazioni.

Le prime teorizzazioni sulla classificazione risalgono a Socrate che affrontò il problema di classificare le azioni umane; Platone ed Aristotele, riprendendo le idee socratiche, introdussero in letteratura i termini di genere e di specie che divennero, soprattutto da Linneo in poi, i capisaldi della classificazione degli organismi. Aristotele fu il primo scienziato a riconoscere che gli animali sono caratterizzati dalle loro parti anatomiche, dal loro ambiente di vita e dal loro comportamento; egli mise a punto una prima classificazione che rimase praticamente invariata fino al '500. Questa classificazione, per quanto costituisse un progresso enorme nel tempo in cui era stata concepita, era tuttavia inadeguata a rappresentare la diversità del mondo animale. In pratica, fino a Linneo e a qualche suo precursore come Andrea Cesalpino (1519-1603) e John Ray (1627-1705), non emerse nella letteratura l'esigenza di una classificazione ordinata degli animali e delle piante. Tale necessità si pose in modo inderogabile con l'inizio delle grandi esplorazioni e con il rinnovarsi dell'interesse naturalistico che portò alla scoperta di un numero elevatissimo di specie nuove (§ 1.2.4).

Nel mondo attuale sono state distinte più di un milione di specie animali e almeno mezzo milione di specie vegetali e si ritiene che esista un numero enorme di specie non ancora descritte, almeno pari a quello delle specie già riconosciute, soprattutto nell'ambito degli organismi di piccole dimensioni, come ad esempio gli insetti. Sono state inoltre descritte circa 700.000 specie fossili, ma tale numero appare ancora inadeguato a rappresentare la diversità delle faune e delle flore che si sono succedute nel tempo geologico. Lo studio di questa elevatissima diversità non può che essere affrontato tramite un rigoroso sistema di classificazione.

È implicito che nell'attuale visione evolutiva della biosfera i fossili, in quanto ex vivi e unici documenti del fenomeno evolutivo, devono necessariamente essere compresi, per quanto possibile, nello stesso sistema di classificazione dei viventi.

Lo scopo della classificazione non è quello di mettere a punto un metodo pratico e artificiale di incasellamento degli organismi, come ritennero gran parte dei naturalisti pre-linneani; l'obiettivo dei sistemi di classificazione, da Linneo in poi è quello di riconoscere l'ordine naturale della diversità dei viventi. Come vedremo, il nocciolo del problema consiste nella scelta, tra i tanti, dei caratteri da utilizzare.

Nel *Systema naturae* di Linneo (1758) la classificazione rappresentava un tentativo dichiarato di ricostruire l'ordine naturale della Creazione e quindi il pensiero di Dio.

Per ricostruire tale ordine, Linneo utilizzava quei caratteri che a suo parere (ed era un giudizio quanto mai illuminato) sembravano esprimere l'essenza di un organismo. Linneo era quindi un esponente di quella corrente di pensiero, definita come essenzialista (e che risale a Platone e ad Aristotele), che interpretava la diversità del mondo organico tramite un numero ben definito di tipi. Pertanto, tutti gli organismi riuniti in un gruppo riflettevano la stessa essenza e si postulava l'esistenza di vere e proprie lacune tra i vari gruppi, trascurando completamente l'esistenza di organismi che si discostavano dai tipi e, quindi, il fenomeno della variabilità. Indipendentemente da ogni altra considerazione, è evidente che la scelta dei caratteri che dovevano definire l'essenza non era oggettiva e non esisteva un filo conduttore per la loro scelta.

Da Darwin in poi, cioè da quando si comprese che la diversità degli organismi era la diretta conseguenza delle differenziazioni evolutive, la filosofia della classificazione mutò radicalmente. Apparve infatti evidente che la classificazione doveva riflettere l'ordine e le relazioni tra i vari gruppi di organismi ed i loro antenati. La chiave per ricostruire l'ordine naturale non poteva che basarsi sui caratteri ereditari.

Questa visione completamente nuova della biosfera fece convergere l'attenzione dei naturalisti anche sulle cause della diversificazione evolutiva. Da semplice casellario statico, la classificazione divenne una vera e propria scienza olistica che veniva a trattare tutti gli aspetti della diversità degli organismi (dall'etologia alla citologia) e le cause che la determinano.

3.2 — SISTEMATICA, TASSONOMIA, CLASSIFICAZIONE E NOMENCLATURA: DEFINIZIONI

La *sistematica* è la scienza che si occupa della diversità degli organismi e delle relazioni che esistono tra di loro. Essa tiene conto di tutte le scienze biologiche comparate (dall'anatomia alla ecologia, dalla citologia alla etologia, ecc.), mette a fuoco e analizza le proprietà esclusive dei taxa e interpreta le cause biologiche che hanno determinato le differenze e le affinità. La sistematica, dunque, analizza e definisce i sistemi viventi.

La *tassonomia* costituisce una branca della sistematica e può venire definita come «la teoria e la pratica della classificazione degli organismi» (Simpson, 1961). Nell'ambito delle conoscenze sistematiche, quindi, la tassonomia definisce i metodi per ottenere una classificazione che rifletta quanto più possibile l'ordine naturale.

La *classificazione* si può definire come l'ordinamento degli organismi in gruppi (taxa) sulla base delle loro relazioni (Simpson, 1961), nel rispetto di una certa teoria, e può venire considerata come il prodotto finale della tassonomia.

La *nomenclatura* stabilisce le regole con cui assegnare il nome a ciascuno dei gruppi tassonomici che sono stati riconosciuti.

L'«identificazione» (termine spesso usato erroneamente nel linguaggio comune come sinonimo di classificazione) consiste invece nell'inserire un certo numero di individui, mediante un procedimento deduttivo, in classi già precostituite (classificazione).

3.3 — GERARCHIA DELLE CATEGORIE TASSONOMICHE

L'introduzione della nomenclatura binomia e del sistema di classificazione di Linneo (1758) ha costituito una pietra miliare negli studi biologici. Da Linneo in poi, i

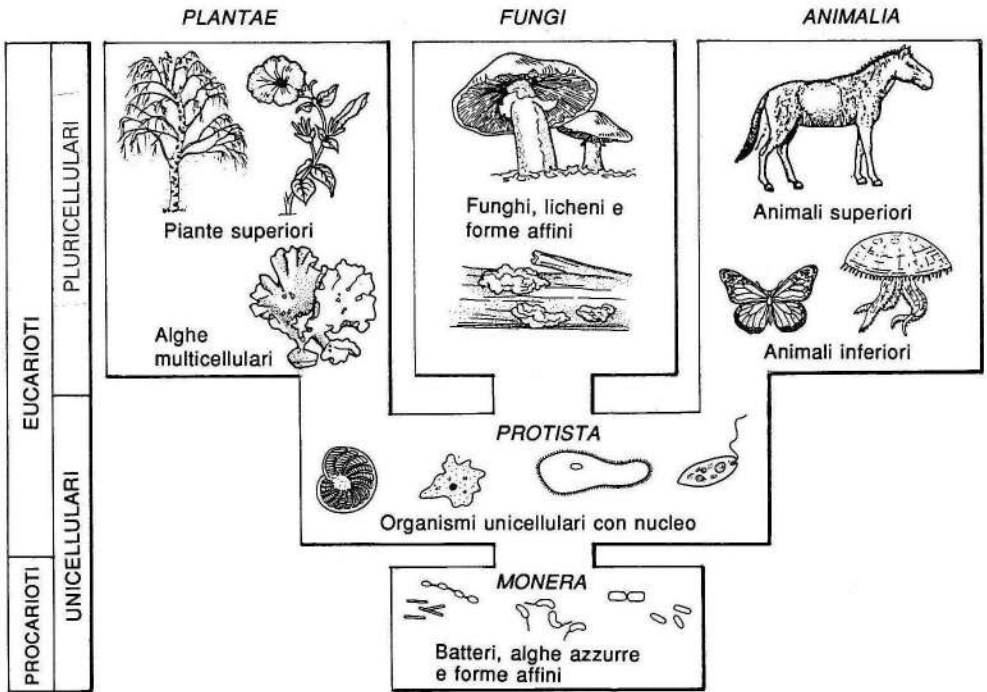


Fig. 3.1 – Seguendo il sistema del biologo R.H. Whittaker (1969), tutti gli organismi viventi possono essere classificati in 5 regni: i *monera* (batteri ed alghe azzurre), esseri unicellulari procarioti (§ 5.3.2); i *protisti* (foraminiferi, radiolari, ecc.), organismi unicellulari eucarioti; i *funghi*, organismi pluricellulari saprofiti; le *piante*, organismi pluricellulari fotosintetici; gli *animali*, organismi pluricellulari eterotrofi. A questi cinque è stato aggiunto recentemente il regno degli Archeobatteri o batteri che producono il metano (§ 5.4b). Gli esseri viventi vengono dunque distinti in tre livelli di organizzazione strutturale: procarioti unicellulari, eucarioti unicellulari ed eucarioti pluricellulari. Nell'ambito degli esseri pluricellulari l'ulteriore distinzione in funghi, animali e piante è fondata sul modo di nutrizione. Questo sistema di classificazione in tre gradi secondo un ordine crescente di complessità e la suddivisione del grado di maggiore complessità in tre gruppi trofici permette una visione unificante di tutto il mondo vivente. Come vedremo (§ 3.9) questo tipo di classificazione, che si basa su gradi di organizzazione degli esseri viventi, è anomalo rispetto a quella «normale» che si basa sulle ramificazioni dell'albero dell'evoluzione.

differenti livelli di affinità tra le piante e gli animali, sia viventi sia fossili, sono stati espressi attraverso un sistema gerarchico di categorie.

Alla base della classificazione degli organismi si pone la *specie* che viene indicata con due nomi, di cui il primo indica il *genere* ed il secondo è peculiare della specie e viene definito come *nome specifico*. La specie, dunque, va sempre indicata con due nomi; quindi scriveremo sempre *Panthera leo*, *Panthera tigris*, *Felis catus*, *Canis lupus*, *Canis aureus*. È evidente che le due specie *P. leo* e *P. tigris* appartengono allo stesso genere *Panthera* così come *C. lupus* e *C. aureus* appartengono al genere *Canis*. A loro volta tutti i generi affini vengono raggruppati in una unica *famiglia*¹ (ad esem-

¹ Linneo riuniva i generi negli ordini, gli ordini nelle classi e le classi nei due regni Plantae e Animalia. Le categorie famiglia e phylum, introdotte nei tempi immediatamente posteriori a Darwin [Ernst Haeckel (1834-1919)], corrispondevano alle nuove esigenze della classificazione che doveva riflettere il fenomeno evolutivo. Si noti che il termine phylum significa linea di discendenza.

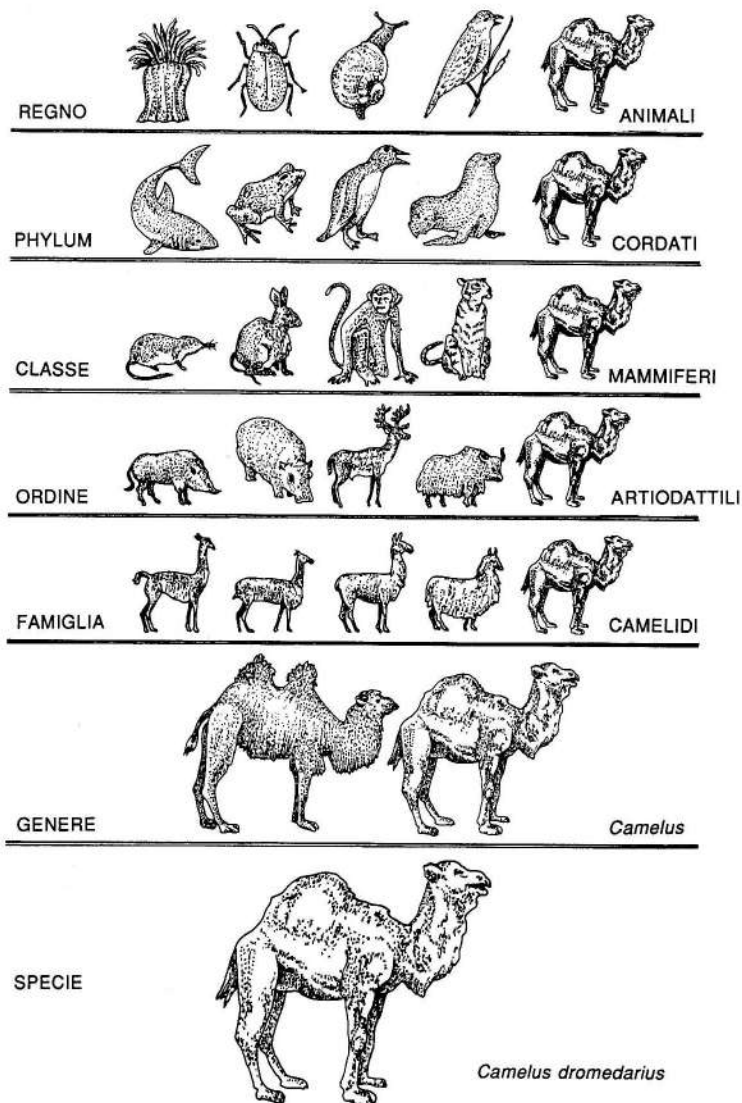


Fig. 3.2 – La gerarchia delle categorie tassonomiche: dal regno alla specie. La figura illustra la classificazione di una delle due specie viventi del genere *Camelus*, *C. dromedarius* diffuso dal Marocco all'India. L'altra specie, *C. bactrianus*, il cammello a due gobbe, ha il suo areale nell'Asia centrale (si veda anche la fig. 9.48).

pio i generi *Panthera* e *Felis* nella famiglia Felidae), le famiglie si raggruppano negli ordini, gli ordini in classi, le classi in phyla (Divisioni nelle piante) ed i phyla, infine, nei Regni (figg. 3.1 e 3.2).

Oltre a queste 7 categorie, che sono obbligatorie secondo le convenzioni internazionali, si possono utilizzare, se ritenuto utile, anche categorie intermedie come ad esempio le sottoclassi, le superfamiglie, ecc. Le singole entità riconosciute (a livello di specie, genere, ecc.) vengono indicate collettivamente con il termine di *gruppi tassonomici* o di *taxa* (*taxon* al singolare).

La specie è l'unità fondamentale della classificazione biologica e, come vedremo, è il taxon che presenta i maggiori requisiti di oggettività. I taxa di rango superiore alla specie sono, per definizione, convenzionali in quanto sono arbitrari e soggettivi i criteri con cui i sistematici decidono di raggruppare più specie in un taxon anziché in un altro. La scelta dei sistematici, come vedremo, dipende dalla loro peculiare filosofia tassonomica, dal diverso valore che viene attribuito ai diversi caratteri e dalla carenza di dati, soprattutto in paleontologia (§ 3.10).

3.4 — LA NOMENCLATURA

«La nomenclatura zoologica è il sistema di nomi scientifici applicati alle unità tassonomiche degli animali (taxa) conosciuti in natura viventi o estinti» (ICZN = International Code of Zoological Nomenclature, Art. 1, ed. 1964).

Se si considera l'elevatissima diversità tassonomica del mondo animale e vegetale, si può facilmente comprendere come sia essenziale attribuire a ciascun taxon un nome preciso e inequivocabile, universale e stabile nel tempo. Unicità, universalità e stabilità sono i requisiti essenziali della nomenclatura zoologica e botanica, inclusa quella paleontologica, come del resto di qualsiasi altro sistema di comunicazione. Il nome attribuito ad un taxon costituisce la parola chiave che codifica tutte le conoscenze sul taxon e permette di risalire a tutti i dati della letteratura. È quindi assolutamente necessario che ad ogni taxon corrisponda un nome unico e inequivocabile, come ad ogni «file» registrato nel disco di un computer corrisponde un unico codice di richiamo. Il concetto di unicità implica ovviamente quello di universalità. È necessario, cioè, che i singoli taxa vengano indicati con lo stesso nome da tutti gli studiosi di sistematica della Terra, utilizzando in particolare la stessa lingua (la lingua latina) ed evitando di ricorrere alle lingue delle singole nazioni. Così, ad esempio, il «passero» degli italiani, il «gorrion» degli spagnoli, lo «sparrow» degli inglesi e l'«Hausperling» dei tedeschi nella nomenclatura zoologica assume il nome *Passer domesticus*.

Un sistema di nomenclatura, per favorire veramente la comunicazione scientifica, deve infine essere quanto più possibile stabile nel tempo; vale a dire che il cambiamento dei nomi può sempre dare adito a confusioni e, quando è possibile, deve essere evitato. Per ottenere una nomenclatura unica, stabile e universale occorre evidentemente stabilire una procedura codificata da regole chiare e precise. Le regole della nomenclatura zoologica e botanica sono illustrate nei rispettivi codici.

3.4.1 — Alcune regole fondamentali di nomenclatura

a) NOMENCLATURA BINOMIA DELLA SPECIE

Come abbiamo già visto (§ 3.3), la specie viene sempre designata con due nomi (uno generico e l'altro specifico) a cui di norma si fa seguire il nome del suo autore. Tra parentesi, e collocato tra il nome generico e quello specifico, si può inoltre porre la designazione sottogenerica. Scriveremo così, ad esempio, *Pecten (Flabellipecten) nigromagnus* Sacco; seguendo il codice zoologico, il nome dell'autore viene posto tra parentesi quando l'autore ha collocato la specie da lui descritta in un genere che oggi, con il procedere degli studi, ha acquisito un altro significato tassonomico. Ad esempio, Brocchi nel 1814 istituì la specie *Ostrea flabelliformis* ma, già prima della fine del

secolo, si riconobbe che la specie andava collocata nel genere *Pecten* ed in particolare nel sottogenere *Flabellipecten*; pertanto oggi si scriverà *Pecten (Flabellipecten) flabelliformis* (Brocchi). Quando si vuol indicare oltre alla specie anche la sottospecie, si fa seguire al nome specifico il nome subspecifico; ad esempio *Pecten (Flabellipecten) flabelliformis alessii* (Philippi) oppure *Pecten (Flabellipecten) flabelliformis* (Brocchi) f. *alessii* (Philippi) dove f. è l'abbreviazione di «forma»; in letteratura la differenza tra le due scritture non è chiaramente codificata ma è, tuttavia, evidente che la prima sottolinea una differenziazione più marcata rispetto alle altre popolazioni della specie.

b) SINONIMIA

Quando ad una stessa specie o ad uno stesso genere sono stati attribuiti nomi diversi, cioè la specie o il genere sono stati indicati con sinonimi, si applica la *legge della priorità* e viene ritenuto valido il nome che è stato pubblicato per primo (Finestra 3.1). In paleontologia, l'espressione «fare la sinonimia» significa ricostruire la storia della nomenclatura di una specie o di un genere dalla loro istituzione fino ad oggi, elencandone tutti i sinonimi. I sinonimi riconosciuti di una certa specie, per evitare confusioni, non potranno più essere usati per denominare un'altra specie all'interno dello stesso genere. I sinonimi di nomi generici validi possono essere utilizzati solo nell'ambito di regni diversi.

La legge della priorità (applicabile dal 1758 per la zoologia e la paleozoologia e dal 1820 per la paleobotanica), che non presenta eccezioni in botanica, ha invece una precisa deroga in zoologia (e paleozoologia): quando un nome, anche se è il primo ad essere stato pubblicato, non è stato usato da più di 50 anni, viene collocato dalla Commissione Zoologica Internazionale in un elenco ufficiale di nomi da non usare più (*nomina oblita*).

c) OMONIMIA

Quando a due o più taxa dello stesso livello gerarchico viene attribuito lo stesso nome da autori diversi, questi taxa risultano omonimi; anche in questo caso si applica la legge della priorità che codifica la validità del nome pubblicato per primo; gli omonimi più recenti dovranno essere sostituiti con nomi nuovi (Finestra 3.1). Dunque, nell'ambito di un genere, un nome specifico può essere utilizzato solo una volta; un nome generico può essere utilizzato solo una volta nell'ambito di un regno.

FINESTRA 3.1 — ALCUNI CASI DI SINONIMIA E DI OMONIMIA

Nel 1814 Brocchi, nella sua *Conchiologia Fossile Subappennina*, denominò *Dentalium coarctatum* una specie che era già stata descritta nel 1767 da Linneo come *Dentalium corneum*. Successivamente si appurò che questa specie non apparteneva al genere *Dentalium* (che fa parte del phylum Mollusca) ma al genere *Ditrupa* (che fa parte del phylum Annelida). La denominazione corretta per questa specie è quindi *Ditrupa cornea* (Linneo) e, per la regola di priorità, *Ditrupa coarctata* è un suo sinonimo più recente.

Sempre Brocchi nel 1814 descrisse come *Ostrea discors* una specie già introdotta in letteratura da Lamarck come *Pecten inaequicostalis*. Anche in questo caso, tenendo conto della corretta collocazione generica, la specie deve essere citata come *Chlamys inaequicostalis* (Lamarck). *Ostrea discors* Brocchi è quindi un suo sinonimo.

Nel 1820 Borson descrisse come *Conus parvus* una specie della famiglia Conidae (molluschi) del Miocene dei Colli Torinesi. Nel 1843 un altro autore, Lea, utilizzò lo stesso nome per indicare una diversa specie di Conidae; ne risultava un chiaro caso di omonimia: due specie diverse indicate con lo stesso nome; applicando la regola di priorità fu perciò necessario reperire un altro nome specifico per la specie descritta da Lea.

Casi di omonimia si possono riscontrare anche tra nomi generici. Ad esempio Linneo denominò con il nome *Noctua* un genere di insetto e alcuni anni più tardi (1771) Gmelin utilizzò lo stesso nome per un genere di uccello. *Noctua* Gmelin non poteva quindi che essere considerato omonimo di *Noctua* Linneo.

d) ORIGINE DEI NOMI SPECIFICI E DESINENZE DEI TAXA

L'origine dei nomi specifici è molto varia e non è controllata da particolari regole. Il nome specifico può derivare da un aggettivo che indica una proprietà morfologica della specie [ad esempio *Ficus ficoides* (Brocchi), gasteropode del Pliocene inferiore del Mediterraneo, *Amaltheus margaritatus* De Montford, ammonite del Pliensbachiano superiore (Lias)], dal nome della località geografica del primo ritrovamento (ad esempio *Nucula placentina* Lamarck, bivalve del Neogene e del Pleistocene Mediterraneo, *Schistoceras uralense* Ruzhancev, ammonite del Carbonifero sup. degli Urali) oppure dal nome di una persona [ad esempio *Medlicottia orbignyana* (Verneuil) ammonite dell'Artinskiano (Permiano inf.), dal nome del famoso paleontologo stratiografo Alcide D'Orbigny, vedi Cap. 1].

Il nome specifico, quando è un aggettivo, deve, ovviamente, concordare con il nome generico, vale a dire che la desinenza della specie dipende dal genere (maschile, femminile, neutro) del nome generico; così ad esempio si scriverà *Phylloceras heterophyllum*, *Trigonia costata*, *Pecten jacobaeus*, ecc.); la desinenza del genere in ogni caso segue le regole della declinazione latina.

I nomi delle famiglie si formano aggiungendo la desinenza «idae» (in zoologia) o «aceae» (in botanica) alla radice del genere-tipo (§ 3.4.1e). Così, ad esempio, il nome della famiglia Fusulinidae (foraminiferi del Carbonifero e del Permiano) deriva dalla radice del genere-tipo *Fusulina*. I nomi delle sottofamiglie terminano con la desinenza «inae» in zoologia e con la desinenza «oideae» in botanica. Nella famiglia Fusulinidae vengono distinte due sottofamiglie di cui una, che deriva ancora dal genere tipo *Fusulina*, per l'aggiunta della desinenza «inae» prende il nome di Fusulininae.

I nomi degli ordini, infine, terminano in «ata» o «ida» e quelli delle classi in «a» (ad esempio ordine Ammonitida, classe Cephalopoda).

e) DEFINIZIONE TIPOLOGICA DEI TAXA

Tutte le categorie fino al livello di famiglia sono definite tramite un criterio tipologico, vale a dire che la specie viene definita tramite un esemplare-tipo, il genere tramite una specie-tipo ed una famiglia tramite un genere-tipo. Il termine *tipo* non si riferisce, evidentemente, al concetto di tipo degli essentialisti ed in particolare di

Linneo (§ 3.1). Oggi si ritiene infatti che una specie sia costituita da popolazioni con un ampio campo di variabilità e che nessun singolo esemplare possa esserne rappresentativo. Nella descrizione di una nuova specie, il tipo non viene pertanto utilizzato come esemplare esclusivo o più importante; la descrizione è infatti basata su tutti gli esemplari disponibili incluso il tipo. Il tipo dunque, nella moderna tassonomia, è solo «un portatore di nome» (Simpson, 1961; Mayr, 1969) che collega in modo inequivocabile un nome ad un certo taxon. Questo metodo è di particolare utilità pratica in quanto consente di superare le difficoltà che sorgono quando le descrizioni originali, soprattutto quelle dei vecchi autori, non sono sufficienti per identificare i taxa.

L'esemplare tipo che rappresenta la specie viene detto *olotipo* e tutti gli altri esemplari su cui l'autore si basa per descrivere la specie fanno parte della cosiddetta *serie tipo*, i cui singoli esemplari vengono indicati con il termine di *paratipi*. Quando nella serie tipo non è mai stato scelto un olotipo, come poteva accadere nel passato, tutti gli esemplari della serie tipo vengono indicati con il termine di *sintipi*. In quest'ultimo caso, l'esemplare scelto successivamente come tipo viene chiamato *lectotipo* e gli altri sintipi assumono il nome di *paralectotipi*. Nell'eventualità che l'olotipo o il lectotipo e tutti i sintipi vadano perduti (incendi, eventi bellici, ecc.), le regole prevedono, nell'interesse della stabilità della nomenclatura, l'istituzione di un nuovo tipo, detto *neotipo*. Il neotipo deve essere scelto tra i *topotipi* cioè tra gli esemplari che provengono dalla stessa località e dal medesimo livello stratigrafico degli esemplari della serie tipo.

3.5 – PARATASSONOMIA

La classificazione dei fossili si basa su un numero limitato di caratteri esclusivamente morfologici e pertanto il loro inserimento nella classificazione zoologica e botanica non è sempre agevole, né risulta talora possibile. Quando i fossili hanno dei rappresentanti attuali, tale operazione è relativamente semplice, ma quando i fossili appartengono a organismi completamente estinti la classificazione tende ad acquisire spesso un carattere artificiale. Così, ad esempio, la classificazione degli Archeociatidi in un phylum a sé stante è giustificata dalle sue affinità e differenze morfologiche con le spugne e con i celenterati. Non essendo possibile ottenere alcun'altra informazione di carattere anatomico, istologico, ecc., la classificazione tende, evidentemente, a diventare un compromesso tra quella naturale e quella artificiale.

Talora si ignora quali organismi abbiano lasciato certi resti, generalmente microscopici. In questi casi si usa una classificazione artificiale (*paratassonomia*) che adotta i termini linneani, ma non prospetta alcun riferimento ai gruppi tassonomici già noti.

Un caso particolare è dato dai conodonti (fossili di fondamentale importanza per la stratigrafia del Paleozoico e del Triassico) di cui si ignorava, fino a pochi anni fa, a quale organismo fossero appartenuti. La recente scoperta del conodontoforo (un organismo dal corpo vermiforme nel cui segmento cefalico sono collocati i conodonti con funzione, a seconda degli elementi dell'apparato, di filtrare e/o di trattenere e di triturare le particelle di cibo), ha permesso di formulare ipotesi precise sulla corretta posizione sistematica di questo gruppo. I conodonti non costituiscono più un taxon *incertae sedis* ma hanno probabilmente trovato la loro collocazione tra i vertebrati primitivi. Da notare che nell'ambito di questo gruppo, ancora prima della scoperta del conodontoforo, era già in atto il tentativo di passare da una classificazione meramente artificiale ad una naturale fondata sulla ricostruzione funzionale degli apparati boccali (fig. 3.3).

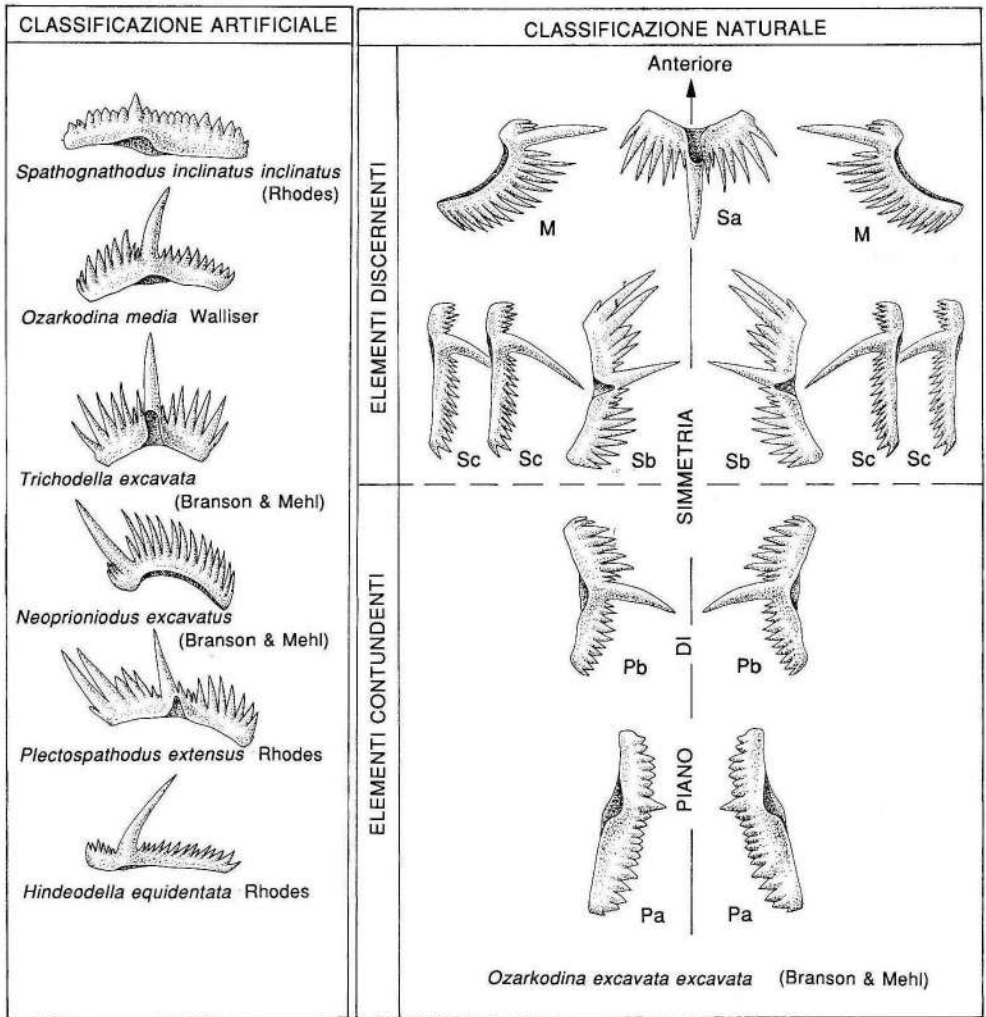


Fig. 3.3 – I conodonti costituiscono un ottimo esempio di tentativo di passaggio da una classificazione meramente artificiale (paratassonomia) ad una naturale. Come illustrato nella colonna di sinistra, ad ogni tipo morfologico veniva assegnato, fino a pochi anni fa, un nome specifico. Successivamente, si comprese che questi singoli tipi morfologici erano elementi dello stesso apparato boccale e quindi dello stesso taxon naturale. I sei elementi morfologici, classificati come specie diverse (colonna di sinistra) sono oggi interpretati (colonna di destra) come gli elementi costitutivi (Pa, Pb, M, Sa, Sb, Sc) dell'apparato della specie naturale *Ozarkodina excavata excavata* (Siluriano m. – Devoniano m.). Il nome della specie naturale viene scelto in base alle regole di nomenclatura (legge della priorità), utilizzando cioè il nome generico e specifico più antico attribuito ad uno degli elementi dell'apparato.

Talora, come accade per i conodonti, si riconosce la classe o il phylum di appartenenza dei reperti, ma all'interno del taxon non si può che ricorrere alla paratassonomia.

In paleobotanica esistono classificazioni artificiali per frutti, foglie, spore, pollini, ecc. che, di norma, si rinvencono separati dalla pianta (fig. 2.14) e non possono essere «ricondotti» ad un'unica specie naturale.

Un esempio classico riguarda gli otoliti, piccoli ossicini calcarei all'interno del-

l'apparato uditivo dei pesci, noti dal Permiano. I pesci, salvo condizioni particolari (Cap. 2), si decompongono molto facilmente e gli otoliti (insieme ai denti, alle scaglie e alle spine) sono gli unici resti che si conservano. Gli otoliti, del resto, sono tra le prime parti a staccarsi dal corpo e, anche in caso di condizioni di fossilizzazione favorevoli, raramente si rinvencono associati allo scheletro. Ne consegue che gli otoliti vengono classificati in generi e specie artificiali, definiti sulla base della loro morfologia, senza alcun riferimento ai generi ed alle specie naturali.

Un ulteriore caso particolare è dato dalla classificazione delle tracce fossili in cui, per definizione, non si prospetta alcuna relazione tra la traccia e l'animale che l'ha lasciata. Come verrà trattato ampiamente nel capitolo Paleoicnologia (§ 7.3), la nomenclatura binomia viene utilizzata anche in questo caso, ma le tracce vengono considerate esclusivamente come documentazione delle attività vitali degli organismi. La descrizione del genere e della specie è pertanto puramente morfologica e i generi e le specie vengono raggruppati in unità etologiche che descrivono le funzioni svolte dagli organismi. Una specie animale bentonica, ad esempio, lascia sul fondo, in relazione alle sue differenti attività (spostamento, intanamento, riposo, ricerca di cibo, ecc.), tracce diverse che vengono classificate come comportamenti vitali e non hanno alcun riferimento con la classificazione zoologica.

3.6 — LA SPECIE

La *specie* è l'unità di base di tutte le altre categorie tassonomiche e corrisponde, come vedremo, all'unica suddivisione naturale del mondo organico. La sua definizione costituisce, tuttavia, uno dei punti cruciali e più dibattuti della sistematica e degli studi sull'evoluzione ed è quindi un punto nodale di tutte le discipline biologiche: biogeografia, anatomia e fisiologia comparata, genetica delle popolazioni, paleontologia, ecc. La definizione di specie non presenta, però, solo un valore scientifico teorico; infatti «la specie» costituisce uno «strumento di lavoro» essenziale in discipline di grande utilità pratica ed economica come la biologia applicata e la stratigrafia.

In biologia, la definizione classica introdotta in letteratura da Dobzansky e Mayr, applicabile solo agli organismi a riproduzione sessuale e sessi separati, recita che la specie è costituita da popolazioni «effettivamente o potenzialmente capaci di riprodursi per incrocio» (Mayr, 1940), isolate riproduttivamente da quelle delle altre specie. Eventuali casi di incrocio tra specie simili sono possibili, ma gli ibridi che ne derivano sono sterili e quindi le specie rimangono sempre isolate geneticamente. Questo concetto di specie (*biospecie*), già intravvisto da John Ray fin dal 1686, è molto incisivo in quanto mette in relazione la sua definizione con la causa della sua esistenza, cioè l'isolamento riproduttivo. La specie, in questa ottica, costituisce una comunità riproduttiva di popolazioni e una unità genetica con un peculiare significato ecologico (§ 4.11).

Il *concetto biologico* di specie, dagli anni '40 in poi, ha gradualmente sostituito il *concetto tipologico-essenzialista* di Linneo basato esclusivamente su una distinzione morfologica delle specie. In questi ultimi anni, tuttavia, alcuni autori hanno sostenuto che il concetto biologico di specie non è utile da un punto di vista pratico e sono tornati, seppure con diverse motivazioni, ad una definizione e ad un *concetto morfologico* di specie.

È chiaro che il concetto di specie non può che essere fondato sul DNA (Finestra 4.4)

dove sono registrate tutte le proprietà morfologiche e la capacità di riproduzione. È l'isolamento riproduttivo che impedisce il flusso genico tra le specie e quindi determina le differenze morfologiche che le contraddistinguono. Mayr (1969) ha precisato in modo molto chiaro la differenza tra la specie come categoria e la specie come taxon. «La specie come categoria è definita dal concetto biologico di specie. Quando ci si trova di fronte al compito di assegnare un taxon alla sua precisa categoria, la realtà effettiva della riproduzione per incrocio o la sua possibilità potenziale non possono essere ricavate che per deduzione». È ovvio, cioè, che ci si avvalga di tutti i mezzi disponibili, ed in particolare dei caratteri morfologici, per identificare una specie; questi però non costituiscono in se stessi la definizione di specie ma solo un mezzo per riconoscerla; essi trovano una loro naturale interpretazione solo nel concetto biologico di specie. Altri autori (Simonetta, 1988), tuttavia, sostengono che «Le categorie tassonomiche sono semplicemente modi convenienti di raggruppare insieme di informazioni essenzialmente contingenti, rappresentati dagli esemplari osservati. Non c'è alcun bisogno che ciascuna categoria sistematica abbia un significato biologico fisso per tutto il regno animale».

3.6.1 — La specie in paleontologia

Come si può intravedere da questa sintesi, anche se incompleta, il dibattito sulla definizione più opportuna per la specie e le altre categorie sistematiche è ben lungi dall'essersi esaurito. Quali possono essere le sue ricadute in paleontologia? Nessuna da un punto di vista pratico, in quanto è ovvio che in paleontologia l'unico metodo possibile di analisi è quello morfologico che costituisce, d'altro canto, un metodo pratico, anche se imperfetto, applicato da tutti i neontologi, a prescindere dal loro concetto di specie.

La definizione di biospecie è stata concepita per delimitare le specie nell'Attuale e cioè su un piano orizzontale; ma è concettualmente compatibile anche con la *cronospecie* dei paleontologi, rappresentata da una successione di popolazioni lungo un'unica linea filetica con le stesse tendenze adattative. Nella cronospecie, anziché essere distribuite orizzontalmente, le popolazioni sono distribuite verticalmente ma la loro potenzialità di incrocio può essere dedotta dalle loro differenze morfologiche. In definitiva, il paleontologo riconosce praticamente le specie con un criterio morfologico, nel contesto di tutti i dati paleoecologici, paleogeografici e stratigrafici disponibili, ma quando le specie vengono inserite in una ricostruzione filogenetica, allora sono «sullo stesso piano concettuale delle unità fondate su criteri genetici» (Torre, 1988). La definizione di cronospecie, rappresentata da successioni di popolazioni antenato-discendenti che si modificano gradualmente, pose agli aderenti alla *Teoria Sintetica* (§ 4.11.3) il problema di stabilire i limiti tra le successive cronospecie di una linea filetica. Data la premessa, tali limiti non potevano che essere arbitrari.

Nell'ambito della *tassonomia cladista* (§ 3.9.2) fondata da W. Hennig (1950, 1966), che ritiene trascurabile l'evoluzione filetica, le specie sono considerate vere e proprie unità oggettive la cui origine è definita dalle ramificazioni dell'albero filogenetico. L'esistenza delle specie sarebbe quindi delimitata da due eventi verificabili oggettivamente: il momento della ramificazione e il momento dell'estinzione. A tale orientamento fu obiettato, dagli aderenti alla Teoria Sintetica, che il momento della ramificazione di una linea filetica non corrisponde in realtà all'origine delle specie, ma ne costituisce solo la premessa; la ramificazione avrebbe cioè rappresentato l'inizio del

processo di speciazione, ma l'origine delle specie nuove sarebbe avvenuta solo successivamente attraverso un progressivo processo di differenziazione delle popolazioni, evocando di nuovo il concetto di cronospecie (o di evoluzione filetica) con tutte le sue conseguenze. Questi due atteggiamenti antitetici verso il significato della specie, come ha fatto osservare Torre (1988), hanno origine dalla differente esperienza culturale e dai diversi scopi dei cladisti e dei paleontologi aderenti alla Teoria Sintetica. I cladisti intraprendono lo studio dei rapporti filogenetici delle specie come base per verificarne il grado di parentela e procedere quindi ad una loro classificazione, quanto più possibile oggettiva; la ricostruzione filogenetica dei cladisti (*cladogramma*) non considera la dimensione tempo. Inoltre, almeno fino a poco tempo fa, i cladisti operavano solo su specie attuali, in genere ben distinte. Per i cladisti l'informazione essenziale è data esclusivamente dal punto di ramificazione, il solo che definisce i rapporti filogenetici e quindi i rapporti tassonomici delle specie, mentre appare ininfluente il reale momento di diversificazione delle due popolazioni a livello specifico.

I paleontologi della «Scuola sintetica» operano invece con i fossili, e quindi nella dimensione tempo, con lo scopo di ricostruire il processo evolutivo e i modi ed i tempi dell'evoluzione. In questa ottica, l'effettivo momento dell'origine dei nuovi taxa ed un'analisi puntuale del significato delle specie acquistano un significato basilare.

Il Modello degli *Equilibri Intermittenti* (*Punctuated Equilibria*) di Eldredge e Gould (§ 4.11.3) è caratterizzato da una indiretta convergenza culturale con il cladismo. Infatti, gli aderenti a questa scuola sostengono che la ramificazione di due popolazioni porta ad una quasi istantanea origine di specie nuove e che inoltre le specie, dalla loro origine alla loro estinzione si evolvono, di regola, in modo per lo più insignificante (fenomeno della stasi evolutiva). In questo contesto, le specie diventano delle vere e proprie unità oggettive delimitate da due precisi eventi corrispondenti a quelli dei cladisti: ramificazione ed estinzione. Per i paleontologi aderenti alla «Teoria degli equilibri intermittenti» non si porrebbe più, almeno come prioritario, il problema della cronospecie; infatti, il processo di ramificazione darebbe origine istantaneamente, in senso geologico, ad una specie che rimarrebbe praticamente stabile (stasi evolutiva) fino alla sua estinzione.

3.6.2 — La variabilità intraspecifica e l'identificazione della specie in paleontologia

I meccanismi della riproduzione sessuale fanno sì che ogni individuo nell'ambito di una specie, cioè di un gruppo di organismi interfertili che popolano un certo areale, costituisca un vero e proprio *unicum* genetico e fenotipico. Una specie presenta dunque un campo di variabilità genetica e fenotipica più o meno ampio, che viene controllato dall'interazione della variabilità genetica con la selezione naturale e la deriva genetica (§ 4.10). Una specie può essere costituita da una sola popolazione, definibile come un insieme di organismi che popolano lo stesso areale, oppure da due o più popolazioni interfertili, ma che possono essere più o meno isolate spazialmente (e quindi con minori possibilità di incrocio) e sottoposte alla selezione di ambienti diversi.

Le diverse razze di cane (dal San Bernardo al bassotto) appartengono alla stessa specie in quanto sono interfertili, ma presentano una grande differenza fenotipica, mantenuta dagli allevatori con l'isolamento riproduttivo. La specie canina offre un esempio ottimale di *polimorfismo*, cioè della presenza, nel patrimonio genico della

specie, di diverse forme alleliche di geni, che le conferiscono una grande variabilità (§ 4.7; Finestra 4.3). Ecco, quindi, uno dei punti nodali della paleontologia: come delimitare il campo di variabilità delle specie? Se si considera l'incompletezza dei dati paleontologici, ridotti per lo più alle sole parti scheletriche (solo nella migliore delle ipotesi complete) (§ 2.4), il pericolo può essere quello di procedere ad accorpamenti arbitrari di più specie in una o di elevare al rango di specie popolazioni diverse della stessa specie.

Il criterio di base per distinguere le specie consiste nel rilevare una discontinuità morfologica costante tra due popolazioni, che suggerisce l'esistenza di un isolamento riproduttivo. Quando il paleontologo è in grado di verificare la differenza morfologica di due popolazioni nel tempo o nello spazio, ma nel contempo riscontra la presenza di popolazioni o di individui caratterizzati da caratteri intermedi, allora, per descrivere questa situazione, ricorre, generalmente, alla nozione di sottospecie che in pratica dovrebbe esprimere il concetto: le due popolazioni sono già ben differenziate ma esiste ancora fra di loro un certo flusso genico (§ 4.11.2).

Il campo di variabilità di un singolo carattere in una o più specie viene espresso da un semplice istogramma in cui si pone in ordinata il numero degli esemplari e in ascissa il carattere considerato espresso in numeri: ad esempio, nel caso dell'istogramma di fig. 3.4 (che approssima la curva di Gauss), il numero delle coste. Il numero degli esemplari che possiedono un determinato numero di coste esprime la frequenza con cui si manifesta tale carattere. Si vengono così ad individuare diverse classi di frequenza; il valore della classe di maggior frequenza, cioè rappresentata dal maggior numero di individui, corrisponde all'apice dell'istogramma (o della curva di Gauss) e prende il nome di *moda*. Poiché in questo caso l'isto-

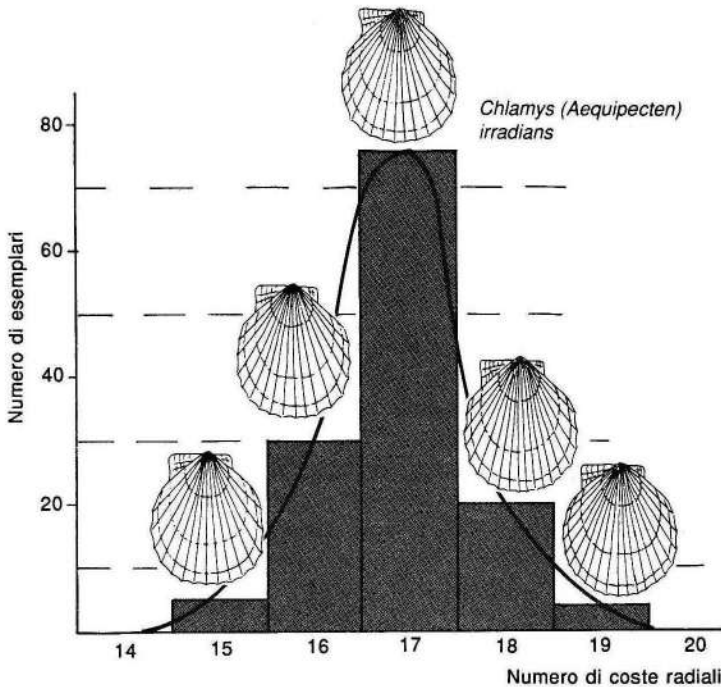


Fig. 3.4 - Istogramma e curva di distribuzione unimodale del numero delle coste radiali nel bivalve *Chlamys (Aequipecten) irradians* (da Newell, 1955, in Ziegler, 1983).

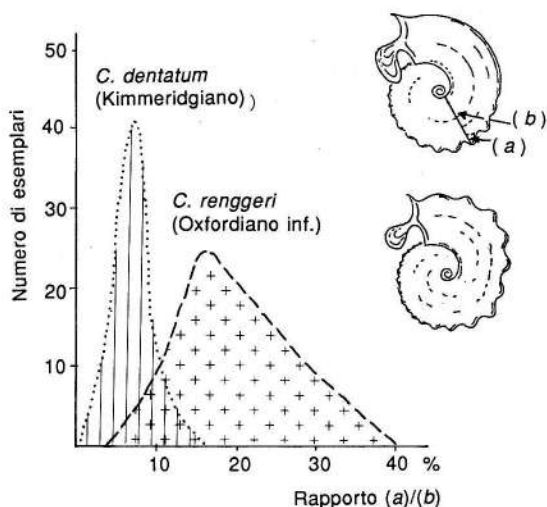


Fig. 3.5 – Il diverso rilievo nelle coste in due specie di ammoniti giurassiche del genere *Creniceras* è evidenziato dal rapporto tra il rilievo delle coste (*a*) al margine ventrale e l'altezza del giro (*b*). Va tenuto presente che l'esistenza di due varianti di un singolo carattere, e quindi un andamento bimodale della curva di distribuzione, non è di per sé stessa una prova di un certo grado di differenziazione tassonomica tra gli esemplari del campione studiato (da Ziegler, 1983, con modifiche).

gramma è simmetrico il valore della moda corrisponde al valore medio del numero di coste della popolazione considerata. Pochi individui invece presentano i valori minimi e massimi del campo di variabilità. Quando si ottiene una curva con una sola moda (curva unimodale) si dice che la popolazione è omogenea per quel carattere, quando invece la curva è bimodale (fig. 3.5) o plurimodale essa denuncia l'esistenza di gruppi di individui eterogenei. Una curva bimodale potrebbe, ad esempio, suggerire che sono stati considerati esemplari di due popolazioni diverse, oppure individui di una stessa popolazione caratterizzati da *dimorfismo sessuale* (figg. 3.6 e 3.7) oppure, semplicemente, che nella popolazione esistono due

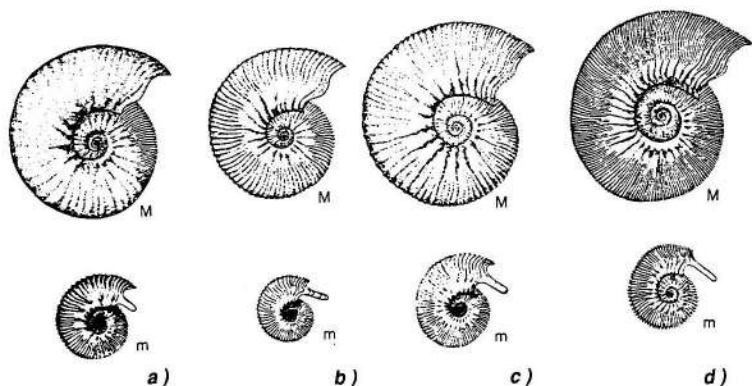


Fig. 3.6 – Dimorfismo sessuale nelle ammoniti della famiglia Kosmocerotidae. Le macroconche (M), a coste attenuate, e le microconche (m), a ornamentazione più pronunciata e con aperture munite di rostri, sono state interpretate rispettivamente come le conchiglie delle femmine e dei maschi.

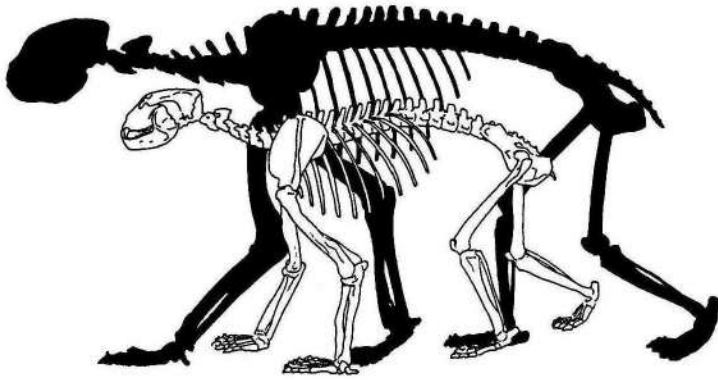


Fig. 3.7 – Dimorfismo sessuale nell'orso pleistocenico *Tremarctos floridanus*. Lo scheletro maschile è rappresentato in nero sullo sfondo; lo scheletro femminile è in primo piano (da Kurten, 1966).

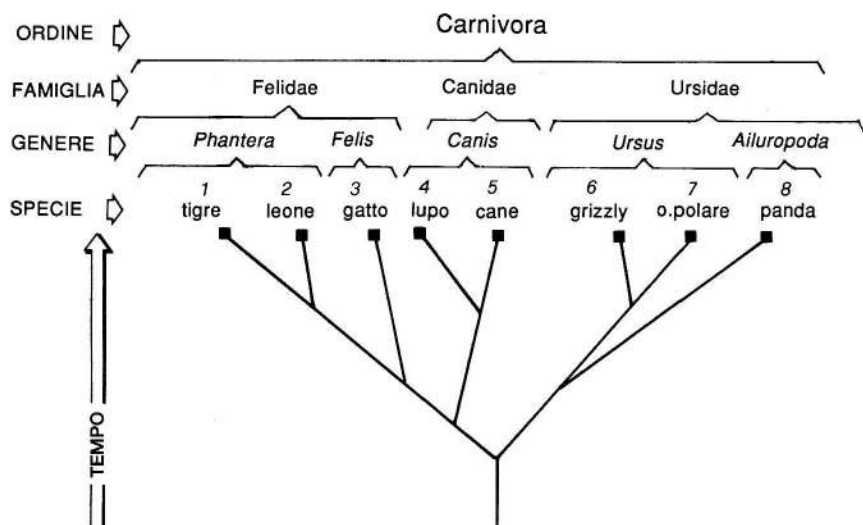
varianti di un certo carattere. I campi di variabilità di un solo carattere non possono ovviamente permettere di determinare l'esistenza di una o più unità tassonomiche. Per arrivare ad un tale risultato è necessario verificare, su un numero più elevato possibile di esemplari (almeno 30), il campo di variabilità di numerosi caratteri e accertarne le relazioni. L'analisi statistica si è rivelata molto importante per la tassonomia di numerosi taxa fossili (foraminiferi, brachiopodi, ecc.), anche se la sua applicazione è ancora relativamente poco frequente; una reale difficoltà dell'applicazione del metodo è dovuta al fatto che spesso il numero degli esemplari a disposizione non è sufficiente per arrivare a risultati attendibili.

Questo tipo di analisi è determinante per dimostrare l'esistenza di fenomeni di dimorfismo sessuale in alcuni taxa fossili ed in particolare nelle ammoniti. L'esistenza, in centinaia di specie di ammoniti, di due forme costantemente associate, l'una a microconca, con coste pronunciate e la presenza di estensioni dell'apertura chiamate rostri, l'altra a macroconca con coste attenuate, ha portato gli autori a interpretare la prima come la conchiglia del maschio e la seconda come la conchiglia della femmina (fig. 3.6).

3.7 — TASSONOMIA E FILOGENESI

Lo scopo del *Systema Naturae* di Linneo era quello di ricostruire il disegno, l'atto creativo «istantaneo» di Dio: «Tante sono le specie quante all'inizio furono create dall'Ente Supremo». Con l'affermazione della Teoria evolutiva, lo scopo della classificazione mutò radicalmente; il sistema di classificazione doveva infatti riflettere il fenomeno evolutivo, cioè le relazioni tra i gruppi dei progenitori e dei discendenti. L'ordine del sistema naturale, come chiari in modo esemplare Darwin, è genealogico come un pedigree; i gradi di modificazione dei diversi taxa, come risultano dall'albero genealogico, devono quindi essere espressi dalla loro assegnazione a diverse categorie tassonomiche: generi, famiglie, ecc. (fig. 3.8).

La ricostruzione dell'albero genealogico, che esprime il processo di ramificazione e divergenza progressiva nel tempo, è quindi una condizione indispensabile per la tassonomia degli evolucionisti.



1 *P.tigris* 2 *P.leo* 3 *F.domestica* 4 *C.lupus* 5 *C.familiaris* 6 *U.arctos* 7 *U.maritimus*
8 *A.melanoleuca*

Fig. 3.8 – La classificazione degli evolucionisti è il risultato delle relazioni espresse dall'albero filogenetico. Felidae, Canidae e Ursidae sono raggruppati nello stesso ordine perché derivano da un comune progenitore, da cui hanno ereditato alcuni caratteri comuni (§ 3.8). Il panda è collocato nell'ordine Carnivora, malgrado abbia una dieta vegetariana, in quanto condivide con i carnivori un antenato comune.

Il *Systema Naturae* di Linneo raffigura una situazione statica, immutabile nel tempo, ancorata ad un unico atto creativo, che si può raffigurare con un sistema di parentesi graffe, dove i gruppi di rango meno elevato condividono l'essenza del gruppo gerarchicamente più elevato.

A prescindere dalla loro profonda differenza filosofica, i due sistemi di classificazione, come ovviamente tutte le classificazioni, sono rigidamente gerarchici e si avvalgono delle stesse categorie tassonomiche.

La tassonomia linneana è priva di un metodo oggettivo di scelta dei caratteri da utilizzare per la classificazione: la scelta dei caratteri è fondata unicamente sull'intuizione del ricercatore. Nella tassonomia evolutiva esiste invece un metodo rigido e indiscusso che guida i ricercatori alla scelta dei caratteri per la classificazione. La classificazione è infatti il risultato delle relazioni espresse dall'albero filogenetico e, quindi, è fondata essenzialmente su quei caratteri che permettono la ricostruzione delle relazioni genealogiche degli organismi.

È noto che Linneo negli ultimi anni arrivò ad ammettere la possibilità di una relazione genetica tra le specie di uno stesso genere.

3.8 – LA SCELTA DEI CARATTERI PER CLASSIFICARE: OMOLOGIA ED ANALOGIA DEGLI ORGANI

Se esistesse una relazione costante tra il grado di somiglianza, che è espresso dal numero dei caratteri in comune, e l'affinità genealogica, non esisterebbero diverse

filosofie tassonomiche e la classificazione degli organismi costituirebbe in definitiva un'operazione relativamente semplice. In realtà, i caratteri degli organismi non hanno tutti lo stesso significato. Il grado di somiglianza di due taxa, infatti, può dipendere dall'avere in comune organi ereditati da un comune progenitore, detti *organi omologhi*, oppure organi che svolgono la stessa funzione ma hanno un'origine evolutiva diversa, i cosiddetti *organi analoghi*.

I caratteri omologhi possono anche avere funzione diversa. Un esempio classico è dato dalle differenti funzioni e dalla differente forma degli arti anteriori di un uomo, una balena, un uccello ed un pipistrello (fig. 3.9a). Anche se la funzione e la forma appaiono diverse, la struttura anatomica di base è la stessa e sarebbe assurdo immaginare che questa struttura sia stata selezionata nel tempo, indipendentemente, per quattro volte e per funzioni diverse. L'ipotesi più semplice, suffragata da prove paleontologiche, suggerisce che la struttura di base dell'arto sia già stata posseduta da un antenato comune. Gli arti anteriori dei quattro taxa vengono definiti omologhi perché condividono l'architettura di base di un progenitore comune. I caratteri omologhi sono quindi fondamentali per la ricostruzione dell'albero filogenetico, in quanto sono gli unici che evidenziano le relazioni genetiche dei taxa.

Significato completamente diverso hanno invece gli organi e le strutture analoghe che, per definizione, presentano all'incirca la stessa forma e la stessa funzione, ma un'origine filogenetica diversa. L'esempio più classico è dato dalle ali di un insetto, di un uccello e di un pipistrello (fig. 3.9b). L'analogia tra le ali di un insetto e quelle di un uccello è evidente: i due tipi di ala hanno un piano strutturale completamente diverso e si sono evoluti indipendentemente in due taxa diversi che non hanno progenitori comuni alati. Non esiste, infatti, un diretto progenitore comune agli uccelli ed agli insetti se non risalendo ad un antenato vermiforme del Precambriano. Un esempio ancor più esplicativo, per una piena comprensione della differenza tra ana-

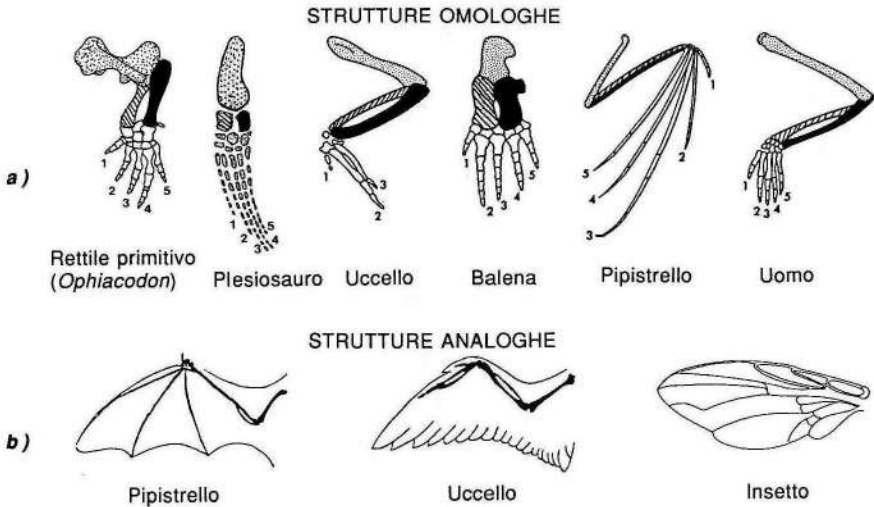


Fig. 3.9 – Omologia e analogia. La figura in alto (a) illustra l'omologia delle ossa degli arti anteriori dei vertebrati. Le ossa omologhe sono indicate con la stessa simbologia. Il piano strutturale comune è sempre evidente, anche se le ossa nei diversi taxa presentano profonde modificazioni (di dimensione, forma, ecc.) come risposta ai diversi adattamenti. La figura in basso (b) illustra l'analogia delle ali di un insetto con quelle di un pipistrello e di un uccello.

logia ed omologia, è l'analogia delle ali dei pipistrelli e degli uccelli e nel contempo l'omologia delle ossa dei loro arti anteriori. In effetti gli arti anteriori dei due taxa (e di tutti gli altri vertebrati) sono omologhi in quanto derivano dal piano strutturale dell'arto anteriore dei tetrapodi. Non esiste però un antenato «alato» comune ai pipistrelli e agli uccelli; la superficie alare nei due taxa presenta, dunque, un'origine ed un piano strutturale completamente diverso. Negli uccelli la superficie alare è costituita dalle penne mentre nei pipistrelli è costituita da una membrana (una duplicatura della cute) che si estende dal corpo all'arto.

3.9 – GRUPPI MONOFILETICI E POLIFILETICI

Un gruppo tassonomico si definisce *monofiletico*, nella accezione più ampia del termine, quando si può risalire ad una singola specie ancestrale che rappresenta il capostipite di tutte le specie di quel gruppo e nel contempo di nessuna altra specie che non appartiene a quel gruppo. Così, ad esempio, possono essere considerati gruppi monofiletici i bivalvi, i mammiferi, ecc.

La nozione di origine monofiletica è una conseguenza logica del principio secondo cui i gruppi tassonomici sono definiti esclusivamente tramite caratteri omologhi. Infatti, ogni singolo gruppo tassonomico, se fondato sulle omologie, non può che avere origine da una singola specie ancestrale con cui ha in comune un programma genetico

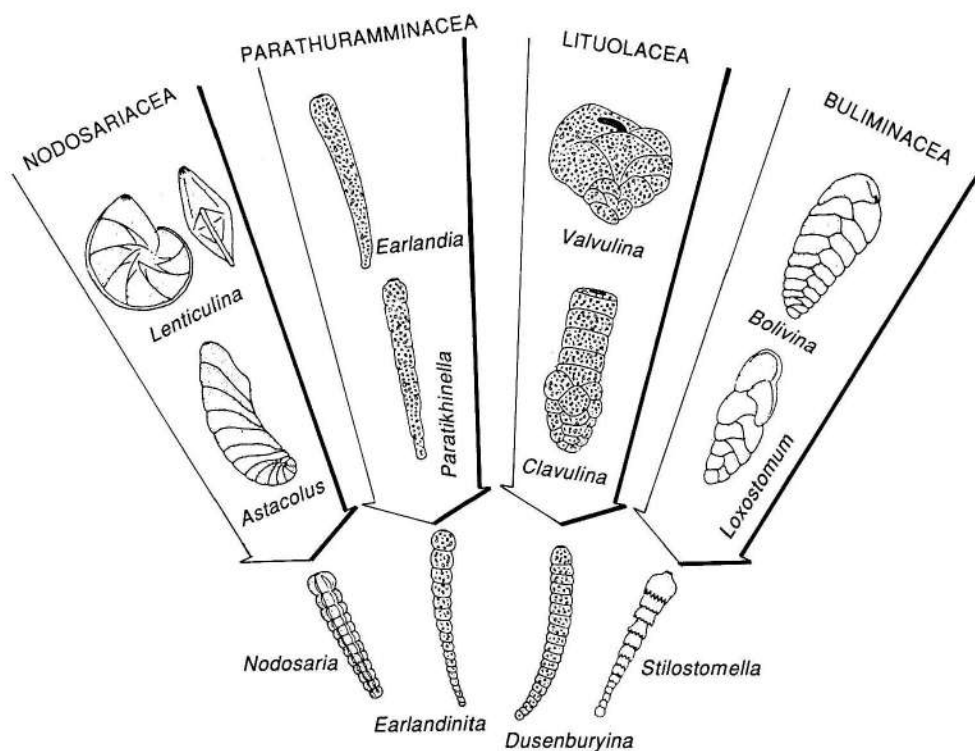


Fig. 3.10 – I foraminiferi uniseriali hanno avuto origine da linee filetiche diverse [fenomeno di convergenza adattativa (§ 4.12.4)] e costituiscono, dunque, un gruppo polifiletico.

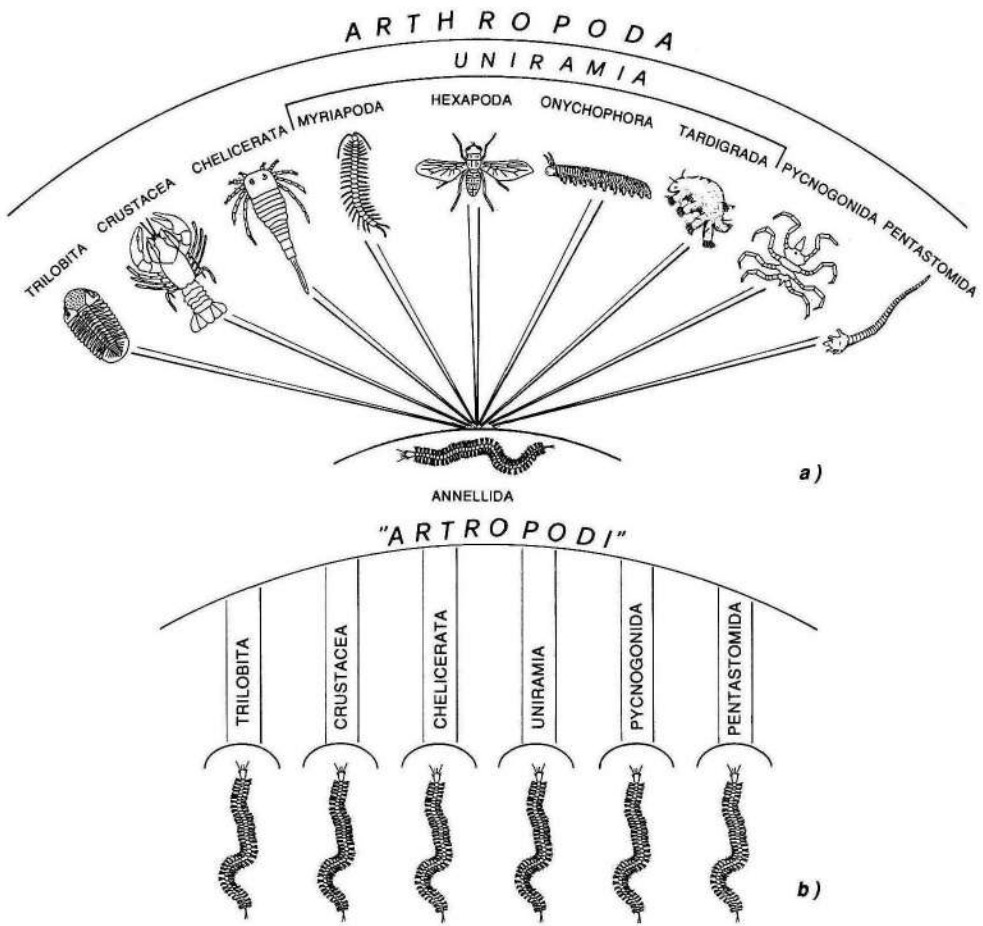


Fig. 3.11 – Esistono attualmente due ipotesi sull'origine degli artropodi. Nell'ipotesi illustrata in *a* tutte le nove classi degli artropodi avrebbero origine da un unico progenitore comune (probabilmente un anellide); in questo caso dunque gli artropodi rappresenterebbero un gruppo monofiletico. Nell'ipotesi illustrata in *b* le classi, o almeno alcune classi, degli artropodi deriverebbero da progenitori diversi; in questa seconda ipotesi dunque gli artropodi costituirebbero un gruppo polifiletico.

di base, anche se modificato dall'adattamento ambientale. Così, ad esempio, il panda, pur essendo vegetariano, fa parte dell'ordine Carnivora in quanto condivide con gli altri taxa dell'ordine lo stesso programma (fig. 3.8).

Viene definito *polifiletico* un gruppo di taxa, di linee filetiche diverse, riuniti sulla base di caratteri analoghi (fig. 3.10). Evidentemente, i gruppi polifiletici non hanno un significato tassonomico, ma vengono utilizzati per indicare ruoli ecologici (filtratori, erbivori, carnivori, ecc.), gruppi funzionali (organismi incrostanti, nuotatori, ecc.), e così via.

Il significato opposto dei due termini «monofiletismo» e «polifiletismo» appare del tutto chiaro, ma in alcuni casi è ancora problematico stabilire se un certo gruppo di taxa abbia un'origine monofiletica o polifiletica. È ancora oggetto di dibattito stabilire, cioè, se i caratteri che permettono di riunire un certo gruppo di taxa siano analoghi o omologhi. Ad esempio, non è stato ancora accertato con sicurezza se il

passaggio dalla condizione unicellulare a quella pluricellulare si sia verificato una sola volta, nell'ambito di una certa linea filetica, o sia avvenuto più volte nell'ambito di diverse linee filetiche. Evidentemente, nella prima ipotesi il carattere «pluricellularità» acquisisce il significato di omologia e quindi gli organismi pluricellulari divengono un gruppo monofiletico; nella seconda ipotesi lo stesso carattere rientra nelle analogie e gli organismi pluricellulari vanno quindi interpretati come un gruppo polifiletico (§ 5.7). L'approfondimento delle conoscenze ha permesso di acquisire che certi gruppi ritenuti monofiletici, come ad esempio gli echinoidi regolari, siano in realtà polifiletici, oppure, ad esempio, di ritenere più probabile, anche se ancora non definitivamente accertato, che gli artropodi costituiscano un gruppo polifiletico (fig. 3.11).

3.10 — LE DIVERSE SCUOLE TASSONOMICHE

Gli studi tassonomici di questi ultimi trent'anni sono stati caratterizzati da almeno tre diversi orientamenti sulla scelta dei caratteri da utilizzare per le classificazioni che riflettono tre filosofie ben distinte, rappresentate rispettivamente dalle scuole della tassonomia evolutiva, tassonomia filogenetica e tassonomia numerica.

3.10.1 — Tassonomia evolutiva

La *tassonomia evolutiva* si può far risalire direttamente a Darwin ed è stata sviluppata dai più autorevoli sistematici del nostro secolo, come ad esempio Mayr e Simp-

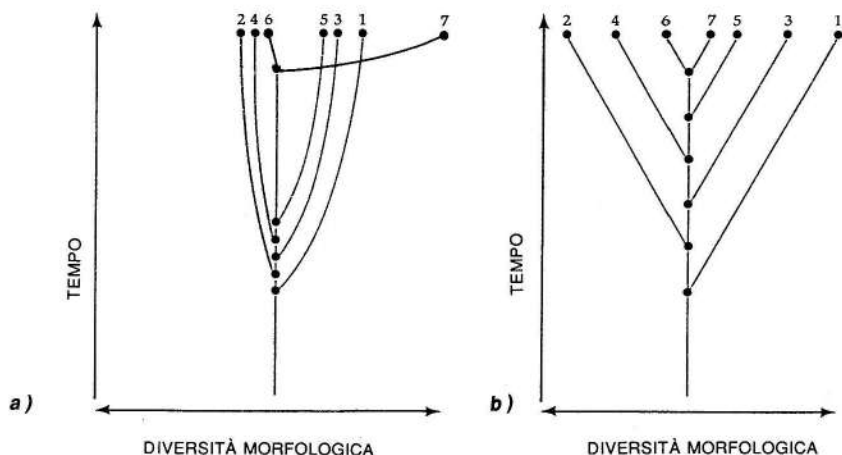


Fig. 3.12 – L'ordine di ramificazione (basato sui caratteri omologhi) nei due alberi evolutivi è lo stesso. Nell'albero di sinistra (a) (tassonomia evolutiva classica) la maggior parte delle ramificazioni ed in particolare l'ultima che riguarda l'origine delle specie 6 e 7, presentano angoli diversi; gli angoli di ramificazione esprimono il diverso grado di differenziazione morfologica che è una conseguenza del grado di divergenza evolutiva. Nell'albero di destra (b) (tassonomia cladista) le ramificazioni presentano tutte lo stesso angolo, in quanto non viene preso in considerazione il grado di differenziazione morfologica dei taxa (modificato da Luria *et al.*, 1984).

son. La sua filosofia si basa sull'assunto che la diversità attuale è dovuta all'evoluzione e che la classificazione deve rifletterne l'andamento. Come immediata conseguenza, le classificazioni della tassonomia evolutiva sono basate fundamentalmente su caratteri omologhi ed i gruppi tassonomici hanno un'origine rigidamente monofiletica. La classificazione rispecchia quindi l'andamento dell'albero evolutivo.

Per quanto le omologie presentino una importanza prioritaria, la tassonomia evolutiva considera, tuttavia, anche il grado di rassomiglianza fenotipica dei taxa che costituisce un aspetto essenziale del fenomeno evolutivo. Gli aderenti a questa scuola sostengono quindi che l'albero evolutivo, indispensabile per dedurre i rapporti tassonomici, deve essere rappresentato non solo dai punti di ramificazione (espressi dalle omologie), ma anche dagli angoli di ramificazione che esprimono il grado di rassomiglianza fenotipica (fig. 3.12a). La tassonomia evolutiva, in definitiva, cerca di adeguare il sistema di classificazione ai due caratteri essenziali del fenomeno evolutivo, la successione delle ramificazioni ed il grado di divergenza, che esprime, tramite forma e funzione, il grado di adattamento all'ambiente. Può anche accadere che il grado di divergenza delle ramificazioni suggerisca una classificazione diversa da quella indicata dalla loro sequenza (figg. 3.12a; 3.13). Poiché non è possibile quantizzare il grado di divergenza, la soluzione in questi casi diventa soggettiva e basata sull'esperienza del sistematico.

3.10.2 — La tassonomia filogenetica o cladismo

La *tassonomia filogenetica*, nota anche come *cladismo*, è fondata anch'essa sull'assunto che le classificazioni devono rispecchiare la filogenesi, ma rifiuta, della scuola evolutiva classica, l'utilizzazione del grado di somiglianza fenotipica che conferisce al sistema un certo grado di soggettività. La filosofia cladista, quindi, considera solo i caratteri omologhi e procede classificando in base all'ordine di ramificazione dei taxa lungo l'albero evolutivo. Questo metodo è giustificato, secondo i cladisti, da una

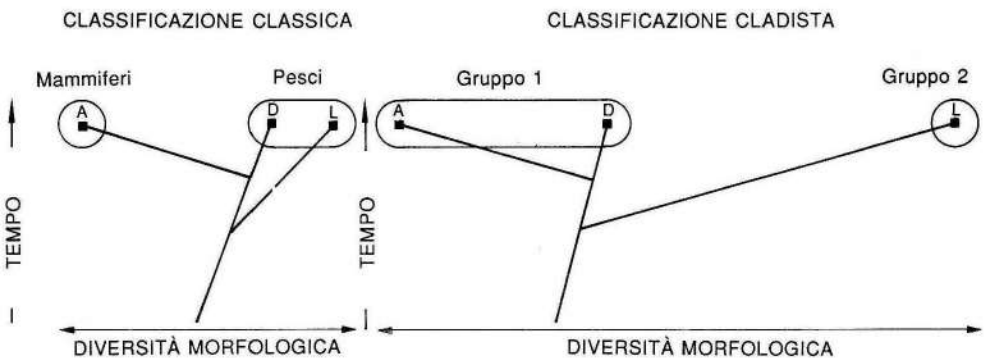


Fig. 3.13 — Nella tassonomia cladista la classificazione viene basata esclusivamente sull'ordine dei punti di ramificazione. Con questa procedura, in questo esempio, i dipnoi (D) sembrano presentare, paradossalmente, un più elevato grado di parentela con l'asino (A) e i mammiferi in generale, che con il luccio (L) e, quindi, con i pesci teleostei. La tassonomia classica, pur tenendo conto dell'ordine di ramificazione, considera anche il grado di diversificazione evolutiva (espresso nell'albero dai diversi angoli di ramificazione) ed esprime nella classificazione il maggiore grado di parentela che esiste tra i dipnoi ed il luccio rispetto all'asino o a qualsiasi altro mammifero (modificato da Luria *et al.*, 1984).

esigenza di oggettività; infatti, i punti di ramificazione sono definibili in modo obiettivo, mentre il grado di somiglianza fenotipica è valutabile solo in modo soggettivo, in quanto è arbitraria la scelta dei caratteri ed il loro valore. Il cladismo si propone quindi di arrivare ad un ordine di ramificazione genealogico (*cladogramma*) preciso ed oggettivo, ma non dà alcuna informazione sul grado di differenziazione morfologica dei taxa. I cladogrammi non forniscono cioè alcuna informazione sulla velocità dell'evoluzione (figg. 3.12b; 3.13) e, come conseguenza, gli angoli di ramificazione sono tutti eguali, contrariamente a quanto avviene negli alberi evolutivi della tassonomia evolutiva classica. Ne consegue che, nella classificazione cladista, due taxa che hanno un progenitore comune sono classificati nello stesso gruppo, senza considerare il loro grado di differenziazione morfologica. Questo metodo ha origine da una esigenza di oggettività: la classificazione filogenetica non è ambigua perché esiste una sola gerarchia filogenetica. Tale esigenza si spinge tanto oltre da considerare veramente monofiletico un gruppo tassonomico che contenga tutte le specie discendenti di una singola specie progenitrice. Così, ad esempio, i rettili, considerati un gruppo monofiletico nell'ambito della tassonomia evolutiva, non sono accettati come gruppo monofiletico dai cladisti, in quanto nel gruppo non sono compresi uccelli e mammiferi che discendono dal comune antenato dei rettili. I rettili, pertanto, vengono considerati dai cladisti un gruppo *parafiletico*, per distinguerlo dai veri gruppi monofiletici.

Un altro punto di divergenza tra la scuola cladista e quella evolutiva classica riguarda il fenomeno della speciazione. I cladisti ritengono che le nuove specie abbiano origine, di regola, tramite il processo di speciazione allopatrica (§ 4.11.2) e prospettano inoltre che l'origine delle specie per dicotomia sia molto più probabile di un modello con più ramificazioni (politomia). La posizione della scuola cladista è quindi molto più restrittiva di quella evolutiva classica che ammette sia la speciazione filetica che allopatrica e accetta sia la speciazione per dicotomia che per politomia.

Il punto focale della filosofia cladista si estrinseca nella distinzione, nell'ambito delle omologie, dei caratteri ancestrali (*plesiomorfi*) da quelli derivati (*apomorfi*) (§ 9.2.1). I caratteri ancestrali sono condivisi da un più elevato numero di taxa, mentre i caratteri derivati sono progressivamente in comune ad un minor numero di taxa. Il riconoscimento del carattere più ancestrale del gruppo di taxa considerati è fondamentale, perché permette di riconoscere la radice del cladogramma. I caratteri derivati condivisi da due specie o da due gruppi di specie permettono di riconoscere

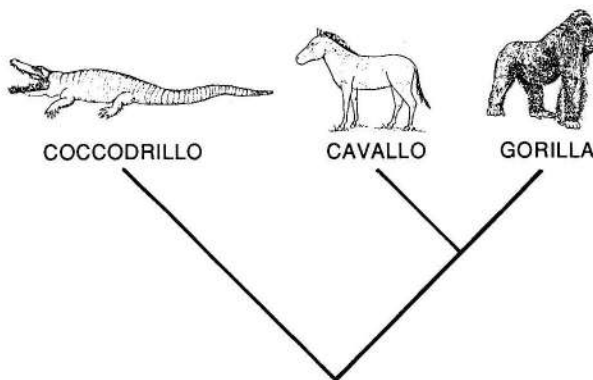


Fig. 3.14 – Cladogramma del cavallo, del gorilla e del cocodrillo.

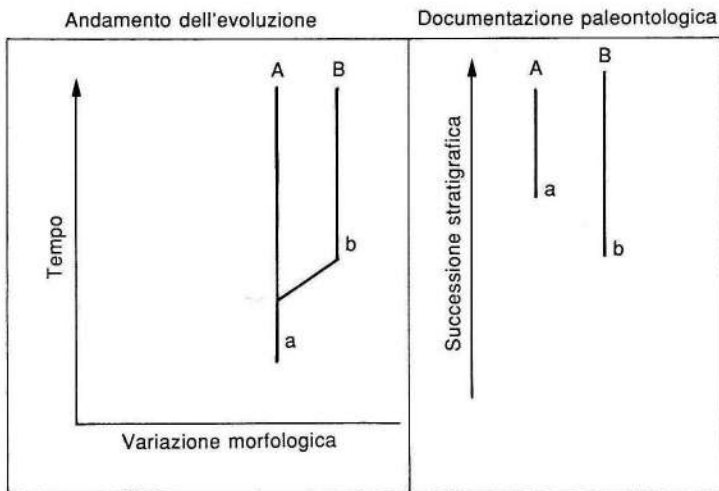


Fig. 3.15 – Questa figura riassume la principale riserva che i cladisti avanzano sulla documentazione paleontologica come mezzo per stabilire quali caratteri siano ancestrali o derivati. Nella parte sinistra sono illustrate le relazioni evolutive di due specie A e B, caratterizzate rispettivamente dal carattere ancestrale **a** e dal carattere derivato **b**. Nella parte destra è messa in evidenza la possibile carenza della documentazione paleontologica come mezzo per stabilire quale dei due caratteri sia ancestrale. Per diversi motivi (ad esempio la grande rarità) la specie A (e quindi il carattere ancestrale **a**) potrebbe essere rinvenuto in livelli cronologicamente più recenti di quelli in cui si rinviene B. Sulla base della documentazione paleontologica si potrebbe quindi dedurre, erroneamente, che il carattere **b** è ancestrale e quello **a** è derivato. Va osservato, però, che nessuno dei criteri suggeriti dai cladisti per riconoscere i caratteri ancestrali e quelli derivati ha di per se stesso una validità assoluta o è immune da critiche. In ogni caso l'esempio illustrato rappresenta una eccezione e non una regola! (modificato da Ridley, 1985).

rispettivamente le specie figlie o specie sorelle (*sister species*) ed i gruppi fratelli (*sister groups*) (§ 9.2.2).

Se ad esempio si volesse ricostruire la sequenza di ramificazione di un cavallo, di un coccodrillo e di un gorilla sarebbe erroneo utilizzare il carattere *presenza di cinque dita* per separare nella classificazione il cavallo e considerare come gruppo fratello il coccodrillo ed il gorilla. In realtà, i progenitori del cavallo avevano cinque dita e lo sviluppo del terzo dito associato all'atrofizzazione delle altre quattro è un fenomeno di adattamento che maschera la somiglianza per omologia. Il carattere ancestrale *cinque dita*, ereditato da un comune antenato tetrapode, è tuttavia importante in quanto consente di stabilire la radice del cladogramma. In questo caso, qualsiasi carattere esclusivo della classe dei mammiferi (presenza di ghiandole mammarie, peli, ecc.) funge da carattere derivato e permette di ricostruire la corretta sequenza di ramificazione (fig. 3.14).

a) DETERMINAZIONE DEI CARATTERI ANCESTRALI E DERIVATI

Uno dei punti cruciali della tassonomia filogenetica riguarda la distinzione dei caratteri ancestrali da quelli derivati. Il cladismo rifiuta, o almeno considera molto insicura, la procedura, normale nella tassonomia evolutiva, di ricercare e identificare i progenitori degli organismi attuali nella documentazione fossile. Questa posizione per i cladisti è giustificata con l'incompletezza della documentazione fossile ed in particolare con la possibilità che gli organismi progenitori possano essere rinvenuti

nella successione stratigrafica dopo i loro discendenti. La successione stratigrafica dei fossili, quindi, non assicurerebbe, secondo i cladisti, l'evidenza della successione dei caratteri ancestrali e derivati (fig. 3.15). Per distinguere questi due tipi di omologie i cladisti si avvalgono di una approfondita analisi dei gruppi «esterni» (*outgroup analysis*) e dello studio dei caratteri embriologici. Così, ad esempio, per decidere se l'uovo cleidoico¹ dei rettili costituisce un carattere ancestrale o derivato rispetto all'uovo non cleidoico dei pesci si procede all'analisi di un taxon, ad esempio gli echinodermi, che presenta caratteri più ancestrali rispetto ai rettili ed ai pesci. Poiché l'uovo degli echinodermi non è cleidoico si arriva alla conclusione che questo carattere è ancestrale.

Il criterio embriologico si basa sulla *Legge di von Baer* (1828), secondo cui nello sviluppo ontogenetico i caratteri generali di un grande gruppo tassonomico appaiono prima dei caratteri più specialistici. Appare chiaro che i caratteri più generali corrispondono ai caratteri ancestrali ed i caratteri specialistici a quelli derivati. Così, ad esempio, nell'embrione di un primate prima si manifesteranno i caratteri tipici dei vertebrati, poi quelli dei mammiferi ed in ultimo quelli tipici dei primati. Se si escludono i casi di neotenia (§ 4.12.3), appare valido il principio secondo cui i caratteri *nuovi* vengono aggiunti alla fine del processo evolutivo anziché durante il suo corso (Gould, 1977; Luria, Gould & Singer, 1984). Per quanto la legge abbia sicuramente un valore generale (e trovi ad esempio riscontro nell'ontogenesi dei mammiferi) il parere degli autori non è ancora unanime.

3.10.3 — Tassonomia numerica

La *tassonomia numerica* classifica i taxa sulla base del loro grado di somiglianza complessiva senza distinguere le omologie dalle analogie. A tutti i caratteri misurati (il maggior numero possibile) viene attribuito lo stesso valore, che viene tradotto in numeri ed elaborato matematicamente per definire in modo oggettivo il grado di somiglianza. La classificazione numerica, quindi, ha lo scopo non di riconoscere dei gruppi naturali di taxa legati da rapporti genealogici (come propongono le due scuole precedenti), ma solo di mettere a punto, empiricamente, una classificazione oggettiva che esprima il grado di somiglianza dei taxa. Gli esponenti di questa scuola rifiutano il modello di una classificazione che rifletta a priori il fenomeno evolutivo o una qualsiasi altra teoria. La classificazione dovrebbe costituire un sistema oggettivo di raccolta di dati per documentare una teoria e non per rifletterne una prestabilita. In questa ottica, la misura quantitativa del grado di somiglianza tra due taxa dovrebbe costituire il metodo più oggettivo per costruire un sistema di classificazione. I metodi con cui vengono determinate le relazioni filogenetiche appaiono ai sostenitori di questa scuola incerti, non oggettivi e non praticabili per mettere a punto un sistema di classificazione. La tassonomia numerica rappresenta proprio una reazione alla soggettività della tassonomia evolutiva ed in particolare al metodo di attribuire un diverso valore ai diversi caratteri. Oggettività e ripetibilità sono, secondo i suoi esponenti, i maggiori vantaggi della tassonomia numerica.

Secondo alcuni esponenti di questa scuola, se nella classificazione vengono presi in considerazione un grande numero di caratteri, il valore delle omologie dovrebbe prevalere sulle analogie e quindi anche la classificazione numerica verrebbe a rispecchiare l'origine filogenetica dei gruppi tassonomici. Questa previsione non è docu-

¹ Uovo cleidoico = uovo chiuso. L'uovo dei rettili, degli uccelli e dei monotremi con guscio e molto tuorlo.

mentata, ma potrebbe essere realistica qualora fosse possibile, nella pratica comune, misurare un numero molto elevato di caratteri, inclusi quelli biochimici e fisiologici, e addirittura studiare le sequenze del DNA. Quando non è possibile disporre di tutte queste misure o, come nel caso della documentazione paleontologica, si può disporre di resti spesso incompleti, allora non è certo probabile che i caratteri omologhi prevalgano di regola sui caratteri analoghi. È noto che alcuni generi di marsupiali presentano una grande rassomiglianza morfologica con alcuni generi di placentati (fig. 9.33), dovuta ad un fenomeno di convergenza adattativa (§ 4.12.4). La distinzione tra i resti fossili dei rappresentanti di questi due taxa e la comprensione dei loro rapporti filogenetici non sarebbero certo possibili con il metodo della tassonomia numerica: il grande numero delle analogie maschererebbe le omologie! I resti fossili dei due taxa sono distinguibili, però, attribuendo un valore diagnostico alla presenza dell'osso epipubico che è esclusivo dei marsupiali. Tale metodo, che conferisce un valore essenziale ad alcuni caratteri (omologhi) e considera come subordinati tutti gli altri (interpretati come analoghi), è dunque in aperto contrasto con il postulato essenziale della tassonomia numerica che attribuisce egual valore a tutti.

3.10.4 — Osservazioni conclusive sulle tre scuole tassonomiche

Le osservazioni precedenti forniscono solo un quadro generale e schematico dei diversi punti di vista sul significato e sugli scopi della tassonomia. Contrariamente a quanto ci si potrebbe aspettare, il dibattito tra le diverse scuole, proprio in questi ultimi anni, è andato sempre più accentuandosi, portando a variazioni sul tema (ad esempio la recente riforma del cladismo) che però conducono spesso verso una maggiore radicalizzazione, anziché ad una convergenza delle tre filosofie di base (Ridley, 1985).

La tassonomia numerica non ha mantenuto la sua grande promessa di oggettività. La difficoltà pratica di considerare tutti i caratteri possibili la rende a priori soggettiva. La premessa della tassonomia numerica di far precedere la classificazione, cioè il raggruppamento dei taxa, ad ogni possibile teoria, compresa quella evoluzionistica, è apparentemente interessante ma è sterile. Come risultato si arriva, infatti, ad una classificazione artificiale (tutto sommato soggettiva) e fine a se stessa che non può essere utilizzata per mettere a punto una teoria della diversità tassonomica. La tassonomia numerica inoltre, proprio per la sua esigenza prioritaria di considerare un elevato numero di caratteri, è inadeguata per affrontare il problema della classificazione dei fossili.

La scuola cladista è su posizioni diametralmente opposte rispetto a quella numerica. L'esigenza di oggettività si esplica nel considerare solo i caratteri omologhi e nel trascurare completamente il grado di somiglianza fenotipica, che porterebbe inevitabilmente ad interpretazioni soggettive; tuttavia, il grado di somiglianza fenotipica è una espressione del fenomeno evolutivo e il trascurare tale aspetto porta a riunire organismi irrimediabilmente diversi rispetto ad organismi più simili. Si arriva così al paradosso, seguendo l'ordine di ramificazione cladista, che un dipnoo viene raggruppato insieme ad un cavallo o ad un qualsiasi altro mammifero piuttosto che ad un teleosteo, ad esempio un luccio (fig. 3.13). Questo risultato deriva dal fatto che la cladistica ignora, perché ritenuta soggettiva, la velocità dei fenomeni evolutivi e cioè il grado di somiglianza fenotipica.

La tassonomia evolutiva considera il grado di somiglianza sia per omologia sia per analogia, ma sono le omologie ad essere utilizzate prioritariamente per la costruzione

dell'albero filogenetico. In pratica, quindi, nessuna delle informazioni del cladogramma viene persa nella classificazione della tassonomia evolutiva classica. Il velo della soggettività è quindi sempre facilmente sollevabile e si può sempre risalire alle informazioni di un cladogramma. Non appare chiaro il motivo per cui si debba rinunciare, come suggeriscono i cladisti, ad un supplemento di informazione che illustra in modo più completo, anche se in modo soggettivo, il fenomeno evolutivo.

Un altro punto fondamentale della scuola cladista riguarda la tendenza classica a non utilizzare i fossili per ricostruire le relazioni filogenetiche dei taxa. Viene però riconosciuto che l'inserimento dei taxa fossili nei cladogrammi permette di verificare l'esistenza di caratteri che non sono più presenti nei taxa attuali e, inoltre, che la documentazione paleontologica può permettere di verificare come vennero acquisiti certi caratteri comuni a tutti i componenti viventi del taxon considerato (Smith, 1984).

In ultima analisi, sembrerebbe più ragionevole utilizzare in modo integrato tutti i metodi disponibili per distinguere i caratteri ancestrali da quelli derivati. È indubbio che sia la tassonomia numerica sia, soprattutto, quella cladista abbiano portato un contributo essenziale allo sviluppo degli studi tassonomici. Ci sembra, tuttavia, che questo contributo si sia estrinsecato maggiormente nello sviluppo di metodologie alquanto trascurate o ignorate nella tassonomia evolutiva classica, piuttosto che nella messa a punto di nuovi aspetti teorici.

Guida bibliografica

- (1) ICZN-INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (1964), *International Code of Zoological Nomenclature (ICZN)* (2nd ed.), 1-176, International Trust of Zool. Nomenclature, London.
- (2) ICZN-INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (1985), *International Code of Zoological Nomenclature (ICZN)* (3rd ed.), 1-338, International Trust of Zool. Nomenclature, London.
- (3) LURIA, S.E., GOULD, S.J., SINGER, S. (1984), *Una visione della vita: Introduzione alla biologia*, Zanichelli, Bologna, 1-709.
- (4) MAYR, E. (1969), *Principles of Systematic Zoology*, Mc Graw-Hill (ed.), New York, 1-428.
- (5) MINELLI, A. (1991), *Introduzione alla sistematica biologica*, F. Muzzio ed., Padova, 1-138.
- (6) RIDLEY, M. (1985), *Evolution and Classification*, Oxford University Press, 1-202.
- (7) SIMPSON, G.S. (1961), *Principles of animal taxonomy*, Columbia University Press, New York.
- (8) SMITH, A.B. (1994), *Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns*, 1-223, Blackwell Sci. Publ., London.