

Confronto tra DNA e filogenesi degli uccelli

Le diversità tra acidi desossiribonucleici mettono in luce le distanze evolutive che separano le specie alle quali essi appartengono e consentono di ricostruire e di datare le ramificazioni dell'albero evolutivo degli uccelli

di Charles G. Sibley e Jon E. Ahlquist

Tutti gli esseri viventi hanno antenati e, di conseguenza, tutti gli esseri viventi hanno una storia evolutiva. Poiché, probabilmente, sia le piante sia gli animali hanno avuto origine da un unico capostipite i membri di ciascuno dei due gruppi hanno una medesima storia o filogenesi: la ricostruzione della filogenesi è uno dei principali scopi della biologia evolutiva. Le specie attualmente viventi occupano i ramoscelli estremi di un grande albero filogenetico in cui rami e tronco non sono più visibili da lungo tempo; per ricostruire l'albero della vita è necessario scoprire lo schema di ramificazione e, se possibile, datare gli eventi del passato.

Negli ultimi dieci anni abbiamo utilizzato una tecnica, l'ibridazione DNA-DNA, che consente di trarre informazioni di tipo filogenetico direttamente dal materiale genetico, e l'abbiamo applicata alla ricostruzione della filogenesi degli uccelli. Gli uccelli contano oggi circa 9000 specie viventi, che costituiscono la discendenza di linee evolutive che hanno iniziato a divergere l'una dall'altra qualcosa come 150 milioni di anni fa, alla fine del Giurassico o all'inizio del Cretaceo, immediatamente dopo l'origine degli uccelli da un antenato di tipo rettiliano. In base alla stima di Pierce Brodkorb, dell'Università della Florida, almeno 150 000 specie di uccelli sono esistite da allora a oggi e, di queste, le specie viventi costituiscono appena il 6 per cento, mentre tutte le altre sono ormai estinte.

Nella nostra ricerca abbiamo provato a misurare le differenze medie tra DNA di specie rappresentative dei principali gruppi di uccelli viventi, e abbiamo tentato di ricostruire, sulla base dei risultati, la sequenza delle ramificazioni nell'albero evolutivo degli uccelli. La filogenesi così ricostruita fornisce la base per una classificazione degli uccelli in cui le specie viventi sono assegnate alle varie categorie tassonomiche per le loro relazioni genealogiche; in qualche caso, i nostri risultati differiscono

no dalla nota classificazione tradizionale.

Gli elementi necessari per ricostruire una filogenesi sono lo schema di ramificazione e la datazione di ciascun evento che ha portato a quest'ultima: eventi del genere avvengono quando una barriera, solitamente di tipo geografico, divide una specie in due popolazioni, che possono così divergere geneticamente e diventare capostipiti di due diverse linee evolutive. Il processo di biforcazione può ripetersi più volte in ciascuna linea filetica, dando luogo a una varietà di specie morfologicamente ed ecologicamente differenti (radiazione).

Finora, l'unica fonte di informazioni circa i rapporti filogenetici tra specie era il confronto di caratteri morfologici e anatomici, confronto che ha dato una risposta a molti interrogativi e ha contribuito ad abbozzare a grandi linee la storia dei viventi. I caratteri anatomici, però, si sono modellati in risposta a precise esigenze funzionali; non è detto, quindi, che una somiglianza morfologica indichi necessariamente relazioni di parentela, perché forme simili possono insorgere, per convergenza evolutiva, anche in organismi non imparentati tra loro. Rondini e rondoni, per esempio, sono molto simili a una osservazione superficiale, il che è dovuto al fatto che entrambi i gruppi sono specializzati nella predazione di insetti alati: essi sono tanto simili che, nelle prime classificazioni degli uccelli, venivano considerati insieme. Studi successivi, riscontrando differenze anatomiche fondamentali, hanno dimostrato invece che i due gruppi non sono affatto strettamente affini, dato che i rondoni sono lontani parenti dei colibri, mentre le rondini sono tipici passeriformi. Molti casi di convergenza sono così sottili che diventa molto difficile risolverli sulla sola base dei confronti morfologici.

Per datare gli eventi di ramificazione dedotti dai confronti anatomici è stato necessario rifarsi ai reperti fossili. Le filogenesi parziali di alcuni gruppi sono state

così ricostruite sulla base di dati paleontologici, ma per molti altri gruppi, tra cui gli uccelli, la documentazione fossile è frammentaria. Inoltre, se è vero che un fossile datato indica, con una certa approssimazione, l'epoca in cui un certo organismo è vissuto e morto, è altrettanto vero che esso non ci dice nulla sul momento in cui la sua linea filetica ha cominciato a divergere da quella degli altri organismi imparentati.

Indubbiamente, una ricostruzione filogenetica risulterebbe molto più corretta se potesse utilizzare un metodo che consentisse di misurare direttamente le distanze genealogiche tra le linee filetiche ancora esistenti, e di datare i tempi in cui si sono avute divergenze. Le relazioni genetiche tra le specie viventi riflettono la loro evoluzione e, poiché i mutamenti genetici sono perlopiù divergenti, la distanza genetica tra due linee filetiche qualsiasi è legata al tempo trascorso da quando esse hanno avuto l'ultimo antenato comune. Per ricostruire la filogenesi degli uccelli ne abbiamo quindi studiato il materiale genetico.

In tutti gli organismi, a eccezione di alcuni virus, il materiale genetico è il DNA, una molecola composta da due filamenti, ciascuno costituito da una sequenza di quattro tipi di unità chimiche, i nucleotidi. Ogni nucleotide a sua volta è composto da un pentoso (zucchero a cinque atomi di carbonio), da un gruppo fosfato e da una base azotata. I vari nucleotidi differiscono l'uno dall'altro solo per la base azotata: adenina (A), timina (T), citosina (C) e guanina (G). Le basi, lungo i due filamenti formano coppie complementari, tramite legami a idrogeno: A si unisce sempre a T e C a G. L'informazione genetica è codificata nella sequenza delle basi e sequenze specifiche di basi formano i geni, che dirigono la sintesi di molti tipi di proteine, i quali partecipano alla costruzione della maggior parte delle strutture animali e vegetali e ne controllano le funzioni.

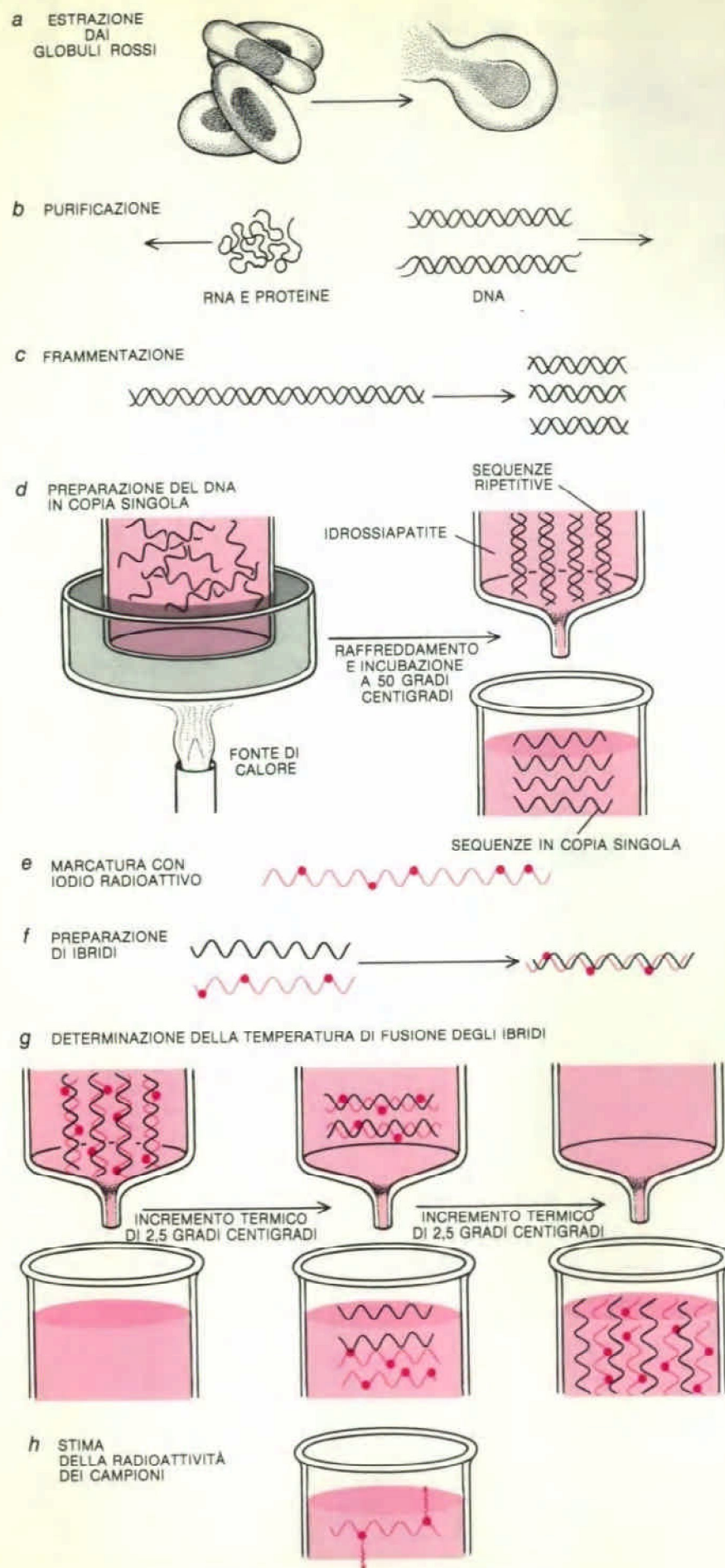
CAPITONE RANFASTINO
DEL NUOVO MONDO

TUCANO SMERALDINO
DEL NUOVO MONDO

CAPITONE DAL COLLARE
DEL VECCHIO MONDO

I rami sui quali barbuti (capitoni) e tucani sono appollaiati simboleggiano le relazioni filogenetiche tra i gruppi ai quali queste specie appartengono. I barbuti del Nuovo Mondo e quelli africani e asiatici sono tradizionalmente collocati in un'unica famiglia, i tucani in un'altra. I confronti tra i DNA hanno però dimostrato che, contrariamente a quanto sembre-

rebbe dall'aspetto, i barbuti del Nuovo Mondo sono più strettamente imparentati con i tucani che con i barbuti del Vecchio Mondo. L'entità delle differenze osservate tra i DNA indica che la divergenza tra i due gruppi di barbuti è iniziata circa 55 milioni di anni fa, mentre tucani e barbuti del Nuovo Mondo si sono separati circa 30 milioni di anni fa.



All'interno del genoma di ciascuna cellula (il corredo completo dei geni di quella cellula), la maggior parte dei geni è presente in copia singola. Negli organismi superiori alcune sequenze (una percentuale che va dal 3 al 5 per cento) sono presenti, invece, in più di una copia e queste sequenze ripetitive possono costituire anche il 40 per cento del volume di DNA di una cellula.

Nel genoma di un uccello vi sono circa due miliardi di coppie di nucleotidi: la tecnica dell'ibridazione DNA-DNA consente di confrontare tra loro anche quantità così sterminate di unità genetiche e di misurare, in tal modo, le differenze genetiche tra le specie oggi esistenti. Queste misurazioni permettono di ricostruire la struttura dell'albero filogenetico e anche, riportando le differenze genetiche su una scala temporale opportunamente calibrata, di calcolare con una certa approssimazione i tempi di divergenza tra le linee filetiche attuali.

La tecnica dell'ibridazione si basa sulle proprietà delle molecole di DNA. Infatti, se una soluzione contenente DNA in filamento doppio è riscaldata fino all'ebollizione, i legami a idrogeno tra basi complementari «fondono», o si rompono, e il DNA si separa in filamenti singoli. I legami a idrogeno sono i legami chimici più deboli presenti nel DNA; il resto della molecola non è danneggiato dal calore. Quando il campione fuso si raffredda, i filamenti singoli si scontrano a caso e, se possiedono sequenze complementari di basi, si riassociano nella struttura a filamento doppio, dato che queste basi si «riconoscono» a vicenda e pos-

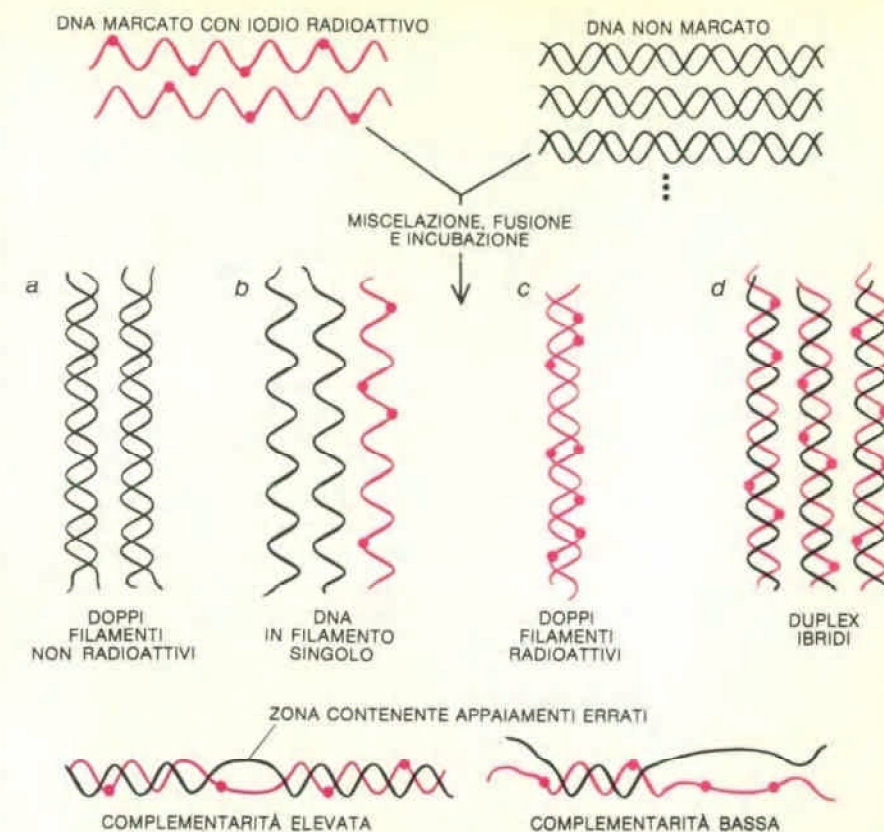
L'ibridazione DNA-DNA richiede una fonte cellulare di questo acido nucleico. Nel caso degli uccelli, il DNA viene estratto rompendo i globuli rossi del sangue, che in questi animali sono nucleati (a). Esso viene poi separato dall'RNA e dalle proteine (b), e i suoi lunghi filamenti vengono tagliati in frammenti più corti (c). A questo punto, viene portato a ebollizione per breve tempo in modo che i doppi filamenti si separino in filamenti singoli. Quando il DNA si raffredda, le sequenze ripetitive, presenti in numerose copie, si riassociano più rapidamente di quelle presenti in copia singola. Il DNA riassociato viene allora fatto passare attraverso una colonna di idrossiapatite, che lega i filamenti doppi di DNA, ma non quelli singoli (d). In questo modo, molte delle sequenze ripetitive, che hanno due filamenti, si legano all'idrossiapatite, mentre i frammenti di DNA contenenti copie singole di ciascun gene passano oltre. Il DNA in copia singola viene quindi marcato con iodio radioattivo (e) e mescolato con DNA non marcato della stessa specie o di una specie diversa. Il miscuglio di DNA diversi viene incubato a 60 gradi centigradi per 120 ore; in esso si forma un DNA ibrido contenente un filamento marcato e uno non (f). Ogni DNA ibrido viene posto su una colonna di idrossiapatite, che viene riscaldata a bagnomaria tra 55 e 95 gradi centigradi con incrementi successivi di 2,5 gradi centigradi. A ogni incremento termico, i singoli filamenti derivanti dalla fusione degli ibridi vengono eluiti dalla colonna e raccolti in un flacone (g). La misura della radioattività presente nei diversi flaconi indica quanta parte dell'ibrido è andata incontro a fusione a ogni temperatura (h).

sono ristabilire tra loro legami a idrogeno. Se la riassociazione avviene a bassa temperatura, il doppio filamento riformatosi (duplex) può contenere numerose coppie sbagliate, ma a 60 gradi centigradi (o gradi Celsius), perché il duplex sia stabile, occorre che almeno l'80 per cento delle basi formi coppie giuste. In queste condizioni, i filamenti singoli si riassociano solo con i loro complementari e si restaura così il doppio filamento originario di DNA.

Se filamenti singoli di DNA, provenienti da due specie diverse, vengono posti insieme in incubazione a 60 gradi centigradi, si formeranno doppi filamenti ibridi solo tra sequenze omologhe di basi, cioè tra sequenze ereditate da un antenato comune alle due specie; infatti, solo sequenze omologhe contengono un numero di basi complementari sufficiente a rendere l'ibrido termicamente stabile a 60 gradi centigradi. Un duplex ibrido di DNA provenienti da specie diverse conterrà coppie sbagliate di basi, perché nelle due diverse linee filetiche, a partire dall'ultimo antenato comune, si saranno accumulate differenti serie di mutazioni. Così, una A potrà trovarsi di fronte a una C, o una G di fronte a una T, e tra queste coppie non si formeranno legami a idrogeno. Siccome la temperatura di fusione del duplex è proporzionale al numero di legami a idrogeno, la presenza di coppie sbagliate farà sì che il DNA ibrido fonda a una temperatura più bassa di quella necessaria alla fusione di un filamento doppio perfettamente appaiato.

Il DNA per l'ibridazione DNA-DNA viene estratto dai nuclei cellulari e separato dalle proteine e dagli altri componenti della cellula. I filamenti vengono quindi tagliati in frammenti mediamente di 500 nucleotidi. La maggior parte delle sequenze ripetitive viene poi rimossa dal DNA della specie che si vuol confrontare con altre e il restante DNA in «copia singola» viene marcato con iodio radioattivo. Una piccola quantità di DNA radioattivo, nota come «tracciatore» (tracer) viene combinata con una quantità molto maggiore di DNA non marcato, l'«elemento guida» (driver) della medesima specie. Uno stesso tracciatore può anche essere combinato con elementi guida di altre specie. Ciascun miscuglio produrrà un suo tipo di ibrido: un omoduplex nel caso in cui la specie dalla quale sono stati ottenuti il tracciatore e l'elemento guida sia la stessa, o un eteroduplex, nel caso in cui i due filamenti provengano da specie diverse. L'omoduplex costituisce lo standard di riferimento con cui si confronta la stabilità termica degli eteroduplex.

I miscugli «tracciatore-elemento guida» vengono fatti bollire per cinque minuti in modo da dissociare i filamenti doppi in filamenti singoli. Per favorire la riassociazione in duplex, i filamenti singoli vengono fatti incubare per 120 ore in una soluzione tampone di fosfato di sodio a 60 gradi centigradi. Ognuno dei differenti campioni di DNA ibrido a duplice filamento, così formati, viene posto su una colonna di idrossiapatite, una forma cristallina di fosfato



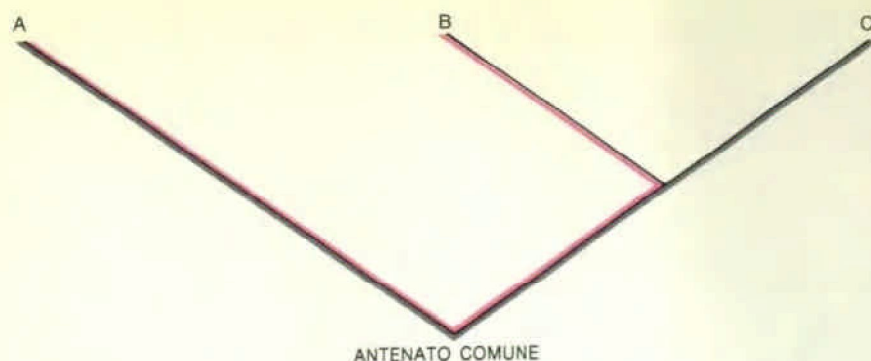
Per formare i DNA ibridi si mescolano una piccola quantità di DNA radioattivo e una quantità 1000 volte maggiore di DNA non marcato, della stessa specie o di una specie diversa (in alto). Il DNA viene scaldato per separare il doppio filamento in filamenti singoli, poi incubati per favorire la riassociazione. Buona parte del DNA non marcato si riassocia con filamenti complementari non marcati (a), dando luogo a doppi filamenti che non sono radioattivi e perciò non modificano le successive misurazioni. Alcuni dei filamenti singoli non si riassociano (b) e solo l'1 per cento circa del DNA marcato si ibrida con altri filamenti marcati (c). Una parte del DNA forma duplex ibridi, composti da un filamento marcato e da uno non marcato (d). In ibridi di DNA di due specie diverse, la percentuale delle basi di un filamento che sono accoppiate con basi complementari del filamento opposto è in funzione della somiglianza genetica tra le due specie. Poiché molti più legami tengono uniti i due filamenti negli ibridi con basi ben accoppiate (in basso a sinistra), questi ibridi fondono a temperature più elevate rispetto agli ibridi con molte basi non ben accoppiate (in basso a destra).

di calcio che ha la proprietà di legare il DNA a filamento doppio, ma non quello a filamento singolo. Le colonne sono poi immerse in acqua, in un bagnomaria a 55 gradi centigradi, la cui temperatura viene portata, per incrementi successivi di 2,5 gradi, fino a 95 gradi centigradi. A ciascuna delle 17 temperature i frammenti di DNA a filamento singolo, originatisi per fusione dei duplex, vengono asportati dalla colonna e raccolti in un flacone. La radioattività presente in ciascun flacone viene misurata e indica così quanta parte dell'ibrido corrispondente si è fusa. I risultati permettono di tracciare una curva di fusione, cioè un grafico che mostri la quantità di ibrido che si è fusa a ciascuna temperatura. La differenza media, in gradi centigradi, tra la curva dell'omoduplex e quella di ciascun eteroduplex è una misura della differenza genetica media tra la specie da cui è stato estratto il tracciatore e la specie di ogni elemento guida, confrontata.

La differenza tra i DNA di due specie può essere utilizzata come indicatore della distanza genealogica tra le due specie, solo

se si può postulare che il DNA muti con una velocità media uguale in qualsiasi linea filetica. L'ipotesi che l'evoluzione delle proteine proceda a velocità costante è stata formulata nel 1962 da Emile Zuckerkandl e Linus Pauling, allora al California Institute of Technology, ed è da allora che si discute di «orologi molecolari».

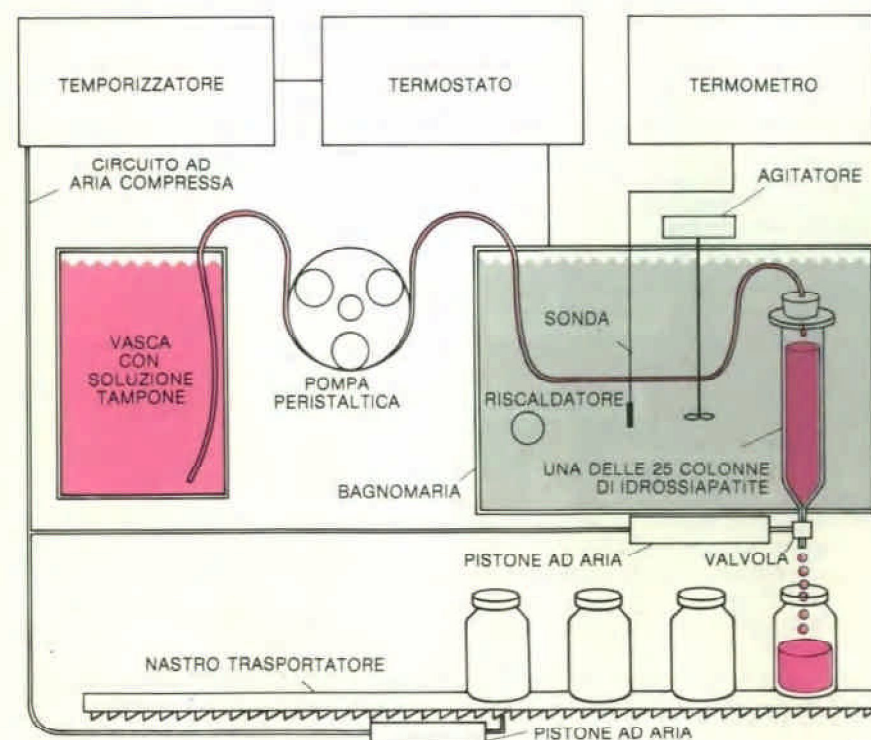
Da quanto abbiamo potuto verificare, sembra che l'orologio del DNA scandisca i tempi, in media, con lo stesso ritmo in tutte le linee filetiche degli uccelli: la procedura che abbiamo seguito, proposta nel 1967 da Vincent M. Sarich e Allan C. Wilson, dell'Università della California a Berkeley, è nota come test della velocità relativa. Questo tipo di analisi serve a confrontare tra loro tre specie qualsiasi, due delle quali risultano più strettamente imparentate di quanto ciascuna delle due lo sia con la terza. Se si scelgono tre specie di uccelli con queste caratteristiche e si mette a confronto il DNA tracciatore della specie filogeneticamente più distante con il DNA elemento guida di ciascuna delle altre due specie, risulta che le distanze genetiche tra la specie più distante e ciascuna delle altre due



Con il test della velocità relativa si può verificare se la velocità media di evoluzione del DNA di specie differenti è o no la stessa. Il test può essere condotto su tre specie qualsiasi, due delle quali (B, C) siano più strettamente imparentate di quanto ciascuna di esse lo sia con la terza (A). Il DNA delle prime due specie viene ibridato con quello della terza: se le temperature di fusione dei due ibridi risultano identiche, ciò significa che essi contengono un egual numero di accoppiamenti errati di basi. Quindi, le distanze genetiche tra le specie A e B (in colore), e tra le specie A e C (in grigio) sono le stesse. Poiché lo stesso lasso di tempo separa le specie B e C dall'ultimo antenato condiviso con la specie A, le velocità medie di mutazione dei loro DNA devono essere identiche.

specie, indicate dalle temperature di fusione degli ibridi, sono costantemente identiche, ovviamente nei limiti dell'errore sperimentale. Poiché lo stesso arco di storia evolutiva separa entrambe le specie che hanno fornito il DNA elemento guida dall'ultimo antenato in comune con la specie

che ha fornito il DNA tracciante, il DNA delle prime due specie deve essere mutato alla stessa velocità media. Nel nostro lavoro di ricostruzione della filogenesi degli uccelli viventi, abbiamo incluso centinaia di queste «triple» di specie che hanno prodotto tutte gli stessi risultati dimostrand



L'analizzatore di DNA, cioè l'apparecchio che permette di analizzare i DNA ibridi, opera simultaneamente su 25 DNA ibridi. Le operazioni sono sincronizzate da un temporizzatore, mentre un termostato regola la temperatura dell'acqua in cui sono immerse le 25 colonne di idrossiapatite contenenti i campioni di DNA ibrido. Quando il temporizzatore dà il segnale d'avvio, un nastro trasportatore porta i flaconi in posizione, sotto le colonne; le valvole al fondo di ciascuna colonna si aprono e consentono così alla soluzione tampone, fornita da una pompa peristaltica, di fluire attraverso le colonne. La soluzione eluisce dalle colonne, dentro flaconi, i filamenti di DNA singoli, prodotti dalla fusione degli ibridi. Le valvole quindi si richiudono, e la temperatura dell'acqua nella vasca che contiene le colonne viene innalzata di 2,5 gradi centigradi; il temporizzatore emette un nuovo segnale e il ciclo ricomincia. Una stima della quantità di DNA marcato, che è contenuto nei vari flaconi, indica quanta parte di ciascun DNA ibrido si è fusa a ogni temperatura.

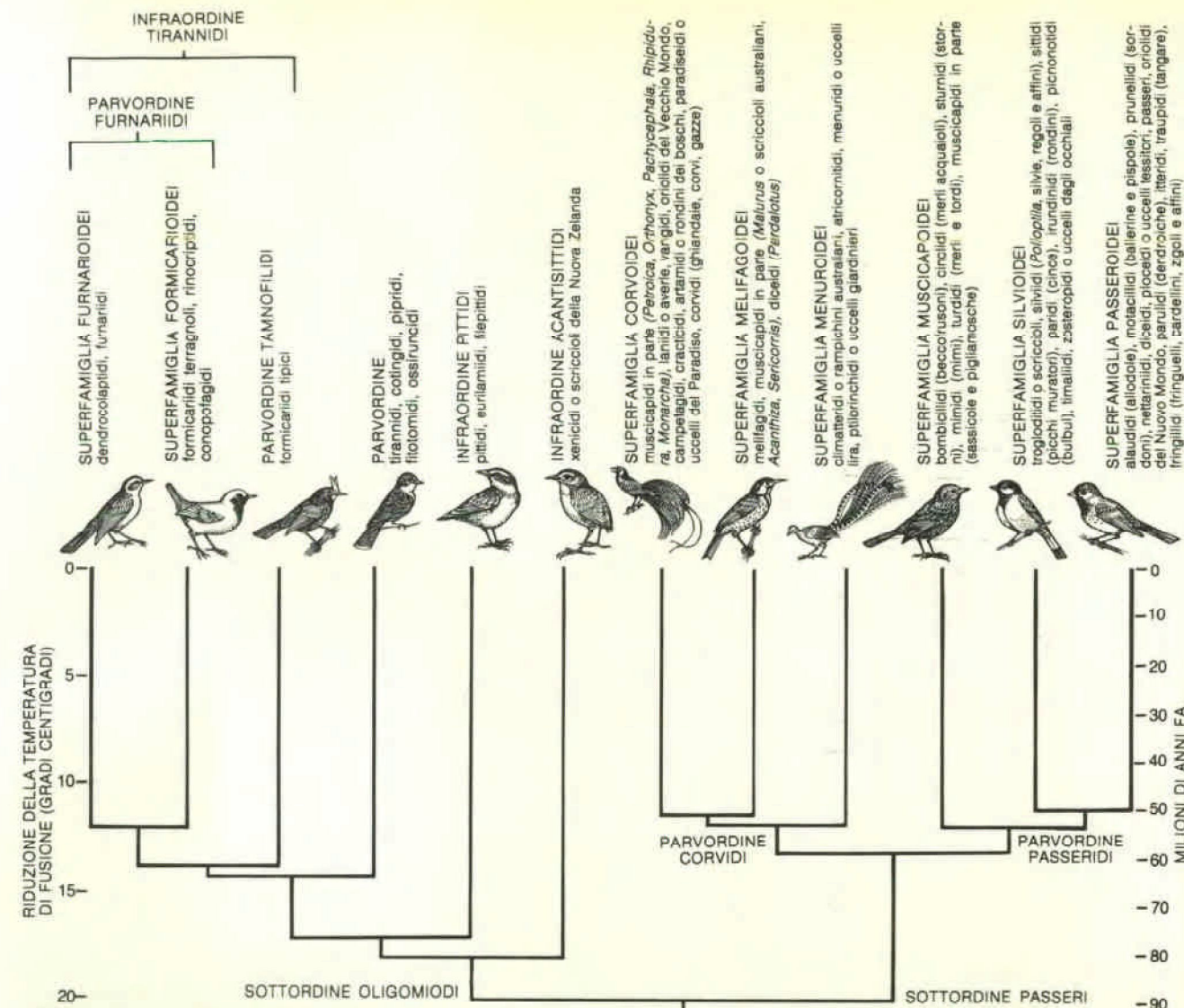
do così l'uniformità del ritmo con cui l'orologio molecolare, costituito dal DNA degli uccelli, scandisce i tempi.

Questa apparente costanza potrebbe sembrare magica (o senza senso), ma potrebbe anche essere la conseguenza del fatto che si misurano differenze tra sequenze composte da miliardi di coppie di basi dopo milioni di anni di evoluzione. La selezione naturale fa sì che geni diversi si evolvano a velocità varie e che un gene qualsiasi si evolva a velocità diverse in tempi diversi. Tuttavia, l'intervallo entro cui variano le velocità di evoluzione di tutti i geni è piccolo e il numero di geni nel genoma di un uccello è enorme. Mentre la velocità di evoluzione di un gene aumenta, è statisticamente probabile che quella di un altro gene diminuisca in ugual misura. Il bilanciamento tra le velocità di mutazione dei vari geni non deve essere necessariamente simultaneo poiché l'apparente costanza insorge dopo milioni di anni. Qualunque possa essere la spiegazione corretta, il DNA degli uccelli sembra evolversi con una velocità media uniforme.

L'errato appaiamento dei DNA ibridi risulta da cambiamenti genetici che si sono fissati nelle due linee filitiche dal momento in cui, per l'ultima volta, hanno avuto un antenato in comune: pertanto il numero di appaiamenti errati è proporzionale al tempo trascorso dalla divergenza delle due linee. La temperatura di fusione media di un ibrido DNA-DNA è quindi una misura indiretta di questo tempo. Si può tarare in tempo assoluto l'orologio molecolare costituito dal DNA, mettendo in relazione la sua temperatura di fusione media con un dato evento geologico, che ha causato la separazione di due diverse linee filitiche da una stessa specie ancestrale.

Per esempio, abbiamo supposto che l'antenato comune dello struzzo africano e del nandù sudamericano visse nel Gondwana prima che la deriva dei continenti, nel Cretaceo, fratturasse il Gondwana negli attuali continenti dell'emisfero australe dando origine all'Oceano Atlantico. I dati geologici indicano che l'Atlantico divenne una barriera geografica per gli organismi incapaci di volare circa 80 milioni di anni fa: le linee filitiche dello struzzo e del nandù, quindi, incominciarono a divergere in quel periodo. Dividendo 80 milioni di anni per la differenza tra la temperatura di fusione media dell'eteroduplex DNA di struzzo/DNA di nandù e la temperatura di fusione media dell'omoduplex DNA di struzzo/DNA di struzzo o DNA di nandù/DNA di nandù si ricava la costante di taratura, espressa in milioni di anni di divergenza per grado centigrado di riduzione della temperatura di fusione media.

Conosciamo sette casi di analoghe divergenze datate tra linee filogenetiche di uccelli, causate da tre diversi eventi geologici, due prossimi agli 80 milioni di anni fa e uno che risale a circa 40 milioni di anni fa. In ciascuno di essi, la costante di taratura era compresa tra 4,3 e 4,7, con un valore medio di 4,5. Quindi una riduzione media di un grado centigrado nella tempe-



La filogenesi dei passeriformi, che comprendono 5300 delle 9000 specie viventi di uccelli, è stata ricostruita tramite confronti di DNA. La scala a sinistra indica, per ciascuna biforcazione dell'albero, di quanti gradi si è abbassato il punto medio di fusione degli ibridi formati con i DNA di specie rappresentative delle due linee filitiche rispetto a DNA ibridi di controllo, cioè che abbiano un perfetto accoppiamento delle basi. La scala a destra indica invece i tempi nei quali si sono avute le divergenze.

Questa ricostruzione mette in discussione la filogenesi tradizionale degli uccelli viventi: nel sottordine oligomidi, al quale appartiene la maggior parte dei passeriformi sudamericani, i formicariidi terragnoli risultano appartenenti a una linea filitica diversa da quella dei formicariidi tipici. Nel sottordine passerii si delineano due gruppi ben distinti: i parvordini corvidi e passeridi. I primi hanno avuto origine in Australia, anche se alcune famiglie sono oggi distribuite nelle varie parti del mondo.

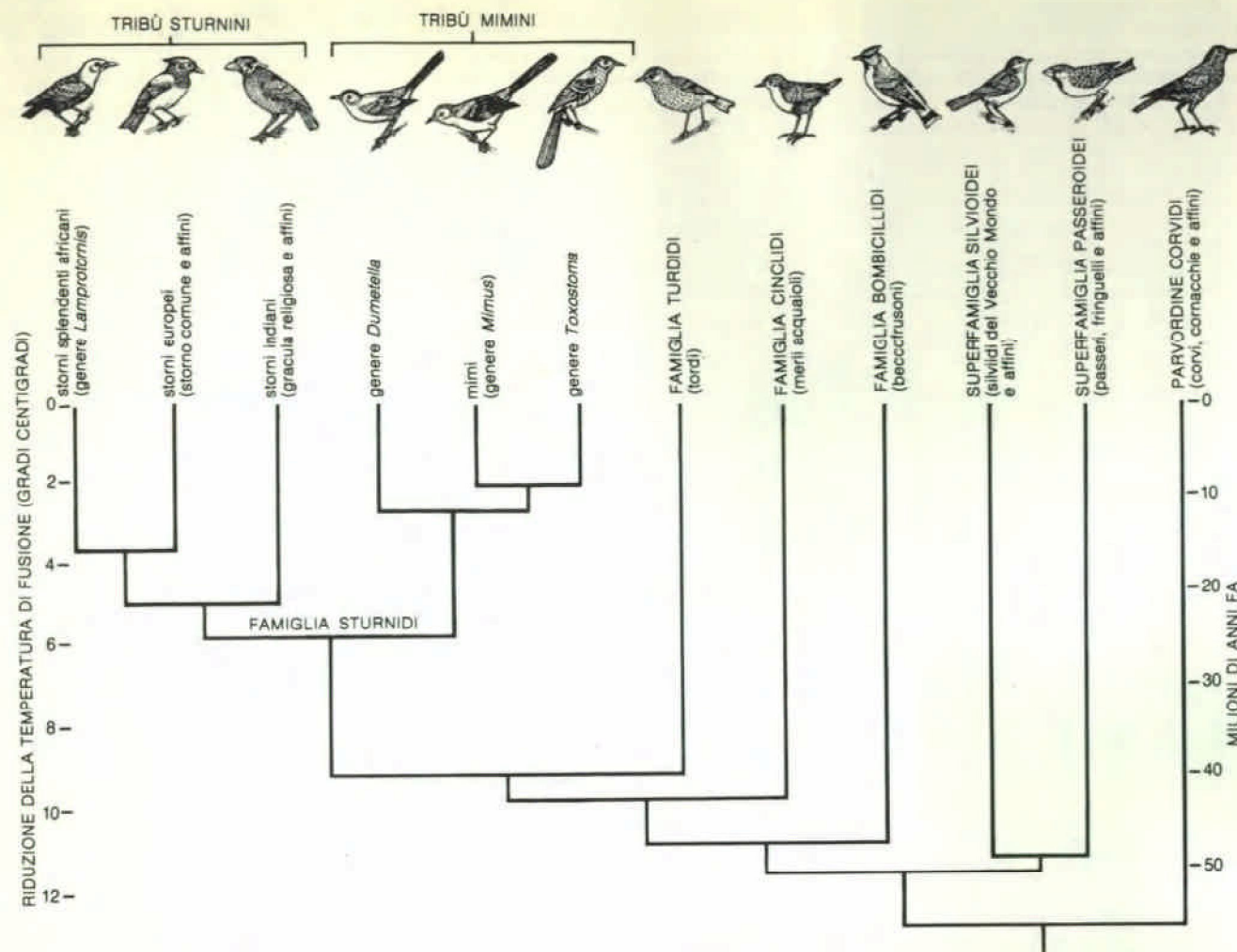
ratura di fusione equivale a un tempo di circa 4,5 milioni di anni che è trascorso da quando le due linee filitiche hanno avuto per l'ultima volta un antenato comune. Questa costante è ancora provvisoria e suscettibile di correzioni; tuttavia la usiamo ugualmente per una datazione approssimativa delle divergenze.

Negli ultimi 10 anni abbiamo eseguito più di 25 000 confronti di ibridi DNA-DNA, usando il materiale genetico di circa 1600 specie, che nell'insieme costituiscono 168 delle 171 famiglie tradizionali in cui sono classificati gli uccelli viventi. Su questi dati, abbiamo ricostruito la filogenesi della maggior parte dei gruppi di uccelli: gli esempi che seguono illustrano alcuni dei problemi esaminati e le soluzioni indicateci dai dati sui DNA ibridi.

I barbuti sono uccelli piccoli e dai colori generalmente brillanti, caratterizzati da ciuffi di setole alla base dei becchi relativamente grossi. Le specie del Vecchio Mondo vivono in Africa e nell'Asia meridionale, mentre quelle del Nuovo Mondo vivono nelle regioni tropicali dell'America Centrale e Meridionale. Tradizionalmente, essi vengono considerati membri della famiglia capitonidi e ritenuti affini ai picchi (picidi) e ai tucani (ranfastidi), questi ultimi uccelli frugivori dai grandi becchi, diffusi nell'America tropicale. Molti sistematici hanno notato somiglianze morfologiche considerevoli tra le piccole specie di tucani e le grosse specie di barbuti del Nuovo Mondo, mentre due studi recenti hanno messo in rilievo la stretta relazione tra tucani e barbuti. Nel 1984, Philip Bur-

ton del British Museum of Natural History ha così concluso uno studio anatomico sulla regione cefalica: «Sembra ragionevole considerare i tucani come un gruppo specializzato di barbuti che hanno avuto origine e si sono diffusi nell'America Meridionale». Analogamente, nel 1985, Lester L. Short, Jr., dell'American Museum of Natural History ha affermato: «I tucani sono effettivamente grossi e specializzati barbuti dal becco dentellato».

I confronti tra i DNA danno risultati concordi a Burton e Short, e ci consentono anche di aggiungere la dimensione temporale alle loro conclusioni. Il DNA indica che la divergenza tra i barbuti del Vecchio e del Nuovo Mondo avvenne circa 55 milioni di anni fa; i tucani, invece, si separarono dalla linea dei barbuti del Nuovo



In base ai dati di ibridazione DNA-DNA, sull'albero filogenetico degli uccelli le tribù degli storni (sturnini) e dei mimi (mimini) occupano rami adiacenti. Gli sturnini sono stati considerati affini ai corvi; i mimini ai tordi. Se ciò fosse esatto, la divergenza tra i due gruppi dovrebbe risalire

a 60 milioni di anni fa. Ma le temperature di fusione dei DNA ibridi indicano che sturnini e mimini sono tra loro i parenti più stretti, con una divergenza non oltre i 25 milioni di anni fa. Entrambi i gruppi che costituiscono la famiglia sturnidi sono poi imparentati con i tordi (turdidi).

Mondo circa 30 milioni di anni fa. Quindi, i tucani sono affini ai barbati del Nuovo Mondo più di quanto lo siano i due gruppi di barbati tra loro. La classificazione da noi proposta per questi gruppi e per gli altri membri del medesimo ordine, tenendo conto di queste relazioni, è la seguente:

- ordine piciformi
 - parvordine picidi
 - famiglia picidi (picchi)
 - famiglia indicatoridi (indicatori)
 - parvordine ranfastidi
 - superfamiglia megalaimoidei
 - famiglia megalaimidi (barbati del Vecchio Mondo)
 - superfamiglia ranfastoidei
 - famiglia ranfastidi
 - sottofamiglia ranfastini (tucani)
 - sottofamiglia capitonini (barbati del Nuovo Mondo)

La nostra classificazione è fondata sullo schema di ramificazione dell'albero fi-

logenetico e sui tempi in cui hanno avuto origine i vari gruppi, datati con confronti tra DNA. Abbiamo suddiviso la scala del tempo in segmenti di 10 milioni di anni e abbiamo assegnato una categoria tassonomica a ogni segmento. Gli ordini sono quelle linee filitiche che si separarono da altre linee 90-100 milioni di anni fa, mentre i sottordini sono quelle linee che si separarono 80-90 milioni di anni fa. Gli infraordini ebbero origine 70-80 milioni di anni fa, i parvordini 60-70 milioni di anni fa, le superfamiglie 50-60 milioni di anni fa, le famiglie 40-50 milioni di anni fa, le sottofamiglie 30-40 milioni di anni fa e le tribù 20-30 milioni di anni fa. Uno dei vantaggi di questo modello è che gruppi sistematici dello stesso rango sono circa equivalenti nel grado di divergenza evolutiva: lo schema che abbiamo costruito non è definitivo, ma ha il pregio di fornire i fondamenti per una classificazione che rifletta la filogenesi basata sul DNA e contemporaneamente si avvicini all'ideale di equivalenza dei gruppi sistematici.

Tuttavia non c'è ancora accordo su co-

me classificare gli organismi. Alcuni studiosi preferiscono valutare il rango di un gruppo sistematico in base alla stima del suo grado di specializzazione morfologica: in questa ottica, i due gruppi di barbati verrebbero inclusi nella stessa famiglia, mentre i tucani finirebbero in una famiglia o superfamiglia adiacente. Una classificazione siffatta rileva la diversità d'aspetto degli uccelli, ma nasconde le loro relazioni genealogiche. Nello schema tradizionale, ancora largamente usato, tucani, barbati e altri gruppi affini sono classificati così:

- ordine piciformi
 - sottordine galbuli
 - superfamiglia galbuloidi
 - famiglia galbulidi (jacamar)
 - famiglia buconidi (bucchi)
 - superfamiglia capitonoidi
 - famiglia capitonidi (barbati)
 - famiglia indicatoridi (indicatori)
 - superfamiglia ranfastoidei
 - famiglia ranfastidi (tucani)
- sottordine pici
 - famiglia picidi (picchi)

Questa classificazione è in netto contrasto con i dati sul DNA, non soltanto riguardo alla posizione di tucani e barbati, ma anche relativamente a jacamar e a bucci del Nuovo Mondo, che in base a essi andrebbero posti in un ordine separato, e non nei piciformi. Per il momento sembra proprio che non vi sia alcun segno di rapida conclusione del dibattito sul modo di impostare la classificazione delle piante e degli animali.

Gli avvoltoi del Vecchio Mondo sono strettamente imparentati con aquile e falchi; quelli del Nuovo Mondo, che comprendono i condor, l'avvoltoio dal collo rosso e l'avvoltoio nero o gallinazo, hanno solo una somiglianza superficiale con i primi; entrambi i gruppi, infatti, si nutrono di carogne e sono sempre stati inclusi assieme nell'ordine falconiformi, in cui sono compresi tutti gli uccelli predatori diurni. Gli avvoltoi del Nuovo Mondo condividono, tuttavia, molti caratteri morfologici con le cicogne e alcuni sistematici hanno sostenuto che i due gruppi appartengono al medesimo ordine. Questo ordinamento è stato proposto fin dal decennio 1870-1879 da Alfred B. Garrod e, nel 1967, da David Ligon, allora all'Università del Michigan. Una serie di recenti classificazioni ha però ignorato i pur evidenti legami tra i condor e le cicogne e ha continuato a mettere i condor e gli uccelli loro affini nell'ordine falconiformi.

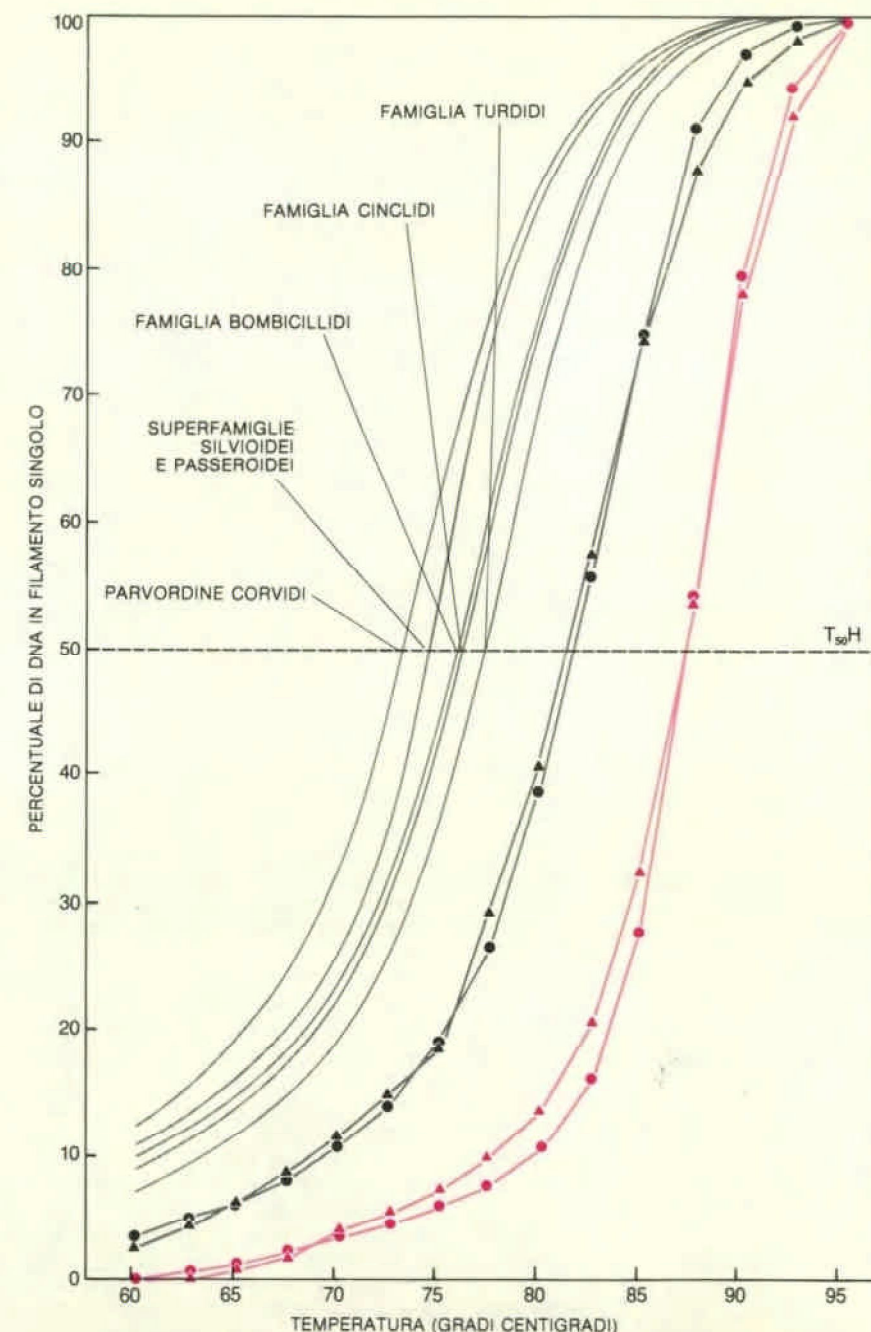
I confronti tra i DNA confermano i risultati delle indagini morfologiche e suggeriscono che avvoltoi del Nuovo Mondo e cicogne siano, gli uni nei confronti degli altri, i parenti più vicini tra gli esseri viventi: i dati sul DNA mostrano, infatti, che i due gruppi iniziarono a divergere da un antenato comune in un periodo compreso tra 35 e 40 milioni di anni fa. Le somiglianze esteriori tra gli avvoltoi del Nuovo e del Vecchio Mondo sono dovute a un'evoluzione convergente, connessa con le loro abitudini di divorare carogne.

Vi è un gruppo di uccelli, detti «totipalmi» o «totipalmati», che è caratterizzato dall'avere tutte e quattro le dita unite da membrana; comprende i pellicani, i cormorani, le aninghe, le sule, le fregate o aquile di mare e gli uccelli del sole o fetonidi. Tutti, tranne gli uccelli del sole, hanno una voluminosa sacca golare, situata fra i due rami della mandibola; negli uccelli del sole la sacca è, invece, piccola e nascosta. A causa di questi due caratteri comuni, gli uccelli totipalmati sono sempre stati raggruppati insieme come membri dell'ordine pelecaniformi, anche se talvolta si è suggerito che uccelli del sole e fregate siano affini a qualche altro gruppo.

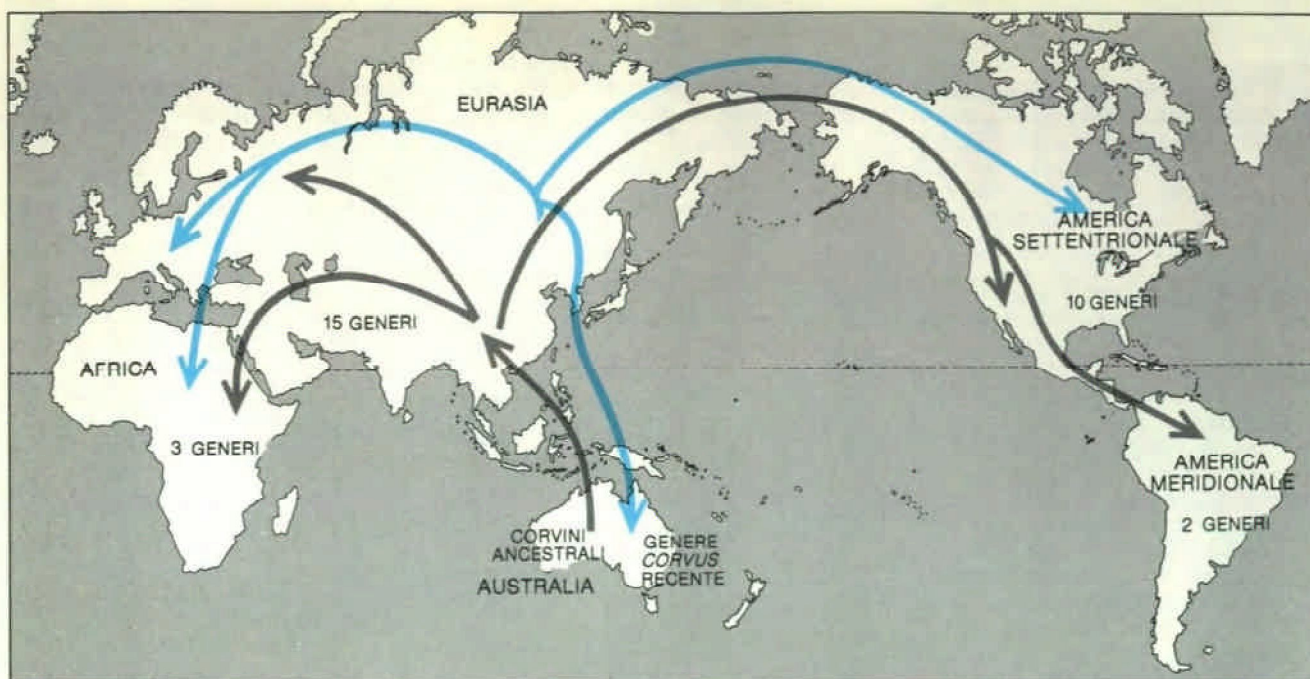
Un altro uccello, il becco a scarpa (*Balaeniceps rex*), è stato recentemente proposto come membro dello stesso raggruppamento: simile a una cicogna e con un enorme becco, esso vive nelle paludi dell'Africa orientale, nutrendosi di dipnoi e di altre prede acquatiche. Il becco a scarpa è stato generalmente considerato affine alle cicogne e agli aironi, ma nel 1957, stu-

diandone lo scheletro, Patricia A. Cottam, allora al British Museum, ha stabilito che è vicinissimo ai pellicani. Le conclusioni della Cottam sono state respinte dalla maggior parte dei sistematici, che hanno

considerato le somiglianze con i pellicani come il risultato di convergenze evolutive. I nostri dati sul DNA, le danno, invece, ragione: la divergenza tra il becco a scarpa e i pellicani ebbe luogo tra 35 e 40 milioni



Le curve di fusione dei DNA ibridi rivelano l'entità delle differenze tra il DNA degli sturnini (storni) e quello dei mimini (mimi) e tra il DNA di uno sturnino o di un mimino e quello di altre linee filitiche degli uccelli. La scala orizzontale mostra le temperature alle quali gli ibridi di DNA sono stati riscaldati; la scala verticale indica, invece, la percentuale di DNA che fondeva a ciascuna temperatura, dando origine a filamenti singoli. Le curve in colore indicano le proprietà di fusione di DNA ibridi, i cui filamenti provengono entrambi da *Toxostoma longirostre*, una specie affine ai mimi (pallini), o da *Lamprolornis*, un genere di storni splendidi africani (triangoli). Le curve in nero, immediatamente a sinistra delle precedenti, mostrano l'andamento della fusione di DNA ibridi di mimini con varie specie di sturnini (pallini) o di sturnini con varie specie di mimini (triangoli). Le altre curve indicano le proprietà medie di fusione di DNA ibridi, composti da un filamento di DNA di mimino, o di sturnino, e da un filamento di DNA di una specie appartenente al gruppo indicato per ogni curva. Per confrontare gli ibridi si ricorre alla temperatura a cui metà di un ibrido si è fusa (T_{50H}). Quanto più bassa è la T_{50H} di un DNA ibrido, tanto più scarso è il grado di appaiamento tra le basi dei due filamenti e tanto più distanti sono tra loro le specie interessate.



La dispersione della tribù corvini, comprendente corvi, cornacchie, ghiandaie, gazze e loro affini, è indicata sulla cartina dalle frecce in grigio. L'ibridazione DNA-DNA ha identificato i corvini come parte di un più vasto gruppo di uccelli, evolutisi in Australia. Il numero di generi di corvini presenti in ciascun continente indica l'ordine con cui i continenti stessi sono stati occupati dai loro antenati quando, circa 30 milioni di

anni fa, passarono dall'Australia in Asia. Il maggior numero di generi è presente in Asia e il più piccolo nell'America Meridionale, regione che i corvini raggiunsero solo 5-3 milioni di anni fa. Corvi e cornacchie (genere *Corvus*) ebbero origine in Asia e si diffusero in seguito in Africa, in Europa e nell'America Settentrionale (frecce in colore). Solo di recente, all'incirca negli ultimi 100 000 anni, il genere ha colonizzato l'Australia.

di anni fa, mentre il raggruppamento più vicino al gruppo dei pellicani e dei becco a scarpa risulta essere quello che comprende, insieme, avvoltoi del Nuovo Mondo e cicogne. La divergenza dei due gruppi ebbe inizio da 40 a 45 milioni di anni fa.

E le sorprese non sono ancora finite: le ricerche sul DNA dimostrano anche che, in realtà, il tradizionale ordine pelecaniformi è un gruppo polifiletico. Infatti, esso è composto da numerosi sottogruppi, che sono imparentati con altri gruppi più strettamente di quanto non lo siano tra loro: i pellicani sono fortemente legati al becco a scarpa, alle cicogne e ai condor; cormorani, aninghe e sule costituiscono un unico gruppo lontanamente imparentato con gli aironi; le fregate sono affini ai procellariiformi (albatros e uccello delle tempeste); gli uccelli del sole, infine, sembrano appartenere a una diversa linea evolutiva e non hanno affini tra i gruppi di uccelli viventi. Quindi, sia la zampa totipalmata sia la sacca golare potrebbero essere caratteri affermatasi per convergenza evolutiva in linee filetiche distinte; o, in alternativa, potrebbero essere state ereditate da un lontano antenato, comune a molti diversi gruppi di uccelli. Nei discendenti che non presentano tali caratteri, i geni a essi relativi possono essere stati repressi. Geni silenti di questo tipo sono noti in alcuni gruppi di uccelli e in altri animali.

L'origine polifiletica di alcuni gruppi di uccelli era già stata riconosciuta in passato: in alcune delle prime classificazioni, gli

uccelli con zampe palmate (cioè con solo le tre dita frontali unite da membrana) erano raggruppati insieme. Ci volle però poco a capire che non tutti gli uccelli dalle zampe palmate - anatre, albatros, pinguini, strolaghe, gabbiani e alche - erano tra loro affini ed essi vennero perciò assegnati a gruppi diversi. Invece, nel caso degli uccelli totipalmati (tutte e quattro le dita unite da membrana), accomunati anche dall'avere una sacca golare, sembrava impossibile che essi non fossero un raggruppamento monofiletico, cioè un raggruppamento i cui componenti hanno tutti in comune un antenato recente.

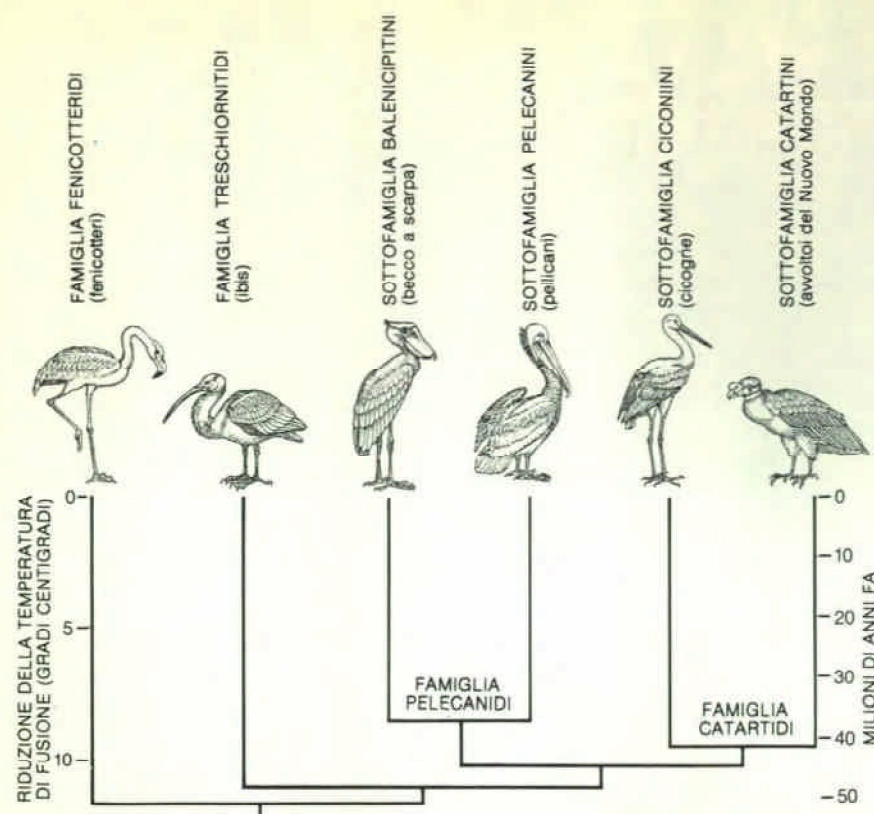
In uno studio di non molto tempo fa, Joel Cracraft del Medical Center dell'Università dell'Illinois a Chicago ha messo a confronto gli uccelli totipalmati, sulla base di 45 caratteri scheletrici e di sette caratteri comportamentali, con pinguini, strolaghe, svassi, albatros, uccelli delle tempeste e becco a scarpa. L'ipotesi suggerita da Cracraft, che gli uccelli totipalmati siano un gruppo monofiletico, risulta avvalorata dalla comunanza di 12 caratteri, mentre sei caratteri lasciano supporre che albatros e uccelli delle tempeste costituiscano un gruppo (o taxon) fratello (*sister group* secondo Hennig: si veda in proposito l'articolo *Il sistema naturae* di Alessandro Minelli in «Le Scienze» n. 206, ottobre 1985). Gli uccelli del sole, sempre secondo Cracraft, emersero come linea filetica distinta in mezzo al gruppo di tutti gli altri totipalmati. Di questi uccelli, le fregate so-

no i discendenti del ramo più antico, seguite in ordine successivo di divergenza dai pellicani, dalle sule, dalle aninghe e dai cormorani.

Cracraft rifiuta di considerare il becco a scarpa come affine ai totipalmati e attribuisce a convergenza la sua somiglianza con i pellicani. Vi sono quindi evidenti discordanze tra i risultati ottenuti confrontando i DNA e i dati morfologici che Cracraft ha utilizzato. Molte conclusioni sono però le stesse: la relazione degli uccelli totipalmati (in particolare le fregate) con albatros e uccelli delle tempeste, la posizione del tutto separata degli uccelli del sole e le strette affinità tra sule, aninghe e cormorani. Le discordanze principali riguardano il collegamento tra i becco a scarpa e i pellicani o la posizione dei pellicani rispetto agli altri uccelli totipalmati.

È improbabile che la maggior parte degli ornitologi sia disposta ad accettare subito la natura polifiletica dei pelecaniformi, così come risulta dallo studio del DNA. Tuttavia, prevediamo che confronti adeguati metteranno in luce affinità morfologiche che, come lo studio della Cottam, nel 1957, siano coerenti con i dati sul DNA.

Gli pteroclididi (sirratti e grandule) sono uccelli simili nell'aspetto ai colombi o ai pivieri che vivono nelle regioni aride dell'Africa, dell'Asia e dell'Europa meridionale. Le loro relazioni con gli altri uccelli sono oggetto di discussione da più di un secolo: gli pteroclididi sono imparentati con i colombi, con i pivieri o con i galliformi



Secondo la filogenesi ricostruita in base ai confronti tra DNA, avvoltoi del Nuovo Mondo e cicogne sono, gli uni rispetto agli altri, i parenti viventi più vicini. Superficialmente, gli avvoltoi del Nuovo Mondo (che comprendono tra l'altro i condor) assomigliano agli avvoltoi del Vecchio Mondo: queste somiglianze però sono dovute a convergenza evolutiva, perché gli avvoltoi del Vecchio Mondo appartengono a un gruppo diverso di linee filetiche. Gli studi sul DNA mostrano anche che i pellicani e i becco a scarpa, una specie africana, sono il gruppo più vicino a condor e cicogne nell'albero filogenetico. Il DNA ha confermato la stretta parentela tra becco a scarpa e pellicani.

(galli, fagiani e via dicendo)? Ogni gruppo ha avuto i suoi sostenitori e la maggior parte dei più recenti partecipanti al dibattito propende per i piccioni o per i pivieri.

I dati sui DNA sono inequivocabili: gli pteroclididi costituiscono il gruppo fratello di una grande parte dell'ordine caradriformi, che comprende chioni, occhioni, pivieri, beccacce di mare (ostrichieri), avocette, cavalieri, gabbiani, alche e corroni. Gli pteroclididi e i loro affini sono a loro volta i più stretti affini di un gruppo che comprende i piro-piro e simili. Quindi, essi non sono né colombe né pivieri, ma sono più affini ai pivieri che ai colombe; le somiglianze morfologiche con i colombe sono dovute a un'evoluzione convergente.

Circa 5300 specie di uccelli, fra le 9000 viventi, appartengono all'ordine passeriformi, che comprende pigliamosche, silvie, tordi, passeri, storni, scriccioli, rondini, allodole, corvi e molte altre specie, generalmente di piccole dimensioni. La maggior parte dei passeriformi sudamericani è costituita da membri del sottordine oligomidi, noti anche come suboscini. I suboscini sono distinti dagli oscini o uccelli canori (sottordine passeri, l'altro ramo dei passeriformi) per la struttura della siringe (apparato vocale) e per altri caratteri anatomici. I suboscini del Nuovo Mondo si

sono evoluti nell'America Meridionale durante il periodo (iniziato 80 milioni di anni fa - nell'ultima fase del Cretaceo - e terminato 5 milioni di anni fa), in cui quella parte del continente americano era rimasta isolata dal resto del mondo.

Tra i suboscini del Nuovo Mondo è presente un gruppo dalla interessante storia evolutiva, i formicariidi: circa 235 specie tropicali tradizionalmente riunite in quest'unica famiglia. All'inizio degli anni sessanta, Mary Heimerdinger Clench e Peter L. Ames, entrambi alla Yale University, scoprirono che alcuni membri della famiglia avevano due profonde intaccature nel margine posteriore dello sterno, mentre altre specie ne avevano quattro. Ames trovò anche che i due gruppi differivano per la muscolatura della siringe. Le 185 specie con due intaccature occupano una varietà di habitat, mentre le 50 specie con quattro intaccature vivono al suolo e sono tutte caratterizzate dall'aver lunghe zampe e coda corta. La Clench e Ames notarono anche che altri due gruppi di uccelli possiedono uno sterno con quattro intaccature: i rinocriptidi e i conopofagidi. Secondo loro i formicariidi terragnoli sono più vicini a questi due gruppi che non agli altri formicariidi.

Le ricerche sul DNA hanno confermato

del tutto quest'ipotesi: i confronti hanno messo in luce, infatti, che i formicariidi con due intaccature si separarono dalla linea filetica di quelli a quattro intaccature prima che questi divergessero dai rinocriptidi e dai conopofagidi. Così i dati morfologici e quelli molecolari risultano concordanti e i risultati delle ricerche sul DNA forniscono l'ordine delle ramificazioni successive e i tempi approssimativi in cui si sono realizzate le divergenze.

L'altro ramo dei passeriformi, il sottordine passeri, comprende circa 4000 delle 5300 specie del gruppo. I confronti tra i DNA rivelano che esso si suddivide, a sua volta, in due grandi gruppi che abbiamo chiamato parvordini: i corvidi e i passeridi. Queste due linee filetiche hanno iniziato a divergere da un antenato comune 55-60 milioni di anni fa. Si hanno dati secondo i quali i passeridi si sarebbero evoluti in Africa, in Europa e nell'America Settentrionale e i corvidi in Australia.

Dall'inizio a metà del Terziario (circa 60-30 milioni di anni fa), l'Australia è rimasta isolata dalle altre masse continentali e i corvidi, nella loro evoluzione, hanno dato origine a molte forme ecologicamente e morfologicamente specializzate, comprendenti silvie, pigliamosche, rampichini, tordi, timaliidi, nettarinie - forme molto simili a quelle che i passeridi svilupparono in altre parti del mondo. Tuttavia, questi uccelli australiani vennero scoperti e descritti quando gli ornitologi europei avevano ormai classificato quasi tutti gli altri uccelli del mondo; i passeridi australiani sembrarono però inserirsi bene nelle categorie che erano già state istituite per gli altri passeriformi. Così, quelli simili alle silvie e alle capinere furono assegnati ai silviidi (che comprendono le vere silvie), i pigliamosche australiani ai muscicapidi (i pigliamosche afroasiatici), e i rampichini australiani ai certiidi (rampichini euroasiatici e americani). Le sittelle, simili ai picchi muratori, vennero messe tra i sittidi (la famiglia dei veri picchi muratori) e i melifagidi australiani vennero raggruppati con i nettarinii afroasiatici, superficialmente simili.

Quando abbiamo confrontato i DNA dei vari passeridi australiani tra loro e delle specie australiane con quelli dei loro ipotetici affini africani, euroasiatici e nordamericani, abbiamo trovato che le forme endemiche australiane erano tra loro molto più vicine di quanto lo fossero nei confronti delle rispettive controparti, morfologicamente simili e viventi in altri continenti. Un'evoluzione convergente aveva prodotto analogie tra specie non affini dei due parvordini e i tassonomisti avevano riunito queste specie in gruppi polifiletici contenenti membri sia dei corvidi sia dei passeridi. Lo stesso errore era stato ripetuto per la maggior parte delle 400 specie di passeridi dell'Australia e della Nuova Guinea. Parecchie convergenze riscontrate sono così sottili che le vere relazioni tra corvidi e passeridi non sarebbero state svelate, con tutta probabilità, unicamente da

FINALMENTE!

Anche in Italia un catalogo completo di materiali scientifici per i dilettanti, i curiosi, gli insegnanti, i genitori e i ragazzi!



Una valanga di oggetti utili e interessanti, per fare migliaia di esperimenti in ogni campo della scienza e della tecnica.

Circa 500 articoli di cui 30 kit completi. 80 pagine, più di 300 illustrazioni

ALCUNI DEI NOSTRI KIT COMPLETI:

- Orientamento, topografia, navigazione
- Storia del calcolo dai tempi primitivi a oggi
- Kit per la costruzione di orologi solari
- Kit per esperimenti sull'anamorfosi
- Kit per esperimenti di scienza delle costruzioni
- Corso completo teorico-pratico di chimica
- Kit per la coltivazione di cristalli
- Kit per esperimenti con le bolle di sapone

ORDINATE SUBITO UNA COPIA DEL CATALOGO

inviando L. 1.000 in francobolli a

FOX
C.P. 218 / 22100 Como

FINALMENTE UN CATALOGO COMPLETO

confronti tra i vari caratteri anatomici.

Una delle conseguenze di questa confusione è stata quella di occultare per molto tempo l'affascinante storia della filogenesi dei corvidi, del tutto parallela a quella dei marsupiali. Entrambi i gruppi, infatti, si sono evoluti mentre l'Australia era isolata; come i passerii australiani, anche i marsupiali si sono irradiati in molte delle nicchie occupate in Europa, in Asia, in Africa e in Nordamerica da un altro gruppo, in questo caso i mammiferi placentati, e alcuni di essi hanno assunto, durante questo processo, forme simili a quelle di altri mammiferi. Diversamente dai passerii australiani, però, i marsupiali non furono confusi con le loro controparti di altri continenti perché erano contraddistinti dal marsupio e da altri caratteri anatomici.

Tra i corvidi australiani si annoverano gli antenati di alcuni gruppi che migrarono poi in Asia quando, nel Terziario, l'Australia andò alla deriva verso nord: uno dei gruppi i cui antenati ebbero origine in Australia è la tribù corvini, che comprende le stesse specie della famiglia tradizionale corvidi, e cioè cornacchie, corvi, ghiandaie, gazze e affini.

La tribù corvini conta oggi 23 generi: 15 di questi vivono in Eurasia e 10 nell'America Settentrionale. Solo tre generi sono stati trovati in Africa, mentre nell'America Meridionale la tribù è rappresentata soltanto da due generi di ghiandaie. Queste cifre svelano la cronologia e la modalità di dispersione dall'Australia: la prima radiazione avvenne probabilmente nell'Asia sudorientale e successivamente i membri delle varie linee evolutive estesero i loro areali fino a comprendere l'Europa, l'Africa e l'America Settentrionale. L'America Meridionale è stato l'ultimo continente a essere invaso, anche perché esso è rimasto isolato dall'America Settentrionale fino a 3-5 milioni di anni fa: i due generi di ghiandaie che si trovano oggi nell'America Meridionale sono probabilmente arrivati dall'America Settentrionale, estendendo i loro areali quando l'emersione dell'America Centrale ha fornito un collegamento terrestre tra i due continenti. Corvi e cornacchie del genere *Corvus* hanno avuto probabilmente origine in Europa e di lì si sono irradiati sostanzialmente ovunque (eccetto che nell'America Meridionale), ricolonizzando alla fine anche l'Australia.

Tra i molti sorprendenti risultati riservati dai confronti tra DNA, nessuno è stato così inaspettato come l'aver scoperto la stretta relazione di parentela che esiste tra altri due gruppi di passerii: gli storni, che sono originari del Vecchio Mondo, e i mimi, del continente americano. Gli storni sono stati considerati, in genere, affini ai corvi, mentre i mimi venivano correttamente posti vicino ai tordi. Se gli storni fossero davvero parenti stretti dei corvi, essi sarebbero membri dei corvidi; d'altra parte, il DNA identifica chiaramente i mimi come membri dei passeridi. Quindi, se la classificazione tradizionale fosse corretta, le due linee filitiche avrebbero dovuto di-

vergere tra 55 e 60 milioni di anni fa.

I confronti tra i DNA hanno rivelato, invece, una divergenza tra le due linee avvenuta circa 25 milioni di anni fa. Altri studi convalidano l'esistenza di questa stretta relazione tra storni e mimi: confronti immunologici tra proteine muscolari, condotti nel 1961 da William B. Stallcup, Jr., della Southern Methodist University, studi anatomici della regione cefalica, condotti nel 1953 da William J. Beecher, allora all'Università di Chicago, e confronti riguardanti la struttura della siringa, effettuati da Wesley E. Lanyon dell'American Museum of Natural History. Può anche essere significativo il fatto che alcuni storni (per esempio, la gracula religiosa), sono, al pari dei mimi, eccellenti imitatori. Anche lo storno comune (*Sturnus vulgaris*), del resto, imita il canto di altri uccelli.

La stretta relazione tra storni e mimi può essere il riflesso della storia dei mutamenti climatici nell'emisfero boreale; infatti, all'inizio e alla metà del Terziario (65-30 milioni di anni fa), le regioni artiche godevano di un clima di tipo temperato e foreste di latifoglie crescevano nel Canada settentrionale e in Groenlandia. È probabile, quindi, che il comune antenato di storni e mimi fosse ampiamente distribuito in queste regioni, che costituivano un ponte tra il Vecchio e il Nuovo Mondo. A quanto si può ricostruire dalle piante fossili, l'inasprimento climatico iniziò circa 30 milioni di anni fa, inducendo le popolazioni ancestrali a migrare verso sud: infine, circa 25 milioni di anni fa, esse si separarono nei continenti americano ed euroasiatico e iniziarono a divergere.

Queste sono solo alcune delle scoperte rese possibili dalla tecnica di ibridazione DNA-DNA. I confronti tra DNA ci offrono nuove ipotesi sulle relazioni filogenetiche tra gli uccelli: se la filogenesi così ricostruita rispecchia veramente la situazione reale essa dovrebbe ricevere conferma anche da altre fonti di dati. I risultati che abbiamo finora ottenuto sono coerenti con la storia geologica più di quanto lo fossero molte precedenti proposte sull'origine e sull'evoluzione degli uccelli. Inoltre, di solito, i dati riguardanti il DNA trovano conferma in almeno alcuni caratteri anatomici. Noi siamo convinti che alcuni aspetti morfologici si dimostreranno sempre in accordo, in tutti i casi considerati, con i dati che emergono dal DNA.

Così, per ricostruire la filogenesi, il DNA da una parte e i caratteri morfologici usati tradizionalmente dall'altra permettono di raccogliere diversi tipi di informazione: i caratteri morfologici dimostrano in che modo la selezione naturale abbia modellato le strutture per adattare gli organismi all'ambiente, mentre il confronto tra vari DNA dà un'indicazione diretta dello schema di ramificazione dell'albero filogenetico e dei tempi approssimativi di divergenza tra le varie linee evolutive oggi viventi. La morfologia diventa così funzionale e l'orologio del DNA ne scandisce i tempi.