

Università degli Studi di Padova

Facoltà di Scienze mm.ff.nn.

Laurea di primo livello in Scienze e Tecnologie per la Natura

Elaborato di Laurea

**La specie in paleontologia,
fra questioni teoriche e scelte operative**

Tutor:

Prof. Alessandro Minelli

Dipartimento di Biologia, Università di Padova

Laureando:

Massimo Bernardi

Anno Accademico 2006/2007

Il ‘problema’ della specie

Allo studioso, al lettore interessato, o anche al semplice ‘uomo di strada’ che si accinga ad intraprendere l’intricato viaggio all’interno delle multiformi letture che ‘il problema della specie’ propone, non sfugge di certo la frequenza con la quale capita di imbattersi in un colorito passaggio: molti autori, infatti, nelle loro trattazioni riportano – a ragione, vista l’immediatezza dell’immagine – un’osservazione fatta dallo zoologo tedesco Ernst Mayr a proposito dei bellissimi uccelli della Nuova Guinea che egli stesso, poco più che ventenne, ebbe modo di conoscere in natura durante una spedizione. Gli indigeni di una remota tribù – riferisce Mayr – dispongono nel loro linguaggio di ben 136 nomi per indicare altrettante specie di uccelli individuabili nelle foreste in cui vivono. Nelle stesse foreste, dopo anni di meticoloso lavoro, ornitologi specialisti ne riconobbero 137, concludendo che solo in un caso gli abitanti della zona avevano mancato di riconoscere due specie diverse (Mayr, 1982).

Allo stesso modo – ed anche più agilmente – chiunque, ad esempio, sarebbe in grado di distinguere, indicandole come due specie differenti, il cavallo domestico (*Equus caballus*) dalla zebra delle savane africane (*Equus burchelli*) che pure, ad un’analisi più approfondita, poi così differenti non sono...

Ma allora, perché tanto dibattito attorno all’argomento ‘specie’?

Come afferma Stanley (1982), sembra essere una fondamentale caratteristica dell’uomo, fin dai tempi più antichi, quella di riconoscere delle specie (o tipi) tra gli organismi con i quali interagisce. A dispetto però di questa apparente abilità (alcuni casi molto ambigui verranno ricordati anche in questo elaborato), c’è stato e vi è tuttora molto disaccordo nel definire cosa una specie sia, precisamente.

In buona sostanza, la problematica dalla quale muove la gran parte delle analisi è sintetizzabile nella domanda: intendiamo tutti la stessa cosa quando parliamo di specie? O, meglio, utilizziamo tutti gli stessi criteri per definire la ‘categoria specie’? (Scoble, 1985).

Inizialmente si è assistito al faticoso organizzarsi delle prime posizioni riguardo al concetto di specie, poi, come risultato delle accresciute conoscenze e del cambiamento di prospettiva, si è giunti ad una vera proliferazione dei concetti stessi di specie (ed in generale di letteratura teorica sul tema), particolarmente in

anni recenti (de Queiroz, 1999). In una celebre review, Mayden (1997) ha elencato più di venti diversi concetti di specie.

Harrison (2002), nell'intento di delineare alcuni degli elementi che stanno all'origine delle differenze tra i vari concetti di specie, sostiene che "l'enfasi può essere posta sul definire concetti di specie chiaramente operativi, o universali, o entrambi, in modo che possano essere utili nella pratica tassonomica e applicabili a gruppi di linee evolutive sia sessuate che asessuate, consistenti in una singola popolazione interconnessa o in molte popolazioni disgiunte (allopatiche), o che siano rappresentate da taxa viventi oppure fossili". Inoltre, afferma Harrison, "la motivazione per scegliere un concetto di specie può derivare dall'adesione ad un particolare modello di processo evolutivo, o ad una comprensione delle forze che sono responsabili del mantenimento delle similarità o delle differenze tra le popolazioni esistenti o tra i gruppi di popolazioni"; ancora, "le specie possono essere viste come prodotti dell'evoluzione, o considerate come unità del cambiamento evolutivo".

Ognuna delle definizioni alternative proposte è oggi sostenuta da gruppi differenti di studiosi, ma la speranza sembra essere quella che una di queste – o magari una nuova – possa essere ritenuta la migliore dalla maggior parte dei biologi, così da risolvere il problema della specie pervenendo ad un unanime consenso. Il problema è che differenti biologi hanno idee discordanti su quale questo sarà.

Molti teorici, poi, sembrano godere del disaccordo, usando questo argomento per sostenere e rafforzare le loro idee su pluralismo ed antirealismo e suggerendo che il problema della specie è, in definitiva, irrisolvibile (de Queiroz, 1999).

Come si evince dal ragionamento di Paterson (1985), risulta evidente che l'individuazione di un concetto effettivamente applicabile a tutte le più svariate forme di vita (attuali e fossili), dalle alghe unicellulari ai funghi, alle piante e agli animali compreso l'uomo, è senza dubbio un'impresa ambiziosa; non c'è quindi da stupirsi se una soluzione soddisfacente non è ancora stata trovata.

Il problema della specie è stato mirabilmente illustrato da Robert O'Hara (1993), che l'ha interpretato come una parte del problema generale della rappresentazione della diversità biologica (l'autore usa il termine "evolutionary history"). Egli paragona le difficoltà che si incontrano in questo campo a quelle poste dal tentativo di rappresentare su due dimensioni la superficie della terra.

Entrambe queste discipline, tassonomia e cartografia, richiedono infatti scelte su quali elementi rappresentare, come rappresentarli e cosa omettere.

Secondo Minelli (2006) risulta difficile prevedere come la problematica possa essere superata; “in una situazione di grave incertezza circa il modo più opportuno e produttivo di intendere la specie biologica”, aggiunge, “non meraviglia che qualche studioso abbia proposto di farne addirittura a meno”.

Alcuni autori, pur sempre con l'intento di sottolineare il distacco delle loro posizioni rispetto a quelle più “classiche” – comprendenti precise connotazioni biologico-evoluzionistiche (Minelli, 1991) – hanno preferito parlare, meno drasticamente, ad esempio, di OTU (*operational taxonomic unit*) (Sokal e Sneath, 1963) o di LITU (*least inclusive taxonomic unit*) (Pleijel e Rouse, 1999; Pleijel, 2000).

Razionalmente, e lontano da conclusioni nichilistiche, ancora Minelli (2006) conclude che “ciò che accomuna tutte le ‘specie’ delle nostre classificazioni è, in effetti, il fatto di essere state registrate con un binomio linneano nell’anagrafe della biodiversità”.

In controtendenza, de Queiroz (1998) afferma che il problema della specie è stato, per la gran parte, già risolto. Aggiunge inoltre che “alla ricerca di nuovi modi di vedere la specie, biologi e filosofi hanno trascurato un aspetto e una soluzione relativamente semplici del cosiddetto ‘problema della specie’. La maggior parte del disaccordo sta nell’interpretare certe proprietà contingenti delle linee evolutive come proprietà necessarie delle specie (*species criteria*); ciò porta ad una incompatibilità tra le definizioni di specie sia in teoria (perché sono basate su differenti proprietà necessarie), sia in pratica (perché si arriva a riconoscere taxa differenti). Si origina così una competizione tra gli *species criteria* e le associate definizioni di specie; e il tema di fondo che le accomuna tutte tende ad essere oscurato. Riconoscere i tratti comuni in quello che ho definito il *general lineage concept of species* appare come una semplice soluzione al problema della specie” (de Queiroz, 1999).

Il grande numero di scritti sul concetto di specie in biologia è certamente testimone dell’importanza che i biologi (ed i filosofi) assegnano ad esso (Scoble, 1985), ma questa imponente e continua produzione rischia, schiacciata sotto il proprio peso, di non raggiungere il fine al quale le opere scientifiche aspirano, e cioè quello di divenire patrimonio comune, fonte di conoscenza perché parte di un dibattito che beneficia del contributo di ogni studioso. È un problema questo che va di certo ben oltre l’ambito della ricerca scientifica: l’accesso al sapere risulta

arduo e faticoso non perché i mezzi della conoscenza siano carenti, ma perché vi è un'incredibile dispersione degli stessi in una miriade di pubblicazioni che nemmeno gli strumenti specifici di valutazione riescono completamente a dominare. “Dalle discussioni di alcuni degli autori inclusi nel volume [Wheeler e Meier, 2000] che si occupa del concetto filogenetico di specie”, sostiene Mayr (2005), risulta “assolutamente palese che essi ignorano l'esistenza di molti testi pubblicati in questi ultimi anni”. Nello stesso lavoro, il compianto zoologo recentemente scomparso* individua, quale aggiuntiva problematica al dibattito, il possesso di “un'esperienza concreta piuttosto limitata a proposito di specie” da parte di alcuni attuali autori che arriva a definire *'tassonomi da salotto'*. “La lettura di alcuni articoli sulla specie, di fresca pubblicazione, è stata per me un'esperienza piuttosto sconvolgente” aggiunge poco oltre; estendendo infine la critica anche ai sistematici delle passate generazioni, cita le parole di Charles Darwin (in Darwin F., 1887) che già si era espresso sulla necessità da parte degli studiosi di maturare un'esperienza sul campo prima di dedicarsi ai principi teorici.

Il ‘problema della specie’, al centro del quale si trova la “nozione biologicamente irrilevante, ma logicamente cruciale della definizione” (Hull, 1965), si presenta, per contro, molto meno ostico dal punto di vista pratico.

I tassonomi basano tradizionalmente le loro decisioni sulla specie in base al grado di somiglianza morfologica degli organismi che si trovano davanti (Scoble, 1985), anche se un numero sempre maggiore di specie è stato identificato, negli ultimi anni, sulla base di caratteri non morfologici come il comportamento o i feromoni (Mayr, 2005) e, più di recente, sulla base di sequenze nucleotidiche (Tautz et al., 2003; Vogler, 2006). In generale, quindi, le considerazioni riguardo la similarità fenetica vengono ritenute sintomatiche dell'appartenenza ad una stessa specie. Ciò è giustificato dal fatto che la natura, solitamente, si presenta organizzata in pacchetti discontinui (Eldredge, 1995).

Non dobbiamo però aspettarci l'esistenza di caratteri definitivi netti per tutte le specie; non di rado, di fatto, due specie possono confondersi l'una con l'altra (Ridley, 2006). Ogni specie presenta al suo interno una variabilità più o meno estesa, che può anche tradursi in un polimorfismo fenotipico; con la speciazione, una parte almeno della variabilità della specie di partenza potrà rimanere condivisa dalle due specie figlie. D'altra parte ciò appare logico nella

* Ernst Mayr (1904-2005)

misura in cui si osservi la natura dal punto di vista della selezione naturale: essa, da sola, è causa, infatti, di un processo evolutivo che genera un *continuum* di variazione adattativa; sarà allora qualcos'altro ad imporre la discontinuità che frequentemente osserviamo. Come risulterà chiaro nella sezione di questo elaborato relativa alle definizioni dei vari concetti di specie, Dobzhansky e Mayr conclusero, più di cinquant'anni fa, che la voragine che separa le specie è sostanzialmente di natura *riproduttiva* (Eldredge, 1999).

Alcuni fenomeni come la formazione delle cosiddette 'specie ad anello' e, comunque, la situazione fluida delle 'specie in status nascendi' continueranno però a riproporre situazioni nelle quali la possibilità di tracciare un netto confine tra due forme risulterà impossibile. La soluzione appropriata al problema pratico è, secondo O'Hara (1993), semplicemente quella di accettare l'ambiguità dei limiti tra le specie.

Come già accennato precedentemente, alcune tematiche inerenti il concetto di specie hanno decisamente varcato le soglie dei dipartimenti di biologia per trovare accoglienza – e magari anche una maggiore attenzione – nelle sedi del dibattito filosofico ed epistemologico.

Verranno qui di seguito riportati, seguendo il ragionamento sviluppato da de Queiroz (1999), alcuni dei nodi gordiani del dibattito attuale presenti nella letteratura ad orientamento teorico-filosofico, riassunti sostanzialmente nella forma di indice bibliografico guidato; un'attenzione particolare – ma pur sempre nei limiti di un'introduzione generale al tema – verrà riservata alla problematica della 'specie come individuo'. Non essendo questa la sede più adeguata per una trattazione esaustiva sull'argomento si rimanda ovviamente ad opere più specifiche: limitandosi alla letteratura nazionale, si possono citare Continenza e Gagliasso (1996) e Pievani (2005).

Una prima controversia riguarda la categoria di specie come concetto *relazionale* ovvero *nonrelazionale*.

Per un'analisi in accordo con la visione relazionale ci si può riferire ai lavori di Mayr (1957, 1963, 1988) e Mayr e Ashlock (1991): le singole specie esistono in virtù delle loro relazioni con altre specie. La visione alternativa è che il concetto di specie sia nonrelazionale; secondo tale concezione le specie esistono non sulla base delle loro relazioni con altre specie ma in virtù di qualsiasi fenomeno che unisce i loro organismi costituenti a formare degli interi composti 'autodefinenti' (Paterson, 1985; Lambert, Michaux, e White, 1987; White,

Michaux e Lambert, 1990). Una conseguenza della visione relazionale è data dal fatto che è logicamente impossibile per una specie esistere senza l'esistenza di altre specie (de Queiroz, 1992).

Un altro argomento che ha richiamato considerevole attenzione è il dibattito su *monismo* e *pluralismo* riguardo ai concetti di specie: in estrema sintesi, i monisti sostengono che esiste solo un tipo di specie, mentre i pluralisti sostengono che ne esistano differenti.

Un ulteriore dibattito sulla specie riguarda le posizioni di *realismo* e *nominalismo* (o *antirealismo*).

Secondo la posizione realista le specie esistono indipendentemente dalla percezione umana: è la natura in sé ad essere divisa in specie discrete.

L'idea, invece, secondo la quale le specie sono "divisioni artificiali di un continuum naturale" (Ridley, 2006) è denominata nominalismo. Nelle parole di Ernst Mayr (1968) "secondo i nominalisti esistono solamente gli individui. Tutti i raggruppamenti, tutte le classi, sono artefatti della mente umana"; Simonetta (1988), ad esempio, sostiene che "le categorie tassonomiche sono semplicemente modi convenienti di raggruppare insieme di informazioni essenzialmente contingenti, rappresentati dagli esemplari osservati; non c'è alcun bisogno che una categoria sistematica abbia un significato biologico fisso per tutto il regno animale".

La dicotomia è stata riproposta chiaramente da Minelli (1991) in forma interrogativa: "È possibile riconoscere delle unità naturali, oggettivamente definite da qualche proprietà biologica, oppure dobbiamo riconoscere che le unità fondamentali di un sistema classificatorio non possono che essere le nostre astrazioni di comodo, convenientemente etichettate?"

Alcuni autori sostengono che l'adesione a talune delle posizioni suddette implica una scelta obbligata nei confronti di altre; ad esempio, secondo Stanford (1995) ed Ereshefsky (1998), la scelta pluralistica implica quella antirealistica.

Secondo Mayr (2005) "il problema della specie è sorto a causa dell'utilizzo ambiguo del termine specie, che è stato impiegato per indicare due entità totalmente diverse: i concetti di specie e i taxa specifici". In altri termini, "una cosa è definire il nome di una categoria (che è una classe) come la specie o lo stato nazionale, un'altra è definire il nome proprio di individui come Canada e *Homo sapiens*": così si esprimeva una delle voci più autorevoli in questo ambito teorico, Michael T. Ghiselin (1981). In termini rigorosi si tratta di distinguere tra

specie intesa come *categoria tassonomica* (astratta) e specie intesa come *taxon* (individuale e concreto).

Necessariamente quindi, prima di proseguire, cerchiamo di capire a cosa questi due concetti facciano riferimento: le “categorie tassonomiche sono i ranghi, o livelli, della gerarchia classificatoria. [...] Nella sistematica biologica i principali ranghi riconosciuti sono i seguenti: specie, genere, famiglia, ordine, classe, phylum, regno. [...] A ciascuno di questi livelli, peraltro, è riferibile un numero più o meno grande di entità, che in sistematica biologica prendono il nome di taxa. *Homo sapiens*, *Panthera leo* e *Rosa canina* sono esempi di taxa riferibili alla categoria tassonomica ‘specie’; *Homo*, *Pantera* e *Rosa* sono invece esempi di taxa riferibili alla categoria tassonomica ‘genere’; Mammiferi, Uccelli e Antozoi sono esempi di taxa riferibili alla categoria tassonomica ‘classe’, e così di seguito” (Minelli, 1991).

Ma che cosa sostiene Ghiselin identificando le specie come individui, un concetto così importante da indurlo ad affermare che la distinzione tra classi ed individui “è una delle più fondamentali di tutta la metafisica”? (Ghiselin, 1987).

“È evidente che, in questo contesto, non si parla di ‘individuo’ nel senso ordinario, biologico, del termine, ma in un senso più astratto e generale. Invece di individui potremmo forse dire ‘entità individuali’” (Minelli, 1991).

Continenza e Gagliasso (1996) analizzano come il termine ‘individuo’ venga “usato in senso logico. Le specie sono individui in quanto sono dotate di unità, continuità spazio-temporale, coesione e integrazione e sono unità storiche collegate da un nesso storico-genealogico”.

Eldredge (1995) afferma che con l’individualità esprimiamo il fatto che “le specie hanno una nascita (speciazione) e una morte (estinzione)”, e che “lungo la linea tra la nascita e la morte [...] la specie è sottoposta ad una storia che può (o può non) implicare un accumulo di modificazioni fenotipiche significative (a base genetica)”.

Il concetto proposto da Ghiselin, logicamente, non è stato accettato da tutti gli studiosi ed è divenuto esso stesso argomento del dibattito teorico sulla specie.

“Una parte del problema di considerare le specie come individui sta in una difficoltà di percezione ed in particolare di scala” ha affermato Eldredge (1985); ed è il paleontologo americano stesso a proseguire affermando che: “Nessuno incontrerebbe difficoltà nel definire come unitaria una cosa limitata, come un oggetto, un organismo con le sue membrane esterne o un penna. Anche gli atomi e le galassie, se visti da distante, appaiono solidi, benché tutte queste unità siano in

realtà, per lo più, spazio vuoto. I temi collegati dell'assenza di confini e della coesione sono essenziali in ogni ragionamento sull'individualità”.

Sulla problematica del considerare come individuo qualcosa che è costituito da parti, Scoble (1985) afferma che “le specie sono più della somma delle loro parti (organismi)”; e Splitter (1982) precisa che “le specie sono individui nella misura in cui le loro parti (organismi) sono ‘relativamente irrilevanti’”.

Ghiselin stesso sottolinea come il concetto di ‘individuo’ possa designare sistemi a vari livelli di integrazione, “tanto è vero che un essere umano è un individuo nonostante sia costituito di atomi, molecole e cellule” (Ghiselin, 1974).

Coloro i quali hanno sostenuto che le specie non sono individui, come ad esempio Caplan (1981) o il filosofo John R. Gregg (1950), hanno fatto ritorno al concetto di specie come classe universale, storicamente alla base del concetto tipologico di specie (Scoble, 1985).

Secondo Zunino (2002), però, “pur con le limitazioni che lo stato attuale della biologia teorica impone, sostenere che una specie è una *classe* di organismi individuali, e non un'entità che esiste indipendentemente dai nostri processi cognitivi [...] appare più difficile che sostenere il contrario”.

Continenza e Gagliasso, nel loro lavoro del 1996, rielaborano storicamente: “Nel 1966 Ghiselin avanzò per la prima volta la tesi che la specie sia un ‘individuo’, contrapponendola a quella della specie come classe, ovvero come categoria. Ciò avrebbe dovuto dirimere l'antica controversia tra nominalismo e realismo rendendo irrilevante la questione stessa della ‘realtà’ della specie, poiché se è possibile considerare le classificazioni in cui le specie sono concepite come classi (dal momento che sono astratte, atemporali, universali), come costruzioni mentali, ciò non ha più senso se le specie sono considerate come individui, cioè concrete, spazio-temporalmente localizzate, uniche e irripetibili”

Infine Mayr (1987) sostiene che “né il termine *classe* né quello *individuo* esprimono in modo soddisfacente l'ontologia della specie biologica”, ritenendo che la nozione di ‘popolazione’ sia l'unica ontologicamente fondata ed operativamente rilevante.

L'approccio tipologico ha “accompagnato gli studi classificatori da Aristotele fino a Linneo” (Continenza e Gagliasso, 1996), contribuendo così in modo decisivo, come accennato poco sopra, alla definizione classica del concetto di specie in biologia; l'utilizzo che facciamo del termine specie, per indicare

oggetti inanimati come le *specie nucleari* o le *specie minerali*, riflette ancor oggi questo concetto tipologico classico (Mayr, 2005).

Fu in seguito al terremoto scatenato dal più noto naturalista di tutti i tempi, Charles Robert Darwin, che questa ben radicata impostazione iniziò a vacillare per finire con l'essere completamente capovolta. Secondo Mayr (1976) “la sostituzione del pensiero tipologico con un approccio in termini di popolazioni è uno degli aspetti chiave della rivoluzione darwiniana”.

Il terreno sul quale si svolge una parte importante del confronto tra i due concetti è quello della variazione intraspecifica. Il tipologista suppone che all'interno della gamma di variazione intraspecifica alcuni individui siano più rappresentativi della specie rispetto ad altri, mentre il popolazionista considera la variazione reale ed importante; all'interno della gamma di variazione intraspecifica, nessun individuo è privilegiato in alcun modo rispetto agli altri; nessuno è ‘migliore’, tutti gli esemplari della specie sono ugualmente ‘buoni’ (Ridley, 2006).

Ancora Ernst Mayr, in un brano dal titolo ‘*Typological versus populational thinking*’, affronta la dicotomia da un punto di vista quasi matematico, statistico: secondo l'approccio tipologico, afferma, il tipo è reale e la variazione è solo un'illusione, mentre per il popolazionista il tipo – che è una media – è un'astrazione e solo la variazione è reale (Mayr, 1959).

Con un noto paragone George Gaylord Simpson (1961) sottolinea che: “due individui non sono gemelli perché sono molto simili, ma sono simili perché entrambi derivano da uno stesso zigote”.

Allo stesso modo l'inclusione di individui in un taxon non deriva dalla somiglianza; è la somiglianza stessa ad essere originata dalla comune discendenza. “Se è la somiglianza a prender il sopravvento sulla discendenza, allora l'entità è una classe ed è quantomeno un candidato per l'inclusione in una legge di natura. Per esempio, tutti i particolari campioni di oro possono essersi originariamente sviluppati a partire dall'idrogeno, ma questa genesi è irrilevante perché qualcosa sia oro per l'attuale teoria fisica. Oro è una classe effettiva, un genere naturale. Anche se tutti gli atomi con peso atomico 79 cessassero di esistere, se cessasse di esistere l'oro, resterebbe sempre uno spazio nella tavola periodica degli elementi, e nel momento in cui dovessero ripresentarsi atomi con peso atomico appropriato essi sarebbero ancora atomi d'oro, indipendentemente dalla loro origine. Se invece a prendere il sopravvento è la discendenza, allora l'entità non è una classe e quindi deve essere esclusa da qualsiasi genuina legge di

natura. Perché un organismo sia cavallo deve essere nato da un cavallo, quel che conta è l'origine" (Hull, 1981).

La conclusione di ampio respiro del già citato volume di Continenza e Gagliasso (1996) offre una mirabile panoramica sull'attuale evoluzione dell'affascinante diatriba che fin qui si è cercato di argomentare: "La controversia sulla specie anche se non ha forse molto da offrire al sistematico in senso stretto sembra oggi svolgere il suo ruolo più significativo nell'ambito del dibattito più generale sulla biologia [...]. È infatti innegabile che essa ha in un certo qual modo innescato un rinnovato processo di analisi critica sullo statuto di scientificità della biologia stessa e, forse, non solo nella biologia, ma in tutte quelle scienze che intrattengono un qualsiasi rapporto con la dimensione della storicità. Il problema della conoscenza dell'individuale è divenuto elemento primario di un più ampio dibattito che, dall'interno della biologia evoluzionistica, e in nome della autonomia della biologia, conduce alla richiesta di un ampliamento dei canoni stessi di scientificità. [...] Ancora una volta il dibattito sulla specie, tutt'altro che sterile e ozioso, si colloca al centro di una problematica che investe la ricerca di un nuovo fondamento per l'unificazione della scienza e impegna a ridiscutere la natura stessa della spiegazione e delle teorie scientifiche, il significato delle leggi nella scienza in generale e in particolare in biologia, il ruolo della previsione, il valore esplicativo delle narrazioni storiche, la tradizionale distinzione tra scienze esatte e scienze storiche".

Se, con de Queiroz (1999), si conviene sul fatto che "il concetto di specie è comparabile, per importanza, in biologia, ai concetti di gene, di cellula, di organismo", ritengo sarebbe necessario rendere maggiormente partecipe lo studente – in tutti i diversi livelli dell'istruzione nella nostra nazione – del dibattito che attorno ad esso si svolge. Anche all'interno dell'organizzazione didattica del nostro corso di studi in Scienze e Tecnologie per la Natura dell'Università di Padova sarebbe forse opportuno rivedere questo aspetto.

La specie, quantomeno al pari degli altri soggetti elencati da de Queiroz, entra a far parte di una qualsiasi discussione di ambito biologico sostenuta in ogni corso d'insegnamento, nel nostro ordinamento come altrove. Se, per rimanere all'affermazione riportata da de Queiroz, il gene e la cellula godono di ricche trattazioni all'interno di corsi dedicati specificamente ad essi, l'organismo e ancor più il concetto di specie vengono spesso proposti solo come necessari costituenti

del discorso naturalistico, rimanendo peraltro rinchiusi nel loro impenetrabile guscio: l'utilizzo del termine specie quale mero strumento linguistico, proposto senza disvelarne l'intricata ed affascinante storia semantica, rischia di risultare sterile e di non favorire la possibilità futura di raccogliere frutti di conoscenza dall'arida terra che lo studente sta cercando faticosamente di coltivare.

La specie: concetti e definizioni

Con il termine ‘agamospecie’ (ASC = Agamospecies Concept), in seguito a volte sostituito da sinonimi quale ‘microspecie’, sono state definite dal britannico Arthur James Cain (1954) quelle unità tassonomiche il cui ambito si riferisce solamente ad organismi a riproduzione asessuata o uniparentale (partenogenetici o apomittici). Che la questione meriti specifica attenzione è dovuto al fatto che essa non si riferisce solo a rari e improbabili organismi, poco noti ai non specialisti, ma può interessare interi gruppi come i Rotiferi Bdelloidei. I rovi (genere *Rubus*), bassi cespugli spesso presenti ai bordi delle strade, ed i comunissimi soffioni (genere *Taraxacum*), gialli e vistosi fiori di prati e campi, sono infatti ulteriori esempi di agamospecie.

Molti autori hanno asserito che le specie asessuali formano raggruppamenti fenetici integrati proprio come le specie sessuali. In merito è possibile citare lo studio di Holman (1987) ancora sui rotiferi. I Rotiferi Monogononti costituiscono un taxon fratello a quello degli Bdelloidei ma – anche se non nella totalità dei casi – si riproducono sessualmente. Holman ha dimostrato che le specie dei Rotiferi Bdelloidei sono state riconosciute coerentemente dagli specialisti quanto quelle dei Monogononti. I casi delle specie vegetali citate in precedenza, o quello degli *Hieracium* (Asteracee) discusso da Maynard Smith (1986), si prestano però ad interpretazioni molto problematiche da parte dei tassonomi che, in alcuni casi, sono arrivati a riconoscere centinaia di ‘specie’ dove altri ne avevano descritta soltanto una.

Le specie asessuali sono certamente un grande argomento di discussione per la biologia moderna. Alcuni studiosi, di fronte a questi organismi, ritengono sia utile mantenere il concetto biologico di specie, compreso però in un atteggiamento più ad ampio spettro grazie al quale sia possibile sostenere che non tutti gli esseri viventi devono necessariamente appartenere ad una specie. Con una bella metafora, Michael Ghiselin (1984) ha paragonato le agamospecie a foglie morte, accumulate ai piedi dell’albero (filogenetico) dal quale hanno preso origine ma al quale, ormai, non appartengono più. In alcuni casi tali specie possono essere parte di un complesso nel quale sono presenti anche specie a riproduzione bisessuale. Il termine ‘microspecie’, recentemente proposto, si usa solitamente per riferirsi a specie apomittiche obbligate.

Appare evidente che le specie definite riferendosi a questo concetto possono risultare essere polifiletiche. Questi taxa sono nella maggior parte dei casi praticamente definiti in base a condivisi caratteri morfologici o sulla base dello studio dei cromosomi (cariologia). Per quanto riguarda i procarioti, che essendo prevalentemente a riproduzione asessuata sono un vasto terreno di possibile applicazione di questo concetto, si rimanda al lavoro di Euzéby (2006).

L'origine del concetto biologico di specie (**BSC** = Biological Species Concept), come suggerisce Minelli (1991), può essere ricercata in un'antica intuizione del grande naturalista francese Georges-Louis Leclerc conte di Buffon, secondo la quale la specie deve essere intesa come *comunità riproduttiva*. In tempi più recenti, tale concetto è stato sovente riformulato, in particolar modo da Dobzhansky (1935, 1937a, 1970) e da Mayr (1940, 1942, 1963, 1970; Mayr e Ashlock 1991), le cui definizioni si distinguono oggi per chiarezza e per notorietà. Secondo Mayr and Ashlock (1991) “una specie è un gruppo di popolazioni naturali interfeconde, riproduttivamente isolato da altri gruppi consimili”. Il concetto biologico di specie costituisce certamente la base teorica sulla quale – o in critica alla quale – molti degli alternativi concetti di specie sono stati proposti; insieme a innumerevoli pregi, questo concetto presenta alcune difficoltà in determinate situazioni che Minelli (1991) ha sintetizzato in: organismi a riproduzione uniparentale; organismi nei quali la compatibilità riproduttiva è variabile nel tempo e nello spazio; popolazioni allopatriche; organismi estinti. Malgrado ciò, come nota Turner (1995), alcuni studiosi rigidamente e inamovibilmente dichiarano l'assoluta validità del concetto biologico di specie (ad esempio Coyne, Orr e Futuyma, 1988). Sulle difficoltà alle quali va in contro il concetto biologico di specie nella pratica tassonomica lo stesso Mayr (1969) si è espresso come segue: “Quando ci si trova di fronte al compito di assegnare un taxon alla sua precisa categoria, la realtà effettiva della riproduzione per incrocio o la sua possibilità potenziale non possono essere ricavate che per deduzione”.

Minelli (1993) ha fatto notare che i botanici (ad esempio Jeanmonod, 1984), generalmente, hanno dimostrato meno interesse per il BSC rispetto agli zoologi, anche se alcuni si sono apertamente schierati quali convinti sostenitori dello stesso, come ad esempio Grant (1971, 1992).

Possiamo riferirci a concetti denominati ‘cladospecie’ (**CISC** = Cladistic Species Concept) nel riconoscere unità che sono basate su una precisa stima degli effettivi rapporti di parentela. Quale definizione possiamo ricordare quella proposta da Mark Ridley (1989) in un suo lavoro dal titolo significativo ‘*The cladistic solution to the species problem*’, nel quale viene espressa in termini di “gruppo di organismi compreso tra due eventi di speciazione o tra un evento di speciazione ed uno di estinzione”. Con riferimento all’albero filogenetico tale concetto di specie viene spesso anche semplicemente definito come un segmento di una linea filetica compreso tra due nodi. Risulta chiaro che, per definizione, tali specie non possono essere parafiletiche. Questo concetto, che Mayden (1997) etichetta come minimalistico, tratta le specie come individui. Per definizioni simili vedere Kornet (1993).

Le ‘Cohesion species’ (**CSC** = Cohesion Species Concept), un concetto introdotto da Alan Templeton (1989), sono intese sulla base di un criterio di potenziale coesione fenotipica, come “il più inclusivo gruppo di organismi che può essere coinvolto in scambi genetici e/o demografici”. L’autore teorizza tale concetto in termini di linee evolutive limitate da meccanismi di coesione per aggirare l’ostacolo evidenziato nelle conclusioni dell’analisi compiuta dallo stesso Templeton sul concetto biologico di specie, compreso il ‘recognition species concept’: il fallimento nella comprensione della diversità naturale dovuto alla incompletezza del criterio cardine su cui si basano i due concetti, la riproduzione intesa esclusivamente come riproduzione sessuata. Come è stato dimostrato, non esiste una chiara separazione, in termini di meccanismi, tra riproduzione sessuata e riproduzione asessuata; il concetto proposto da Templeton ammette ogni possibile sistema riproduttivo, e le specie vengono definite sulla base della coesione, non dell’isolamento.

L’ecospecie (**EcSC** = Ecological Species Concept) è una nozione introdotta dal biologo Leigh Van Valen (1976). Come chiaramente riportato da Ridley (2006) “secondo il concetto ecologico di specie le popolazioni formano i raggruppamenti fenetici distinti che noi riconosciamo come specie in quanto i processi ecologici ed evolutivi che controllano le modalità di suddivisione delle risorse tendono a produrre raggruppamenti di quel tipo”. È bene notare che in tale

concetto viene introdotto l'elemento tempo: la linea evolutiva è composta dagli organismi che, nel tempo, si isolano grazie a quel processo che in termini ecologici potremmo definire 'occupazione di una precisa nicchia'. Le molteplici modificazioni evolutesi presso i parassiti sono spesso citate come esempi delle modalità attraverso le quali i processi ecologici potrebbero produrre variazioni in una specie: parassiti di una stessa specie tenderanno ad evolvere adattamenti diversi in risposta alle condizioni alle quali i loro ospiti li espongono divenendo, presumibilmente, con il tempo, specie distinte.

Il concetto evolutivo di specie (**ESC** = Evolutionary Species Concept) è stato originariamente sviluppato dal paleontologo americano George Gaylord Simpson (1961) come risposta ad una generale insoddisfazione nei confronti dell'approccio non-dimensionale insito nel concetto biologico di specie. L'ESC è stato così ridefinito da Wiley (1978): "una specie evolutiva è una linea evolutiva di popolazioni legate dalla relazione antenato-discendente, che mantiene la propria identità rispetto ad altre linee così definite, e che ha tendenze evolutive e destino storico propri e specifici". Anche se i criteri che possono essere utilizzati per verificare l'applicabilità di questo concetto ad ogni particolare caso non sono esplicitati nella definizione, ciò non rappresenta uno svantaggio, poiché la definizione non necessita di essere cambiata se nuovi criteri fossero scoperti, ed inoltre la stessa presenta anche un maggior valore euristico rispetto a una definizione puramente operativa (Hull, 1968; Ashlock, 1980).

Seguendo il ragionamento di Brothers (1985), Wiley (1978) afferma che l'accettazione di un concetto evoluzionistico di specie implica una serie di corollari che possono essere brevemente sintetizzati come segue: in primo luogo ogni organismo del passato o del presente appartiene ad una qualche specie evolutiva; inoltre, le specie devono essere riproduttivamente isolate (su questo punto Mayden (1997) nota che l'isolamento riproduttivo viene considerato come un carattere derivato, rispetto allo stato plesiomorfico di compatibilità riproduttiva), elemento necessario per il mantenimento delle loro distinzioni; quale terzo punto si osserva che le specie possono presentare o meno differenze fenetiche riconoscibili, ma nella maggior parte dei casi ne presentano, anche se tali differenze possono essere alle volte difficili da individuare: nel caso degli organismi a riproduzione sessuata, per esempio, le specie devono al minimo differire in qualche aspetto dei loro *mate recognition systems* (Paterson, 1979);

quarto, nessuna singola linea può essere suddivisa in serie di specie antenato-discendente, il che implica il rifiuto delle paleospecie.

Wiley affermò inoltre che l'ESC si applica in egual modo ad organismi a riproduzione sessuata o asessuata, perché i processi evolutivi danno origine in entrambi i casi a linee filetiche soggette a modificazioni nel tempo. Secondo de Queiroz (1999), su un segmento di retta costituito da tutti i concetti di specie proposti, le 'specie evolutive' rappresentano l'estremo teorico. Per una ridefinizione recente ma sostanzialmente assimilabile a quelle citate, vedere Wiley e Mayden (2000).

Il concetto genetico di specie (**GSC** = Genetic Species Concept) è stato definito già a partire dalla prima metà del ventesimo secolo. La pubblicazione '*Criteria for genera, species and subspecies in zoology and paleontology*' ad opera di George Gaylord Simpson (1943), il più noto paleontologo del tempo, viene generalmente ricordata quale uno tra i primi testi a presentare una definizione completa di tale concetto.

Pochi anni dopo, Theodosius Dobzhansky propose una formalizzazione molto simile dello stesso, articolandolo come: "la più estesa comunità riproduttiva di individui sessuati interfertili che condividono un comune pool genico".

Il cuore del concetto di 'specie genetica' è stato brillantemente sintetizzato da Carson (1957) nell'espressione: "the species as a field for gene recombination". Appare chiaramente che il criterio utilizzato obbliga ad una restrizione del possibile spettro di applicazione del concetto agli eucarioti a riproduzione sessuata biparentale. Come suggerisce Paterson (1985), però, il concetto genetico di specie come concepito dagli autori citati solleva due evidenti questioni: che cosa limita il campo della ricombinazione genica? E poi, come nascono questi limiti? I differenti concetti di specie fondati sulle caratteristiche genetiche si distinguono, sostanzialmente, in base a come rispondono a queste due domande.

Il concetto di 'specie hennigiana' (**HSC** = Hennigian Species Concept) è considerabile come un derivato della nozione di specie introdotta dall'entomologo tedesco Willi Hennig, definita sulla base delle relazioni toconetiche (genitore-figlio) esistenti all'interno di una comunità. L'opera di riferimento è il testo

classico contenente il programma della futura scuola cladista, *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik* (1950) (Fondamenti per una teoria della sistematica filogenetica), divenuto però maggiormente noto solo nella sua versione successiva (e parzialmente modificata) in lingua inglese *Phylogenetic systematics* (Hennig, 1966). La definizione recentemente proposta da Meier e Willman (2000), come nota Mayden (1997), sviluppa solo una parte della versione di Hennig (1950) e la inquadra all'interno dell'impianto tipico del concetto biologico di specie: le specie, sostengono Meier e Willman, sono "popolazioni naturali, o gruppi di popolazioni naturali, riproduttivamente isolate, originatesi dalla dissoluzione di una *stem species* in un evento di speciazione, e che cessano di esistere per estinzione o per speciazione". Le 'specie hennigiane', a differenza del concetto biologico di specie, sono considerate dimensionali perché applicabili nelle situazioni allopatriche ed allocroniche.

Le 'Least Inclusive Taxonomic Unit' (**LITUs**) sono state proposte da Pleijel e Rouse (1999) e da Pleijel (2000). Come appare lampante, il termine 'specie' non compare nella denominazione, e quindi queste unità operative, probabilmente, non dovrebbero essere incluse in un elenco relativo ai 'concetti di specie': ciò perché, come accennato in precedenza, gli autori intendono smarcarsi dalla tradizione tassonomica partendo dall'eliminazione del 'problematico sostantivo'; tale operazione peraltro, secondo Minelli (2006), non arreca sostanzialmente alcun vantaggio. Le LITU sono, in poche parole, gruppi tassonomici definibili sulla base di apomorfie. Non sono comprese e non comprendono alcun livello gerarchico, né sono necessariamente etichettate con binomi linneani.

Il concetto di 'morfo-specie' (**MSC** = Morphological Species Concept) è probabilmente il metodo più comunemente utilizzato nel riconoscimento delle specie da parte dei tassonomi. Definizioni riconducibili alla moderna nozione di morfo-specie sono state articolate da molti autori fra i quali Aristotele, Linneo, Owen, Agassiz, e recentemente, Cronquist (1978). Una versione chiara e semplice è stata fornita da Regan (1926): una specie è "una comunità o un numero di comunità connesse, i cui caratteri morfologici distintivi sono, nell'opinione di un competente sistematico, sufficientemente definiti per qualificare essa o esse con

un nome specifico”. Se applicate alla lettera, le morfospesie definiscono delle classi (Brothers, 1985). Le critiche più notevoli rivolte a questo concetto di specie riguardano la sua mancata applicabilità nel caso delle ‘specie gemelle’ (o criptiche), o nella trattazione di organismi che mantengano caratteri plesiomorfici. Intuibilmente, il riconoscimento di specie fossili sarà sostanzialmente basato su questo concetto; la tematica verrà quindi trattata in modo più approfondito nella sezione successiva di questo stesso elaborato.

Fornire una singola definizione relativa al concetto filogenetico di specie (**PSC** = Phylogenetic Species Concept) appare sostanzialmente impossibile; troppo diversificate sono le opinioni dei differenti studiosi e di conseguenza nessuna definizione rigorosa potrebbe comprenderle tutte. Quale carattere comune, la ‘specie filogenetica’ identifica la più piccola entità biologica che sia diagnosticabile e/o monofiletica; nel suo celebre lavoro Mayden (1997) raggruppa in tre classi generali (**PSC₁**, **PSC₂**, **PSC₃**) tutte le più note definizioni, sulla base dei tre differenti aspetti enfatizzati dai vari autori: diagnosticabilità, monofilia, concomitanza di entrambe le proprietà.

Nel **PSC₁** (Diagnosable Version) rientrano le definizioni proposte ad esempio da Eldredge e Cracraft (1980), Nelson e Platnick (1981), Nixon e Wheeler (1990); secondo Cracraft (1983) la specie è “il più piccolo raggruppamento di organismi identificabile, all’interno del quale esista un pattern di rapporto antenato-discendente”. Monofilia, parafilia e polifilia non vengono prese in considerazione in quanto i sostenitori di questa versione del concetto filogenetico di specie ritengono che tali criteri siano applicabili solo a livelli tassonomici superiori rispetto a quello di specie.

Rosen (1978) e de Queiroz e Donoghue (1988), sono tra i principali sostenitori dell’approccio che Mayden (1997) identifica nel **PSC₂** (Monophyly Version). Secondo questi autori, si qualifica come specie un gruppo monofiletico di individui caratterizzato da autoapomorfie (di qualsiasi tipo).

Il **PSC₃** – sensu Mayden (1997) – incorpora le definizioni che enfatizzano entrambi gli aspetti che stanno alla base delle due precedenti accezioni del **PSC**. Pur non avendo formulato una vera definizione, McKittrick e Zink (1988) vengono ricordati come fautori della ‘Diagnosable and Monophyly Version’, formulazione esplicita del criptico **PSC₃**.

Sia Warren (1992) che Mayden (1997) hanno sottolineato la chiara rilevanza operativa del concetto filogenetico di specie (in generale), mettendo in secondo piano l'opportunità di stabilire se l'una o l'altra delle definizioni possa servire quale riferimento primario.

La 'fenospecie' (**PhSC** = Phenetic Species Concept) è stata rigorosamente definita a partire dalla seconda metà del XX secolo da autori quali Beckner (1959), Sokal e Sneath (1963), Sneath e Sokal (1973); tuttavia la versione classica del concetto fenetico di specie affonda nella storia le sue profonde radici con l'approccio tipologico allo studio della diversità biotica (Ridley, 2006). Nella versione più moderna di questo concetto, sviluppata dai seguaci della tassonomia numerica, la 'specie' viene definita semplicemente come raggruppamento fenetico – spesso determinato con metodi statistici – e viene trattata come se non fosse nulla più che un gruppo di organismi simili, senza riguardo alle relazioni esistenti tra questi organismi in termini di processi biologici quali l'interfecondità e la discendenza comune (cfr. Kitcher, 1984; Hull, 1997; Ridley, 2006). Nella definizione elaborata da Sneath (1976), "il livello di specie è quello al quale possono essere osservati distinti raggruppamenti fenetici". Se, nell'immagine richiamata in precedenza del segmento di retta costituito dai vari concetti di specie proposti, l'ESC rappresentava l'estremo teorico, secondo de Queiroz (1999) la 'fenospecie' ne rappresenta quello pratico. "Rinunciando ad ogni implicazione di carattere storico o evolutivo, al tassonomo fenetico non resta che l'osservazione, la più impersonale possibile, delle caratteristiche degli oggetti da confrontare", rileva Minelli (1991); l'acronimo OTU – *operational taxonomic unit* – è stato di conseguenza proposto in sostituzione del termine 'specie'. L'unità tassonomica operativa è, in buona sostanza, una classe di organismi che condividono la maggior parte di una serie prestabilita di caratteri il cui stato viene codificato in una stringa di numeri che ne permette una efficiente utilizzazione operativa.

Il Recognition Species Concept (**RSC**) è stato sviluppato da Paterson (1979, 1985, 1993) rielaborando la definizione tradizionale del concetto biologico di specie. Secondo Paterson le specie sono comunità riproduttive, definite come raggruppamenti di organismi che condividono un comune *Fertilization System* o, meglio, uno *Specific Mate Recognition System* (SMRS), una serie di informazioni

– ad esempio segnali acustici oppure feromoni – che vengono scambiate tra i partner al fine di riconoscersi, attraverso sistemi complementari perché coadattati. L'isolamento riproduttivo, sostiene Paterson (1985), deriva quindi da uno specifico adattamento piuttosto che da un accidentale prodotto della divergenza fra due popolazioni. Chiaramente, l'identificazione di una specie in riferimento a questo concetto presuppone lo studio e la conoscenza degli SMRS; obiettivo, questo, che alle volte non è possibile raggiungere come, ad esempio, nel caso limite degli organismi a riproduzione uniparentale.

Un contributo ulteriore alla comprensione di questo concetto di specie verrà fornito nella successiva sezione di questo elaborato in quanto, soprattutto recentemente, il RSC ha assunto una considerevole importanza nella definizione della specie in paleontologia.

All'interno di quello che è noto come Successional Species Concept (SSC) si è soliti raggruppare denominazioni e relativi concetti di specie apparsi in letteratura con terminologie differenti, ma riferentisi ad uno stesso principio. Il Chronospecies Concept, proposto da T.N. George (1956), ed il Paleospecies Concept, elaborato da G.G. Simpson (1961), infatti, sono contenuti all'interno del SSC in quanto propongono sostanzialmente la stessa soluzione alla necessità avvertita dagli studiosi di taxa fossili: definire delle unità, delle 'specie', a partire da elementi frammentari e difficilmente interpretabili. Come vedremo meglio in seguito, la distinzione tra le 'successional species' deriva principalmente dall'arbitraria suddivisione di divergenti morfologie o dall'assunto che i gap morfologici o temporali rappresentino i limiti tra le specie stesse.

La specie in paleontologia

La documentazione fossile racconta una “*storia di cui possediamo solo l’ultimo volume ... Di questo volume si è conservato solo qua e là un breve capitolo; e di ogni pagina solo qualche riga ogni tanto*” (Darwin, 1859).*

La figura di riferimento nell’integrazione della paleontologia con la biologia evoluzionistica, una svolta fondamentale per il senso stesso della disciplina, fu indubbiamente G.G. Simpson, eminente paleontologo esperto in vertebrati (Turner, 1995). Eravamo, allora, “in quell’esaltante periodo del revival evoluzionistico degli anni Trenta e Quaranta del Novecento” (Eldredge, 2006) ed il suo obiettivo, dichiarato sin dalla prefazione all’importante volume ‘*Tempo and Mode in Evolution*’ (Simpson, 1944), era quello di effettuare una riconciliazione – più che mai necessaria – tra la materia dei suoi studi, la paleontologia, per l’appunto, e la sintesi emergente fondata soprattutto sulla genetica (Eldredge, 2002).

Simpson, Mayr, Dobzhansky, Stebbins, fra gli altri, costituirono il nucleo della cosiddetta Teoria Sintetica che dettò i canoni non solo della moderna teoria dell’evoluzione, ma anche di una ‘nuova sistematica’. Risalgono a questo periodo gli importanti studi di Dobzhansky (1935, 1937a, 1937b) focalizzati sul concetto

* Rileggendo sommessamente questa celebre frase mi sembra, quasi, di percepire tutto il peso degli innumerevoli testi e fors’anche delle singole parole che si sono accumulati nel secolo e mezzo che mi separa dalla sua stesura. Charles Darwin e le sue opere non sono certo rimasti schiacciati sotto questo peso, anzi, si potrebbe dire che più in alto i vari contributi innalzavano questo cumulo, più la figura del grande naturalista inglese veniva a stagliarsi sulla sua sommità. Come afferma Niles Eldredge in un volume di recente pubblicazione (Eldredge, 2006), Darwin, dopo tanti anni dalla sua morte, detta ancora una parte fondamentale nell’agenda della biologia evoluzionistica. Questo peso che avverto, congiunto però ad un certo senso di distacco, deriva probabilmente dal fatto che è cambiata una buona parte di quello che stava attorno e soprattutto alla base di questa affermazione: io, semplice aspirante naturalista, posso leggere le parole di Darwin conscio degli insuperabili ostacoli a cui fanno riferimento, certo, ma anche eccitato da un’irresistibile curiosità verso l’interpretazione delle tracce lasciate dalla misteriosa storia della vita incastonata nelle rocce che la paleontologia, oggi, è in grado di appagare; mentre Darwin, suppongo, – mi permetto qui, un po’ presuntuosamente, di interpretare le sensazioni del ‘grande maestro’ – essendo necessariamente giunto alla sua affermazione quale risultato di un coerente percorso logico, non poteva che essere rattristato dal fatto che la documentazione fossile conserva “una storia del mondo tramandata imperfetta” (Darwin, 1859): la documentazione paleontologica nel contesto gradualista, infatti, non lasciava spazio alle speranze.

di specie, citati nelle pagine che precedono, nonché l'introduzione dell'espressione *New Systematics* nel 1940 ad opera di Julian Huxley. Questi studiosi fecero emergere le connessioni tra sistematica ed evoluzione, anche nel tentativo di riscattare lo studioso di sistematica dall'immagine ormai corrente – che, in buona parte, interessava anche il paleontologo – di un personaggio ai margini della scienza, catalogatore di collezioni museali, pedante osservatore e descrittore di minuzie e dettagli (Continenza e Gagliasso, 1996).

L'integrazione delle varie discipline non fu certo cosa semplice, in particolar modo nel caso della paleontologia, tanto che Simpson (1944) così dipinse l'atmosfera: “Non molto tempo fa i paleontologi avevano l'impressione che un genetista fosse una persona che si chiude in una stanza, abbassa le tapparelle, osserva piccole mosche che se la spassano dentro una bottiglia e pensa di studiare la natura. Una ricerca tanto distaccata dalla realtà della vita, sostenevano, non ha alcun significato per il vero biologo. I genetisti, d'altro canto, affermavano che la paleontologia non aveva più alcun contributo da offrire alla biologia, che il suo unico scopo era stato la completa dimostrazione della verità dell'evoluzione, e che si trattava di un argomento così esclusivamente descrittivo da non meritare il nome di ‘scienza’. Erano convinti che il paleontologo somigliasse ad un uomo che intraprende lo studio dei principi del motore a combustione interna piazzandosi all'angolo di una strada a osservare le automobili che sfrecciano rombando”.

Quando gli studi sui principi di generazione e selezione della variazione ereditabile “non confermavano la teoria – il caso della documentazione fossile dell'evoluzione al livello delle specie – si scartavano le prove perché incomplete, piuttosto che riconsiderare le idee. Simpson era convinto che si potesse fare di meglio, vale a dire verificare le ipotesi sul processo dell'evoluzione [...] e correggerle se non prevedevano esattamente quel che si osserva in natura. Simpson rimase fedele alla vecchia ipotesi darwiniana secondo la quale la mancanza nella documentazione fossile di buoni esempi di cambiamento graduale su piccola scala, a livello di specie, è la conseguenza di una documentazione molto incompleta. D'altro canto, egli sostenne che l'andamento a scala più ampia delle comparse improvvise di gruppi maggiori di organismi [...] rispecchia non una documentazione scarsa, in cui milioni di anni di cambiamento graduale impercettibile [‘serie insensibilmente graduate’ come si usava dire allora] non hanno lasciato tracce, ma il fatto che di solito l'evoluzione di questi nuovi gruppi

avviene molto rapidamente, in raffiche veloci di cambiamento evolutivo che chiamò *quantum evolution*” (Eldredge, 2006).

La maggior parte dei progressi avvenuti nei decenni successivi è stata compiuta nel tentativo di decifrare quello che Simpson chiamò *Tempo and Mode* dell’evoluzione. Le biblioteche sono state riempite di testi su tassi di cambiamento morfologico, evoluzione tassonomica, forme delle cladogenesi, pattern di estinzioni, radiazioni adattative, storie biogeografiche e coevoluzione (Forey, 2004).

Gli architetti della Teoria Sintetica, sostenuti da fervido ottimismo, hanno illuminato la strada dello studio dell’evoluzione ma “apparve chiaro che ciò che mancava era una chiara comprensione di cosa sono le specie e di come avviene la speciazione” (Turner, 1995).

Specie e speciazione sono evidentemente due temi gemelli; “se le specie sono unità storiche, con una nascita ed una morte, avremo bisogno di una teoria per la speciazione e una per l’estinzione”, afferma Eldredge (1985) in una sua dissertazione sulla ‘specie come individuo’.

In questo elaborato, come detto, l’attenzione verrà rivolta esclusivamente al dibattito sulla specie; i riferimenti alla speciazione saranno del tutto marginali.

In paleontologia le specie sono state per lungo tempo concepite come un problema.

Anche in tempi recenti, alcuni paleontologi hanno preferito ignorare la discussione come, ad esempio, fece Romer (1933, 1945, 1966); una prova iniziale, però, dell’esistenza di un dibattito tra gli studiosi – paleontologi, ma non solo – e della diffusa percezione del concetto di specie in paleontologia come di un problema serio, può essere letta nella decisione della Systematics Association di tenere, nell’ormai lontano 1954, un meeting interamente dedicato a questa tematica (Turner, 1995).

Forey (2004), in un meticoloso lavoro, ha fornito un’ampia ricapitolazione dei maggiori contributi nei quali tematiche di ambito sistematico sono state intrecciate con quelle paleontologiche; partendo dalle opere di Louis Agassiz – uno dei primi studiosi ad aver classificato organismi viventi e fossili assieme – questa affascinante rassegna giunge sino alle più recenti pubblicazioni che, di continuo, vanno a sostenere un dibattito in costante evoluzione.

La descrizione delle specie da parte dei tassonomi, come detto, si basa per buona parte, oggi come nel passato, su uno studio prevalentemente morfologico – che dalla fine del secolo scorso si avvale, quando necessario, di ausili tecnologici quali la microscopia elettronica o la scansione digitalizzata dei campioni – o più in generale fenetico: come quello dei cromosomi (cariologia), delle informazioni etologiche, delle tecniche elettroforetiche applicate allo studio di proteine enzimatiche o della tecnica di ibridazione DNA/DNA.

Questo modo di procedere è giustificato dal fatto che i caratteri fenetici condivisi da un gruppo di organismi sono *generalmente* indicatori della loro capacità di incrociarsi generando prole feconda, cioè dell'esistenza di un flusso genico; la base teorica è quindi fornita dal concetto biologico di specie, ma ciò, in taluni casi, pone alcuni problemi. Le peculiari caratteristiche del materiale su cui lavora il paleontologo, se possibile, tendono ad acuire queste incongruenze.

Innanzitutto la specie corrispondente al BSC è estremamente circoscritta nel tempo e nello spazio, e per questo, in alcuni lavori come quello di Mayden (1997), viene considerata anche come parte di un altro concetto di specie: il 'Non-dimensional Species Concept' (NDSC). Se l'estensione spaziale del concetto biologico genera non pochi dubbi al neontologo, quella temporale rischia di invalidare l'operato del paleontologo: "Quanto vicini nel tempo devono essere due individui (o popolazioni) perché abbia senso affermare che appartengono alla stessa specie?" si chiede ad esempio Minelli (1991). Molti sono gli studiosi che hanno ritenuto illegittimo rimanere concettualmente legati a questa definizione di specie anche nella descrizione delle forme fossili (cfr. Levinton and Simon, 1980; Levinton 1988) e, soprattutto negli ultimi decenni, si è fatta strada una posizione differente, come si dirà nella parte conclusiva di questa sezione.

La fossilizzazione è un evento raro, imperfetto e di difficile interpretazione; a parte casi eccezionali, inoltre, essa interessa solo quegli animali e quelle piante che possiedono 'parti dure', mineralizzate (gusci, denti, ossa) o meno (chitina, lignina).

I fossili sono rocce. Rocce dalle fattezze molto particolari, certo, ma pur sempre rocce. Un fossile è quindi solo il 'ricordo' di un organismo – o una traccia della sua attività – ed in quanto tale difficilmente potrà fornire allo studioso alcuna informazione ulteriore a ciò che egli può concludere semplicemente osservandolo e misurandolo. Di regola, non possiamo conoscere alcuna

caratteristica fisiologica od etologica e nemmeno dell'anatomia interna degli organismi che ci hanno lasciato un resto fossile.

L'introduzione al piccolo volume risultante dal meeting della Systematics Association del 1954, citato in precedenza, fu curata da Sylvester-Bradley (1956). In questo contributo vengono riassunti i temi fondamentali del dibattito allora esistente tra i paleontologi, la maggior parte dei quali denunciava l'assenza di una definizione di specie che si potesse applicare ai fossili. La diffusa convinzione che il pattern gradualista potesse ben descrivere i cambiamenti osservabili nella documentazione fossile accentuò il problema di come distinguere le specie. Rhodes (1956) sosteneva che la classificazione paleontologica avrebbe dovuto sforzarsi di dare indicazioni sulle relazioni filetiche (un suggerimento che evoca, a posteriori, nozioni simili a quella di specie filogenetica, alla quale si è accennato in precedenza); secondo Arkell (1956) le unità della paleontologia dovevano essere arbitrarie: “a danger to paleontology inherent in too much concern with the theoretical aspects of taxonomy”, affermò, aggiungendo che l'unico criterio tassonomico nella paleontologia doveva essere la praticità (“usefulness”); un contributo questo che si rivelò grandemente lungimirante. Altri ancora, quali Joysey (1956), ritenevano che una classificazione basata su intervalli cronologici, anche arbitrari, fosse necessaria. Come sostiene Turner (1995) “tutto questo accadeva nel 1954, ed il dibattito potrebbe sembrare distante da noi. Ma l'incertezza riguardo alla natura del taxon specie in paleontologia continua ad essere riflessa nella letteratura”.

Pochi anni dopo G.G. Simpson (1961), “che non accettò mai il ‘concetto biologico di specie’, ritenendo assurda qualsiasi nozione di specie che esplicitamente negasse una componente temporale alla loro esistenza” (Eldredge, 1995; cfr. anche Mayr 1980; Eldredge 1985, 1993), propose che le specie fossero definite sulla base della loro posizione all'interno di una sequenza antenato-discendente, il concetto denominato *Evolutionary Species Concept*. Questa definizione è storicamente quella che ha raggiunto la più ampia popolarità tra i paleontologi, “ma attualmente il favore di cui godeva sta declinando” (Minelli, 1991); come ha affermato Gee (2006), “una volta capito che il tempo profondo non ci permette di raccontare l'evoluzione in forma narrata, siamo costretti ad accettare che praticamente tutto ciò che pensavamo sull'argomento è sbagliato. È sbagliato raccogliere una serie di fossili dal tempo profondo, metterli in un ordine cronologico e affermare che la sequenza così ottenuta rappresenta una linea evolutiva di discendenza”.

Il coevo *Paleospecies Concept*, concepito dallo stesso Simpson (1961) sull'impostazione del *Chronospecies Concept* proposto da T.N. George (1956), rappresenta invece un'astrazione prettamente operativa; si basa sull'idea che, in assenza di altri criteri, le linee evolutive fossili, intese come "entità morfologicamente conservative estese su un intervallo più o meno lungo di tempo" (Minelli, 1991), possano essere suddivise arbitrariamente in specie in punti convenienti della successione stratigrafica. Come evidente, l'incertezza sul fatto che i limiti tra le differenti specie corrispondano effettivamente a reali discontinuità biologiche e non ad intervalli accidentali nella documentazione fossile, non permette alle cosiddette 'specie sequenziali' di riflettere l'esistenza di reali unità in natura (Brothers, 1985).

Questi tentativi, così, si sono dimostrati del tutto insoddisfacenti. È necessario, però, rendere merito a chi ha cercato di affrontare con determinazione, operativamente oltre che teoricamente, un problema che è tema centrale del dibattito di innumerevoli ambiti speculativi: la difficoltà dell'uomo nel rapportarsi con storie la cui durata sia difficilmente confrontabile con il tempo che egli ha trascorso sulla terra.

L'arduo compito di riconoscere e definire le specie paleontologiche è ritornato negli ultimi decenni – anche se con rinnovati approcci – a confrontarsi con il più antico ed intuitivo dei concetti di specie proposti, la morfospécie (cfr. Hallam, 1988).

Negli annali della biologia evolutiva degli ultimi decenni, "non vi è idea che abbia suscitato più interesse, che abbia innescato più discussioni, che sia stata più universalmente citata, e più seriamente fraintesa, di quella degli 'equilibri intermittenti'" (Eldredge, 1999); questa prende origine dal concetto di discontinuità proposto da Simpson – anche se egli riteneva che i pattern di discontinuità fossero la tipica origine dei taxa superiori, mentre la teoria degli 'equilibri intermittenti' li attribuisce ai più piccoli raggruppamenti fenotipici rilevabili, vale a dire la specie; "Con Simpson, Gould ed io proponemmo che i pattern siano il prodotto dei processi dell'evoluzione e non artefatti tafonomici. Adottammo però la concezione di specie di Dobzhansky e Mayr, ed attribuimmo la discontinuità dei pattern paleontologici a livello di specie alla speciazione. In contrasto con Dobzhansky e Mayr abbiamo introdotto il concetto di stasi. Gli equilibri intermittenti, quindi, attingono alla concettualizzazione della specie di Dobzhansky e Mayr, seguendo l'approccio metodologico di Simpson applicato

alla documentazione fossile” (Eldredge, 1995). Un’esaustiva trattazione dell’argomento è ben lungi dall’essere l’obiettivo di questo breve testo, ma alcuni aspetti dell’ipotesi degli equilibri intermittenti, teorizzata dapprima nel lavoro di Eldredge (1971) e poi in quello congiunto dei due paleontologi Eldredge e Gould (1972), costituiscono un pilastro per la comprensione di un modo attualmente molto diffuso di guardare alla specie nella documentazione fossile.

Come hanno affermato Erwin e Anstey (1995b), “la teoria degli equilibri intermittenti è, in generale, una dichiarazione sull’evoluzione morfologica”; da essa si deduce che, nell’analisi di una successione stratigrafica che riteniamo plausibilmente completa, non dovremmo attenderci di dover riconoscere una nuova specie all’interno di una serie pressoché infinita di ‘cambiamenti impercettibili’ nella morfologia degli individui di una popolazione; e nemmeno rassegnarci ad una inevitabile artificiosità fissando i limiti della stessa in punti che stabiliamo essere convenienti – come le zone nelle quali si individuano gap morfologici. Dovremmo invece individuare la repentina apparizione di una forma quale reale prova del cambiamento evolutivo; l’evento di speciazione, l’istante nel quale fissare il limite della nuova specie, apparirà giustificatamente, nella documentazione fossile, come un ‘punto nel mare della stabilità’.

Il mutato atteggiamento deriva, in buona sostanza, dall’assunto che sia possibile rivolgersi alla documentazione fossile con maggiore fiducia verso le informazioni che essa ci consegna.

Molti studiosi hanno accolto favorevolmente l’ipotesi proposta da Eldredge e Gould – nota anche come ‘ipotesi saltazionista’ – e molti sono gli studi che hanno fornito ulteriori, convincenti prove a quelle sulle quali i due paleontologi avevano originariamente basato le loro deduzioni (Gould, 1969; Eldredge, 1972). Stanley (1982), ad esempio, afferma che “le testimonianze fossili contraddicono l’idea secondo la quale l’evoluzione filetica realizza le maggiori transizioni evolutive. I fossili, invece, testimoniano che la speciazione è la sede dei maggiori cambiamenti. La presenza apparentemente universale di fossili viventi come rappresentanti recenti di cladi longevi e poveri di specie [...] rafforza l’idea che senza speciazione vi è poca evoluzione”.

Cheetham (1986) mostra come sequenze fossili complete presentino un cambiamento geologicamente istantaneo, e lavori quali quello di Stanley e Yang (1987) sostengono l’esistenza di vasti intervalli con cambiamento morfologico quasi del tutto assente; anche lo studio sui molluschi sviluppato da Kelley (1983)

è frequentemente citato tra le più efficaci dimostrazioni a sostegno della teoria degli equilibri intermittenti. “Le prove della stasi appaiono [...] schiacciati”, giunge ad affermare Eldredge (1999).

Ayala (1982) e con lui diversi altri studiosi hanno però sostenuto che l’ipotesi saltazionista non convince su almeno due aspetti: la scala del tempo (la scala geologica viene confusa con quella delle interazioni biologiche effettive, o scala ecologica) e il significato biologico delle morfospesie fossili.

L’argomento attorno al quale ruota la prima delle due critiche esula dagli argomenti trattati in questo elaborato; gli stessi Eldredge e Gould in numerose opere hanno affrontato questo problema (cfr. ad esempio Gould, 2002).

Il secondo aspetto centra uno dei punti chiave di questa trattazione: ci possiamo fidare della somiglianza morfologica di due individui fossili quale prova dell’appartenenza ad una stessa specie?

Le specie, secondo il BSC, sono gruppi di individui che si assomigliano in quanto parte di una stessa comunità riproduttiva; come è facilmente osservabile anche all’interno della specie umana, però, questa somiglianza non è assoluta: siamo tutti leggermente diversi. Ogni specie, cioè, presenta un campo di variabilità fenetica che può essere più o meno ampio. Tale variabilità si può manifestare all’interno di ciascuna popolazione locale, ma può rappresentare anche un elemento differenziale fra popolazioni che occupano parti distinte dell’areale di una specie (Minelli, 1991).

Per definire una specie il paleontologo deve stabilire un criterio atto a delimitarne il campo di variabilità considerando le caratteristiche dei dati che possiede. La procedura classica è quella di rilevare una discontinuità morfologica costante tra due popolazioni, ottenuta dall’analisi di numerosi caratteri, ed interpretarla quale indice della presenza di isolamento riproduttivo. Si individuano così delle classi di frequenza rappresentabili mediante una curva: se questa assume un andamento unimodale si afferma che la popolazione è omogenea per i caratteri analizzati, se presenta una distribuzione plurimodale o bimodale, essa denuncia l’eterogeneità dei gruppi di individui per quei caratteri; è però necessario notare che quest’ultimo tipo di distribuzione potrebbe denunciare anche la presenza di fenomeni legati al dimorfismo sessuale, come è stato provato, ad esempio, per le forme micro- e macro-conche nelle ammoniti (Raffi e Serpagli, 1993).

I casi più difficili da esaminare, evidentemente, sono quelli nei quali gli eventi di speciazione non sono ‘geologicamente istantanei’ come, ad esempio, nel caso delle due famiglie di gasteropodi studiati da Dana H. Geary (1995).

Questo tipo di analisi presenta alcuni grandi limiti, il più evidente dei quali è quello di poter essere applicata solo a taxa ampiamente rappresentati nella documentazione fossile: devono, in sostanza, essere disponibili molti campioni sui quali eseguire l’analisi. Questa situazione non si presenta molto frequentemente (fanno eccezione i nano- e micro-fossili, alcune famiglie dei phyla Mollusca, Brachiopoda e Bryozoa, alcuni ordini della classe Trilobita e pochi altri) e per numerosi taxa il rischio del ‘pezzo unico’ è reale. Con questa espressione si fa generalmente riferimento al bizzarro trattamento tassonomico spesso riservato a molti macrofossili, soprattutto macrovertebrati. Il ritrovamento di un campione – solitamente frammentario – è decisamente un evento raro se confrontato con quello dei taxa sopra citati e in alcuni casi addirittura eccezionale; spesso il problema della variabilità viene affrontato con assoluta leggerezza e ad ogni nuova scoperta si fa seguire la definizione di un nuovo taxon o si stravolge una filogenesi sino a quel momento accettata.

Molto interessante appare, a tal proposito, la vicenda descritta da Biondi e Rickards (2005). Il paleoantropologo Tim White, in un articolo apparso sulla rivista *Science* (White, 2003), criticò aspramente l’eccessiva proliferazione di specie sulla linea evolutiva che comprende il genere *Homo*; quale caso concreto fece riferimento alla definizione di *Kenyanthropus platyops* (Leakey et al., 2001; Lieberman, 2001), una forma rinvenuta a Lomekwi, in Kenya, risalente a circa 3,5 milioni di anni fa, che era stata descritta dopo il ritrovamento di un unico fossile, peraltro molto deformato da eventi tafonomici (il fossile in questione, un cranio adulto, divenne noto come ‘l’uomo dalla faccia piatta del Kenya’). Secondo White sarebbe stato necessario attendere il ritrovamento di ulteriori prove prima di erigere un nuovo taxon, visto che non sarebbe parso assurdo considerare il reperto come un esemplare primitivo di *Australopithecus afarensis*. Lo stesso White dedicò inoltre una parte del suo contributo esplicitamente all’osservazione che i criteri da utilizzare nel riconoscimento della specie e l’impostazione che si sarebbe dovuta seguire per affrontare il problema della variabilità dovevano essere ricercati all’interno dei canoni della biologia moderna e che non avrebbero dovuto risentire dell’influenza di altri diffusi orientamenti come, ad esempio, quello che egli definì uno “zelo populista per la diversità” (White, 2003). Biondi e Rickard sostengono che “l’opera moralizzatrice” di White si infranse di lì a breve contro un suo stesso

mutamento di opinione che lo portò a rivedere la sistematica del genere *Ardipithecus* con la ‘promozione’ a ‘vere’ specie distinte di due sottospecie; non ritenendo giustificata la scelta di White, Biondi e Rickard affermano sconsolatamente: “sembra proprio che non ci sia scampo e che non si possa uscire dalla ‘maledizione del pezzo unico’ che affligge i paleoantropologi, compresi quelli che, animati dalle migliori intenzioni, si ergono a censori dei comportamenti altrui”.

Nella stessa direzione, soprattutto per quanto riguarda ancora la paleontologia dei vertebrati, si riscontrano casi nei quali sono state descritte due specie separate che poi si sono dimostrate essere le due alternative forme originate dal dimorfismo sessuale – come ad esempio nel caso dall’orso pleistocenico *Tremarctos floridanus* (cfr. Kurtén, 1966) – o casi in cui differenti stadi ontogenetici sono stati ritenuti vere specie e denominati di conseguenza.

Cartelle e De Iuliis (2006), ad esempio, hanno recentemente rianalizzato una precedente interpretazione secondo la quale nel Pleistocene del Brasile sarebbero state presenti due differenti specie del genere *Eremotherium* (Xenarthra, Megatheriidae), distinguibili per i caratteri di nanismo evidenti in uno dei due taxa; gli autori sono giunti alla conclusione che gli individui per i quali era stata proposta la specie nana erano in realtà stadi di sviluppo immaturi, mentre gli altri individui erano adulti.

Alcuni studi di tipo morfometrico (cfr. Carpenter e Currie, 1990) tentano di dirimere una parte delle *querelle* legate a queste situazioni, ma frequentemente permangono opinioni diverse tra lumpers e splitters. (Brizio, 2003).

I dati forniti dalla letteratura di ambito paleontologico dimostrano chiaramente importanti disparità, nelle conoscenze e nei metodi di studio, tra i taxa che sono ben rappresentati nella documentazione fossile e quelli ‘rari’. La revisione condotta da Cartelle e De Iuliis (2006) palesa, ad esempio, l’assoluta incompletezza delle informazioni disponibili sugli stadi di sviluppo dei bradipi giganti fossili; ben diverso è il caso, tra gli altri, delle specifiche conoscenze di cui si dispone sull’ontogenesi della maggior parte dei generi di trilobiti (si vedano ad esempio gli studi di autori quali G.D. Edgecombe) e di molti altri taxa (cfr. Minelli, 2003).

Documentazioni evidentemente differenti si traducono in approcci diversi nei confronti delle filogenesi: nel caso dei taxa scarsamente rappresentati nella documentazione fossile i dati disponibili servono come base per ricostruire la

filogenesi, mentre, all'opposto, nel caso dei taxa ben rappresentati è la filogenesi ad essere utilizzata per 'ritagliare' le specie.

Vi sono poi alcuni casi nei quali, indipendentemente dalla frequenza con la quale il taxon in esame è rappresentato nella documentazione fossile, il paleontologo è del tutto impotente: le specie che dovrebbe riconoscere sono "semplicemente non distinguibili nella documentazione fossile" (Turner, 1995). Vi sono infatti "specie perfettamente incompatibili in termini riproduttivi nei confronti di altre specie dalle quali, però non si riesce a separarle in base a criteri morfologici: sono le *sibling species* [specie gemelle]. Specie gemelle si conoscono nei gruppi più diversi di animali e il loro numero è probabilmente assai maggiore di quanto ora non si sappia" (Minelli, 1991).

All'interno del genere *Drosophila*, ad esempio, sono noti molti casi di questo tipo – lo studio 'classico' riguarda *Drosophila persimilis* e *Drosophila pseudoobscura* (Tan, 1946; Rizki, 1951); specie gemelle sono comuni in roditori e in altri mammiferi, e sono descritte in tutti i maggiori gruppi nei quali sono stati compiuti gli studi necessari per identificarle, nel regno animale come in quello vegetale, soprattutto all'interno della famiglia Asteraceae, ad esempio per i taxa *Layia platyglossa* e *L. septentrionalis*, e per molte specie del genere *Holocarpha* – (Ayala, 1982); questo problema è stato discusso anche in relazione alla famiglia Hominidae da Tattersall (1986).

Vi sono poi situazioni nelle quali "l'isolamento riproduttivo fra due specie strettamente imparentate tra loro non è del tutto completo e irreversibile. È un insieme fluido di situazioni in cui si usa l'espressione vaga e poco impegnativa di *specie in statu nascendi*" (Minelli, 1991).

Altro caso problematico riguarda le popolazioni allopatriche di una stessa specie che presentano chiare differenze morfologiche: sull'argomento sono disponibili molti studi eseguiti, ad esempio, su serpenti, salamandre, uccelli ed alcuni insetti (cfr. Ayala, 1982) ed su molti tipi di piante (cfr. Carr, 1976); o ancora quello delle specie altamente politipiche, come nel caso di *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) riportato da Ridley (2006).

Wilke e Falniowski (2001) hanno recentemente elaborato un'interessante analisi che riguarda gli ultimi due aspetti ora descritti; gli autori, in sintesi, propongono uno studio sull'origine della variabilità nel genere *Adriohydrobia* (Hydrobiidae, Gastropoda), la cui tassonomia è per buona parte basata sulla morfometria della conchiglia, nel tentativo di stabilire se questo taxon sia

rappresentato da numerose specie politipiche simpatriche o da una singola specie organizzata in popolazioni polimorfiche.

Ayala (1982), che mostra un atteggiamento critico sul tema della validità delle morfospecie fossili, afferma che “le prove disponibili derivanti dallo studio delle specie viventi indicano che morfologia e genotipo evolvono in gran parte indipendentemente dallo sviluppo di un isolamento riproduttivo”.

Certamente, l'impossibilità del paleontologo di definire correttamente le specie in situazioni quali quelle ora citate è causa di una inevitabile sotto- o sopra- stima del numero di specie. Simili problemi affliggono però anche i neontologi, come nel caso in cui i dati sulla riproduzione vengono a mancare (Eldredge, 1995); si pensi, ad esempio, all'analisi – abituale, del resto – ristretta al materiale presente nelle collezioni museali.

Numerosi sono gli studi che si sono occupati di verificare la validità delle morfospecie fossili; tra i più noti vi è quello condotto su briozoi cheilostomi da Jackson e Cheetham (1990). I risultati – ottenuti (su forme viventi affini a quelle estinte) dall'analisi di esperimenti di incrocio ed elettroforesi di proteine – mostrano che “le caratteristiche scheletriche del tipo classicamente rinvenibile nel materiale fossile sono sufficienti per discriminare le varie specie di briozoi cheilostomi viventi”. Gli autori concludono dunque che i paleontologi sono legittimati nel riconoscere le specie attraverso i metodi classici dell'analisi della documentazione fossile; non per tutti i taxa si è giunti, però, a simili conclusioni.

Curnoe e Thorne (2003), ad esempio, eseguono una dettagliata analisi cromosomica sulle ventitre specie di ominidi che vengono messe in relazione, dalle tassonomie attuali, con la linea evolutiva comprendente l'uomo moderno. Le distanze genetiche da essi ottenute, chiariscono nella conclusione i due autori, permettono di legittimare l'esistenza di sole cinque specie; secondo Curnoe e Thorne (2003), “considerato il vasto spettro di tassi evolutivi di molecole e morfologia nell'evoluzione umana, le specie comprese nel genere *Homo* devono essere caratterizzate da grande variabilità morfologica e bassa variabilità genetica. Quindi, i dati molecolari suggeriscono che i limiti della variabilità morfologica intraspecifica usati da molti paleoantropologi sono stati troppo restrittivi”.

Collard e Wood (2000) hanno verificato le ipotesi filogenetiche basate sulla morfologia craniale e dentale di due gruppi di primati attuali, ominidi e babbuini; gli autori concludono che le filogenesi ottenute attraverso analisi morfologiche sono incompatibili con le filogenesi molecolari dei due gruppi: “Questi risultati indicano che può essere fatto solo poco affidamento sulle

filogenesi derivanti esclusivamente dalle evidenze craniodentali. Il corollario è che le esistenti ipotesi filogenetiche sull'evoluzione umana probabilmente non sono realistiche e che nuovi approcci sono richiesti per affrontare i problemi della filogenesi umana” (id.).

In un noto articolo apparso sulla rivista *Journal of Paleontology*, Riedel (1978) si è fatto portavoce di quei contributi che, nella letteratura paleontologica della seconda metà del Novecento, avevano rivelato “espressioni di insoddisfazione riguardo alle procedure convenzionalmente utilizzate nella descrizione e nella nomenclatura degli organismi in paleontologia”.

Già Arkell (1956), come ricordato in precedenza, aveva chiaramente dichiarato che le unità della paleontologia avrebbero dovuto essere arbitrarie e negli annali di questa scienza vi erano state molte altre voci convinte del fatto che il nome di una specie, in paleontologia, non corrispondesse a null'altro che ad una classe di oggetti che condividono un certo grado di somiglianza fenetica.

Un grande esperto della paleontologia del XIX secolo, W. Waagen, aveva affermato che “il nome dato ad una conchiglia è semplicemente uno strumento per trasportare una concreta idea di ciò che significa, e questo proposito non è raggiunto se noi uniamo forme troppo differenti sotto uno stesso nome” (Waagen, 1887).

Il contributo di Shaw (1969), ripreso anche nell'articolo di Riedel (1978), ha però decisamente riportato all'attenzione del mondo scientifico l'esistenza – e la forza concettuale – di un sentimento di assoluto distacco di alcuni studiosi rispetto ai metodi della paleontologia tradizionale: “Il concetto di specie in paleontologia è governato dal proposito per il quale i paleontologi erigono specie che non sono in relazione con oggettivi attributi degli organismi d'origine. Il concetto di specie è totalmente soggettivo e quindi non può essere utile come mezzo di comunicazione nella paleontologia ad un livello professionale”. Mello (1970), Reif (1984) e molti altri si sono espressi sostanzialmente negli stessi termini; secondo Erwin e Anstey (1995b) “le distinzioni tra specie fossili riflettono spesso giudizi soggettivi dei tassonomi”. Si è fatta così strada l'ipotesi – oggi sostenuta da molti studiosi – che alle forme riconosciute nella documentazione fossile non sia possibile applicare più che la nozione di *unità di rappresentazione*, nei termini in cui è stata proposta da O'Hara (1993).

Riedel (1973), in un articolo di sintesi sulla micropaleontologia planctonica del Cenozoico, sostiene che i normali metodi della paleontologia sono

fallimentari. La soluzione da lui proposta implica un nuovo modo di lavorare con i dati estensivi, cosicché questi possano essere utilizzati indipendentemente dalla nomenclatura linneana; il nome di una specie fossile, afferma, non porta alcuna informazione sul fatto che gli individui sui quali viene definita siano parte di un raggruppamento riproduttivamente isolato (sensu Mayr, 1969), ma serve come surrogato ai caratteri morfologici utilizzati nella descrizione specifica di quel taxon. Partendo dal presupposto per cui “in molti gruppi fossili non ci sono sufficienti basi per giudicare quale procedura permetta la formazione di gruppi il più possibile approssimanti le specie biologiche”, Riedel (1978) propone l’uso di un sistema di descrittori morfologici che permetta di definire unità tali da sostituire le specie. “La procedura non risolve il problema di come identificare le specie biologiche, ma semplicemente ci permette di evitarlo o postporlo quando il nostro obiettivo è tale per cui una definizione biologica di specie non è assolutamente necessaria” (Riedel, 1978), come, ad esempio, nelle correlazioni stratigrafiche. Il biostratigrafo, infatti, utilizza le specie (o in generale i taxa) spesso senza affrontare il problema del loro significato e della loro corretta definizione; rileva le comparse e scomparse di certi taxa solo con l’esigenza di poter comunicare agli altri ricercatori il loro significato biostratigrafico (Raffi e Serpagli, 1993).

Di fatto, ciò che spesso accade è che la ‘specie’ viene confusa con qualcosa di diverso, ovvero il *morfortipo* (Merrill, 1998); quello che si propone, dunque, è la sostituzione del concetto di ‘specie’ fossili – un concetto che implica una serie di assunzioni che si rivelano insostenibili – con l’OTU (*operational taxonomic unit*) descritto nella precedente sezione di questo elaborato; “Il componente essenziale del sistema di descrizione è una stringa di numeri [...] che corrisponde approssimativamente al nome specifico più descrizione e diagnosi nel sistema linneano. [...] La stringa di informazioni codificate è utilizzata per descrivere un’immagine piuttosto che un’entità biologica [...] ma non ha alcun significato gerarchico, di interfecondità o di relazioni filetiche” (Riedel, 1978).

Certamente, come ha paventato Gould (1980), “i paleontologi possono scegliere di operare fuori dai vincoli di una visione genetica delle specie, ma in questo caso l’intera opera dello studio dei fossili rischia seriamente di divenire una forma di collezionismo di francobolli”.

Soprattutto Vrba (1980, 1984a, 1984b, 1985a, 1985b) e Turner (1985, 1986, 1995; Turner e Chamberlain, 1989) sostengono che l’accettazione da parte

dei paleontologi dell'importanza del *Recognition Species Concept* proposto da Paterson (1979, 1985, 1993) porterebbe significativi vantaggi; Turner (1995) afferma che “fino allo sviluppo del Recognition Concept [...] stavamo davvero brancolando nel buio, equipaggiati con idee inadeguate su cosa costituisse una specie, come la speciazione lavorasse, e come integrare i processi teorici con i pattern di speciazione che appaiono nella documentazione fossile”. Turner e Chamberlain (1989) sostengono che, non essendo possibile stabilire una relazione necessaria tra speciazione e cambiamento morfologico, risulta difficile determinare dei criteri validi per identificare le specie nella documentazione fossile.

Paterson, come già ricordato, ha definito la specie come “la più inclusiva popolazione di organismi biparentali che condividono un comune *Specific Mate Recognition System*” (Paterson, 1986); questo concetto, secondo Turner e Chamberlain (1989), implica che solo i caratteri legati agli SMRS cambieranno necessariamente negli eventi di speciazione; “I caratteri legati al *fertilization system* rimarranno quindi stabili durante l'esistenza di una specie, mentre altri potrebbero cambiare in risposta alla pressione selettiva se la popolazione si venisse a trovare in nuove circostanze” (Turner, 1995).

Chiaramente, la specifica natura di questi segnali determinerà la capacità del paleontologo di rilevare dei cambiamenti nella morfologia dei campioni in analisi: SMRS legati a segnali chimici o uditivi avranno presumibilmente meno riscontro nei caratteri morfologici rispetto, ad esempio, a quelli visivi; Eldredge (1995) ricorda il caso degli invertebrati marini, la maggior parte dei quali rivela poco o nulla degli SMRS negli esoscheletri; tra gli organismi bentonici sessili (ad eccezione dei cirripedi), ad esempio, questi “sono necessariamente limitati alla compatibilità chimica di uova e spermatozoi e a tempistiche per il rilascio degli stessi in acqua” (id.).

“Certamente, il *Recognition Concept* non è una panacea per tutti i problemi di identificazione che deve affrontare il paleontologo”, ha affermato Turner (1995): questi si troveranno, ad esempio, a dover far fronte a notevoli problemi quando avranno a che fare con famiglie come gli Equidae e i Suidae, nelle quali molti taxa sono definiti sulla base di caratteri non strettamente legati agli SMRS, come la morfologia dentaria, ed “identificheranno la speciazione con maggiore affidabilità quando i fossili in questione deriveranno da organismi biparentali mostranti i caratteri legati al sistema riproduttivo della specie, come i

genitali negli insetti, le corna nei Bovidae, i palchi nei Cervidae, o le ornamentazioni craniche nei dinosauri”.

Il ‘problema della specie fossile’, e le soluzioni che sono state proposte per affrontarlo, sono parte fondante del dibattito di quella che Gould (1980) ha definito una “paleontologia nomotetica”, una disciplina cioè che, conscia dei propri limiti ma non chiusa su se stessa, sia volta alla formulazione di teorie omnicomprehensive, partendo da quella che egli ha definito esserne la base insostituibile: la teoria evolutiva. In un celebre intervento, Conway Morris (1998), a vent’anni di distanza dalle parole di Gould (1980), ha descritto come i fossili, negli ultimi decenni, siano stati concepiti ed analizzati usando nuovi strumenti e linguaggi; la statica documentazione fossile è divenuta una documentazione di transizioni evolutive che oggi possono essere spiegate e messe in relazione a cambiamenti biologici, ecologici, climatici e tettonici (Hall, 2002).

L’ultima sorgente di fresche energie, per una paleontologia sempre più nomotetica, “è l’evo-devo, i cui linguaggi forniscono una nuova base sulla quale interpretare il cambiamento anatomico, nei materiali e nella meccanica” (Hall, 2002). In quest’ottica interdisciplinare, la paleontologia, una scienza tradizionalmente assimilata alla geologia, e ancor più il dialogo tra essa e le discipline di chiara estrazione biologica come l’evo-devo, devono costituire un ponte lanciato nel vuoto tuttora esistente tra i dipartimenti di geologia e di biologia, che spesso – e ciò traspare anche dalla realtà accademica patavina – sembrano rivolgersi l’un l’altro come se si occupassero di due mondi diversi. Le distinzioni tra le varie discipline, o le attribuzioni scollegate delle competenze (qui gli aspetti teorici, lì quelli pratici), non possono rappresentare la soluzione ai dubbi, alle incertezze e ancor meno all’ignoranza dello studioso verso ciò che lo circonda.

Per essere compreso a fondo, credo, il ‘problema della specie’, come ogni altro ‘problema’, deve essere reso parte di una visione condivisa alla quale partecipino i contributi di studiosi provenienti dalle più diverse tradizioni accademiche.

Bibliografia

- Arkell, W.J., 1956. Species and species. *In: Sylvester-Bradley, P.C., ed., The species concept in paleontology*, pp. 97-99. The Systematics Association, London.
- Ashlock, P.D., 1980. An evolutionary systematist's view of classification. *Systematic Zoology*, 28: 441-450.
- Ayala, F.J., 1982. Gradualism versus punctualism in speciation: reproductive isolation, morphology, genetics. *In: Barigozzi, C., ed., Mechanisms of speciation*, pp. 51-66. Alan R. Liss, New York.
- Beckner, M., 1959. *The biological way of thought*. Columbia University Press, New York.
- Biondi, G., Rickards, O., 2005. *Il codice darwin*. Codice edizioni, Torino.
- Brizio, C., 2003. Hybris, Ate, Nemesis – L'albero dell'Urvogel. *Systemae Naturae*, 5: 9-85.
- Brothers, D.J., 1985. Species concept, speciation, and higher taxa. *In: Vrba, E.S., ed., Species and speciation*, pp. 35-42. Transvaal Museum Monograph No.4. Transvaal Museum, Pretoria.
- Cain, A.J., 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson University Library, London.
- Caplan, A.L., 1981. Back to class: a note on the ontology of species. *Philosophy of Science*, 48: 130-140.
- Carpenter, K., Currie, P.J., 1990. *Dinosaur systematics: approaches and perspectives*. Cambridge University Press, New York.
- Carr, G.C., 1976. Chromosome evolution and aneuploid reduction in *Calycadenia pauciflora* (Asteraceae). *Evolution*, 29: 681.
- Carson, L.H., 1957. The species as a field for gene recombination. *In: Mayr, E., ed., The species problem*, pp. 23-38. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 50, Washington.
- Cartelle, C., De Iuliis, G., 2006. *Eremotherium laurillardi* (Lund) (Xentara, Megatheriidae), the panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 199-209.

- Cheetham, A.H., 1986. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: Rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology*, 12: 190-202.
- Collard, M., Wood, B., 2000. How reliable are human phylogenetic hypotheses? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(9): 5003-5006.
- Continenza, B., Gagliasso, E., 1996. *Giochi aperti in biologia*. FrancoAngeli, Milano.
- Conway Morris, S., 1998. Palaeontology: grasping the opportunity in the science of the twenty-first century. *Geobios*, 30: 895-904.
- Coyne, J.A., Orr, H.A., Futuyma, D.J., 1988. Do we need new species concept? *Systematic Zoology*, 37: 190-200.
- Cracraft, J., 1983. Species concepts and speciation analysis, *In*: Johnston, R. F., ed., *Current Ornithology*, pp. 159-187. Plenum Press, New York.
- Cronquist, A., 1978. Once again, what is a species? *In*: Knutson, L.V., ed., *BioSystematics in Agriculture*, pp. 3-20. Allenheld Osmund, Montclair.
- Curnoe, D., Thorne, A., 2003. Number of ancestral human species: a molecular perspective. *Homo* 53(3): 201-224.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London [trad. It. *L'origine della specie per selezione naturale*, Newton-Compton, Milano 2000].
- Darwin, F., 1887. *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. Appleton, New York.
- de Queiroz, K., 1992. Review of *Principles of systematic zoology*, 2d edition. *Systematic Biology*, 41: 264-266.
- de Queiroz, K., 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendation. *In*: Howard, D.J., Berlocher, S.H., eds., *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Oxford.
- de Queiroz, K., 1999. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. *In*: Wilson, R.A., ed., *Species: new interdisciplinary essays*, pp. 49-89. MIT Press, Cambridge.
- de Queiroz, K., Donoghue, M.J., 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317-338.
- Dobzhansky, T., 1935. A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, 2: 344-355.

- Dobzhansky, T., 1937a. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T., 1937b. What is a species? *Scientia*, 61: 280-286.
- Dobzhansky, T., 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Eldredge, N., 1971. The allopatric model and phylogeny in Palaeozoic invertebrates. *Evolution*, 25: 156-167.
- Eldredge, N., 1972. Systematics and evolution of *Phacops rana* (Green 1832) and *Phacops iowensis* (Delo 1935) (Trilobita) from the Middle Devonian of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 147: 49-113.
- Eldredge, N., 1985. The ontology of species. In: Vrba, E.S., ed., *Species and speciation*, pp. 17-20. Transvaal Museum Monograph No.4. Transvaal Museum, Pretoria.
- Eldredge, N., 1993. What, if anything, is a species? In: Kimbel, B., Martin, L., eds., *Species, Species Concepts and Primate Evolution*, pp. 3-20. Plenum, New York.
- Eldredge, N., 1995. Species, speciation, and the context of adaptive change in evolution. In: Erwin, D.H., Anstey, R.L., eds., *New approaches to speciation in the fossil record*, pp. 39-63. Columbia University Press, New York.
- Eldredge, N., 1999. *Ripensare Darwin*. Einaudi editore, Torino.
- Eldredge, N., 2002. *Le trame dell'evoluzione*. Raffaello Cortina Editore, Milano.
- Eldredge, N., 2006. *Darwin*. Codice edizioni, Torino.
- Eldredge, N., Cracraft, J., 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Eldredge, N., Gould, S.J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T.J.M., ed., *Models in paleobiology*, pp. 82-115. W.H. Freeman, San Francisco.
- Ereshefsky, M., 1998. Species pluralism and anti-realism. *Philosophy of Science*, 65: 103-120.
- Erwin, D.H., Anstey, R.L., 1995a. Introduction. In: Erwin, D.H., Anstey, R.L., eds., *New approaches to speciation in the fossil record*, pp. 1-8. Columbia University Press, New York.
- Erwin, D.H., Anstey, R.L., 1995b. Speciation in the fossil record. In: Erwin, D.H., Anstey, R.L., eds., *New approaches to speciation in the fossil record*, pp. 11-38. Columbia University Press, New York.

- Euzéby, J.P. 2006. *List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature*. Consultabile all'URL <<http://www.bacterio.cict.fr/>>.
- Forey, P.L., 2004. Systematics and Paleontology. *In*: Williams, D.M., Forey, P.L., eds., *Milestones in Sytematics*, pp. 147-180. The systematics Association Special Volume Series 67, CRC Press LLC.
- Geary, D.H., 1995. The importance of gradual change in species level transitions. *In*: Erwin, D.H., Anstey, R.L., eds., *New approaches to speciation in the fossil record*, pp. 67-86. Columbia University Press, New York.
- George, T.N., 1956. Biospecies, chronospecies and morphospecies. *In*: Sylvester-Bradley, P.C., ed., *The Species Concept in Paleontology*, pp. 123-137. The Systematics Association, London.
- Gee, H., 2006. *Tempo profondo*. Einaudi editore, Torino.
- Ghiselin, M.T., 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, 23: 536-554.
- Ghiselin, M.T., 1981. Categories, life, and thinking. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 269-283.
- Ghiselin, M.T., 1984. Narrow approaches to phylogeny: a review of nine books on cladism. *In*: Dawkins, R., Ridley, M., eds., *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, pp. 209-222. Oxford University Press, Oxford.
- Ghiselin, M.T., 1987. Response to commentary on the individuality of species. *Biology and Philosophy*, 2: 207-212.
- Gould, S.J., 1969. An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 138: 407-532.
- Gould, S.J., 1980. The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, 6(1): 96-118.
- Gould, S. J., 2002. *La struttura della teoria dell'evoluzione*. Codice Edizioni, Torino.
- Grant, V., 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- Grant, V., 1992. Comments on the ecological species concept. *Taxon*, 41: 300-312.
- Gregg, J.R., 1950. Taxonomy, language and reality. *The American Naturalist*, 84: 419-435.
- Hall, B.K., 2002. Palaeontology and evolutionary developmental biology: a science of the nineteenth and twenty-first centuries. *Palaeontology*, 45(4): 647-669.

- Hallam, A., 1988. The contribution of paleontology to systematics and evolution. In: Hawksworth, D.L., ed., *Prospects in systematics*, pp. 128-147. Clarendon Press, Oxford.
- Harrison, R.G., 2002. Species concepts. In: Pagel, M., ed., *Encyclopedia of evolution*, pp. 2: 1078-1083. Oxford University Press, Oxford.
- Hennig, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Aufbau Verlag, Berlin.
- Hennig, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. University Illinois Press, Urbana.
- Holman, E.W., 1987. Recognizability of sexual and asexual species of rotifers. *Systematic Zoology*, 36: 381-386.
- Hughes, N.F., 1970. Remedy for the general data handling failure of paleontology. In: Cutbill, J.L., ed., *Data processing in biology and geology*, pp. 321-330. The Systematics Association, London.
- Hull, D.L., 1965. The effect of essentialism on taxonomy. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 15: 314-326.
- Hull, D.L., 1968. The operational imperative: sense and nonsense in operationism. *Systematic Zoology*, 17: 438-457.
- Hull, D.L., 1981. Kitts and Kitts and Caplan on species. *Philosophy of Science*, 48: 141-152.
- Hull, D.L., 1997. The ideal species concept – and why we can't get it. In: Claridge, M.F., Dawah, H.A., Wilson, M.R., eds., *Species: The units of biodiversity*, pp. 357-377. Chapman and Hall, London.
- Jackson, J.B.C., Cheetham A.H., 1990. Evolutionary significance of morphospecies: a test with Cheilostome Bryozoa. *Science*, 248: 579 – 583.
- Jeanmonod, D., 1984. Speciation: various aspects and recent models. *Candollea*, 39: 151-194.
- Joysey, K.A., 1956. The nomenclature and composition of fossil communities. In: Sylvester-Bradley, P.C., ed., *The species concept in paleontology*, pp. 83-94. The Systematics Association, London.
- Kelley, P.H., 1983. Evolutionary patterns of eight Chesapeake Group molluscs; evidence for the model of punctuated equilibria. *Journal of Paleontology*, 57: 581-598.
- Kitcher, P., 1984. Species. *Philosophy of Science*, 51: 308-333.
- Kornet, D., 1993. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology*, 164: 407-435.

- Kurtén, B., 1966. Pleistocene bears of North America, 1, Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica*, 115: 1-120.
- Lambert, D.M., Michaux, B., White, C.S., 1987. Are species self-defining? *Systematic Zoology*, 36: 196-205.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F., Gathogo, P.N., Kiarie, C., Leakey, L.N., McDougall, I., 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, 410: 433-440.
- Levinton, J., 1988. *Genetics, paleontology and macroevolution*. Cambridge University Press, New York.
- Levinton, J.S., Simon, C.M., 1980. A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record. *Systematic Zoology*, 29: 130-142.
- Lieberman, D.E., 2001. Another face in our family tree. *Nature*, 410: 419-420.
- Mayden, R. L., 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge, M. F., Dawah, H. A., Wilson, M. R., eds., *Species: the units of diversity*, pp. 381-423. Chapman and Hall, London.
- Maynard Smith, J. 1986. *The problems of biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Mayr, E., 1940. Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, 74: 249-278.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E., 1957. *The species problem*. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 50, Washington.
- Mayr, E., 1959. Typological versus populational thinking. In: Meggers, B.J., ed., *Evolution and anthropology: a centennial appraisal*, pp. 409-412. Anthropological Society of Washington, Washington.
- Mayr, E., 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E., 1968. Theory of biological classification. *Nature*, 220: 545-548.
- Mayr, E., 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
- Mayr, E., 1970. *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E., 1976. *Evolution and the diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge.

- Mayr, E., 1980. Biographical essays: G.G. Simpson. *In*: Mayr, E., Provine, W.B., eds., *The evolutionary synthesis*, pp. 452-463. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E., 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E., 1987. The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology. *Biology and Philosophy*, 2: 145-166.
- Mayr, E., 1988. The why and how of species. *Biology and Philosophy*, 3: 431-441.
- Mayr, E., 2005. *L'unicità della biologia. Sull'autonomia di una disciplina scientifica*. Raffaello Cortina Editore, Milano.
- Mayr, E., Ashlock, P.D., 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
- McKittrick, M.C., Zink, P.D., 1988. Species concepts in ornithology. *The Condor*, 90: 1-14.
- Meier, R., Willmann, R., 2000. The Hennigian species concept. *In*: Wheeler, Q.D., Meier, R., eds., *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*, pp. 30-43. Columbia University Press, New York.
- Mello, J.F., 1970. Paleontologic data storage and retrieval. *North American Paleontological Convention, 1969, Proc B*, pp. 57-71.
- Merrill, G.K., 1998. Neognathodus and the species concept in conodont paleontology. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 37: 465-474.
- Minelli, A., 1991. *Introduzione alla sistematica biologica*. Franco Muzzio Editore, Padova.
- Minelli, A., 1993. *Biological systematics*. Chapman & Hall, London.
- Minelli, A., 2003. *The development of animal form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Minelli, A., 2006. Sui principi della sistematica nelle scienze biologiche. *In*: Azzone, G.F., ed., *Sui fondamenti delle scienze biomediche*, pp. 3-18. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti.
- Nelson, G.J., Platnick, N.I., 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nixon, K.C., Wheeler Q.D., 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6: 211-223.
- O'Hara, R., 1993. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. *Systematic Biology*, 42: 231-246.

- Paterson, H.E.H., 1979. A comment on 'mate recognition systems'. *Evolution*, 34: 330-331.
- Paterson, H.E.H., 1985. The recognition concept of species. In: Vrba, E.S., ed., *Species and speciation*, pp. 21-29. Transvaal Museum Monograph No.4. Transvaal Museum, Pretoria.
- Paterson, H.E.H., 1986. Environment and species. *South African Journal of Science*, 82: 62-65.
- Paterson, H.E.H., 1993. Evolution and The Recognition Concept of Species. In: McEvey, S.F., ed., *Collected Writings of H.E.H. Paterson*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pievani, T., 2005. *Introduzione alla filosofia della biologia*. Editori Laterza, Roma-Bari.
- Pleijel, F., Rouse, G.W., 1999. Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 267: 627-630.
- Pleijel, F., 2000. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelida). *Systematic Biology*, 48: 755-789.
- Raffi, S., Serpagli, E., 1993. *Introduzione alla paleontologia*. UTET, Torino.
- Regan, C.T., 1926. Organic evolution. *Reports of the British Association for the Advancement of Science, 1925*, pp. 75-86.
- Reif, W.F., 1984. Artabgrenzung und das Konzept der evolutionärer Art in der Paläontologie. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 22: 263-286.
- Rhodes, F.H.T., 1956. The time factor in taxonomy. In: Sylvester-Bradley, P.C., ed., *The species concept in paleontology*, pp. 32-52. The Systematics Association, London.
- Ridley, M., 1989. The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy*, 4: 1-16.
- Ridley, M., 2006. *Evoluzione*. McGraw-Hill, Milano.
- Riedel, W.R., 1973. Cenozoic planctonic micropaleontology and biostratigraphy. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 1: 241-268.
- Riedel, W.R., 1978. Systems of morphologic descriptors in paleontology. *Journal of paleontology*, 52(1): 1-7.

- Rizki, M.T.M., 1951. *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Morphological differences between two sibling species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 37: 156-159.
- Romer, A.S., 1933. *Vertebrate Paleontology*. Chicago University Press, Chicago.
- Romer, A.S., 1945. *Vertebrate Paleontology*, 2d edition. Chicago University Press, Chicago.
- Romer, A.S., 1966. *Vertebrate Paleontology*, 3d edition. Chicago University Press, Chicago.
- Rosen, D.E., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159-188.
- Scoble, M.J., 1985. The species in systematics. In: Vrba, E.S., ed., *Species and speciation*, pp. 31-34. Transvaal Museum Monograph No.4. Transvaal Museum, Pretoria.
- Shaw, A.B., 1969. Adam and Eve, paleontology, and the non-objective arts. *Journal of Paleontology*, 43(5): 1085-1098.
- Simonetta, A., 1988. Logica, tassonomia e realtà. *Atti del simposio della Unione Zoologica Italiana*, pp. 59-78.
- Simpson, G.G., 1943. Criteria for genera, species and subspecies in zoology and paleontology. *Annals of the New York Academy of Science*, 44: 145-178.
- Simpson, G.G., 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G.G., 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Sneath, P.H.A., 1976. Phenetic taxonomy at the species level and above. *Taxon*, 25: 437-450.
- Sneath, P.H.A., Sokal, R.R., 1973. *Numerical taxonomy*, 2d edition. W.H. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R.R., Sneath, P.H.A., 1963. *Principles of numerical taxonomy, a series of books in biology*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Splitter, L.J., 1982. *Natural kinds and biological species*. D.Phil. thesis, University of Oxford, Oxford.
- Stanford, P.K., 1995. For pluralism and against realism about species. *Philosophy of Science*, 62: 70-91.
- Stanley, S.M., 1982. Speciation and the fossil record. In: Barigozzi, C., ed., *Mechanisms of speciation*, pp. 41-49. Alan R. Liss, New York.

- Stanley, S.M., Yang, X., 1987. Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilineage study. *Paleobiology*, 13: 113-139.
- Sylvester-Bradley, P.C., 1956. The new paleontology. In: Sylvester-Bradley, P.C., ed., *The species concept in paleontology*, pp. 1-8. The Systematics Association, London.
- Tan, C.C., 1946. Genetics of sexual isolation between *Drosophila persimilis* and *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 31(6): 558-573.
- Tattersall, I., 1986. Species recognition in human paleontology. *Journal of Human Evolution*, 15: 165-175.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H., Vogler, A.P., 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(2): 70-74.
- Templeton, A. R., 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte, D., Endler, J.A., eds., *Speciation and its consequences*, pp. 3-27. Sinauer, Sunderland.
- Turner, A., 1985. The recognition concept of species in paleontology, with special consideration of some issues in hominid evolution. In: Vrba, E.S., ed., *Species and speciation*, pp. 153-158. Transvaal Museum Monograph No.4., Transvaal Museum, Pretoria.
- Turner, A., 1986. Species, speciation and human evolution. *Human Evolution*, 1: 419-430.
- Turner, A., 1995. The species in paleontology. In: Lambert, D.M., Spencer H.G., eds., *Speciation and the recognition concept*, pp. 57-70. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Turner, A., Chamberlain, A., 1989. Speciation, morphological change and the status of african *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 18: 115-130.
- Van Valen, L., 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 233-239.
- Vogler, A.P., Monaghan, M.T., 2006. Recent advances in DNA taxonomy. *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, (in print).
- Vrba, E.S., 1980. Evolution, species and fossils: How does life evolve? *South African Journal of Science*, 76: 61-84.
- Vrba, E.S., 1984a. Evolutionary pattern and process in the sister group Alcelaphini-Aepycerotini (Mammalia: Bovidae). In: Eldredge, N., Stanley, S.M., eds., *Living Fossils*, pp. 62-79. Springer-Verlag, New York.

- Vrba, E.S., 1984b. Patterns in the fossil record and the evolutionary process. *In*: Ho, M.-W., Saunders, P.T., *Beyond neo-Darwinism*, pp. 115-142. Academic Press, London.
- Vrba, E.S., 1985a. Introductory comment on species and speciation. *In*: Vrba, E.S., ed., *Species and speciation*, pp. ix-xvii. Transvaal Museum Monograph No. 4, Transvaal Museum, Pretoria.
- Vrba, E.S., 1985b. Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science*, 81: 229-236.
- Waagen, W., 1887. Salt Range Fossils. *Paleontologia Indica*, 1887: 276.
- Warren, M.L., 1992. Variation of the spotted sunfish, *Lepomis punctatus* complex (Centrarchidae): meristics, morphometrics, pigmentation and species limits. *Bulletin of the Alabama Museum of Natural History*, 12: 1-47.
- Wheeler, Q.D., Meier, R., 2000. *Species concepts and phylogenetic theory*. Columbia University Press, New York.
- White, T.D., 2003. Early hominids - diversity or distortion? *Science*, 299: 1994-1997.
- White, C.S., Michaux, B., Lambert, D.M., 1990. Species and neo-Darwinism. *Systematic Zoology*, 39: 399-413.
- Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- Wiley, E.O., Mayden, R.L., 2000. The evolutionary species concept. *In*: Wheeler, Q.D., Meier, R., eds., *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- Wilke, T., Falniowski, A., 2001. The genus *Adriohydrobia* (Hydrobiidae: Gastropoda): polytypic species or polymorphic populations? *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, 39(4): 227.
- Wilkins, J.S., 2006. *A list of 26 species 'concepts'*. Consultabile all'URL <http://scienceblogs.com/evolvingthoughts/2006/10/a_list_of_26_species_concepts.php>.
- Zunino, M., 2002. Ancora sulla dicotomia. *Sistema naturae*, 4: 61-73.