

**A T T I**  
**DELLA**  
**SOCIETÀ TOSCANA**  
**DI**  
**SCIENZE NATURALI**  
**RESIDENTE IN PISA**

**MEMORIE - SERIE A**

**VOL. LXXXVI - ANNO 1979**

## INDICE

<p>NARDI R., PUCCINELLI A., PATELLA D. - Applicazione del metodo del sondaggio dipolare profondo lungo una sezione dalle Alpi Apuane all'Appennino pistoiese <i>The deep dipolar electric sounding method application along a section from the Alpi Apuane to the Apennines, north Pistoia</i> . . . . .</p>	Pag. 1
<p>BAGNOLI G. - Segnalazione di Conodonti Devoniani nel Paleozoico della Maremma senese (Nota preliminare) <i>First discovery of Devonian Conodonts in the Paleozoic Basement of the Siena Region (Tuscany) (Preliminary report)</i> . . . . .</p>	» 23
<p>TORRE D. - Orientamenti attuali della tassonomia <i>Recent views on the Taxonomy</i> . . . . .</p>	» 27
<p>DE MUNNO A., BERTINI V. - Action of N-bromosuccinimide on 3-methyl-1,2,5-thiadiazole <i>Azione della N-bromosuccinimide sul 3-metil-1,2,5-tiadiazolo</i> . . . . .</p>	» 43
<p>MENESINI E. - Echinidi fossili dell'Arcipelago maltese. I. <i>Maltese Fossil Echinoids. I.</i> . . . . .</p>	» 51
<p>RAPETTI F., VITTORINI S. - Il deflusso liquido e torbido del T. Roglio (Bacino dell'Arno), relativi al 1977, in relazione ai processi di erosione nelle argille plioceniche <i>Liquid and solid transport in the T. Roglio (Arno Basin) of the year 1977, related to the processes of erosion into pliocenic clays</i> . . . . .</p>	» 65
<p>SALA B. - La faune pré-würmienne des grands Mammifères de la Grotte du Poggio (Marina de Camerota, Salerne) <i>Le faune prewürmiane a grandi Mammiferi della Grotta del Poggio (Marina di Camerota, Salerno)</i> . . . . .</p>	» 77
<p>MORELLI I., CATALANO S., SCARTONI V., PACCHIANI M., MARSILI A. - Boron trifluoride-catalysed rearrangements of some tetrasubstituted neotriterpene epoxides. V - Fragmentation of 21,22-epoxy-A'-neogammaceranes <i>Trasposizioni catalizzate da trifluoruro di boro di alcuni epossidi neotriterpenoidici tetrasostituiti. Nota V. Frammentazione dei 21,22-epossi-A'-neogammacerani</i> . . . . .</p>	» 101
<p>CARMIGNANI L., GIGLIA G. - Large scale reverse « drag folds » in the late alpine building of the Apuane Alps (N. Apennines) <i>Pieghe di trascinamento a grande scala e a simmetria inversa nell'edificio alpino tardivo delle Alpi Apuane (Appennino Settentrionale)</i> . . . . .</p>	» 109
<p>DALLEGNO A., GIANELLI G., LATTANZI P., TANELLI G. - Pyrite deposits of the Gavorrano area, Grosseto <i>I depositi di pirite della zona di Gavorrano (Grosseto)</i> . . . . .</p>	» 127
<p>GRAZZINI M. - Identification et analyse de petits globes dans certaines brèches ophiolithiques <i>Identificazione e analisi di globuli in breccie ofiolitiche</i> . . . . .</p>	» 167

- FRAVEGA P., VANNUCCI G. - Facies di retroscogliera nei calcari giurassico-cretacei di Punta Garavano (Balzi Rossi - Ventimiglia)  
*Back-reef facies in Punta Garavano limestones (Balzi Rossi - Ventimiglia)* . . . . . » 177
- GIUSTIZIA F. - Il deposito musteriano nel riparo i Grottoni presso Calascio (L'Aquila). Nota preliminare  
*The mousterian deposit of « I Grottoni » rock shelter near Calascio (L'Aquila, Italy). Preliminary report* . . . . . » 189
- RADMILLI A. M., MALLEGNI F., LONGO E., MARIANI R. - Reperto umano con industria acheuleana rinvenuto presso Roma  
*Human femoral fragment with acheulean industry discovered near Rome* . . . . . » 203
- SAITTA M. - Automatizzazione della elaborazione dei dati relativi ad un sistema di analisi di routine in campioni di rocce  
*Automatic processing of data produced in a system of routine analyses of rock samples* . . . . . » 215
- LEONI L., ORLANDI P. - La thaumasite della miniera del Temperino (Campiglia M.ma)  
*Thaumasite from Temperino mine (Campiglia M.ma)* . . . . . » 241
- ORLANDI P., CHECCHI F. - L'ulmannite del M.te Corchia (Alpi Apuane).  
*Ulmannite from Apuan Alps* . . . . . » 245
- MARTINI F. - Segnalazione di un'industria musteriana presso Impruneta (Firenze)  
*A Mousterian lithic industry found near Impruneta (Florence)* . . . » 249
- BORGOGNINI TARLI S., PALMA DI CESNOLA A. - Su alcuni resti umani rinvenuti nel deposito Gravettiano della Grotta Paglicci nel Gargano  
*Human skeletal remains from the Gravettian layers of Pagli cave (Gargano headland, Foggia, Italy)* . . . . . » 261
- CIONI O., GAMBASSINI P., TORRE D. - Grotta di Castelcivita: risultati delle ricerche negli anni 1975-77  
*Results of recent researches (1975-77) in the Castelcivita Cave (Salerno)* . . . » 275
- GALIBERTI A., BARTOLI G. - Proposta di una scheda tipo per la classificazione e lo studio dei bifacciali del Paleolitico inferiore mediante elaborazione meccanografica  
*Proposal of a standard card for the study of handaxes of lower paleolithic by mechanographic elaboration* . . . . . » 297
- BARGAGLI R., GALIBERTI A., ROSSI C., SARTI L. - Il giacimento musteriano di Montemileto (Avellino)  
*The mousterian site of Montemileto (Avellino, Italy)* . . . . . » 341
- RADI G. - Resti di un villaggio neolitico a Villa Badessa (Pescara)  
*Remains of a neolithic village found near Villa Badessa (Pescara)* . . . » 405
- PENNACCHIONI M. - Nuovi dati e precisazioni sull'insediamento preistorico di Torre Crognola (Vulci - Viterbo)  
*New data and specifications about the prehistoric settlement of Torre Crognola (Vulci, Viterbo, Italy)* . . . . . » 415
- ACCORSI C. A., AIELLO E., BARTOLINI C., CASTELLETTI L., RODOLFI G., RONCHITELLI A. - Il giacimento Paleolitico di Serino (Avellino): stratigrafia, ambienti e paleontologia  
*The paleolithic site of Serino (Avellino - Italy): stratigraphy, environment, palaethnology* . . . . . » 435

D. TORRE

## ORIENTAMENTI ATTUALI DELLA TASSONOMIA (\*)

**Riassunto** — Vengono riferite le opinioni più recenti sui sistemi di classificazione biologica. Maggiore attenzione è posta sul metodo dei cladisti.

**Abstract** — *Recent views on the Taxonomy.* The most recent views on the biological classification are reported. The cladistic method is more extensively considered.

**Key words:** Taxonomy, Theory.

Negli ultimi venti anni si è riaperto l'interesse per i problemi connessi con la classificazione degli esseri viventi. SIMPSON e MAYR hanno il merito di avere fondato una classificazione evolutiva, costruita cioè in base alle ipotesi che si avanzano sulla filogenesi degli organismi. Per un evolutivista il problema più difficile da risolvere è quello di stabilire una scala dei valori tassonomici posseduti dai vari caratteri degli organismi; infatti dalla teoria evolutiva si deduce che i caratteri non posseggono tutti la stessa quantità d'informazioni sulla evoluzione degli esseri viventi. I caratteri che presentano uguali modificazioni in linee filetiche separate (evoluzioni parallele e convergenze) e che manifestano inversioni con ripetizione di stadi precedenti, hanno scarso valore per determinare i rapporti genealogici, e sono anzi fonte di errori nelle ricostruzioni filogenetiche.

SOKAL e SNEATH (1963) hanno sostenuto la necessità di una classificazione basata sul confronto della somiglianza complessiva degli organismi, senza una valutazione differenziata dei caratteri. Essi sono partiti dalla convinzione che dare un peso diverso ai caratteri significa introdurre elementi arbitrari nella classificazione, e che l'unica oggettività possibile è quella che si ottiene considerando i caratteri tutti ugualmente significativi. Nello sforzo di ren-

---

(\*) Lavoro pubblicato col contributo del C.N.R.

dere il meno arbitraria possibile la classificazione, questi autori hanno posto l'accento sull'uso di tecniche statistiche per stabilire gradi di somiglianza e raggruppamenti in funzione di essi. Per questo i seguaci di SOKAL e SNEATH sono detti tassonomi numerici. Sotto la spinta delle loro ricerche sono state elaborate analisi statistiche multidimensionali assai raffinate. La classificazione dei tassonomi numerici è necessariamente una classificazione morfotipica, che non risponde immediatamente al bisogno di uno schema che rifletta i legami biologici e, quindi, genealogici degli organismi.

Spetta a HENNIG il merito di aver aperto con il suo lavoro del 1966 un dibattito, non ancora chiuso, fra i tassonomi evolucionisti. Si sono formati due schieramenti, quello dei tradizionalisti che si rifanno a MAYR e SIMPSON e perciò sono detti anche sintetisti (dalla teoria sintetica dell'evoluzione), e quello dei cladisti che hanno cercato di formalizzare il metodo d'analisi filogenetica ed elaborare classificazioni che riflettano in modo puntuale le relazioni filogenetiche. Il dibattito è risultato molto utile per chiarire e approfondire molti concetti della filogenesi.

Prima di proseguire, conviene esaminare brevemente il significato dei termini omologia, monofilia, evoluzione parallela e convergenza.

In organismi diversi sono detti omologhi quei lineamenti e strutture (caratteri) che hanno la stessa posizione topografica, che presentano lo stesso sviluppo embriologico od ontogenetico e che hanno dettagli strutturali simili. Alcuni biologi (BONDE 1977, BOCK 1977, HECHT e EDWARDS 1977) danno dell'omologia una definizione filogenetica: i caratteri presenti in due o più organismi sono omologhi se essi sono stati ereditati senza modificazioni dall'immediato antenato comune. I criteri per il riconoscimento delle omologie che si possono dedurre da questa definizione sono in pratica gli stessi della definizione precedente: uguaglianza e corrispondenza delle parti. Tuttavia la seconda definizione si differenzia perché esclude dal concetto di omologia quei caratteri che si presentano uguali a seguito di trasformazioni parallele in linee filetiche distinte.

Esistono gradi o livelli gerarchici diversi di omologia: in due o più organismi un dato elemento può avere la stessa struttura base derivata dall'antenato comune più prossimo, ma manifestare diversità in dettagli avendo antenati distinti successivi a quello in comune; si ha così omologia ad un livello gerarchico più ampio

(gruppo sistematico più largo) e una non-omologia ai livelli gerarchici più stretti. L'arto di un gorilla e il suo corrispondente di un uomo sono omologhi al livello tassonomico che li comprende entrambi (p.e. famiglia) ma non lo sono al livello tassonomico che li distingue (dove si manifestano caratteristiche morfologico-funzionali diverse). In conclusione l'omologia è un concetto relativo.

La monofilia, secondo una definizione di SIMPSON (1961), è la derivazione di un taxon attraverso una o più linee filetiche da un immediato taxon ancestrale di rango uguale o più basso. Simpson chiamò il suo concetto « monofilia minima ». Con questa definizione e con appropriati aggiustamenti di rango ogni gruppo può essere considerato monofiletico: ad esempio i mammiferi e gli uccelli, se raggruppati in una superclasse, possono essere considerati monofiletici derivando ambedue dalla classe dei rettili. La definizione inoltre ci porta ad operare in modo circolare: il rango dei taxa deve essere stabilito prima del riconoscimento della monofilia di un gruppo, ma in una classificazione evolucionistica i ranghi sono precisati dopo che i gruppi monofiletici sono stati delimitati e i vari livelli di monofilia riconosciuti. Seguendo HENNIG (1966), BONDE (1977) elimina le ambiguità della precedente definizione precisando che un gruppo è monofiletico quando include solamente una specie e tutti i suoi discendenti.

Ambedue le definizioni esprimono un modello filogenetico dedotto dalla teoria dell'evoluzione e non hanno un diretto valore operativo, in quanto non contengono i criteri per il riconoscimento dei gruppi. Per delimitare in pratica un gruppo monofiletico bisogna ricorrere alle omologie e quindi ai criteri per la loro individuazione. Pertanto si potrebbe formulare la seguente definizione operativa: i gruppi monofiletici sono costituiti da organismi con caratteri omologhi.

Al concetto di monofilia si contrappone quello di polifilia, condizione questa che si determina quando un gruppo sistematico è costituito da organismi che non derivano tutti da uno stesso antenato (fig. 1). A questi due concetti può essere aggiunto quello della parafilia, che HENNIG (1966, 1975) definì come la condizione dei gruppi delimitati in base ai caratteri omologhi che si presentano con gli stadi più primitivi della loro serie di trasformazioni; mentre la polifilia è la condizione dei gruppi delimitati in base a caratteri simili ma non omologhi. NELSON (1971, 1973) ha dato invece della parafilia una definizione di tipo filogenetico; il concetto,

ripreso da BONDE (1977), esprime che i gruppi parafiletici sono gruppi monofiletici privi di uno dei loro sottogruppi monofiletici o di una specie (fig. 1). Le definizioni di HENNIG e di NELSON non sono trasformabili l'una nell'altra. La critica che possiamo fare al concetto di HENNIG è che un gruppo delimitato per mezzo di alcuni

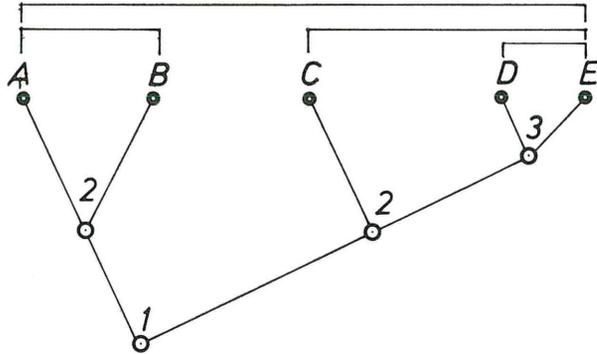


Fig. 1 - Cladogramma rappresentante un gruppo monofiletico: i numeri 1-3 indicano livelli sempre più ristretti di monofilia che corrispondono a taxa di rango sempre minore; un sottogruppo che fosse costituito da B e C sarebbe polifiletico; un sottogruppo A, B, C, D separato da E sarebbe parafiletico nel senso di NELSON.

caratteri arcaici può contenere altri caratteri derivati per evoluzione parallela e convergenza (omoplasie) ed essere quindi nello stesso tempo parafiletico e polifiletico. Mentre il concetto di NELSON mi sembra che non presenti alcuna utilità: la possibilità di conoscere un gruppo monofiletico che comprenda tutti gli organismi derivati dall'antenato comune è puramente teorica, la probabilità che almeno uno dei sottogruppi monofiletici o una specie sia assente è altissima, e quindi in pratica tutti i gruppi che delimitiamo in base alle osservazioni disponibili sarebbero parafiletici. Dal punto di vista operativo i gruppi parafiletici di HENNIG risultano a mio avviso più significativi. Seguendo questo autore i gruppi fossili ancestrali sono di norma parafiletici. Va infine fatto presente che nei gruppi polifiletici e parafiletici vi è almeno uno dei sottogruppi o specie che ha rapporti genealogici più stretti con organismi esterni ai gruppi stessi.

Tappa essenziale di ogni classificazione evolutivista è il riconoscimento dei gruppi monofiletici che rappresentano i soli

possibili raggruppamenti « naturali » dei taxa; per naturali si intende in accordo con la teoria dell'evoluzione.

I termini evoluzione parallela e convergenza sono stati usati dai biologi sia con significato diverso che come sinonimi: credo sia opportuno mantenere distinti i due concetti, accettando le definizioni di HECHT e EDWARDS (1976, 1977). La convergenza è il raggiungimento di caratteri simili in almeno due linee filetiche il cui più recente antenato comune non possedeva le strutture corrispondenti; il parallelismo evolutivo (o evoluzione parallela) è la formazione di caratteri simili in organismi il cui antenato comune già possedeva, in forma più primitiva, gli elementi strutturali di quei caratteri. Un esempio di convergenza è dato dalla somiglianza strutturale dell'occhio dei vertebrati e dei cefalopodi; possiamo invece considerare come esempio di parallelismo l'arto degli Equidi e dei Litopterni. Le convergenze riguardano sempre caratteri non omologhi (caratteri che non erano presenti nell'antenato comune più prossimo); i parallelismi invece interessano strutture che sono omologhe per quanto riguarda i loro elementi base ma non lo sono se consideriamo i particolari degli elementi stessi.

Dobbiamo infine precisare il significato che gli evoluzionisti danno ai termini albero filogenetico e cladogramma o dendrogramma. Un albero filogenetico è un diagramma ramificato che illustra il corso della storia evolutiva di un gruppo di organismi; i segmenti fra i nodi o punti di biforcazione rappresentano specie o taxa inferiori o superiori, le biforcazioni, o ramificazioni in genere, simboleggiano le differenziazioni dei taxa. Il numero dei nodi che separano due taxa esprime il grado di parentela, e la distanza fra due nodi successivi il tempo intercorso tra le due differenziazioni. Nei cladogrammi o dendrogrammi i punti terminali rappresentano le specie o gruppi sub- o sopraspecifici, i nodi le specie ancestrali e i segmenti di connessione le relazioni di derivazione.

### *I cladisti*

La teoria sistematica dei cladisti si fonda sui seguenti assunti:

- 1) la diversità biologica è il risultato dell'evoluzione;
- 2) gli organismi individuali hanno caratteri che possono essere trasferiti da una generazione alla successiva senza o con trasformazione;

- 3) unità obbiettive di diversità biologica esistono sopra il livello individuale;
- 4) esistono processi per i quali alcune di tali unità si dividono creando aumento di diversità;
- 5) alcune unità possono estinguersi, diminuendo la diversità biologica;
- 6) la vita, come la conosciamo oggi, ha avuto un'origine unica.

I dendrogrammi elaborati dai cladisti sono costruiti per ramificazioni successive, ogni nodo è collegato ad almeno due nodi successivi o a due punti terminali del dendrogramma; passaggi da una specie ad un'altra senza divisioni non sono considerati. Ciò mi sembra conseguente al fatto che i cladisti sono essenzialmente dei neontologi interessati a classificare organismi attuali. L'analisi filogenetica condotta su forme contemporanee non può che limitarsi alla ricostruzione degli antenati comuni, unità interposte tra due nodi successivi non possono essere dedotte dall'analisi orizzontale dei taxa. Dalla teoria sintetica dell'evoluzione si deduce che la differenziazione di un'intera specie in un'altra (anagenesi) è da considerarsi un evento poco probabile; tuttavia se assumiamo che una specie abbia dispersione limitata e possibilità di flusso genico tra le sue popolazioni, possiamo allora ritenere probabile una differenziazione di tutta la specie in una unica direzione evolutiva. I cladisti mostrano in genere una sfiducia verso i dati paleontologici sia per l'incompletezza delle informazioni biologiche reperibili sui fossili sia perché non c'è modo di dimostrare che una data specie fossile sia ancestrale di altre. Infatti una specie ancestrale è costituita in generale da caratteri primitivi i quali non forniscono indicazioni precise sulle relazioni filogenetiche. L'ipotesi che una data specie sia genitrice di altre può essere falsificata ma non provata.

I cladisti (HENNIG 1966, 1975; BRUNDIN 1968; NELSON 1971; BONDE 1975, 1977) adottano come principio metodologico la rappresentazione dei processi speciativi con ramificazioni dicotomiche. Risolvere le interrelazioni filogenetiche con dicotomie garantisce il massimo dell'informazione, altri modelli (tricotomie, etc.) hanno un contenuto informativo minore in quanto non eliminano il dubbio che un maggior numero di dati avrebbe permesso una ricostruzione basata su rapporti dicotomici. Un cladogramma dicotomico si costruisce tramite il riconoscimento dei *sister groups*. Un gruppo monofiletico si definisce *sister group* di un altro se gli organismi

che lo compongono presentano omologie dello stesso livello gerarchico con gli individui dell'altro gruppo. HENNIG (1966) introdusse i termini plesiomorfia e apomorfia ad indicare stadi di primitività e di derivazione evolutiva di un carattere. Si tratta di concetti relativi in quanto la condizione di un carattere può essere plesiomorfa rispetto ad uno stadio evolutivo successivo del carattere stesso e apomorfa nei confronti di uno stadio precedente; ad esempio, data una successione evolutiva di un carattere attraverso gli stadi  $A \rightarrow B \rightarrow C$  si ha che A è plesiomorfo di B e C, che B è apomorfo di A ma plesiomorfo di C e C è apomorfo di B e di A. I caratteri plesiomorfi che si ritrovano invariati nei discendenti di una specie sono detti *simplesiomorfi*, mentre i caratteri apomorfi che conservano nei discendenti la stessa apomorfia del progenitore si dicono *sinapomorfi*. I concetti di *simplesiomorfia* e *sinapomorfia* sono praticamente identici a quello di omologia, l'unico vantaggio che offrono è di indicare senza bisogno di ulteriori precisazioni la condizione primitiva o derivata di un carattere. I *sister groups* sono quindi quelli che presentano stesse *sinapomorfie*. La ricerca delle *sinapomorfie* è la fase principale delle ricostruzioni filogenetiche; ciò comporta che siano stabilite le polarità delle serie delle trasformazioni dei caratteri (*morfoclini*). Il criterio più comunemente usato (KLUGE e FARRIS 1969; SCHAEFFER et al. 1972; HECHT e EDWARDS 1977) per determinare le polarità di un *morfocline* consiste nel riconoscere come più primitivo lo stadio evolutivo che ha la più larga diffusione fra i taxa (principio della comunanza). Informazioni sulla polarità dei *morfoclini* ci vengono anche dalle analisi della complessità strutturale dei caratteri e dalle variazioni che questi subiscono durante lo sviluppo ontogenetico. Normalmente la maggiore complessità morfologica corrisponde a stadi più evoluti, tuttavia non sono pochi i casi di successive semplificazioni strutturali di un carattere per fusioni, riduzioni o perdite di parti. Nei viventi lo studio degli embrioni ci può aiutare a risolvere questi problemi. Un ulteriore criterio ci viene dal confronto con *morfoclini* di altri caratteri: l'ipotesi sulla polarità di un *morfocline* è tanto più attendibile quanto più concorda con le polarità dei *morfoclini* di altri caratteri correlati. I cladisti considerano, in genere, dubbie le polarità stabilite in base alla successione stratigrafica degli stadi evolutivi dei caratteri. La possibilità di evoluzioni parallele con velocità diversa e l'incompletezza dei documenti paleontologici non consente di escludere che l'ordine di comparsa degli stadi evo-

lutivi nella serie stratigrafica non corrisponda alla reale successione del morfocline. Personalmente ritengo che sia prova sufficiente della condizione primitiva di un carattere il fatto che essa si ritrovi sempre più diffusa tra i taxa quanto più questi sono antichi. La polarità di un morfocline è suggerita anche dalla coincidenza del senso della serie di trasformazioni con il miglioramento delle funzioni adattative del carattere.

Stabilite le polarità e scelte le sinapomorfie ritenute più significative si individuano i *sister groups* (fig. 2). I modelli filogenetici che illustrano le relazioni tra gli organismi possono naturalmente essere più di uno e dipendono dalle sinapomorfie che vengono scelte. I cladisti privilegiano tra i vari modelli quello che comporta il minor numero possibile di parallelismi e di inversioni nelle successioni evolutive dei caratteri, in conformità al principio della

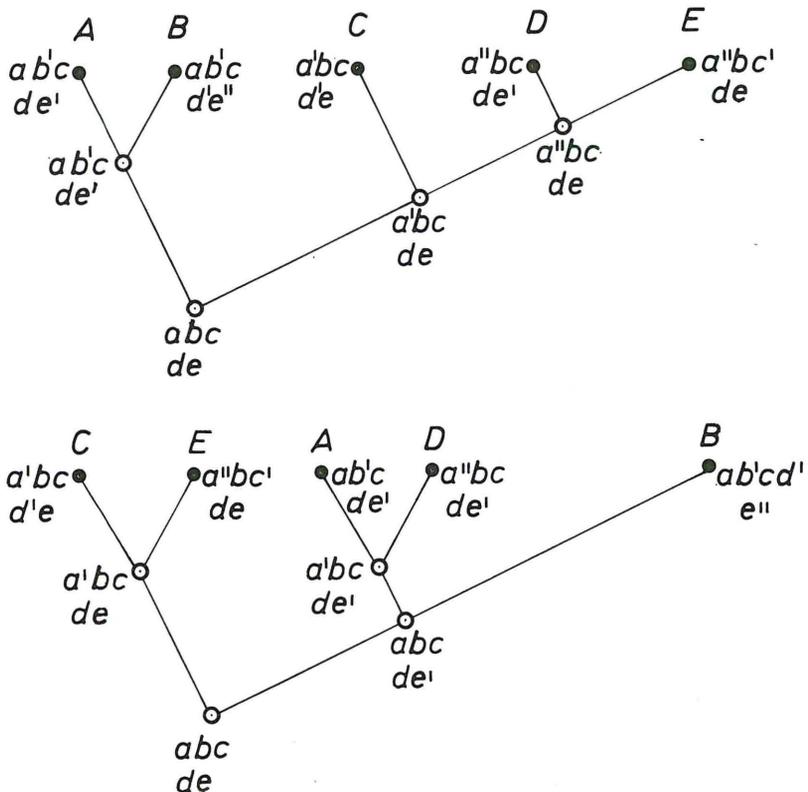


Fig. 2 - Cladogrammi costruiti utilizzando i morfocline del carattere (a) ed (e).

parsimonia secondo il quale una ipotesi scientifica deve essere la più semplice possibile. Possiamo fare un esempio teorico prendendo cinque unità o specie caratterizzate dall'associazione di stadi evolutivi dei cinque caratteri base (a), (b), (c), (d), (e): specie A [a, b', c, d, e']; specie B [a, b', c, d', e'']; specie C [a', b, c, d', e]; specie D [a'', b, c, d, e']; specie E [a'', b, c', d, e]. Si riconoscono i seguenti morfoclini:  $a \rightarrow a' \rightarrow a''$ ;  $b \rightarrow b'$ ;  $c \rightarrow c'$ ;  $d \rightarrow d'$ ;  $e \rightarrow e' \rightarrow e''$ . I morfoclini del carattere (a) e del carattere (e) sono i più ricchi d'informazioni in quanto maggiormente differenziati, e vengono quindi scelti per la costruzione dei modelli filogenetici (clado-grammi). Se utilizziamo il carattere (a) per individuare i *sister groups* otteniamo un modello (fig. 2) dove vi sono due caratteri che mostrano parallelismi evolutivi: la comparsa della caratteristica (d') nelle specie B e C, e della caratteristica (e') nel gruppo (A-B) e nella specie D. Se utilizziamo il carattere (e) otteniamo un modello (fig. 2) dove si hanno tre eventi di parallelismo evolutivo e una inversione: la comparsa della caratteristica (a') nei gruppi (C-E) e (A-D), della caratteristica (b') nelle specie A e B, della caratteristica (d') nelle specie B e C e l'inversione (a')  $\rightarrow$  (a) nella specie A. Per il principio della parsimonia scegliamo come modello delle relazioni filogenetiche il cladogramma costruito con gli stadi evolutivi del carattere (a).

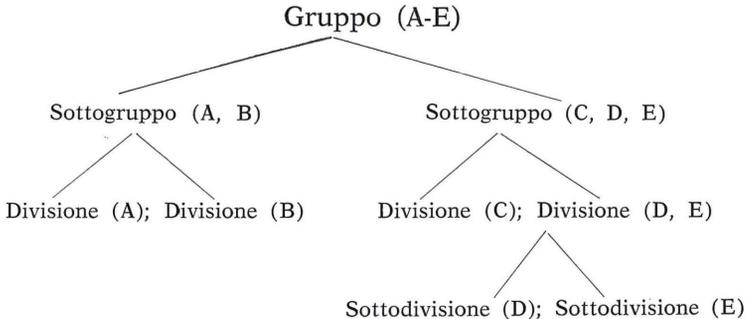
I cladisti ritengono che le ricostruzioni filogenetiche devono basarsi unicamente sui caratteri posseduti dagli organismi (fattori intrinseci), altri attributi come la distribuzione nel tempo e nello spazio (fattori estrinseci) non sono per loro determinanti nella scelta del modello filogenetico. HECHT e EDWARDS (1977) hanno scritto che eventi storici come la deriva delle masse continentali, le glaciazioni, l'andamento delle correnti influenzano la distribuzione degli organismi ma non hanno alcuna relazione con la loro storia genetica. Questa affermazione mi lascia perplesso poiché l'orientamento della selezione e quindi le speciazioni sono influenzati dalle situazioni geografiche; si può anche dire che la storia biologica o genetica degli organismi dipende sia dagli eventi interni agli organismi stessi (mutazione) che dai fatti che hanno interessato l'ambiente esterno con il quale gli organismi sono in equilibrio. Ma, forse, HECHT e EDWARDS intendevano dire che gli organismi portano in sé stessi la testimonianza diretta della loro storia genetica, mentre qualsiasi altro attributo estrinseco non può essere messo immediatamente in relazione con gli eventi biologici. Se

questo è il senso dell'affermazione di questi autori, allora sono perfettamente d'accordo; tuttavia non condivido il loro pessimismo sull'utilizzazione dell'informazioni che derivano dalla distribuzione degli organismi. Costruito un modello filogenetico se questo è in opposizione con la distribuzione spaziale o temporale degli organismi, bisogna verificare se sono possibili ipotesi storiche che spiegano la distribuzione stessa e che eliminano l'opposizione, ma se queste non sono possibili è necessario cambiare il modello filogenetico. Non si deve dimenticare infatti che i cladisti costruiscono i dendrogrammi basandosi su alcuni caratteri piuttosto che su altri, e che il criterio della parsimonia, che sovente guida le loro scelte, non può essere considerato valido in assoluto e, a mio avviso, non deve prevalere sui dati relativi alla distribuzione nello spazio e nel tempo.

### *Criteri di classificazione*

I cladisti sono in sostanza concordi nel seguire i seguenti criteri per la classificazione: i taxa devono essere gruppi strettamente monofiletici; i *sister groups* devono appartenere a taxa dello stesso rango gerarchico. Convenzioni diverse sono state adottate dai seguaci del cladismo per determinare i ranghi gerarchici: HENNIG (1966) ha sostenuto che il rango dei taxa può essere stabilito in modo non arbitrario solo tenendo conto dell'età assoluta della loro origine; in altre parole, tanto maggiore è l'età tanto più ampio è il rango del taxon. LØVTRUP (1973, 1974, 1975, 1977) ha considerato impraticabile il criterio di HENNIG in quanto un taxon si caratterizza, ed è quindi riconoscibile, solo alla prima divisione (speciazione) successiva alla sua origine, ma l'età e la frequenza delle speciazioni difficilmente nei *sister groups* si corrispondono; ne consegue che l'età determinabile di un taxon sarebbe normalmente diversa da quella del suo *sister group*. Vi è così in HENNIG contraddizione tra la regola che stabilisce per i *sister groups* uno stesso rango gerarchico e il criterio che fissa i ranghi in funzione dell'età d'origine dei gruppi. LØVTRUP ha proposto di determinare i livelli gerarchici dei taxa partendo dall'origine dei gruppi monofiletici e variando il rango di un livello ad ogni divisione speciativa; in questo modo si garantisce l'eguaglianza di rango dei *sister groups* ma si provoca in genere diversità nei livelli gerarchici dei taxa terminali dato che il numero delle speciazioni è di solito differente nei

vari fila. LØVTRUP usa un sistema di numerazione con valori crescenti dall'origine alle terminazioni. BONDE (1977) nelle sue esemplificazioni ha adottato un criterio di raggruppamento analogo a quello dell'autore precedente, facendo variare il livello gerarchico ad ogni speciazione. A titolo d'esempio, se prendiamo un gruppo monofiletico come quello illustrato nella fig. 1, la classificazione degli organismi rappresentati sarebbe:



A parte le particolarità che distinguono i vari autori, il sistema cladistico di classificazione rompe la tradizione linneana ancora seguita dagli evoluzionisti tradizionali e dai tassonomi numerici; con le dovute distinzioni, sia i primi che i secondi fissano i ranghi gerarchici dei taxa in funzione dei gradi di somiglianza fenetica, in conformità ai modi linneani. Le differenze tra i cladisti e gli altri non sono tanto evidenti quando si classificano solo organismi attuali; infatti la somiglianza fenetica dipende dalle relazioni genealogiche per cui i raggruppamenti che si ottengono con i diversi sistemi d'analisi sono per lo più simili. Ma le differenze risultano evidenti quando sono incluse nella classificazione anche le forme fossili: la classificazione cladistica riflette con perfetta corrispondenza le linee genealogiche mentre una classificazione di tipo linneano rispecchia le affinità di parentela tra gli organismi ma le sue categorie non riproducono punto per punto le strutture della costruzione filogenetica. L'esempio teorico di fig. 3 illustra quanto è stato detto. Una classificazione cladistica presuppone una precisa conoscenza delle relazioni filogenetiche che intercorrono fra gli organismi, e questo comporta difficoltà a classificare i fossili insieme alle forme attuali. Come ho già avuto occasione di dire, non è possibile provare che una certa specie è ancestrale di altre,

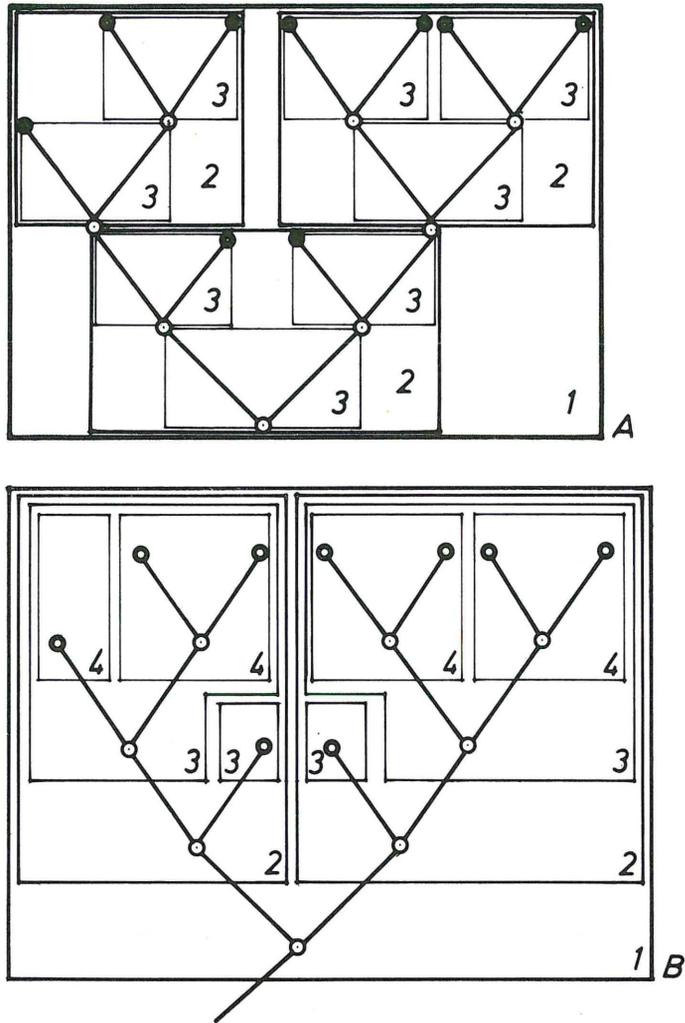


Fig. 3 - Raggruppamenti secondo modalità di tipo evoluzionista tradizionale (A) e di tipo cladistico (B).

si può solo fare l'ipotesi che essa lo sia e attraverso la ricerca di dati contrastanti l'ipotesi stessa negare o confermare la sua veridicità. I cladisti hanno dato risposte diverse al problema dell'inclusione dei fossili nelle loro classificazioni. CROWSON (1970) ha suggerito di classificare gli organismi separatamente per ogni periodo geologico; HENNIG (1969) ha fatto posto ai fossili nella clas-

sificazione degli organismi attuali, ma come appendici comprese fra i *sister taxa*, gli *stammgruppen*, che includono quei fossili che hanno con un taxon affinità più strette di quelle che esistono tra il taxon stesso e il suo *sister group*. Classificare i fossili insieme agli organismi attuali con i criteri dei cladisti comporterebbe l'uso di un numero molto grande di livelli gerarchici. Per evitare questo inconveniente NELSSON (1974) ha suggerito una convenzione per la quale il gruppo che viene per primo elencato è il *sister group* dell'insieme dei gruppi che seguono nell'elenco; riprendendo l'esempio teorico riportato poc'anzi, la classificazione potrebbe essere riscritta con un livello gerarchico in meno e senza compromettere il suo valore rappresentativo del cladogramma a cui si riferiva:

#### Gruppo (A-E)

##### Sottogruppo (A-E)

Divisione (A)

Divisione (B)

##### Sottogruppo (C, D, E)

Divisione C

Divisione D

Divisione E

La convenzione di Nelson è un artificio assai utile per impedire che ad ogni inserimento di un nuovo fossile si debba variare il livello gerarchico del gruppo collegato. Gruppi fossili che hanno la possibilità di essere ancestrali di altri sono inseriti con la dizione *incertae sedis* immediatamente prima dei probabili gruppi figli, inoltre i gruppi fossili possono distinguersi da quelli attuali con l'uso di simboli, come crocette, asterischi etc.; con un simbolo si può inoltre indicare le forme ancestrali ritenute certe. C'è in tutti i cladisti la preoccupazione di evitare che l'inserimento dei fossili alteri la classificazione fondata sui soli viventi: i fossili debbono potere essere tolti o spostati senza che i rapporti fra le forme attuali siano turbati. I cladisti vogliono arrivare a costruire una classificazione dalle strutture stabili, come se questa fosse l'obiettivo principale da raggiungere. In realtà in una classificazione cladistica è sufficiente una variazione nella scelta delle sinapomorfie per provocare differenze profonde nei livelli gerarchici più ampi. Nelle classificazioni a struttura linneana degli evoluzionisti tradizionali i livelli gerarchici superiori hanno una inerzia decisamente maggiore.

### Conclusione

I tassonomi numerici o fenetisti considerano la classificazione solo un sistema di riferimento e il loro scopo è di rendere tale sistema il più stabile possibile, obiettivo che essi ritengono di raggiungere estraniandosi dai problemi filogenetici e valutando unicamente le somiglianze globali degli organismi.

Questa concezione contrasta con le vedute degli evoluzionisti che mirano ad una classificazione ricca di contenuto filogenetico. L'approccio degli evoluzionisti tradizionali o sintetici è più eclettico di quello dei cladisti. I primi sfruttano tutti i mezzi che la teoria della classificazione offre loro per stabilire le relazioni filogenetiche tra gli organismi, e non disdegnano le tecniche d'analisi dei tassonomi numerici anche se rifiutano le loro motivazioni; l'importante è raggiungere la « verità » storica sui rapporti fra i vari organismi. La ricostruzione degli alberi filogenetici è lo scopo principale, la classificazione è solo un mezzo per comunicare delle informazioni. I cladisti si limitano, in sostanza, a ricostruire la successione delle ramificazioni della filogenesi degli organismi, e a costruire una classificazione che rifletta fedelmente la successione stessa.

Nelle ricerche paleontologiche è senz'altro più produttivo procedere con il metodo degli evoluzionisti tradizionali: esso consente di sfruttare nel modo migliore le informazioni parziali che si possono raccogliere sui fossili ed è più congruo alla finalità di ricostruire l'intera vicenda dell'evoluzione dei vari organismi.

### BIBLIOGRAFIA

- BOCK W. J. (1977) - Foundations and methods of evolutionary classification. *In: Major Patterns in Vertebrate Evolution. Nato advanced study Inst. series A*, Plenum Press, New York and London, **14**, 851-895.
- BONDE N. (1975) - Origin of « higher groups »: viewpoints of phylogenetic systematics. *Coll. Int. C.N.R.S.*, n. 218, 293-324.
- BONDE N. (1977) - Cladistic classification as applied to vertebrates. *In: Major Patterns in Vertebrate Evolution. Nato advanced study Inst. series A*, Plenum Press, New York and London, **14**, 741-804.
- BRUNDIL L. (1968) - Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. *In: Current problems of lower vertebrate phylogeny. Nobel Symposium*, **4**, 473-495, Stoccolma 1969.
- CROWSON R. A. (1970) - Classification and biology. Ed., London, 350 pp.
- HECHT M. K., EDWARDS J. L. (1976) - The determination of parallel or monophyletic relationships, the proteid salamanders: a test case. *Amer. Nat.*, **110**, 653-677.

- HECHT M. K., EDWARDS J. L. (1977) - The methodology of phylogenetic inference above the species level. *In: Major Patterns in Vertebrate Evolution. Nato advanced study Inst. series A*, Plenum Press, New York and London, **14**, 3-51.
- HENNIG W. (1966) - Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- HENNIG W. (1969) - Die Stammesgeschichte der Insekten. *Senckenberg-Buch*, **49**, Frankfurt a.M., 436 pp.
- HENNIG W. (1975) - Cladistic analysis or cladistic classification?: A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.*, **24**, 244-256.
- KLUGE A. G., FARRIS J. S. (1969) - Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.*, **18**, 1-32.
- LØVTRUP S. (1973) - Classification, convention and logic. *Zool. Scripta*, **2**, 49-61.
- LØVTRUP S. (1975) - On phylogenetic classification. *Acta Zool. Cracov*, **20**, 499-523.
- LØVTRUP S. (1977) - Phylogenetics: some comments on cladistic theory and method. *In: Major Patterns in Vertebrate Evolution. Nato advanced study Inst. series A*, Plenum Press, New York and London, **14**, 805-822.
- MAYR E. (1942) - Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 334 pp.
- MAYR E. (1969) - Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York, 428 pp.
- NELSON G. J. (1971) - Paraphyly and polyphyly: redefinitions. *Syst. Zool.*, **20**, 471-472.
- NELSON G. J. (1973) - Comments on Hennig's « Phylogenetic systematics » and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.*, **21**, 364-374.
- NELSON G. J. (1974) - Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.*, **22**, 344-359.
- SCHAEFFER B., HECHT M. K., ELDREDGE N. (1972) - Phylogeny and Paleontology. *Evol. Biol.*, **6**, 31-46.
- SIMPSON G. G. (1961) - Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press, New York, 245 pp.
- SOKAL R. R., SNEATH P. H. A. (1963) - Principles of numerical taxonomy. Freeman, San Francisco, 359 pp.

(ms. pres. il 31 gennaio 1979; ult. bozze il 23 giugno 1979)