

Nuove ipotesi di lavoro della moderna zoologia

Lorenzo Munari

«... alcune ipotesi prescelte non escludono in modo definitivo altre ipotesi alternative. Ma tutto ciò è intrinseco al progredire di ogni disciplina; si edifica per approssimazioni successive; ciò che conta è impedire la stagnazione della indifferenza e della pedanteria, ciò che conta è che la tessitura logica [...] non presenti scuciture».

Pietro Omodeo

Introduzione

Dopo la pubblicazione dell'opera darwiniana sull'Origine delle specie, il cammino delle scienze biologiche fu caratterizzato da un grande fervore di studi e appassionate diatribe soprattutto fra i fautori del darwinismo, del lamarckismo e del fissismo linneano.

Negli istituti universitari e nei gabinetti di storia naturale, lo studio dell'evoluzione divenne ben presto una condizione indispensabile per interpretare correttamente i molti fenomeni naturali ed in particolare i modelli morfologici degli organismi viventi.

Per tutta la prima metà del nostro secolo la genetica assunse il ruolo di prima donna nel campo della biologia.

Questa disciplina, già di per sé atomistica nella sua visione del mondo organico, progrediva giorno dopo giorno senza però trovare mai un punto di contatto con la teoria darwiniana; era quindi una disciplina slegata da una visione olistica della natura.

Negli anni trenta i tempi erano maturi per una fusione fra la genetica ed il darwinismo; nacque così la Sintesi Moderna che vide la riunione di varie discipline scientifiche sino ad allora operanti nella più completa autonomia. Con la Sintesi Moderna inizia pure l'ortodossia per i concetti darwiniani: l'evoluzione degli organismi viventi procede in modo lento e graduale tramite un continuo accumulo di mutazioni nell'ambito delle popolazioni naturali.

Una specie si trasforma in un'altra quando il carico di variazione sarà tale da rendere questa geneticamente isolata da altre affini. Il lentissimo procedere dei fenomeni evolutivi, così come postulato dai darwinisti, mediante l'accumulo di impercettibili seppur costanti variazioni in seno al pool genico di una popolazione, non appariva però abbastanza

convincente per spiegare la molteplicità delle forme e adattamenti che comunemente si osservano in natura, e ancor meno per comprendere i tempi ed i meccanismi dell'evoluzione così come appaiono dalle testimonianze fossili.

Darwin stesso più volte si era posto il problema e non aveva escluso che in determinati casi e situazioni ambientali, le specie potessero variare molto velocemente dando l'avvio ad una repentina divergenza morfo-strutturale. Per molto tempo i metodi della tassonomia furono estremamente tipologici e quasi esclusivamente di ordine morfologico. La ricostruzione della filogenesi era rappresentata graficamente da alberi filogenetici che risultavano essere più un abbellimento iconografico che non una seria indagine sugli effettivi rapporti di parentela fra organismi. In ultima analisi, in un paesaggio evolutivo dove gli esseri viventi si trasformano impercettibilmente passando da una forma all'altra quasi senza soluzione di continuità, i tassonomisti si dilettaavano a proporre ipotesi e teorie filogenetiche consacrate dall'uso ... o dalla celebrità dell'accademico, mentre i paleontologi navigavano in un mare di dubbi, a causa dell'improvvisa comparsa e scomparsa, nella documentazione fossile, di interi gruppi animali, fenomeno questo che poco si confaceva con il procedere dell'evoluzione così come formulata dal darwinismo ortodosso.

Dopo gli anni cinquanta si fece impellente la necessità di approfondire alcune problematiche evolutive e sistematiche.

Il grande evoluzionista E. Mayr della Harvard University divenne il fautore della teoria della speciazione allopatrica (speciazione in condizioni di isolamento geografico), la quale postulava la formazione di nuove specie nell'arco di sole poche migliaia d'anni o addirittura di taxa sopraspecifici (generi, famiglie, ordini, ecc.) mediante ipotetiche variazioni tipostrofiche che potrebbero virtualmente coinvolgere in maniera macroscopica la morfologia dell'organismo vivente.

Già si delineava quindi nell'orizzonte degli studi zoologici la possibilità di concepire la dinamica evolutiva come un grande mosaico composto

da innumerevoli tessere, ognuna delle quali con ben precise caratteristiche per quanto riguarda il tempo e le modalità dell'evoluzione.

Gradualismo filetico ed equilibri intermittenti

Secondo il gradualismo, così come fa intendere il termine, le differenze morfologiche, fisiologiche, etologiche ecc. fra gli organismi, altro non sono che il risultato dell'accumulo di piccole variazioni che occorrono ad ogni generazione in seno alle specie.

Ogni particolare carattere o modello strutturale deve necessariamente essersi evoluto mediante una grande quantità di stadi intermedi e non tramite macromutazioni senza dubbio svantaggiose, dato che nella grande maggioranza dei casi alterano drasticamente i delicati equilibri di sviluppo. Il gradualismo sostiene quindi che allorché una specie si sta separando dal ceppo ancestrale (cladogenesi) o quando questa si trasforma in un'altra (anagenesi), i cambiamenti si sommano gradualmente e con lentezza formando una serie di modificazioni intermedie senza soluzione di continuità (fig. 1).

Non tutti gli studiosi erano però convinti che questo modo di procedere riflettesse ciò che realmente accade in natura; Goldschmidt sosteneva ad esempio che il provare che molte macromutazioni sono deleterie non implica che lo siano tutte indistintamente.

Effettivamente lievi modificazioni nei meccanismi epigenetici (meccanismi di sviluppo) possono essere esaltate durante il processo ontogenetico (relativo alla fase embrionale) e comparire come rilevanti differenze nello stadio adulto. Ad esempio piccoli cambiamenti genetici nella produzione o regolazione di un singolo ormone possono comportare negli insetti importanti conseguenze fenotipiche. Una macromutazione di questo tipo potrebbe virtualmente essere determinante per la conquista di una nuova zona adattativa. Secondo Simpson (1953) e Eldredge & Gould (1972) i grandi cambiamenti che caratterizzano la macroevoluzione possono generarsi attraverso un «Quantum Evolution» (Simpson) oppure tramite «Punctuated Equilibria» (Eldredge & Gould). Per quest'ultimi la nozione di gradualismo deve essere sostituita con una immagine in cui improvvisi cambiamenti si alternano a lunghi periodi di stasi (fig. 2). Novità evolutive possono apparire molto rapidamente quando una piccola popolazione, isolata geograficamente, diventa una nuova specie. La rapidità del cambiamento è tale da non lasciare nessuna documentazione fossile. Solo le specie che riusciranno ad entrare in una nuova zona adattativa saranno le progenitrici dei nuovi taxa principali, l'estinzione delle altre attraverso il vaglio della selezione naturale

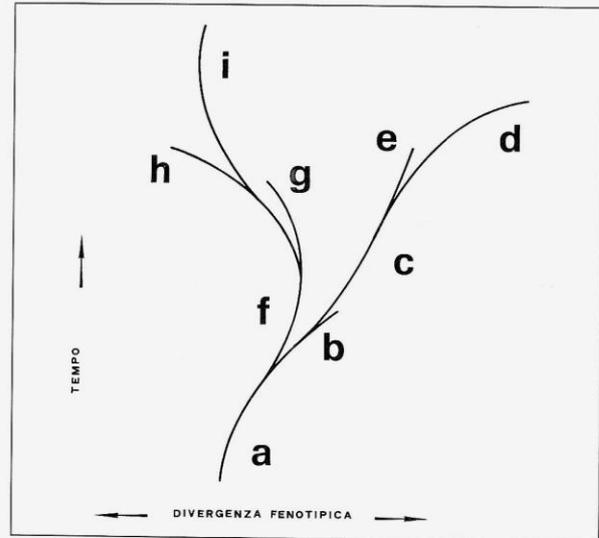


Fig. 1 - Rappresentazione grafica dell'evoluzione di un'ipotetica specie ancestrale (a), secondo i metodi del gradualismo filetico. Come si può ben notare, le transizioni fra una specie e l'altra (lettere dell'alfabeto) avvengono gradualmente, quasi senza soluzione di continuità.

potrà produrre lacune nelle testimonianze fossili (figg. 3, 4).

Rispetto al gradualismo ed all'evoluzione mediante anagenesi è molto importante notare quanto sostiene esplicitamente S.J. Gould

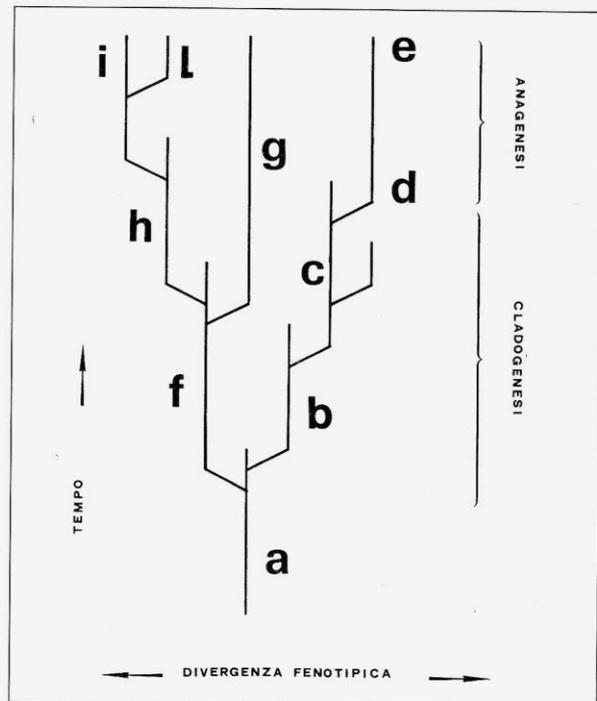


Fig. 2 - Cladogramma illustrante l'evoluzione di un'ipotetica specie ancestrale (a). Secondo la teoria degli «equilibri intermittenti» i vari taxa si originano mediante un processo di divergenza di breve durata (cladogenesi) per rimanere poi praticamente immutati per lunghi periodi, ad eccezione di alcuni casi ove effettivamente l'evoluzione procede mediante speciazione anagenetica (d → e).

(tratto da Ferraguti, 1987): «Non conosco nessun fatto della teoria dell'evoluzione (né riesco ad immaginarlo) che renda inconcepibile a priori una trasformazione anagenetica; una trasformazione filetica graduale può avvenire e di fatto avviene. Io affermo solo che la sua frequenza è bassa». Continua poi: «Come avviene a proposito delle principali questioni della storia naturale il sostegno alla teoria degli equilibri punteggiati proviene da considerazioni relative alla loro frequenza, non da una pretesa esclusività». Secondo i saltazionisti, il sorgere di un cambiamento in una sola caratteristica può spingere la specie a cambiare ambiente e a trovarsi perciò di fronte a nuove pressioni selettive a cui potranno rispondere altri caratteri. Di solito questi gruppi di caratteri evolvono molto rapidamente dopo che la specie ha colonizzato nuove zone adattative, quindi si stabiliscono lungo un plateau (Futuyma, 1979). La selezione naturale agisce sui fenotipi in modo costante ma non necessariamente con

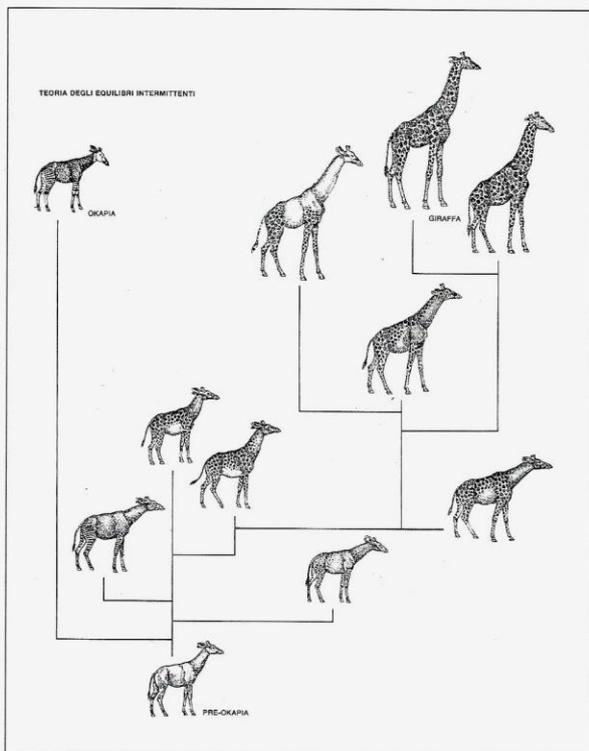


Fig. 3 - Novità evolutive possono apparire molto rapidamente quando piccole popolazioni, isolate geograficamente, diventano nuove specie. Secondo la teoria degli «equilibri intermittenti» (vedi anche Fig. 2), l'origine dei vari taxa che hanno portato nel tempo alla formazione dell'attuale giraffa e dell'okapia, è stata esplosiva ed ha favorito la comparsa di numerosi «rami secchi» e cioè specie che hanno costituito le fasi di un'evoluzione orientata verso le forme attuali. L'estinzione di questi rami secchi attraverso il taglio della selezione naturale, ha prodotto inevitabili lacune nelle testimonianze fossili. (da Stebbins e Ayala, 1985; Copyright Le Scienze S.p.A.)

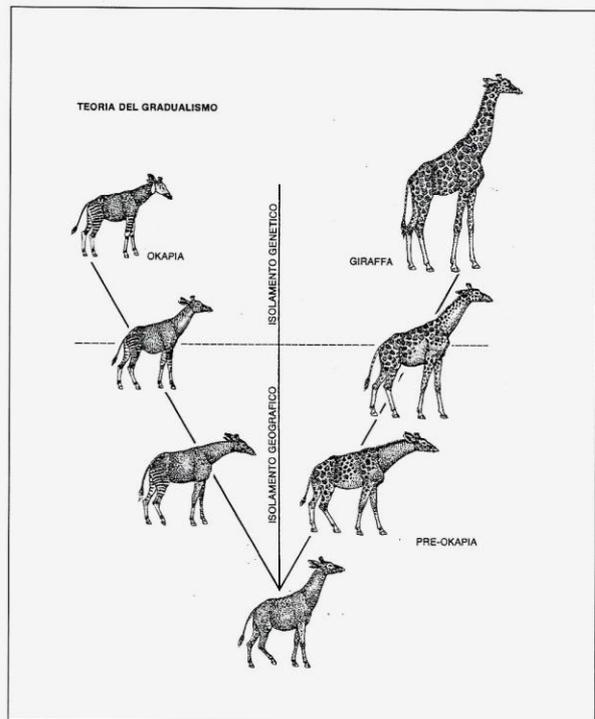


Fig. 4 - Come in Fig. 3, secondo la teoria del «gradualismo filetico». Mediante l'isolamento geografico due popolazioni divergono progressivamente sino a raggiungere un completo isolamento genetico. In questo schema appare evidente il processo di speciazione mediante anagenesi. (da Stebbins e Ayala, 1985; Copyright Le Scienze S.p.A.)

lentezza ed in modo impercettibile. L'evoluzione può essere rapida e coinvolgere poche generazioni.

Ma come si originano i nuovi schemi organizzativi? Come appaiono quindi le novità evolutive?

Due sono i fenomeni che secondo Gould si possono verificare in natura: il Preadattamento e la Transizione Rapida.

Il preadattamento è caratterizzato dalla possibilità da parte di un essere vivente di utilizzare le principali novità evolutive incipienti, e cioè gli stadi intermedi della loro formazione (ad es. una zampa anteriore che si sta evolvendo in ala o in una pinna natatoria), per svolgere funzioni diverse da quelle degli stadi finali. Questo ci permette di postulare una transizione graduale per quelle strutture che non possono «funzionare» fino a quando non saranno completamente formate.

Pietro Omodeo nella prefazione ad un'opera di L.B. Halstead così scrive: «L'evoluzione di nuovi organi quali il polmone o l'ala, che preludono alla conquista di un nuovo ambiente, non sembra più un evento misterioso; la loro comparsa ci appare invece semplice soluzione a problemi urgenti posti da un ambiente in trasformazione: solo in seguito risulteranno essenziali per una funzione alquanto diversa.

Un animale arboricolo corre frequenti rischi di cadere; qualunque espansione degli arti o dei fianchi che rallenti la velocità di caduta riduce le conseguenze di questa, ma permette eventualmente di planare verso luoghi più convenienti e alla fine permette di sollevare l'animale nello spazio». Continua poi con una similitudine dei nostri giorni: «In termini di tecnologia moderna, il paracadute precede l'aliante e l'aliante precede l'aeroplano». In un mio recente lavoro (Munari, 1984), a cui rimando il lettore, viene trattata in modo maggiormente approfondito la teoria del preadattamento.

La transizione rapida riguarda invece la velocità di sviluppo dell'organismo. Nel caso dell'uomo e dello scimpanzé possiamo verificare che l'uno per cento di differenza a livello di genoma ha generato grandi cambiamenti a livello morfo-strutturale e di psichismo.

La risposta con ogni probabilità deve essere ricercata nel controllo genetico sul percorso e sulla velocità dell'embriogenesi e della successiva crescita.

Mediante la purificazione delle proteine si è in grado di analizzare le differenze nelle sequenze aminoacidiche e pertanto possiamo in questo modo conoscere la funzione dei geni strutturali, i geni cioè che codificano le proteine necessarie a costruire un organismo sia strutturalmente che dal punto di vista fisiologico. Molto poco invece si conosce riguardo ai cosiddetti geni regolatori.

Noi ci differenziamo dagli scimpanzé per molte caratteristiche, ma buona parte di queste rappresentano risposte coordinate ad un singolo cambiamento di velocità (Luria et al., 1981).

Nel quadro delle transizioni rapide, un ruolo importante è probabilmente svolto dal fenomeno della «pedomorfosi» (o neotenia s.l.). È questo un processo evolutivo per cui gli stadi giovanili dei progenitori sono conservati come stadi adulti nei discendenti (Luria et al., 1981). Tra gli esempi classici è noto a tutti quello dell'axolotl-*Ambystoma*. Gli Ambistomidi sono diffusi nell'America settentrionale dal Canada e dall'Alaska meridionale fino al Messico. Questi anfibi, le cui forme neoteniche sono note col nome volgare di axolotl, erano già conosciute nel 1532. Gli esemplari neotenicici, che sono i più numerosi, vivono fino a 25 anni, mentre quelli che metamorfosano normalmente raggiungono soltanto gli 11 anni. Quest'ultimi stanno sotto i muschi, le foglie ed in tane nel sottobosco; gli individui neotenicici, forniti di branchie, vivono invece nell'acqua. In determinate condizioni ambientali le larve possono appunto raggiungere la maturità sessuale e rimanere neoteniche (axolotl).

Altre specie di Urodeli possiedono forme pedomorfe (neoteniche).

Nella specie umana è da tempo accertato che

molte caratteristiche morfologiche dell'adulto, in particolare quelle riguardanti il cranio, possiedono un modello simile a quello degli stadi fetali delle scimmie antropomorfe; in altre parole l'uomo potrebbe essere considerato, almeno in parte, una forma neotenicica di scimmia antropomorfa (fig. 5).

Per Stebbins & Ayala (1985), le argomentazioni dei sostenitori della teoria degli equilibri intermittenti potrebbero essere però più convincenti se riferite a singoli caratteri che non a interi organismi. Se l'indagine dello studioso segue l'evoluzione di un singolo carattere peculiare, possono apparire nelle documentazioni fossili lunghi periodi con soltanto piccoli cambiamenti morfologici. Mentre un carattere viene a lungo conservato dall'evoluzione, altri, magari non documentati nei fossili, continuano tuttavia ad evolversi (evoluzione a mosaico).

Eldredge e Gould ritengono che la speciazione mediante anagenesi e cladogenesi siano associate sul piano causale. I due studiosi, come già visto precedentemente, sostengono che il verificarsi di un repentino cambiamento morfo-strutturale avvenga esattamente quando una piccola popolazione perifericamente isolata comincia a divergere dalla specie originaria per dare origine ad una nuova specie. D'altra parte i gradualisti ammettono invece che all'interno di una specie si verifichi

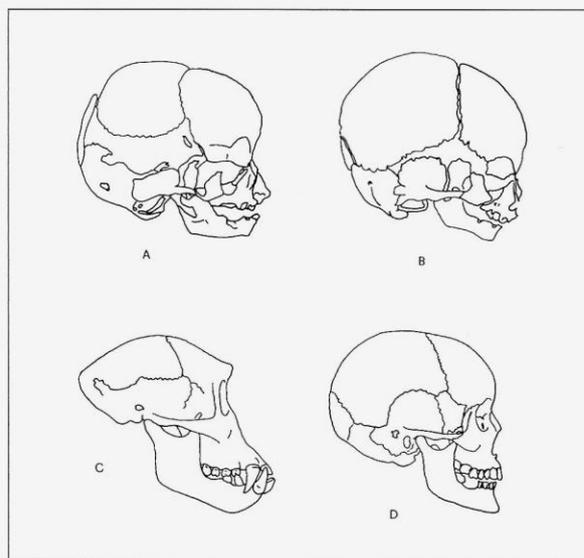


Fig. 5 - Nella figura si può osservare l'estrema similarità fra il cranio fetale di uno scimpanzé (A) e di un essere umano (B). Entrambi sono caratterizzati dall'aver un neurocranio particolarmente sviluppato rispetto allo splanccocranio (ossa facciali). L'adulto umano (D) conserva questa caratteristica tipica dello stadio fetale, mentre lo scimpanzé adulto (C) sviluppa in modo straordinario lo splanccocranio. L'essere umano potrebbe quindi essere considerato (con i dovuti limiti) una forma neotenicica di scimmia antropomorfa. (N.B. nella figura non sono rispettate le proporzioni fra i vari crani). (da Luria et al., 1981, ridisegnato e semplificato).

un cambiamento morfologico graduale, che la suddivide in razze geografiche, molto prima che si sia formata una nuova specie.

Per Stebbins e Ayala il cambiamento evolutivo segue ambedue questi schemi oltre a numerosi altri.

Vari studi hanno dimostrato da tempo che le trasformazioni morfologiche e l'instaurarsi di un isolamento riproduttivo sono fenomeni distinti sul piano genetico; possono cioè aver luogo insieme o separatamente. Le novità evolutive e le condizioni che favoriscono la speciazione non necessariamente devono essere simultanee. La trasformazione progressiva del fenotipo avviene come risposta a condizioni ambientali o per aver varcato la soglia di una nuova zona adattativa, mentre il frazionamento di una popolazione in nuove specie avviene conseguentemente alla struttura della popolazione, per esempio causata dalla distribuzione demica a «chiazze» in habitat di limitata ampiezza.

Entrambe le circostanze, come affermano Stebbins & Ayala (1985), spesso sono contemporanee o in stretta successione e pertanto determinano l'associazione tra speciazione e cambiamento morfologico che è fondamentale per la teoria degli equilibri intermittenti. Questi Autori aggiungono che bisogna però tenere debito conto che la speciazione potrebbe attuarsi senza essere riconoscibile nei fossili. Al contrario un certo differenziamento visibile può distinguere popolazioni interfeconde, pertanto non qualificabili come specie separate.

Personalmente reputo che la teoria degli equilibri intermittenti (o punteggiati, qual dir si voglia) possa costituire, con i dovuti limiti, un interessante ipotesi di lavoro per meglio comprendere la velocità dell'evoluzione, la diversità degli organismi e la comparsa di particolari modelli strutturali.

Concordo con Gould quando reintroduce le differenze fra micro e macro-evoluzione, contro la quale si sono sempre accaniti i neodarwinisti ortodossi, che sono convinti che non occorra chiamare in causa nuovi fattori per spiegare l'origine delle grosse novità evolutive, delle categorie tassonomiche superiori, e che vi sia continuità fra i meccanismi di origine di una nuova razza, di una nuova specie, di un nuovo genere, ecc. (Ferraguti, 1987).

Negli ultimi tempi però anche autorevoli sostenitori del neodarwinismo sembrano voler rivedere alcune loro posizioni a riguardo. Recentemente Stebbins e Ayala in un articolo su *Science* sembrano avvicinarsi alle posizioni di Gould.

Evoluzione a mosaico

Quando una specie diverge dalla specie originaria essa non evolve nel corso delle

generazioni successive attraverso cambiamenti simultanei in tutti i suoi caratteri né tantomeno diverge dal precursore in tutti i suoi geni.

Ciascuna specie appare come un mosaico di caratteri ancestrali e derivati, e quindi tratti arcaici coesistono con novità evolutive in una percentuale che varia da gruppo a gruppo o, addirittura, da specie a specie.

Nella letteratura divulgativa spesso si parla di organismi cristallizzati dal tempo: i fossili viventi. Il limulo, il celacanto e, fra le piante, il ginkgo, vengono definiti spesso in questo modo. Dire che una specie è primitiva non necessariamente significa che essa abbia subito un arresto di evoluzione; può essersi infatti originata recentemente tramite un processo di speciazione. Si potrà semmai dire che essa rappresenta una linea filetica estremamente conservativa, che presenta cioè un grande numero di caratteri ancestrali rispetto a quelli derivati.

I caratteri che evolvono lentamente, definiti dai tassonomisti come «caratteri conservativi», frequentemente si ritrovano in condizioni simili in quasi tutti i membri del gruppo principale, rappresentando spesso le caratteristiche che definiscono il gruppo stesso. Futuyma (1979) afferma che la canalizzazione epigenetica può anche essere responsabile della natura conservativa di alcuni caratteri apparentemente insignificanti e che sembrano non avere un valore adattativo (vedi anche Munari, 1986).

Fra gli insetti ditteri possiamo citare due esempi di tali caratteri. Tutti i Sepsidae possiedono una setola spiracolare e questa è presente anche in un genere monospecifico morfologicamente ed ecologicamente molto atipico: *Orygma*. Questo taxon possiede un habitus simile a quello dei ditteri Coelopidae e condivide inoltre lo stesso habitat. Questa somiglianza è probabilmente dovuta a convergenza evolutiva essendo questo insetto sottoposto alle stesse pressioni selettive che hanno operato a lungo anche sui Coelopidae. Il possesso della setola spiracolare (carattere derivato condiviso solo con i sepsidi) autorizza un inquadramento entro la famiglia Sepsidae piuttosto che fra i Coelopidae (metodo della sistematica filogenetica).

Gli Sphaeroceridae sono ditteri largamente distribuiti in tutto il mondo, con ecologia molto diversificata e che esibiscono morfotipi eterogenei in particolare per quanto riguarda lo sviluppo alare. Ciononostante non esiste una sola specie di sferoceride che non presenti il primo articolo tarsale delle zampe posteriori di fabbrica particolare rispetto a tutti gli altri ditteri (fig. 6). Questo carattere «satellite» si presenta con una condizione derivata (apotipica o apomorfa) rispetto agli altri ditteri ed è estremamente conservativo in seno al gruppo.

Le forme di transizione in alcuni importanti gruppi, come i Terapsidi che presentano sia

caratteri rettiliani che mammaliani, o il famoso *Archaeopteryx* con caratteristiche sia rettiliane che aviarie, dimostrano una tendenza evolutiva verso nuovi modelli organizzativi, tendenza resa manifesta da un mosaico di stati di caratteri ancestrali e derivati e non da vere forme intermedie. Nell'uomo, nei Panidi (Scimpanzè e Gorilla) e nei Pongidi (Orango) si può assistere allo stesso fenomeno. La linea ominide si modificò presentando un gran numero di caratteri d'acquisizione indipendente rispetto a quelli conservativi ancestrali; quest'ultimi, invece, essendo numericamente predominanti nelle altre scimmie antropomorfe (Munari, 1985).

La sistematica filogenetica

Nelle classificazioni attualmente usate, molti dei maggiori taxa non sono «cladi», cioè gruppi

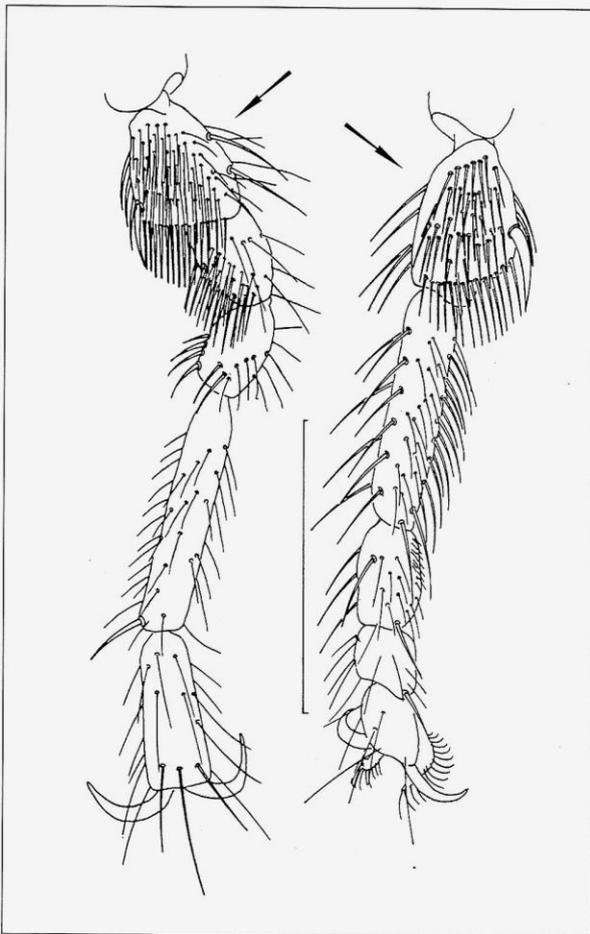


Fig. 6 - Primo articolo tarsale (indicato dalle frecce) delle zampe posteriori in due specie di sferoceridi (insetti, ditteri). Scala = 0,1 mm. Questo segmento di forma particolare, tozzo e rigonfio, più corto del secondo, è tipico di tutte le specie conosciute di sferoceridi, mentre è di tutt'altra fabbrica negli altri ditteri. È quindi un carattere d'acquisizione indipendente (apomorfo) che dimostra in modo inequivocabile l'origine monofiletica delle specie di questa famiglia. (da Pitkin, 1988, leggermente modificato)

di specie derivati da un comune antenato, bensì «gradi», cioè gruppi di specie che condividono un livello di organizzazione evolutiva raggiunto ripetutamente da diverse linee fra loro correlate (fig. 7). Per i cladisti puri, tutti i taxa debbono essere costruiti in termini rigorosamente monofiletici: ciascuno di essi deve perciò includere esclusivamente le specie derivanti da uno stesso antenato, ma nello stesso tempo deve includerle tutte, questo a prescindere dal fatto che alcune di esse possano essersi modificate assai più delle altre rispetto all'antenato comune (Minelli, 1985) (fig. 8). Il cladismo respinge quindi tutti i taxa polifiletici e parafiletici. La scuola evolutivista classica di Mayr e Simpson non accetta l'idea che l'evoluzione avvenga esclusivamente per cladogenesi. Un albero filogenetico deve essere considerato solo come ipotesi di lavoro; evoluzione è anche adattamento, superamento delle soluzioni ai problemi legati all'esistenza già sperimentate dalle generazioni precedenti, conquiste di nuovi spazi, radiazione adattativa nelle diverse nicchie disponibili (Minelli, 1985). Minelli (1985) così si esprime: «Al di là di ogni effettivo rapporto genealogico [...] i coccodrilli ... sono rimasti rettili, mentre gli uccelli hanno realizzato tante innovazioni da essersi allontanati nettamente da tutti i loro parenti

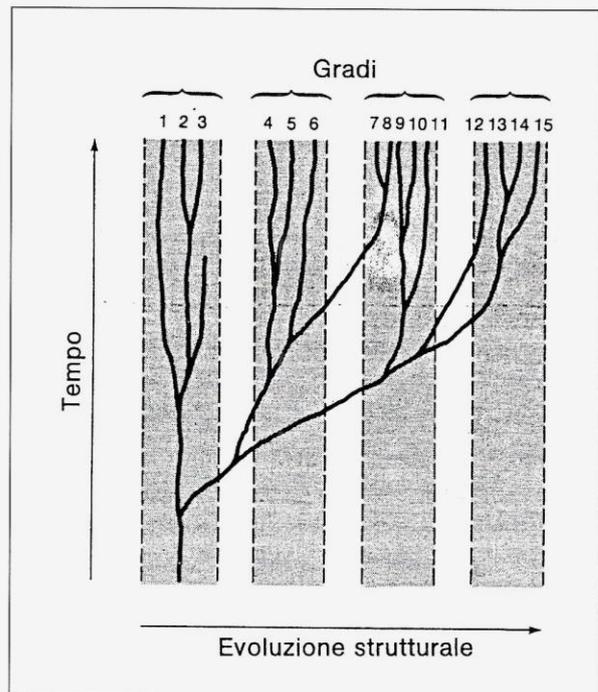


Fig. 7 - Gradi e Cladi. Nella sistematica evolutivista i taxa 7 - 11 e 12 - 15 costituiscono dei gradi e cioè dei gruppi di specie che condividono un comune antenato (vedi anche Fig. 8). Per i cladisti questa considerazione deve intendersi errata e fuorviante dato che i vari taxa non sono monofiletici, cioè non condividono un comune antenato (vedi anche Fig. 8). (da Futuyma, 1984 (trad. it.), secondo Simpson 1961. Copyright N. Zanichelli S.p.A.)

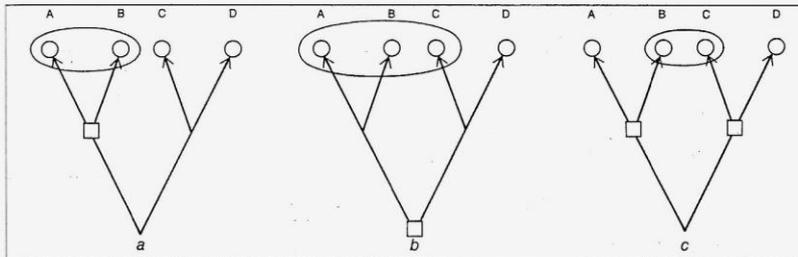


Fig. 8 - Secondo la sistematica filogenetica, tutti i taxa devono essere rigorosamente monofiletici, come nel cladogramma sulla sinistra (precursore simboleggiato dal quadratino). Al centro abbiamo invece un gruppo paraphiletico (A+B+C) e sulla destra un gruppo polifiletico (B+C). Questi ultimi due schemi non rappresentano gruppi monofiletici, non condividendo un comune antenato. (da Minelli, 1985; Copyright Le Scienze S.p.A.)

più vicini (coccodrilli) o più lontani (lucertole, serpenti, tartarughe, ecc.). Sono dati di fatto, questi, che nessuno può negare, nemmeno un cladista di stretta osservanza», (fig. 9).

La scuola dei sistematici filogenetici non accetta questa soluzione: la ricostruzione della filogenesi deve basarsi solo sul riconoscimento del comune possesso di caratteri derivati (sinapotipici) mentre il comune possesso di caratteri ancestrali (simplesiotipici) è altresì relativamente privo di interesse filogenetico. Per i cladisti quindi la ricostruzione della filogenesi deve essere una rigorosa traduzione in termini gerarchici dei rapporti di parentela rappresentati graficamente mediante un albero filogenetico.

Questa scuola sistematica ignora volutamente la somiglianza complessiva nella forma o il grado di divergenza strutturale e si propone di classificare in base all'ordine cronologico dei punti di ramificazione. Giustamente i cladisti reputano che una corretta indagine filogenetica che si basa sui punti di ramificazione può essere definita in modo obiettivo, mentre la somiglianza complessiva o una drastica trasformazione dovuta alla conquista di una nuova zona adattativa risultano essere inevitabilmente soggettive in quanto dipendono dai caratteri presi in considerazione e dal valore assegnato a quest'ultimi.

La forza del sistema cladistico risiede nella sua obiettività potenziale, esiste una vera sequenza di ramificazione e si deve essere in grado di scoprirla (Luria et al., 1981). La sua debolezza sta invece, come abbiamo poc'anzi visto, nella decisione di ignorare un tipo di informazione (perché soggettiva) che molti biologi considerano fondamentale, cioè i diversi gradi di divergenza morfologica che si producono fra i punti di ramificazione.

Consideriamo ancora il genere *Oryzomys* (ditteri, sepsidi); per un filogenetista di stretta osservanza questo taxon deve essere posto senza la minima esitazione fra i sepsidi (Griffiths, 1972) dato che condivide con questi la presenza della setola spiracolare (condizione sinapomorfa). Se noi però osserviamo le caratteristiche morfologiche, eto- ed ecologiche di questo genere, si potrà facilmente comprendere come una visione evuzionista (in senso sistematico) sia apparentemente più

appropriata, ad esempio ponendo questo genere in una famiglia a sé stante. A questo punto la scelta è guidata solo da un atto di fede verso l'una o l'altra delle scuole sistematiche.

I metodi della sistematica filogenetica

La necessità prima a cui è chiamato un cladista è quella di valutare l'importanza in termini filogenetici di un dato carattere; la mancanza delle ali in taluni insetti può essere sia una condizione ancestrale, come nei collemboli e apterigoti in genere, sia una condizione derivata, come nei pidocchi, nelle pulci, ed in svariate altre specie attere che si sono evolute da un precursore alato. Molti altri caratteri che comunemente si possono osservare negli organismi viventi sono altresì il risultato di un'evoluzione convergente. La radiazione adattativa, processo per cui le varie specie divergono nelle diverse nicchie ecologiche a disposizione, è l'aspetto più importante dell'evoluzione vista nel suo insieme, ma questo non significa che tutti gli organismi stiano diventando in ogni momento e in ogni modo sempre più differenti l'uno dall'altro. Specie diverse poste in condizioni ambientali simili spesso sviluppano adattamenti simili. Strutture diverse possono venire modificate nello stesso adattamento

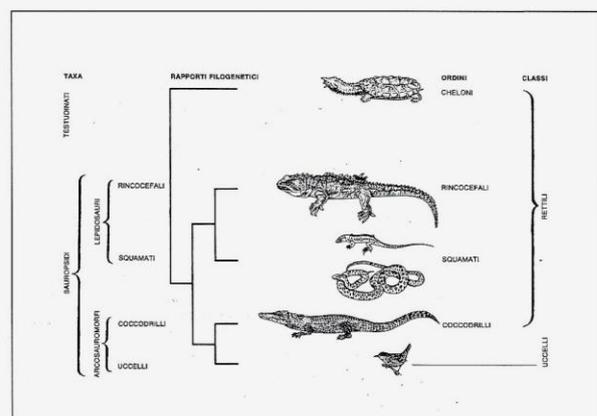


Fig. 9 - Esempio di classificazione dei rettili e degli uccelli secondo la sistematica evuzionista (a destra) e secondo la scuola cladista (a sinistra). (da Minelli, 1985; Copyright Le Scienze S.p.A.)

finale. Tale fenomeno è definito «Evoluzione Convergente».

Sono noti a tutti alcuni classici esempi. Due gruppi zoologici fra essi lontanissimi dal punto di vista filogenetico e cioè i Molluschi Cefalopodi ed i Vertebrati hanno evoluto indipendentemente gli organi della vista con un modello morfo-funzionale sorprendentemente simile. Lo stesso dicasi per le ali degli uccelli ed il patagio dei pipistrelli che consentono entrambi la funzione del volo. Fra i Marsupiali abbiamo dei tipici esempi di evoluzione convergente; il Tilacino (*Thylacinus cynocephalus*) assomiglia in modo incredibile ad un lupo, sia nell'aspetto che nella nicchia ecologica che occupa; le Talpe Marsupiali (*Notoryctes typhlops* e *N. caurinus*) sono simili per dimensioni, adattamenti e comportamento alle talpe europee; il Topo Marsupiale dai piedi gialli (*Antechinus flavipes*) è molto simile ad un comune topo; il Cusco Macchiato (*Phalanger maculatus*) è facilmente confondibile per aspetto e abitudini con una proscimmia.

In molti casi si verifica, in modo autonomo, una tale somiglianza di caratteristiche che spesso si sarebbe indotti a pensare che esse abbiano avuto la stessa base genetica.

La scuola dei sistematici filogenetici sostiene che la classificazione naturale degli esseri viventi debba necessariamente riflettere le affinità genealogiche. Tutti i discendenti di una data specie dovrebbero essere posti nello stesso taxon sopraspecifico (genere, famiglia, ordine ecc.); tutti i membri di un taxon, perciò, dovrebbero derivare da un comune precursore. Come abbiamo già visto, per i cladisti i rettili e gli uccelli devono essere posti nella stessa classe e gli uccelli, i coccodrilli e i dinosauri in una sottoclasse di cui gli uccelli costituirebbero, per esempio, un ordine (Fig. 9).

La classificazione consiste quindi in una serie di inserimenti l'uno nell'altro, di gruppi monofiletici. Lo scopo primo per i cladisti è quindi quello di appurare il monofiletismo di un gruppo. Questo è possibile solo mediante una corretta interpretazione dei caratteri che possono essere di ordine morfologico, fisiologico, biogeografico ecc.

La sistematica filogenetica afferma che i gruppi monofiletici sono costituiti da specie che possiedono in comune il più alto numero di uguali caratteri derivati (caratteri sinapotipici).

Alcune brevi riflessioni per concludere

Nell'ultimo ventennio sono apparsi nella letteratura biologica innumerevoli articoli e monografie che spaziano dalla biologia molecolare alla sistematica teoretica, dall'immunologia alla paleontologia, tutti però aventi un comune denominatore; la ricerca di nuove ipotesi e modelli operativi per indagare su tutti quei fenomeni evolutivi che ancor oggi

appaiono di oscuro significato e su cui ci si trova ad operare con passo incerto, fra innumerevoli dubbi ed ipotesi speculative. Se noi però abbandonassimo gli «atti di fede» verso l'una o l'altra delle scuole scientifiche che hanno caratterizzato la nostra formazione intellettuale, se facessimo cioè in modo di agire in piena autonomia di pensiero, potremmo forse prestare maggiore attenzione a tutte le serie ipotesi alternative o integrative ad una teoria già affermata e, seppur *abortito collo*, iniziare una conversione dei nostri schemi «consacrati dall'uso» verso nuovi orizzonti teorici e metodologici tramite i quali non è escluso che in breve tempo si possa uscire da quella miopia del comune accordo per andare verso una sempre migliore comprensione dei fenomeni che caratterizzano la vita sul nostro pianeta.

Bibliografia citata

- Eldredge N., Gould S.J., 1972 - *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. In T.J.M. Schopf (ed.), *Models in paleobiology*, pp. 82-115. Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
- Ferraguti M., 1987 - *Equilibri punteggiati e neodarwinismo*. *Le Scienze*, Quaderni, 37: 83-88.
- Futuyma D.J., 1979 - *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. (trad. it.: *Biologia Evoluzionistica*. Zanichelli, 1984, pp. 1 - 469).
- Griffiths G.C.D., 1972 - *The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with special reference to the structure of the male postabdomen*. *Series Entomologica*, Vol. 8, pp. 1 - 340. Dr. W. Junk N.V., The Hague.
- Luria S.E., Gould S.J., Singer S., 1981 - *A. View of Life*. The Benjamin/Cummings Publ. Co., Inc. Menlo Park, California. (trad. it.: *Una visione della vita. Introduzione alla biologia*. Zanichelli, 1984, pp. XIV + 1-711).
- Minelli A., 1985 - *Il Systema Naturae*. *Le Scienze*, 206: 22-33.
- Munari L., 1984 - *Gli anelli «mancanti»*. *Natura e Montagna*, 31 (1): 43-54.
- Munari L., 1985 - *Alle origini dell'uomo*. *Natura e Montagna*, 32 (2-3): 3-19.
- Munari L., 1986 - *Naturalisti, sistematica ed evoluzione*. *Natura e Montagna*, 33 (1): 9-16.
- Simpson G.G., 1953 - *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- Stebbins G.L., Ayala F.J., 1985 - *L'evoluzione del Darwinismo*. *Le Scienze*, 205: 28-39.

L'Autore:

Dott. L. Munari - Collaboratore scientifico (volontario) per l'Entomologia del Museo di Storia Naturale di Venezia.
