

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI MILANO-BICOCCA
FACOLTÀ DI SCIENZE DELLA FORMAZIONE
Corso di Laurea in Scienze dell'Educazione

L'ECOLOGIA DELL'EVOLUZIONE
*Il pluralismo evolutivo letto attraverso
un caso di radiazione adattativa*

Relatore: Dott. Telmo Pievani
Correlatore: Prof. Fulvio Carmagnola

Tesi di Laurea di:
Emanuele
SERRELLI
Matr. 598639

Anno Accademico 2002/2003

Ai miei maestri...

Se vuoi costruire una nave
non richiamare prima di tutto
gente che procuri legna,
che prepari gli attrezzi necessari,
non distribuire compiti,
non organizzare il lavoro.

Prima desta invece negli uomini
la nostalgia del mare
lontano e sconfinato.

(Antoine de S. Exupéry)

Indice

pag.

1	Introduzione: Pesci e conoscenza
---	---

- 1 – L'ecologia profonda dell'evoluzione
- 5 ----- 2 – Genesi del lavoro e fonti: un lungo allenamento
- 11 ----- 3 – La Famiglia *Cichlidae*
- 12 ----- 3.1 I Ciclidi nel mondo
- 13 ----- 3.2 Caratteristiche
- 14 ----- 3.3 Ecologia e comportamento
- 15 ----- 3.4 Riproduzione
- 17 ----- 3.5 Struttura familiare
- 19 ----- 3.6 I Grandi Laghi dell'Africa centrale

PRIMA PARTE: LA RETE DEGLI OSSERVATORI

25	Capitolo 1: Osservatori di un ecosistema
----	---

- 29 ----- 1.1 – “Nascita” di un oggetto: un gioco di pattern e livelli
- 31 ----- 1.1.1 I “tipi di organismi” sono pattern
- 33 ----- 1.1.2 Livello e gerarchia
- 34 ----- 1.1.3 Il “tipo trofico”: un pattern complesso
- 35 ----- 1.1.4 Il pattern è uno schema di relazioni ricorrente
- 37 ----- 1.1.5 Gerarchie molteplici
- 38 ----- 1.1.6 Pattern diacronici, pattern sincronici
- 40 ----- 1.1.7 La «radiazione adattativa»: schema o pattern?
- 42 ----- 1.1.8 Semplicità e complessità

pag.

43	-----	1.1.9	Una proposta epistemologica: il concetto di “sguardo organizzatore”
45	-----	1.2	We’d better learn more
53	-----	1.3	La gerarchia ecologica o «economica»
54	-----	1.3.1	Il tipo trofico come livello tipologico: problemi?
57	-----	1.3.2	Le specie non fanno parte degli ecosistemi
59	-----	1.3.3	Popolazioni e avatara
60	-----	1.3.4	Ecosistemi locali, ecosistemi regionali, habitat, tipi trofici
62	-----	1.4	Ecologia e mutamento
68	-----	1.5	Maestri dell’alimentazione
74	-----	1.5.1	Tipo trofico: unità, differenziazione, identificazione
78	-----	1.6	Sguardo oganizzatore e rappresentazione degli individui
83	-----	1.7	Organismo e ambiente: adattamento, selezione, “filtrazione”
85	-----	1.7.1	Non solo cambiamento
86	-----	1.7.2	Intergenealogia
87	-----	1.7.3	Non solo competizione
89	-----	1.7.4	“Filtrazione” naturale, un termine utile

91	Capitolo 2: Genealogie
----	-------------------------------

92	-----	2.1	Articolare pattern diacronici e pattern sincronici
	-----	2.1.1	Tracce sincroniche
96	-----	2.1.2	I pattern diacronici influenzano la percezione sincronica
98	-----	2.1.3	La percezione sincronica influenza i pattern diacronici
99	-----	2.1.4	Pattern sincronici “sottesi” ai pattern diacronici
102	---	2.2	Darwin e la genesi dello sguardo genealogico
103	-----	2.2.1	Differenza intergenerazionale e suddivisione delle discendenze
106	-----	2.2.2	Specie, sottospecie, varietà...?

pag.

108	-----	2.2.3	La gerarchia linneana di somiglianze
109	-----	2.2.4	La suddivisione delle somiglianze in analogie e omologie
111	---	2.3	Gradualismo filetico, orologio molecolare, sistematica filogenetica
116	-----	2.3.1	Una sola velocità, interna alla genealogia: l'orologio molecolare
120	-----	2.3.2	Tra continuità e discontinuità: la sistematica filogenetica
127	---	2.4	I tagli nel continuum
129	-----	2.4.1	Primo movimento: la riproduzione e i suoi pattern
134	-----	2.4.2	Secondo movimento: teorie della discontinuità
141	---	2.5	Pattern riproduttivi ereditari nei ciclidi
	-----	2.5.1	Coordinazione ereditaria e dimorfismo sessuale
142	-----	2.5.2	Riconoscimento del partner attraverso indizi visuali
144	-----	2.5.3	Cure parentali e struttura familiare
147	-----	2.5.4	Alcuni pattern comportamentali
149	-----	2.5.5	Un meccanismo squisitamente genealogico: selezione sessuale e speciazione simpatica
155	---	2.6	La gerarchia genealogica
157	-----	2.6.1	Taxa, non tipi
158	-----	2.6.2	La parte inferiore della gerarchia è basata sulla riproduzione
159	---	2.7	Osservazioni sulla percezione evolutiva
165	-----	2.7.1	Differenze di percezione tra filogenesi ed ecologia: gli Eretmodini del Tanganyika
173	---	2.8	Organismo e ambiente: picchi adattativi, selezione del gene
175	-----	2.8.1	L'ambiente visto dall'interno della genealogia
180	-----	2.8.2	Adattazionismo

pag.

185 ----- 2.8.3 Un esempio: meccanismi isolanti o riconoscimento del partner?

187 Capitolo 3: Tipi ed essenze
--

189 --- 3.1 – La strage dei furu e il pensiero tipologico

----- 3.1.1 Introduzione della perca, *lag effect* e mutamento improvviso dell'ecosistema

195 ----- 3.1.2 Dallo sguardo ecologico allo sguardo tipologico

198 --- 3.2 – Specie tipologica e acquariologia

----- 3.2.1 La specie tipologica

200 ----- 3.2.2 Caratteri dello sguardo tipologico pre-darwiniano

202 ----- 3.2.3 La sotto-rete acquariofila

211 ----- 3.2.4 “Tutti” i caratteri dei ciclidi

213 --- 3.3 – Essenzialismo e tipologia: il pattern (non) diacronico

214 --- 3.4 – I pattern della forma

215 ----- 3.4.1 Discontinuità del morfospazio e pattern al livello dell'organismo

217 ----- 3.4.2 Formalismo e funzionalismo prima di Darwin

221 ----- 3.4.3 Darwinismo e palle da biliardo

224 --- 3.5 – Evoluzione e tipologia

----- 3.5.1 Eclissi e rinascita dello sguardo tipologico

227 ----- 3.5.2 Prima della strage: Goldschmidt e le «specie sotto spirito»

229 --- 3.6 – La gerarchia tipologica

230 ----- 3.6.1 Il problema dei caratteri: tre punti di vista

236 ----- 3.6.2 Pubblicazioni per acquariofili: tre esempi differenti

243 --- 3.7 – Organismo e ambiente: un acquario non è un ecosistema

SECONDA PARTE: CONOSCERE (NEL)LA RETE DELLA VITA

**249 Capitolo 4: Evoluzione e conoscenza
secondo il pluralismo evolutivo**

- 4.1 – La proposta epistemologica del pluralismo evolutivo
- 250 ----- 4.1.1 I pattern nell'occhio dell'osservatore
- 253 ----- 4.1.2 Non solo nuovi pattern: una diversa strategia conoscitiva
- 256 --- 4.2 – Tra popolazione e specie
- 257 ----- 4.2.1 Le implicazioni della teoria speciazione: equilibri
punteggiati (1972)
- 260 ----- 4.2.2 Speciazione *step-wise* nei cicli
- 263 ----- 4.2.3 I pattern al livello della specie: la macroevoluzione
- 271 --- 4.3 – Tra popolazione e organismo
- 273 ----- 4.3.1 Le uova finte sulla pinna anale delle femmine, gli
spandrel di San Marco (1979) e l'exaptation (1982)
- 278 ----- 4.3.2 Il peso della storia: quantità e direzione della variazione
- 285 ----- 4.3.3 Teoria gerarchica e *cross-level spandrel*
- 287 --- 4.4 – Tra genealogia ed ecologia
- 291 ----- 4.4.1 Strage e radiazione nei furu. Nulla di sostanziale senza
eventi ecologici
- 293 ----- 4.4.2 Come funziona l'evoluzione? Il modello dello *sloshing
bucket*

296 Conclusione: Per un'ecologia dell'evoluzione

- 5.1 – Sintesi del lavoro
- 299 --- 5.2 – Vincoli allo «sguardo organizzatore»: realtà, storia,
individuo

pag.

302	-----	5.2.1	Una circolarità ineliminabile: epistemologia naturale
303	-----	5.2.2	Prospettive di ricerca sull'epistemologia individuale
306	---	5.3	– Un'ultima suggestione: l'organismo come «grumo di relazioni»

311	Ringraziamenti
312	Fonti delle illustrazioni
314	Bibliografia
331	Bibliografia Internet

INTRODUZIONE

Pesci e conoscenza

I – L'ecologia profonda dell'evoluzione

Questa *non* è una ricerca sui pesci. Anche se fra i suoi protagonisti ci sono i ciclidi dei Grandi Laghi africani, lo scopo di questo lavoro non è fare una presentazione ordinata ed esauriente delle loro – pur notevoli – caratteristiche e particolarità¹.

Questa *non* è una ricerca sull'evoluzione dei ciclidi. Pur avendo una preferenza culturale per il pluralismo evolutivo e per la sua interpretazione della storia della vita, non vogliamo qui mettere alla prova differenti modelli evolutivi per scegliere quale renda meglio ragione della particolare – forse eccezionale – «radiazione adattativa»² dei ciclidi, e quindi fornendo ad esso un supporto empirico.

Questa è una ricerca *epistemologica*, che riguarda cioè i processi di conoscenza.

La scelta dei ciclidi come oggetto di studio è stata stimolata principalmente dal fatto che con questi pesci si trovano ad avere a che fare osservatori notevolmente diversi tra loro: pescatori, ecologi, biologi, genetisti, evolucionisti di diversa impostazione, hobbisti acquariofili principianti e avanzati. Il grande interesse epistemologico di questa folla di personaggi deriva non soltanto dalla *comparazione* fra i differenti processi di conoscenza che si applicano al medesimo oggetto (operazione già di per sé interessante) bensì anche dalle loro molteplici e complesse *interazioni concrete*:

¹ Il lettore interessato ad una rapida introduzione ai ciclidi può consultare il §3 di questa introduzione.

nell'incontro sui cicli, infatti, gli osservatori si trovano a ignorarsi, a dialogare, a ibridarsi, a sfumare l'uno nell'altro. È questa “rete di processi” interattivi ad aver portato ad intitolare *La rete degli osservatori* la prima parte del lavoro, nella quale cerchiamo di mostrare la coerenza interna di ogni sguardo, ma anche le sovrapposizioni e i contrasti tra sguardi diversi, e alcuni punti di transizione dall'uno all'altro.

Lo sguardo evoluzionista (presentato nel capitolo 2 in alcune sue versioni) non monopolizza affatto l'attenzione all'interno della nostra rete degli osservatori, non sfoggia uno statuto prioritario o di maggiore “realtà” che permetta di spiegare e ridurre gli altri sguardi. Tutt'altro: il primo passo della nostra ricerca è il tentativo di comprendere come gli organismi e la loro evoluzione si trovino prima di tutto al centro di una serie di processi conoscitivi, siano in una relazione complessa, evolutiva essa stessa, con la rete variegata dei propri osservatori.

Per quale ragione un lavoro che studia *l'ecologia dell'evoluzione* dovrebbe avere a che fare con i processi di conoscenza? Nel suo uso più frequente il termine ecologia richiama un'attenzione per l'ambiente naturale e per i suoi processi³, ma qui diamo al termine ecologia un significato più ampio e più profondo che si avvicina a quello di *ecologia profonda*⁴, che cerca di estendere in modo radicale le caratteristiche di interdipendenza, relazionalità, sistemicità messe a punto dall'impostazione ecologica dei problemi ambientali⁵,

² La «radiazione adattativa» è la rapida diversificazione di un gruppo di organismi fondamentalmente unitario in un gran numero di forme differenti (si veda in particolare il §1.1.7).

³ In effetti – come vedremo nel §4.4 – una delle osservazioni sull'evoluzionismo è la tendenza a concentrarsi esclusivamente sulla trasmissione ereditaria e sulle sue regole, riducendo ad esse molti aspetti dell'ambiente, o considerandolo come un semplice sfondo per le popolazioni di organismi. Con ecologia dell'evoluzione si potrebbe allora intendere il tentativo di prendere in considerazione più seriamente gli ecosistemi e i loro processi nei resoconti scientifici dell'evoluzione. In questa accezione però l'ecologia dell'evoluzione non avrebbe strettamente a che fare con i processi conoscitivi.

⁴ La scuola di pensiero dell'ecologia profonda fu fondata dal filosofo norvegese Arne Naess nei primi anni Settanta e finì presto per svilupparsi in una consapevolezza spirituale o religiosa, in cui l'individuo prova un senso di appartenenza, di rapporto di connessione con l'intero cosmo. Qui siamo interessati alle risonanze dell'ecologia profonda con il mutamento di paradigma scientifico (si veda Capra 1996).

⁵ Della visione ecologica parleremo estesamente nel capitolo 1, specialmente nei §§1.2, 1.3, 1.4.

costruendo una visione del mondo come *rete della vita*⁶, una rete intricata di reti di relazioni, in cui gli esseri umani e il loro conoscere sono immersi e integrati. Nel rapporto degli osservatori con questa matassa di relazioni che è la realtà:

- vi sono *sguardi molteplici*: evoluzionista (capitolo 2), ecologico (capitolo 1), tipologico (capitolo 3), ulteriormente differenziati al loro interno. Le loro differenze sono concettualizzabili in termini di predilezione di schemi, pattern, livelli, gerarchie. Ci è sembrato di poter utilmente proporre il concetto epistemologico di «sguardo organizzatore» (§1.1.9);
- ogni sguardo è *coerente* in se stesso e *funzionale* ad alcune esigenze conoscitive. Spesso parzialmente incompatibile con gli altri sguardi;
- ogni sguardo è *insufficiente* a rendere ragione della complessità della realtà.

L'ipotesi che esamineremo nella prima parte è che ciascuno di questi sguardi si occupi di *una* delle reti di relazioni in cui è intessuta la realtà, e che anzi debba limitarsi ad una di esse, per mantenere intelligibilità e coerenza, e soprattutto per evitare di confondere tipi differenti di relazioni e di ridurli l'uno all'altro. C'è una precisa risonanza tra la “coerente insufficienza” di ogni singolo sguardo e la complessità della realtà. L'ecologia profonda “irretisce” l'osservatore nella realtà che esso osserva, gli richiede sempre di collocarsi e di qualificarsi, quindi di porsi domande sulla conoscenza.

Ecologia dell'evoluzione significa che anche gli sguardi diversi da quello evoluzionista ortodosso classico possono dire qualcosa sul processo evolutivo, perché si occupano di reti di relazioni che *esistono* e che *concorrono* a generare il pattern complessivo dell'evoluzione della vita. E significa che i modi stessi di interazione tra quegli sguardi hanno qualcosa di profondo da dire sulla natura complessa del vivente.

⁶ Si vedano in particolare la conclusione di questo lavoro (§5.3) e Capra (1994).

Al principio e alla fine – cioè, al centro – di questo studio abbiamo messo il *pluralismo evolutivo*⁷, che nel contesto del pensiero evolucionistico si colloca ad un crocevia di transizione, e che pur rendendosi conto della validità del modello tradizionale dell'evoluzione diviene consapevole della sua insufficienza. Si trova allora a dover collocare con consapevolezza epistemologica nuovi modelli del processo evolutivo in rapporto agli altri sguardi, a dover dare un significato alle differenze di percezione. Ecco perché il pluralismo evolutivo non è posizionato solo alla fine del testo – come se fosse un punto d'arrivo che supera e sostituisce le teorie precedenti. Certo, esso farà proposte di ricerca innovative per lo studio delle realtà biologiche (§§4.2, 4.3, 4.4). Ad esempio, come sintetizza Telmo Pievani:

Crediamo che si sia delineato un programma di ricerca, che potremmo definire “pluralismo evolutivo” o “post-darwinismo”, centrato sulla scoperta della complessità e della molteplicità degli elementi che lavorano di concerto per produrre cambiamenti nei nostri sistemi evolutivi. Stiamo parlando di una molteplicità tridimensionale: una molteplicità di ritmi nell'evoluzione (la teoria degli equilibri punteggiati); una molteplicità di unità e livelli (teoria gerarchica dell'evoluzione); e una molteplicità di fattori e cause nell'evoluzione (concetto di *exaptation*). (Pievani 2000)

Ma il pluralismo evolutivo – in particolare Niles Eldredge (1999) – ci accompagnerà *da subito* nel formalizzare la percezione. Ci mettiamo così nella linea dell'epistemologia *naturale* (§5.2.1), che utilizza i risultati dei saperi per interrogarsi sui saperi stessi, accogliendo radicalmente la circolarità ineliminabile dei processi di conoscenza.

⁷ Gli evolucionisti pluralisti a cui faremo riferimento sono di nazionalità americana. In Italia l'origine della definizione «pluralismo evolutivo» è forse rintracciabile in Bocchi e Ceruti (1984): «... viene proposto all'intera biologia contemporanea un ripensamento delle relazioni fra organismo e ambiente, e fra parti e tutto [...]. In questo senso un coerente pluralismo è indispensabile per avere ad oggetto non soltanto la complessità di un dato sistema – proponendo spiegazioni basate sulle interazioni di molti fattori laddove erano usuali quelle centrate su di un unico elemento – ma anche la complessità della complessità, mostrando i limiti inevitabili di ogni tipo di spiegazione anche se multifattoriale, e così via secondo una scala di spiegazioni successive e sempre più articolate...» (*Ibidem*, 61). Già a partire da questo saggio, che introduceva in Italia il lavoro decennale di autori come Gould, Eldredge e Lewontin, ne venivano riconosciute le ampie implicazioni: «All'interno degli sviluppi della tradizione darwiniana si delinea una controversia fra una spiegazione monista e una spiegazione

Seguiamo un pluralismo rigoroso, che non si esaurisce certo in un generico «tutti possono dire la loro»: *un certo tipo* di pluralità (basato sui concetti di relazione, gerarchia, livello, equilibrio) è intrinseco alla natura, ed è quindi necessario anche da un punto di vista conoscitivo. La concezione complessiva *della vita e della conoscenza* che emerge è profondamente coerente con il concetto di rete della vita.

Siamo consapevoli della lunghezza del testo e dello sforzo richiesto al lettore di entrare nella complessità del vivente e della percezione, di misurarsi con gli osservatori, con le discipline, e soprattutto con sistemi viventi concreti. Come scrive Richard Lewontin:

Una teoria semplice e clamorosa che spieghi ogni cosa ha successo di stampa, radiofonico, televisivo ed editoriale e chiunque abbia una qualche autorità accademica, uno stile appena decente e una idea semplice ed efficace può riuscire facilmente a raggiungere l'opinione pubblica.

D'altra parte, se il messaggio consiste nel sostenere che le cose sono complesse, incerte e disordinate e che non esistono regole o forze semplici in grado di spiegare il passato e di prevedere il futuro dell'esistenza umana, le probabilità di riuscire a farlo sono decisamente minori. Affermazioni equilibrate sulla complessità della vita e sulla nostra ignoranza circa le sue cause determinanti non fanno spettacolo. (Lewontin, 1991:VII-VIII)

2 – Genesi del lavoro e fonti: un lungo allenamento

Questo percorso di ricerca nasce da due anni di studio della storia della biologia⁸ e del pluralismo evolutivo⁹. È guidato dalla sfida di mettere alla

monista la cui portata va oggi al di là dei puri fenomeni evolutivi per investire tutta la scienza biologica» (*Ibidem*, 60).

⁸ Particolarmente illuminanti sono stati Mayr (1982) e Eldredge (1995) e, come riferimento, il recente Duris e Gohau (1997) e il sito Internet del Museum of Paleontology di Berkeley (www.ucmp.berkeley.edu). Fondamentale è stata poi la lettura delle fonti, come Darwin (1959; 1971), Simpson (1944; 1961), Dobzhansky (1937), Mayr (1942), Huxley (1940; 1942), Mayr e Provine (1980), Provine (1971; 1986). I saggi di Gould (si veda la nota successiva) sulla storia della biologia mi hanno aiutato a comprendere meglio alcuni problemi e alcune figure, e a sospettare che ci sia sempre qualcosa di nuovo da capire nella storia.

⁹ L'interesse e la curiosità per il pluralismo evolutivo sono nati dalle lezioni del prof. Mauro Ceruti e del dott. Telmo Pievani, nel 1999, e dalla lettura dei loro testi (Ceruti 1986; 1989; 1995, Bocchi e

prova le proposte del pluralismo evolutivo su un caso concreto, per comprenderle meglio e raccontarle ad altri.

La scelta dei ciclidi nasce dall'incontro scientifico con il dott. Gianpiero Nieddu, medico veterinario e autore nel 1995 di una tesi di laurea sulle strategie riproduttive dei ciclidi e sulle relative ipotesi evolutive. Questo incontro, che può essere considerato *il primo vero filo della rete multidisciplinare degli osservatori*, mostrò da una parte che i ciclidi avevano una molteplicità di aspetti interessantissimi per le teorie evolutive che stavo approfondendo, dall'altra che uno studio critico ed epistemologico della storia della biologia aveva in effetti qualcosa da dire sul modo in cui veniva trattata

Ceruti 1993, Pievani 2003). Nel "lungo allenamento" dell'approfondimento personale hanno avuto un ruolo fondamentale Eldredge (1995) e le "Riflessioni di storia naturale" di Stephen Jay Gould, di cui diremo tra poco. Fondamentali anche i testi di Lewontin (2002; 1998; 1991). La lettura degli articoli fondativi del pluralismo evolutivo (Eldredge e Gould 1972; Gould e Lewontin 1979; Gould e Vrba 1982; Eldredge 1985b) e dei testi dell'avversario diretto, Richard Dawkins (1976; 1982; 1986; 1996), furono una conseguenza di quelle stimolazioni iniziali. Le "riflessioni di storia naturale" di Gould sono una serie di volumi che raccoglie i suoi saggi comparsi nella rubrica "This View of Life" della rivista *Natural History*, ininterrottamente dal 1974. Nel sesto volume, *Otto piccoli porcellini* (1993), egli dice così: «Questi saggi possono trattare a volte temi familiari, ma seguono sempre il mio modo personale di costruire – attraverso connessioni stranamente incidentali – a partire da un elemento o da un caso piccolo e concreto per salire a una vasta generalità [...]» (Ivi, 8). «...i sei volumi formano una serie che ha una sua ragion d'essere e ognuno di essi ha un diverso centro di interesse che è appropriato all'epoca della sua composizione specifica in tre modi: in relazione alla fase specifica della mia vita, agli eventi del momento e alla sua posizione nella logica in sviluppo di un discorso esteso sull'evoluzione e sulla storia. Il primo volume, *Ever since Darwin* (1977, *Questa idea della vita*) è incentrato sulla spiegazione fondamentale dei principi darwiniani (e da quale altro punto si sarebbe potuto cominciare il discorso?). *The Panda's Thumb* (1980, *Il pollice del panda*) sviluppa le estensioni e le correzioni in gran parte non riconosciute al darwinismo che sono in contraddizione con un così gran numero di speranze e attese socioculturali (come nel principio dell'imperfezione incarnato nell'esempio che dà il titolo al libro). *Hen's Teeth and Horse's Toes* (1983, *Quando i cavalli avevano le dita*) ha un centro d'interesse che oggi, per fortuna, sembra un po' superato (anche se non è affatto morto): l'attacco alla cosiddetta "scienza della creazione" (il letteralismo biblico) nell'insegnamento dell'evoluzione, e le nostre vittorie [...]. *The Flamingo's Smile* (1985, *Il sorriso del fenicottero*) insiste sull'importanza della casualità e dell'imprevedibilità nella storia della vita. Questo tema ebbe un'origine duplice e immediata a due livelli: al livello più personale il cancro che mi colpì, e a livello più ampio e più generale la presentazione e lo sviluppo della teoria dell'impatto con un asteroide per spiegare un'estinzione di massa. Il volume *Bully for Brontosaurus* (1991, *Bravo brontosaurus e Risplendi grande lucciola*), dopo un periodo più lungo concesso alla riflessione e alla sintesi, unificò i due temi centrali – la meccanica del darwinismo e l'imprevedibilità di sequenze temporali complesse – per formare, infine, una disquisizione a tutto tondo sulla storia della natura a sul suo tema primario della contingenza, la quale è esplorata anche nel mio libro edito precedentemente, *Wonderful Life* (1989, *La vita meravigliosa*)» (Ivi, 8-9). Dopo *Otto piccoli porcellini* il lavoro si saggiistica di Gould continuò (1995; 1996; 2002b), mentre nel maggio 2002, poco prima di morire, egli pubblicò il suo monumentale testamento scientifico, *The structure of evolutionary theory* (2002a), una vera summa del suo pensiero e di gran parte del pluralismo evolutivo, tradotto in questi giorni in italiano.

l'evoluzione da professionisti esperti che vivono e lavorano a contatto con gli animali (certo, questo è stato reso possibile dall'incredibile disponibilità e voglia di mettersi in discussione del dott. Nieddu, oltre che dai suoi interessi nella complessità e negli aspetti relazionali e conoscitivi del rapporto uomo-animale) e non era quindi destinato al "confino epistemologico". Un mio amico una volta mi disse, in risposta alla mia spiegazione del "principio del panda"¹⁰: «se queste cose le sapete, perché non le dite?».

I fondamenti della ricerca furono gettati dall'incontro, nel settembre 2003, con due testi. Il primo, *Lo strano caso del Lago Vittoria* di Tijs Goldschmidt (1994), riscosse il mio più grande interesse non tanto per la presentazione dei ciclidi del Vittoria, delle loro caratteristiche, delle ipotesi evolutive e della crisi del loro ecosistema, quanto invece perché metteva a tema in modo affascinante *i percorsi concreti della scienza*, che è azione concreta sulla realtà, fatica, lavoro paziente e ricerca della novità, e facendo questo mostrava come sul lago Vittoria si mettessero a confronto osservatori con sguardi diversi, in evoluzione essi stessi.

Il secondo testo, *Le trame dell'evoluzione* di Niles Eldredge (1999), l'ultima novità del pluralismo evolutivo presentata proprio in quel periodo dall'autore in una conferenza organizzata dal dott. Telmo Pievani¹¹, non solo cercava di integrare maggiormente l'ecologia nelle teorie evolutive, ma poneva attenzione nel formalizzare le differenze di percezione sull'evoluzione. In particolare mi affascinò la lettura dell'introduzione, nella quale l'autore racconta di aver "subìto", passeggiando per un bosco, una sorta di riorganizzazione della percezione: in un attimo (e per un attimo) egli si

¹⁰ Si tratta del principio secondo il quale l'evoluzione non è onnipotente nel plasmare gli organismi, bensì lavora "con quello che trova". L'essenza della storia naturale viene quindi colta nelle stranezze della natura molto più che negli adattamenti perfetti, che nascondono la natura della storia che li ha generati. Si veda Gould (1980) e il §4.3 in questa tesi.

¹¹ Niles Eldredge, *Le trame dell'evoluzione*, 20 settembre 2002, Univesità degli Studi di Milano-Bicocca, Dipartimento di Epistemologia ed Ermeneutica della Formazione, Facoltà di Scienze della Formazione, in collaborazione con l'editore Raffaello Cortina. Presentazione della Preside prof.ssa Susanna Mantovani e del dott. Telmo Pievani. Tra l'altro, in quell'occasione ebbi l'onore di scrivere

convinse che gli evoluzionisti «ultradarwinisti» contro i quali si era battuto per tutta la sua carriera erano nel giusto. «Oh no, Richard Dawkins ha ragione!». In questo passo di Eldredge ritrovai l'esatta sensazione che ricorreva spesso nella lettura di un saggio di Stephen Gould o di un capitolo di Eldredge: un semplice spostamento di attenzione che riorganizza improvvisamente la percezione. C'è stato bisogno di *un lungo allenamento* per imparare a passare con facilità da una percezione all'altra, e mi sono reso conto che questo allenamento era proprio quello che Gould ed Eldredge si sforzavano continuamente di realizzare nei loro testi.

Iniziosi una raccolta di articoli scientifici¹² e testi sui ciclidi, e la rete degli osservatori cominciò a costituirsi davanti ai miei occhi: una rete mondiale, affollata e densa, ma nella quale nondimeno si riconoscevano regolarità, raggruppamenti, storie, relazioni. Inoltre cercammo il più possibile di creare relazioni concrete con figure del mondo dell'acquariofilia, della biologia e anche dell'epistemologia.

La domanda che orientava la mia attenzione: come vedono gli osservatori che non sono allenati agli *switching* percettivi e teorici a cui mi stavo abituando? Attraverso uno sguardo perfettamente coerente, a cui però riducono una realtà che è molto più complessa? Oppure attraverso uno sguardo un po' ibrido e incoerente che coglie qua e là parti di realtà?

Queste domande mi spinsero all'esigenza di fare delle ipotesi percettive, formalizzando in qualche modo la percezione stessa ed analizzando diversi osservatori e diversi tipi di sguardo, utilizzando soprattutto ciò che sapevo della storia della biologia: la storia illumina il presente, lo chiarisce, lo spiega. Molte delle azioni conoscitive che oggi compiamo in modo automatico e inconsapevole sono frutto di scelte passate, e ricostruire quelle scelte ci dà

un articolo di presentazione agli studenti della conferenza e del suo significato all'interno del nostro corso di studi (Serrelli 2002).

¹² *La vita meravigliosa. Complessità nel cespuglio evolutivo dei Ciclidi (pesci, Teleostei)*, Nieddu e Serrelli (2002), è una raccolta molto varia di 59 articoli sui ciclidi e sulla loro evoluzione, sui quali si

informazioni che non possiamo avere attraverso l'introspezione (proprio perché ora quelle operazioni *sono diventate a priori*). Si veda il capitolo 5 sulla concezione della storia e su un'altra fonte ispiratrice di questo lavoro, lasciata sullo sfondo di questa introduzione e di tutta la ricerca: il lavoro epistemologico di Jean Piaget¹³.

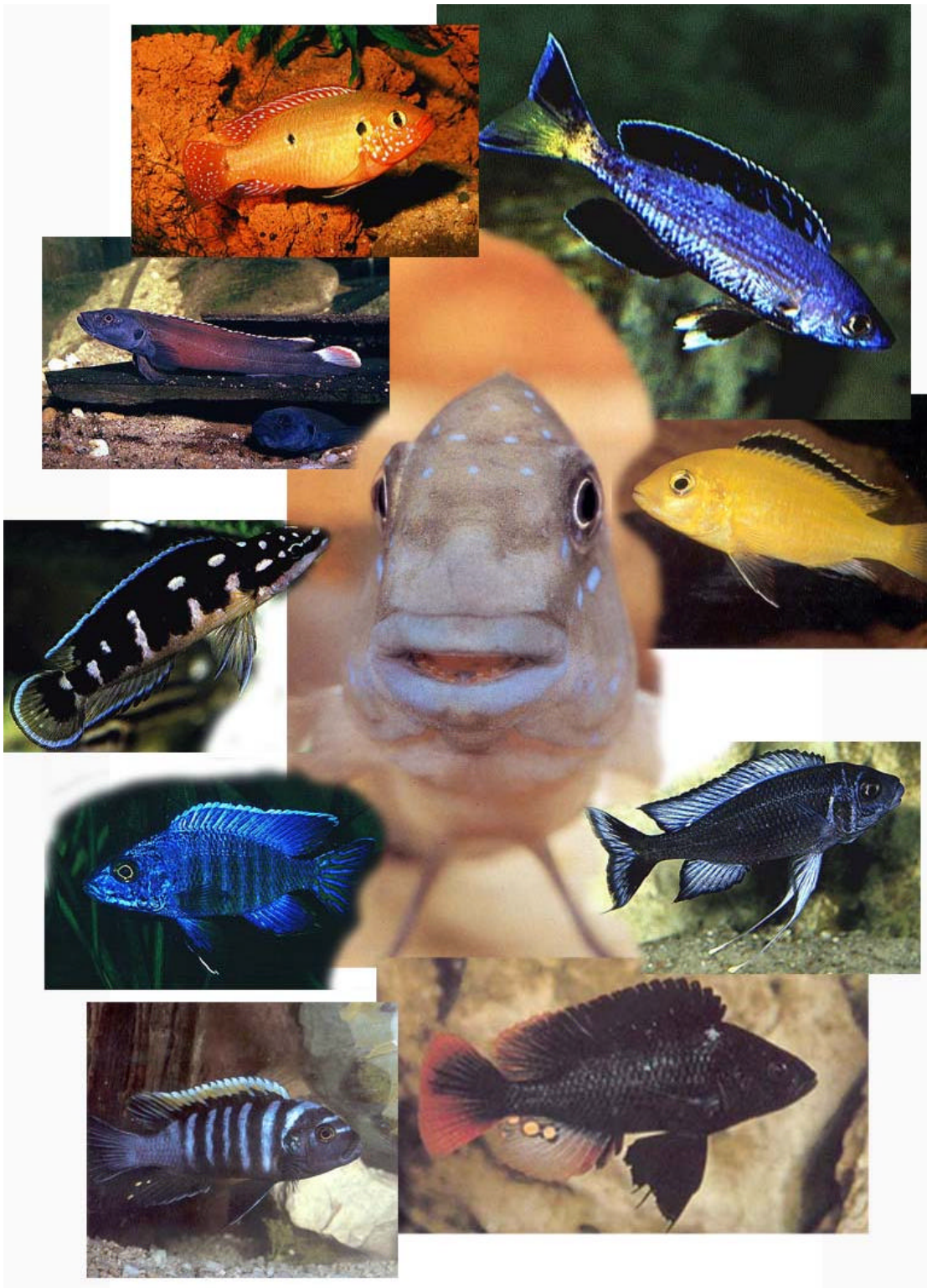
Il risultato finale che avete in mano è certamente un lavoro incompiuto, d'altra parte «la conclusione è il punto dove ti sei stufato di pensare» (Bloch 1980:66). È soprattutto una proposta, un modello di ricerca.

La speranza è che questo esperimento di formalizzazione possa poi portare ad ipotesi su osservatori concreti, “testabili” attraverso esperienze appositamente organizzate, guidate e interpretate che possano alla fine risultare formative per il ricercatore, per i soggetti coinvolti, per insegnanti e responsabili della divulgazione scientifica (§5.2.2), poiché – contro alcune tendenze autoreferenziali dell'epistemologia – si potrebbe dire:

Una falsità facile da capire e su cui si possa lavorare val di più di una verità complessa e incomprensibile. (Bloch 1980:51)

basa buona parte di questa ricerca. Dopo la realizzazione del “primo volume” la raccolta è continuata, ed è in corso di preparazione una sorta di “secondo volume”.

¹³ Si vedano in particolare Piaget (1950; 1967) e Piaget e Garcia (1983), ma anche Piaget (1970; 1937). Fondamentali sono stati per la mia preparazione Ceruti (1989) e Bocchi e Ceruti (1981). Si vedano anche Ceruti (1985; 1992).



3 – La famiglia Cichlidae

Se fosse possibile stilare un sommario completo e inequivocabile delle conoscenze sui ciclidi¹⁴, un lavoro epistemologico come questa tesi sarebbe inutile. È necessario immergersi nei diversi sguardi, percorrere le loro coerenze interne, per poter illuminare di luci vive e differenti i dati della scienza. Ci sembrava però utile fornire in qualche punto del testo una rassegna degli aspetti notevoli dei ciclidi, una sintesi o piuttosto un elenco di temi e caratteristiche di questo gruppo di organismi, da leggere poi attraverso i diversi sguardi che vedremo – consigliamo perciò, più che una lettura preventiva, un utilizzo referenziale e una lettura successiva. Abbiamo scelto di seguire la trattazione della famiglia *Cichlidae* che si trova nell’atlante di acquariofilia di Riehl e Baensch (1982), integrandola con una nostra sintesi comparativa tra i Grandi Laghi dell’Africa centrale (Malawi, Tanganyika, Vittoria) che saranno al centro della nostra indagine¹⁵.

Il modo più semplice per vedere dei ciclidi è ammirarli negli acquari – quelli qualche ristorante, di qualche amico, oppure quelli pubblici. Da una parte riteniamo che sia necessario vedere, farsi un’idea visiva dell’oggetto biologico di cui stiamo parlando. Dall’altra siamo consapevoli che il materiale

¹⁴ Da dove viene il nome “ciclidi”? Secondo Jerry G. Walls (1993b) la parola deriva dal greco *Kichle*, che indicava un uccello simile al tordo, ma anche diversi piccoli pesci mediterranei (oggi chiamati labri) familiari agli antichi greci. Questi pesci avrebbero avuto in comune con i tordi la colorazione sgargiante, il costante comportamento di ricerca di cibo, uno spiccato dimorfismo sessuale e il comportamento protettivo verso le uova e i piccoli. Fu Bloch, nel 1801, ad erigere il genere *Cichla*, per distinguere i ciclidi dai pesci marini, con i quali Linneo li aveva raggruppati nel genere *Labrus* (pesci piccoli con un medesimo numero di pinne e la linea laterale interrotta). Oggi la radice *cichla* è presente nei nomi scientifici di molti generi di uccelli, mentre d’altra parte i labri vengono chiamati “tordi di mare”. «Ecco qui la storia contorta dei tordi, dei labri e dei ciclidi. Un po’ di tradizione, un po’ di immaginazione e un esempio interessante del fatto che non sempre le parole hanno di per sé un significato» (Walls 1993b:786).

¹⁵ Sui ciclidi e sulla loro evoluzione consigliamo, per la completezza e lo stile, il recente testo di Barlow (2002).

fotografico qui fornito non è neanche lontanamente sufficiente a tale scopo, e rimandiamo ad altre pubblicazioni di cui consigliamo la consultazione¹⁶.

3.1 I Ciclidi nel mondo

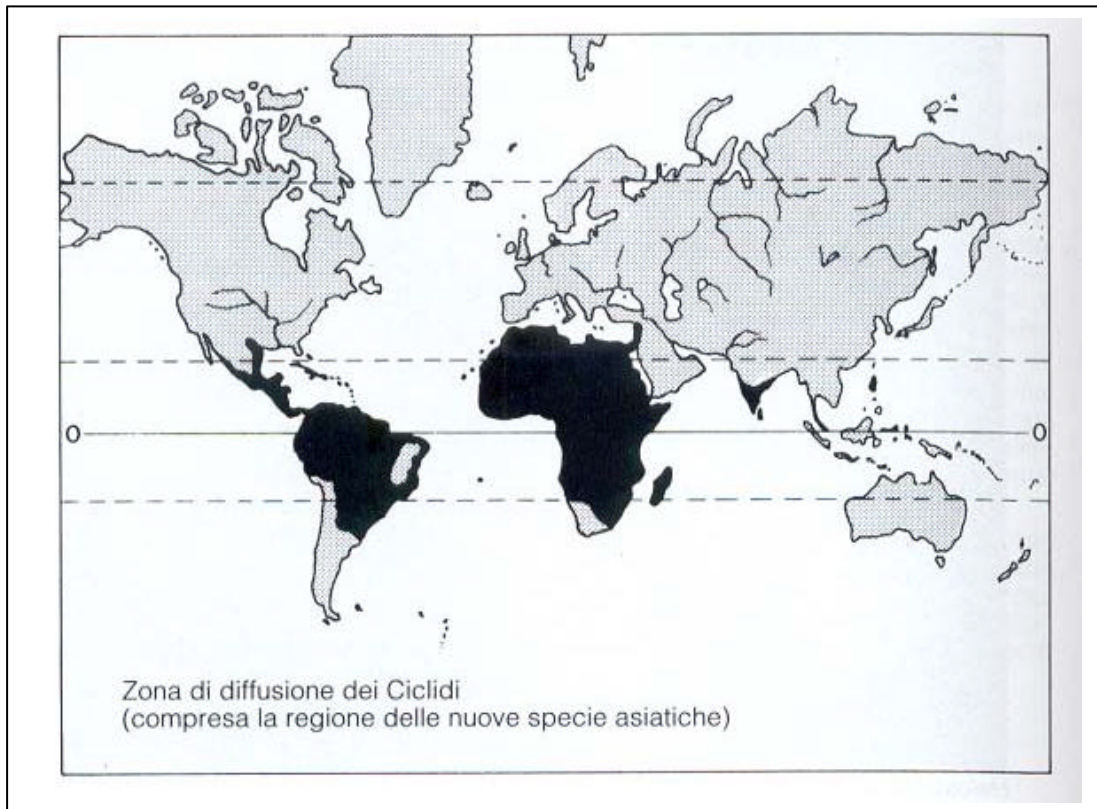
I Ciclidi costituiscono con circa 160 generi e oltre 900 specie descritte una delle più numerose famiglie dei Teleostei. Circa la metà di questi pesci è ascritta all'enorme, vecchio genere *Haplochromis* (che, secondo le revisioni di Eccles e Trewavas (1989), è stato suddiviso in più generi). Accanto ai grandi generi *Haplochromis*, *Cichlasoma* e *Tilapia (Sarotherodon)* si trovano diversi generi con un'unica specie (generi monotipici).

L'area di distribuzione dei Ciclidi (Figura) comprende l'Africa, l'America centrale, il Sud America e parte dell'Asia¹⁷. La cartina di diffusione mostra che le tre grandi aree di distribuzione sono completamente isolate. Per molto tempo non si è trovata alcuna spiegazione a questo fenomeno. La teoria della deriva dei continenti espressa dal geofisico Alfred Wegener ha poi fornito la soluzione¹⁸.

¹⁶ Immagini fotografiche di tutti i ciclidi conosciuti nel mondo, con una breve descrizione, si possono trovare nell'ottimo Axelrod (1993). Per quanto riguarda il lago Tanganyika consigliamo Brichard (1980; 1989) e Konings (1998). Per il Malawi, con un'impostazione innovativa che si concentra sulle condizioni naturali di vita dei pesci, consigliamo vivamente Konings (1989; 1991).

¹⁷ L'Africa è abitata un po' ovunque dai Ciclidi, ad esclusione di pochi territori all'estremo Sud; anche nel Madagascar troviamo alcune specie. I Ciclidi americani sono diffusi dalla parte meridionale del Texas attraverso l'America centrale – compresi Cuba e Haiti – fino all'Argentina; rappresentanti di questa famiglia mancano solo nella Terra del Fuoco e nelle regioni meridionali di Perù e Argentina. In Asia i Ciclidi si trovano solo nell'India meridionale e a Sri Lanka. Molto diverso il numero delle specie nei tre continenti: in Africa ne troviamo quasi 700, in America oltre 200, in Asia due (*Etioplos* e *Iranochromis*) con quattro specie.

¹⁸ Circa 200 milioni di anni fa esistevano due enormi continenti, uno nell'emisfero boreale, l'altro in quello australe. Il continente settentrionale comprendeva l'attuale Nord America, l'Europa e l'Asia, quello meridionale l'Africa, il Sud America, l'Australia e l'Antartide. Questo secondo continente, chiamato "Gondwana", includeva anche l'India, in quanto parte dell'Africa. Il Gondwana si divise: tra l'altro l'India si staccò dall'Africa, mentre nel contempo Africa e Sud America assumevano la loro forma attuale, allontanandosi l'una dall'altra nei successivi 60 milioni di anni. Visto che i progenitori degli attuali Ciclidi popolavano già il Gondwana, si comprende come originariamente la zona di diffusione di questi pesci – oggi così divisa – costituisse un'unica regione.



3.2 Caratteristiche

La famiglia Cichlidae comprende pesci piccoli e medio-grandi, prevalentemente con la tipica forma dei Perciformes. Tuttavia si trovano in questa famiglia anche pesci con corporatura molto allungata e alcuni molto alti e fortemente compressi sui fianchi¹⁹. Dalle famiglie affini da un punto di vista genetico, come i Nandidae, i Percidae e i Centrarchidae, la famiglia Cichlidae si distingue per la presenza di una sola apertura nasale su ogni lato della testa e per le ossa faringee più o meno completamente unite.

I Ciclidi hanno una sola pinna dorsale, composta da una parte anteriore con raggi duri e una posteriore con raggi molli. La linea laterale è quasi sempre divisa in due parti. Generalmente la testa è grande e spesso nei maschi adulti di una certa età si forma una gibbosità adiposa sulla fronte.

¹⁹ Esempi per il primo tipo si trovano nei generi *Cichla*, *Crenicichla*, *Julidochromis* e *Teleogramma*, mentre il secondo tipo ha rappresentanti nei generi *Symphysodon* e *Pterophyllum*.

La maggioranza dei Ciclidi raggiunge una lunghezza tra 5 e 30 cm²⁰. Alcune specie sono apprezzati pesci commestibili nei loro Paesi d'origine e costituiscono un'importante fonte di proteine per le popolazioni indigene²¹.

Dalla conformazione del corpo di questi pesci, ovviamente entro certi limiti, si possono dedurre caratteristiche sul loro habitat.

3.3 Ecologia e comportamento

I Ciclidi hanno occupato gli ambienti più disparati. Probabilmente non esiste alcuna famiglia ittica che abbia conquistato così tanti ecosistemi differenti. Specialmente nei grandi laghi africani (Tanganyika, Malawi) i Ciclidi sono riusciti ad adattarsi alle più disparate condizioni vitali di numerose nicchie ecologiche. Tutta una serie di Ciclidi può vivere anche in ambienti estremi, caratterizzati per esempio da elevata concentrazione salina, temperatura elevata, carenza di ossigeno, oppure in fiumi sotterranei e nelle rapide²².

L'alimentazione dei Ciclidi è molto varia. Volendo generalizzare un poco si può comunque affermare che questi pesci sono, al di fuori di poche specie erbivore dei generi *Tilapia* e *Geophagus*, predatori più o meno attivi, che in

²⁰ La specie più grande è *Boulengerochromis microlepis*, che arriva a 80 cm e a un peso di 3,5 kg. Altri grossi Ciclidi sono *Cichlasoma managuense* (fino a 70 cm), *Cichla ocellaris* (fino a 60 cm), *Cichlasoma dovii* (fino a 50 cm) e *Sarotherodon exculentum* (anche lui fino a 50 cm).

²¹ Ad esempio *Sarotherodon exculentum* viene oggi allevato in grandi impianti di acquacoltura in molte parti del mondo, anche in Asia.

²² Troviamo pure Ciclidi in grado di vivere in acqua di mare o in acqua salmastra, come per esempio *Europlus suratensis*, *E. maculatus*, *Hemichromis bimaculatus*, *H. fasciatus*, *Chromidotilapia guentheri* e alcune specie del genere *Tilapia* (*Sarotherodon*). Esempi estremi sono *Sarotherodon alcalicus grahami* e *Sarotherodon alcalicus alcalicus*, che vivono nei cosiddetti "laghi di soda", cioè in specchi d'acqua con un'elevata concentrazione di carbonato di sodio e un valore pH estremamente alcalino di 10,5! Anche per un altro motivo *Sarotherodon alcalicus grahami* è un Ciclido insolito: questa specie vive infatti in acque termali (per esempio nel lago Magadi) con una temperatura di 40 °C. I Ciclidi popolano o perlomeno abitano temporaneamente anche zone estremamente povere di ossigeno. Così *Sarotherodon aureus* preferisce le zone di ripa del lago Vittoria, generalmente molto basse e con temperature elevate. Misurazioni in questi biotopi hanno dimostrato che l'ossigeno manca quasi del tutto. L'unico Ciclido che abita in caverne è una sottospecie di *Cichlasoma urophthalmus*, originaria delle acque sotterranee della penisola di Yucatan. Un altro ambiente poco favorevole alla sopravvivenza dei pesci è quello delle rapide di certi fiumi africani; qui possono vivere solo specie estremamente adattabili come certi rappresentanti dei generi *Steatocranus*, *Teleogramma* e *Lamprologus* (*L. congoensis*, *L. werneri*).

natura si nutrono principalmente di larve di insetti, vermi e pesci. Alcune specie sono altamente specializzate e si cibano esclusivamente di pesci, come per esempio *Cichlasoma ocellaris*, *Boulengerochromis microlepis* oppure le specie del genere *Crenicichla*.

I Ciclidi mostrano molti tipi di comportamento interessanti e per questo motivo numerose specie sono da tempo oggetto di importanti ricerche, soprattutto nel campo dell'etologia. Dettagli sulla capacità di apprendimento e sull'“imprinting”, sulla comunicazione e sul comportamento territoriale, sui combattimenti e sul loro rituale, sui giochi amorosi e sulla formazione delle coppie, sono descritti nella letteratura specializzata.

3.4 Riproduzione

Quasi tutti i Ciclidi depongono le uova su un substrato (sasso, foglia, legno, sabbia). Solo poche specie espellono le uova liberamente nell'acqua; a questo gruppo appartiene il genere *Tropheus*.

Oggi la letteratura è solita suddividere i Ciclidi secondo il metodo di deposizione in “depositori all'aperto” e “depositori in nascondigli”. Le specie che covano le uova in bocca o le depongono in cavità sono da considerare casi particolari del secondo gruppo. All'interno del gruppo degli incubatori orali si può inoltre distinguere tra covatori ovofili (per esempio *Haplochromis*, *Pseudochromis*) e larvofili (alcune specie di *Geophagus* e *Gymnogeophagus*). Nel caso dei covatori ovofili, le uova vengono raccolte in bocca immediatamente dopo la deposizione, mentre i covatori larvofili depongono all'aperto su un sasso e raccolgono solamente le larve oppure le uova poco prima della schiusa. Si può allora riassumere il metodo di deposizione e di cura parentale nel seguente schema:

- I Depositori all'aperto
- II Depositori in nascondigli
 - 1) Depositori in cavità
 - 2) Incubatori orali

a) covatori ovofili

b) covatori larvofili

I due principali metodi di deposizione si differenziano in molti punti, il che influisce anche sulla morfologia dei pesci stessi.

Depositatori all'aperto: le loro uova di norma sono piccole e di colore insignificante; di forma ovale, aderiscono sul substrato sul lato lungo (uova l); il numero delle uova è sempre elevato, fino a 10.000. Solo in poche specie di questo gruppo si nota un certo, seppur limitato, dimorfismo sessuale (per esempio *Symphysodon*, *Pterophyllum* o *Cichlasoma managuense*).

Depositatori in nascondigli: le loro uova sono di media grandezza e ricche di tuorlo, generalmente colorate; aderiscono sul polo (uova p) o sul lato lungo (uova l). Il loro numero è ridotto, normalmente non superiore a 200. Il dimorfismo sessuale è quasi sempre molto pronunciato e spesso esiste anche un dicromatismo (differenza di colorazione tra maschio e femmina), con il maschio molto più colorato e di taglia maggiore.

Le uova dei *covatori ovofili* sono grandi e spesso intensamente colorate. Il loro numero è scarso o molto scarso: nelle specie del genere *Tropheus* raramente supera le 15 unità e nelle altre specie sono comunque meno di 100. I filamenti adesivi sono assenti o notevolmente atrofizzati. Generalmente si nota un considerevole dimorfismo sessuale. I maschi sono molto più colorati, mentre le femmine hanno una livrea poco appariscente.

Nei Ciclidi sono a volte presenti dei particolari disegni con precise funzioni “segnalistiche” e che stimolano nei rappresentanti della stessa specie determinate reazioni innate (“istintive”). Simili fattori scatenanti per facilitare la comunicazione o, meglio, per favorire la riproduzione sono costituiti in molte specie di Ciclidi da macchie generalmente gialle presenti sulla pinna anale. Visto che queste macchie (in numero variabile da specie a specie) somigliano per forma e colorazione alle uova della specie stessa, si usa chiamarle “*macchie a uova*”. Queste macchie assicurano la fecondazione delle uova. Molte femmine di incubatori orali raccolgono le uova in bocca

immediatamente dopo l'espulsione e questo comportamento rende difficile la fecondazione. Perciò molti maschi di incubatori orali presentano sulla pinna anale questi disegni a uova: il maschio stende la pinna davanti alla femmina in modo che questa possa vedere bene il disegno. La femmina tenta di raccogliere queste uova finte e nel contempo il maschio espelle lo sperma, che finisce nella bocca della femmina dove feconda le uova. L'esibizione della pinna anale con le macchie a uova è un rito fondamentale durante i giochi amorosi che precedono l'accoppiamento.

3.5 Struttura familiare

Suddividere la grande famiglia dei Ciclidi secondo il metodo di cura delle uova, sembra a prima vista una soluzione logica e chiara. Tuttavia, così non vengono prese in considerazione tutte le possibilità e variazioni. Per lo studio delle numerose varianti nel comportamento riproduttivo di questi pesci, si deve tener conto anche della suddivisione dei ruoli tra maschio e femmina durante le cure parentali vere e proprie. Sotto questo aspetto si possono distinguere cinque diverse forme di "famiglie".

- 1) *Famiglia genitori*: in questo caso si assiste a una suddivisione dei compiti tra maschio e femmina. La difesa del territorio spetta prevalentemente al maschio. Dopo la schiusa delle uova, entrambi i genitori curano gli avannotti. Molti Ciclidi che depongono all'aperto e sono classificati come monogami, "in certe occasioni" possono diventare poligami. In *Cichlasoma maculicauda* è stato osservato che la coppia resta unita solo fin quando è presente la prole. Subito dopo (a distanza di 1-3 giorni) il maschio si accoppia con un'altra femmina. È pressoché assente un dimorfismo sessuale.

Esempi tra i depositori all'aperto sono *Symphysodon* e *Pterophyllum*, tra i depositori in nascondigli *Julidochromis* e tra gli incubatori orali *Chromidotilapia*, *Geophagus* e *Sarotherodon*.

- 2) *Famiglia padre-madre*: Si distingue dalla famiglia genitori per il tipo di cura delle uova e delle larve. Solo la madre si occupa delle uova, mentre il maschio difende il territorio. Dopo la schiusa entrambi i riproduttori curano gli avannotti. Anche qui la coppia è monogama, ma il “matrimonio” non dura per sempre. Sono evidenti un dimorfismo sessuale e un dicromatismo.

Esempi sono le specie del genere *Pelvicachromis* e *Cichlasoma nigrofasciatum*.

- 3) *Famiglia maschio-madre*: il maschio necessita di un ampio territorio che comprende diversi piccoli territori per la riproduzione con più femmine. Il maschio si occupa della difesa di tutto il territorio comprendente i vari luoghi di deposizione, ma non è coinvolto nelle cure parentali. Questi maschi sono poligami. Esiste un evidente dimorfismo sessuale: i maschi sono più grandi e spesso hanno una livrea completamente diversa.

Esempi sono le specie dei generi *Apistogramma* e *Nannacara*.

- 4) *Famiglia materna*: in questo caso solo la femmina cura la prole, ma non all'interno di un territorio occupato dal maschio. Manca ogni legame tra i due riproduttori; maschi e femmine sono agami e si accoppiano con più partner. Il dimorfismo sessuale è molto pronunciato, come pure il frequente dicromatismo. La famiglia materna si trova solo tra gli incubatori orali.

Esempi sono le specie dei generi *Haplochromis* e *Pseudotropheus*.

- 5) *Famiglia paterna*: una vera famiglia paterna si riscontra solo nell'incubatore orale *Sarotherodon melanothron*. In questa specie è il maschio a portare le uova e le larve in bocca. Tuttavia è stato osservato che per circa il 10% delle deposizioni anche la femmina incuba delle uova. I due partner sono monogami almeno durante il periodo della deposizione. Non esiste dimorfismo sessuale. Anche in alcune specie del genere *Crenicichla* si verifica l'incubazione orale da parte del

maschio, anche se molti autori ritengono che le specie di *Crenicichla* formino una famiglia padre-madre.

3.6 I Grandi Laghi dell'Africa centrale

La formula magica in sostanza è semplice: fate in modo che nella terra si formi una conca, oppure aprite delicatamente la superficie (non troppo, il calore eccessivo della crosta terrestre potrebbe rovinare tutto). Fate riempire la conca o lo squarcio con acqua fluviale. Assicuratevi che nel lago vergine entrino anche alcuni ciclidi di fiume, meglio se onnivori. Il gioco è fatto, il resto avviene tutto da sé. [...] La curiosità di riuscire a scoprire il segreto di questa formula è stata una delle spinte più forti per mettersi a studiare i gruppi monofiletici dell'Africa orientale. In questi ecosistemi le specie si evolvono, si modificano e scompaiono letteralmente davanti ai nostri occhi.

- Tijs Goldschmidt, 1994

In Africa orientale esiste una conca di forma allungata che ha avuto origine da una serie di spaccature nella crosta terrestre. In tale depressione si sono allineati diversi laghi profondi: il Malawi, il Tanganyika, il Kivu, il Lago Edward e il Lago Albert. Ognuno di questi bacini è una sorta di laboratorio naturale in cui, proprio come nel Lago Vittoria, si sono evolute varie specie di ciclidi.

I tre Grandi Laghi dell'Africa orientale, che ospitano più di due terzi delle 2,000 specie stimate in questa famiglia, costituiscono una sorta di «centro di biodiversità» per i ciclidi. Malawi, Vittoria e Tanganyika ospitano ciascuno un proprio *species flock*: un «ammasso» di specie strettamente imparentate geneticamente che abitano un'area geograficamente delimitata, ad esempio un lago, e che sono endemiche di quest'area, cioè si trovano esclusivamente in essa.

Questi flocks sono considerati il risultato di una *radiazione adattativa* – forse tutt'ora in corso – senza precedenti, difficilmente spiegabile attraverso le teorie evoluzionistiche tradizionali. I tempi associati con la diversificazione di molti di questi complessi sono estremamente brevi (minori di 50,000 anni per

alcune faune), l'entità della diversificazione trofica è notevole (dai raschiatori di plancton ai predatori di uova) e il numero dei taxa endemici è enorme. La rapidità della radiazione ha suggerito a molti che qualche meccanismo eccezionale sia necessario per spiegarla, ma ci sono anche state poche disamine critiche di modelli di diversificazione più convenzionali.

La radiazione più stupefacente è quella del lago Vittoria. Il bacino del lago si formò 250,000 – 750,000 anni fa, ma la differenziazione dei ciclidi al suo interno ha una storia molto più breve: dopo essere rimasto completamente prosciugato per alcune migliaia di anni, non cominciò a riempirsi prima di 12,400 anni fa. Oggi vi si trovano più di 300 specie ciclidi. Un tempo esse erano ritenute discendenti da un unico antenato (probabilmente *Astatotilapia calliptera*), oggi si pensa a due²³ – uno rappresentante gli abitatori delle rocce (mbipi) e l'altro tutti gli altri ciclidi endemici – ma comunque esse si sono evolute all'interno del bacino del lago, dato che sono tutte specie strettamente endemiche. *Questo vorrebbe dire che tutte queste specie sarebbero comparse negli ultimi 12,000 anni a partire da uno o due antenati comuni.* L'ipotesi della completa disseccazione del lago Vittoria ha avuto un singolare impatto sui modelli della diversificazione rapida dei ciclidi, in particolare se, come si pensa, non erano presenti rifugi per gli endemici durante tali eventi²⁴.

I ciclidi del Tanganyika sono, dal punto di vista morfologico e comportamentale, maggiormente diversificati di quelli del Vittoria e del Malawi, e presentano nel contempo un numero inferiore di specie. I 49 generi possono essere raggruppati in 12 tribù che si pensa siano discese da 7 stirpi distinte. Queste tribù sono relativamente antiche comparate ad altre stirpi ciclidi dell'Africa orientale: alcune si sono originate più di 5 milioni di anni fa, prima dei bacini stessi del Malawi e del Vittoria.

²³ Nahl et al. (2000)]

²⁴ Tuttavia, il paleolago Natron/Magadi in un bacino adiacente attraversò un significativo aumento del livello dell'acqua (60 m) quasi nello stesso preciso momento in cui il Vittoria si prosciugò. Inoltre, la presunta endemicità di pesci non ciclidi e di invertebrati acquatici sfida l'idea che non fossero presenti rifugi.

Il flock del lago Malawi è intermedio tra gli altri due sotto quasi tutti gli aspetti. Si pensa che i ciclidi abbiano invaso il Malawi approssimativamente 700 000 anni fa, e la loro diversificazione è molto maggiore di quella delle più giovani specie del Vittoria. In più, la radiazione del Malawi ha prodotto il maggior numero di specie endemiche ed appare monofiletica. All'interno del lago Malawi sono presenti due *flocks*, caratterizzati al loro interno da una grande diversificazione.

Di particolare interesse sono, in tutti e tre i laghi, le specie che abitano le rocce, per via delle loro particolarità come il forte endemismo e la presenza di rifugi. Hanno un'abilità di dispersione estremamente ristretta: sono generalmente assenti dalle aree sabbiose, di sedimenti, e nelle acque profonde, che agiscono da barriere per la diffusione. In molte regioni all'interno dei Laghi africani gli habitat sono discontinui: isole rocciose possono essere isolate da un circostante substrato sabbioso, e molte aree costiere sono caratterizzate da pattern alternati di rocce e sabbia ad una scala di 1-10 al km.

Uno dei primi modelli dell'evoluzione dei ciclidi fu quello dell'invasione multipla: suggeriva che ogni lago fosse stato colonizzato da più stirpi che si erano evolute indipendentemente nello spazio (Mayr 1942) o nel tempo (Fryer 1977). Gli studi filogenetici molecolari, messi in relazione con le ultime scoperte geologiche, non supportano queste ipotesi²⁵. Il modello dell'invasione multipla non spiega adeguatamente la straordinaria diversità dei ciclidi est-africani.

²⁵ Nel Tanganyika ad esempio, sebbene sia possibile che le 12 tribù siano derivate da diversi antenati di fiume, è chiaro che la maggior parte della diversificazione successiva deve essere avvenuta nel lago stesso. Allo stesso modo sembra che i ciclidi del Vittoria si siano differenziati prima della loro invasione del bacino corrente del lago. Tuttavia, la grande maggioranza delle specie all'interno del lago (circa 300) è sorta *in situ* negli ultimi 13 000 anni. Al contrario, prove molecolari suggeriscono l'origine separata e monofiletica dei ciclidi haplochromini del Malawi (Meyer et al. 1990, Moran et al. 1994).

L'ECOLOGIA DELL'EVOLUZIONE

	Vittoria	Malawi	Tanganyika
Età massima del bacino	0.250-0.750 my	4-9 my	9-12 my
Profondità massima	80 m (meno profondo perché non fa parte della Rift Valley)	800 m	550 m – 1000 m
Species flock	> 300 specie, un tempo riunite nel genere <i>Haplochromis</i> , recentemente divise in 33 generi	341 specie in 56 generi	Almeno 197 specie endemiche in 49 generi, a loro volta divisi in 12 tribù
Origine del flock	12,400 anni	700,000 anni	5 milioni di anni
Sotto-bacini	No	Bacini di lunga durata: - 100 m	3 bacini di lunga durata: 1.1-0.67my
Fluttuazioni del livello dell'acqua	Secco 12 kya	200-300 m (40-28 kya) 100-150 m (10-6 kya)	600 m (200-75 kya) 300 m (21-13 kya) 250 m (190-170 kya) 160 m (40-35 kya)
Sincronia con eventi di glaciazione	SI	NO	SI
Abitatori delle rocce	<i>Mbipi</i>	<i>Mbuna</i> > 300 specie in 10 generi Abilità di dispersione estremamente ristrette (gli altri substrati costituiscono barriere)	Diverse linee di discendenza Dispersione debole

La vicarianza risultante da cambiamenti nella profondità dei laghi può avere svolto un ruolo importante. L'Africa orientale è soggetta a drammatici cambiamenti nel clima e nelle precipitazioni. Come risultato, i laghi in queste regioni subiscono frequenti fluttuazioni nel livello delle acque, e si possono frammentare durante i periodi secchi. Questo è particolarmente evidente nel lago Tanganyika: i dati sismici indicano che approssimativamente 25,000 anni fa le acque del Tanganyika erano ad un livello 600 m inferiore a quello attuale. Durante questo periodo esistevano tre «sotto-laghi» separati all'interno della linea costiera attuale. Questa frammentazione è riflessa nei pattern filogeografici dei ciclidi rocciosi: molte linee di discendenza sono ristrette a particolari sotto-bacini. Inoltre, sono state identificate molte affinità tra zone diverse della costa, che corrispondono alle coste ora inaccessibili dei sotto-bacini. Una precedente connessione tra le paleo-coste è la spiegazione più

parsimoniosa per tali affinità. Sebbene l'effetto di questo evento vicariante sia diffuso, esso non è universale²⁶.

Sui ciclidi del lago Vittoria c'è pochissimo materiale, in parte per motivi che hanno limitato l'attenzione su di essi, ma soprattutto per via della strage (accennata nel capitolo 1 e approfondita nel capitolo 3), che non ha lasciato il tempo di fare analisi complete. E il tempo è un fattore fondamentale per un gruppo complesso come i ciclidi.

La comparazione delle faune dei diversi laghi è un approccio interessante che può fornire informazioni di valore:

I laghi dell'Africa orientale si sono formati in epoche diverse e alcuni di essi, a quanto è noto, non sono mai stati in contatto con altri bacini. Ciò offre possibilità di comparazione straordinarie: risultano infatti identificabili radiazioni di ciclidi in diversi stadi evolutivi – questo, nota bene, in animali tuttora viventi. (Goldschmidt 1994:11).

La frequente convergenza (o parallelismo?), a volte chiamata addirittura “evoluzione replicata” tra i diversi laghi, è di eccezionale interesse per comprendere alcune regolarità dell'evoluzione.

Queste specie o generi non sono strettamente imparentati sebbene mostrino una somiglianza notevole [...]. Questo è chiamato parallelismo. Dobbiamo tenere presente che questo tipo di parallelismo ha luogo anche all'interno del medesimo lago, del medesimo ammasso di specie. (Konings 1989:12).

²⁶ Non tutti i taxa del Tanganyika mostrano questi pattern filogeografici (Meyer et al. 1996) e la morfologia dei bacini degli altri laghi non genera bacini multipli durante i periodi di acqua bassa. L'effetto della fluttuazione della profondità potrebbe essere stato più sottile in quei sistemi.

PRIMA PARTE
LA RETE DEGLI OSSERVATORI

CAPITOLO 1

Osservatori di un ecosistema

Finché consento loro di portarsi via i pesci vendibili, Elimo e Mhoja sono perfettamente d'accordo a lasciarmi i pescetti pieni di spine che mi servono per il mio lavoro, che sono troppo rispettosi per definire stravagante. E quando mi dimostro entusiasta se non peschiamo niente per tutto il giorno, si convincono ancora di più che devo avere qualche rotella fuori posto. Il fatto che l'assenza di determinate specie per me possa significare quanto la loro presenza, a Elimo e Mhoja dice ancor meno del quadro *Prati nei pressi di Haarlem*.

- Tijs Goldschmidt (1994, 4)

I primi capitoli de *Lo strano caso del Lago Vittoria*¹ raccontano la storia di un incontro tra due mondi: quello del biologo Tijs Goldschmidt – la cultura

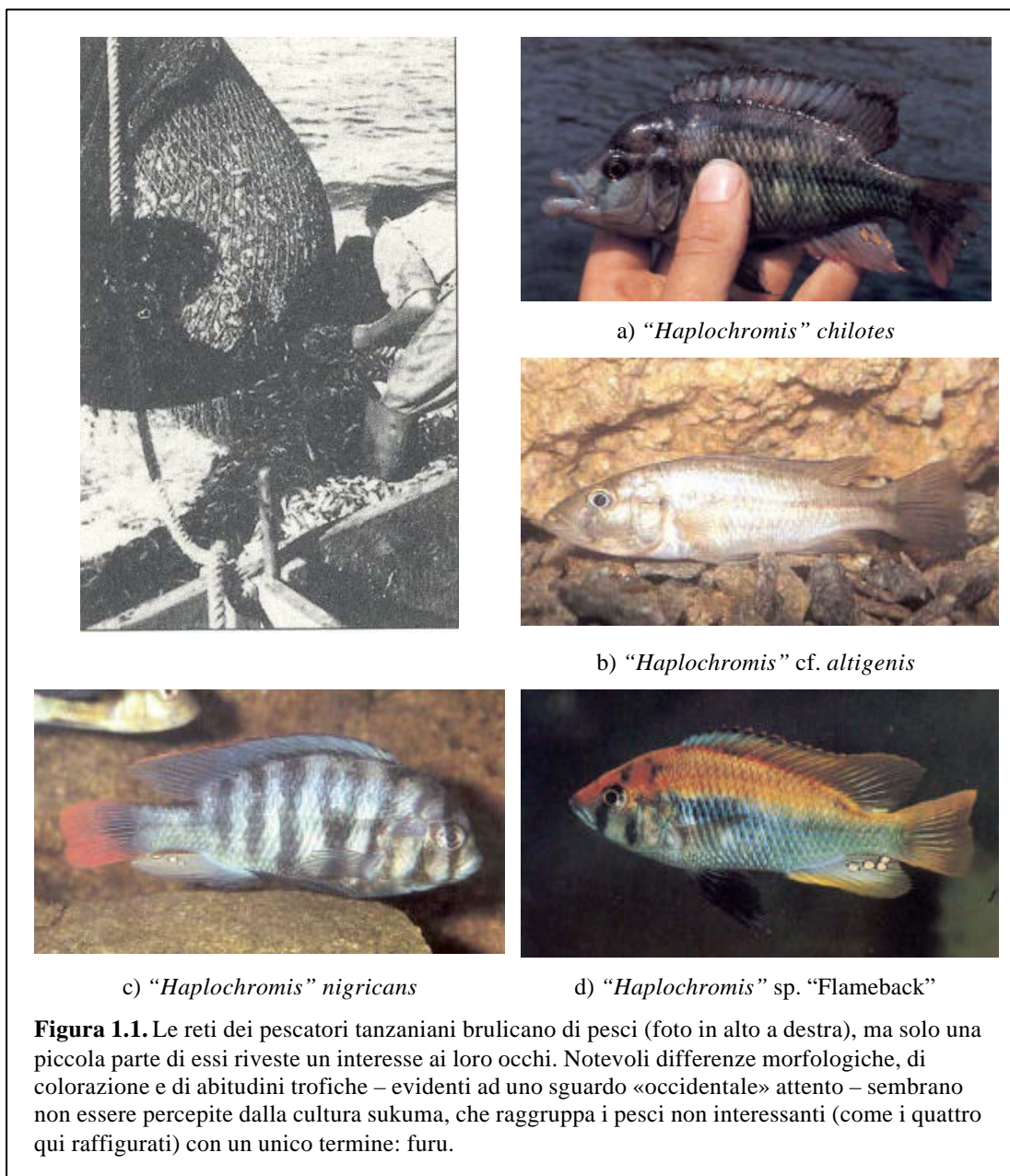
¹ Tijs Goldschmidt (1953) è un esperto di livello internazionale nel campo della biologia evolutiva, specializzato nell'ecologia dei ciclidi del lago Vittoria. *Lo strano caso del lago Vittoria* è stato insignito di uno dei maggiori premi letterari olandesi (il premio AKO) e ha ricevuto il prestigioso Premio Scientifico dell'Organizzazione Olandese per la Ricerca Scientifica (NWO-Wetenschapsprijs). All'inizio del testo, Goldschmidt scrive: «Molto tempo prima di decidere di scrivere questo libro mi chiedevo per quale motivo non fosse già stato scritto. Immaginavo un compendio sulla fauna del Lago Vittoria e non riuscivo a capacitarmi del fatto che nessuno ci stesse pensando. Dopo qualche anno il libro continuava a non esserci e il mio desiderio di vederlo comparire non era diminuito. Allora ho deciso di scriverlo io, con l'intenzione di alternare brani scientifici e narrativi». L'opera di Goldschmidt è un capolavoro estremamente originale, come scrive il sito 2think.org: «Diario? Libro di testo evoluzionista? Poesia? Richiamo alla conservazione ambientale? Guida per viaggiare? Romanzo? Libro di storia? Goldschmidt ha scritto una combinazione di tutto questo che intratterrà ed educerà un'ampia gamma di pubblico. Lo strano caso del Lago Vittoria è essenzialmente una storia dell'affermazione e della caduta dei "furu" (ciclidi) del lago Vittoria in Africa. L'argomento potrebbe non suonare molto interessante, ma Goldschmidt lo trasforma in un vero libro da leggere tutto d'un fiato (*page turner*). Intrecciata con l'interesse professionale di Goldschmidt per i pesci (e in particolare per l'evoluzione) c'è una storia che chiunque sia stato uno "straniero in terra straniera" può ben riconoscere. Goldschmidt (un europeo) è un "vagabondo" vicino all'equatore in Africa. Le sue note sulle stranezze e le peculiarità della cultura (che passano largamente inosservate dai nativi – non importa quale cultura lo straniero stia descrivendo) [...] vengono utilizzate per illustrare una questione evolutiva o una sfaccettatura della condizione umana. [...] Un altro aspetto interessante, nel quale tutti gli umani pensanti si possono riconoscere molto bene, è l'occasione di Goldschmidt per chiedersi "cosa sono qui a fare?". Nel suo caso, si riferisce alla scelta di studiare i pesci di una strana terra, vivendo in povertà e senza un obiettivo perfettamente chiaro e conciso in mente. Penso che tutti noi ci siamo sentiti in quel modo una volta o l'altra, anche se la nostra situazione non era così bizzarra».

scientifico e politico delle istituzioni olandesi – e quello dei sukuma, i pescatori tanzaniani. Un incontro che avviene su una barchetta da pesca, che galleggia precariamente sulle acque del Lago Vittoria nell’Africa orientale. Al di sotto della superficie, una società sommersa, composta dai piccoli pesci dai colori vivaci che dominano per numero di specie e biomassa la fauna ittica del lago. Sono proprio loro, da sempre, il terreno d’incontro di queste due culture così distanti. Loro sono il motivo per cui Goldschmidt si trova a Nyasa e passa le giornate sulla barca di Elimo e Mhoja.

Ancora una volta i due tanzaniani svuotano le reti e con un colpo d’occhio scelgono i pochi pesci vendibili, separandoli dal mucchio degli altri. A questo punto, dove finisce il loro lavoro, comincia quello del biologo, che prende in mano uno dopo l’altro gli esemplari scartati per esaminarli, e quello che era un grigio mucchio di pesci si trasforma in un caleidoscopio di colori, forme, dimensioni. L’attenzione di Goldschmidt è attratta proprio da quell’incredibile dispiegamento di varietà, che restava invisibile, confuso, indefinito nel gruppo dei «non vendibili». Nella Figura 1.1 vediamo alcuni degli abitanti del Lago Vittoria, un esempio di quello che può essere passato per le mani di Goldschmidt in una delle sue uscite in barca: con la sua azione il biologo separa, ordina, rende visibili le differenze di cui si vuole occupare.

Dopodiché cerca di coinvolgere i due pescatori nella ricerca mostrando loro gli esemplari e facendo molte domande. Ad Elimo e Mhoja non sarebbe mai venuto in mente di separare un esemplare dal mucchio, ma una volta effettuata al posto dei due tanzaniani questa operazione di separazione e dato un primo ordinamento agli esemplari, la diversità diventa visibile e evidente:

Dall’editore: «[...] Tijs Goldschmidt mescola abilmente una magistrale discussione dei principi evuzionisti neodarwiniani e della speciazione con una storia dell’ecosistema del lago Vittoria. La scienza si dischiude nel contesto della coinvolgente narrativa in prima persona delle avventure e disavventure di Goldschmidt. Astuto osservatore e scrittore chiaro e intelligente, ritrae in modo vivido i colori e i tessuti dei paesaggi e delle vite della gente locale mentre interagisce con loro nel corso del suo lavoro sul campo». Secondo Mark Ridley «La storia biologica è in sé affascinante, e Mr. Goldschmidt lo dice bene. Ma la genialità del suo libro sta nel modo in cui egli combina la scienza con la scrittura di viaggio. Egli le fa coesistere in un modo altamente leggibile, così che le sue esperienze tanzaniane illuminano la scienza...».



Goldschmidt si aspetta così che le conoscenze dei tanzaniani lo guidino, almeno per un primo orientamento, all'interno delle grandi differenze morfologiche e di colorazione tra gli esemplari. Differenze visibili ed evidenti a qualsiasi osservatore. Oppure no?

Goldschmidt mostra ad Elimo e Mhoja gli esemplari più significativi, sperando di ottenere da essi alcune indicazioni importanti: è noto, infatti, che spesso le popolazioni indigene conoscono la fauna che abita il loro territorio con una precisione difficilmente raggiungibile da un visitatore straniero. Il

grande antropologo francese Claude Lévi-Strauss (1962) lo sottolinea in molti punti della sua opera:

La straordinaria confidenza degli abitanti del luogo con l'ambiente naturale che li circonda, la grande passione a esso dedicata e le precise conoscenze specifiche, spesso sorprendono gli studiosi mettendo in evidenza il diverso livello di interessamento tra la popolazione indigena da un lato e i viaggiatori bianchi dall'altro.

Eppure Elimo e Mhoja non sono di aiuto: le loro risposte sono vaghe. In verità sembrano disorientati dalla domanda stessa, non sembrano percepire che in quel mucchio ci sono sicuramente molti tipi diversi di pesci. Che sia una questione di pigrizia, di poca disponibilità o di poca intelligenza e sensibilità verso l'argomento da parte dei due uomini? Tornato a riva, il biologo olandese mostra ad altri abitanti di Nyegezi gli esemplari raccolti, dispostissimo a farsi impressionare dalle loro conoscenze e pieno di speranze. Speranze che però i tanzaniani deludono puntualmente:

grandi, piccoli, lunghi, corti, con il labbro grosso o sottile, di colore rosso vino, giallo vivo o nero vellutato, ma la risposta era sempre la stessa: «Questo pesce? Come si chiama questo pesce? *Furu*, si chiama *furu*».

«E poi?»

In genere seguiva una lunga riflessione, e poi sempre la stessa frase, solenne e gentile: «*Mzungu*, straniero, hai preso un altro *furu*. *Haki a Mongu*, proprio così».

Dopo molti tentativi Goldschmidt si convince: gli abitanti di Nyegezi, che hanno nomi per pesci come la tilapia, il pesce elefante, il siluro e il dipnoo, non sono in grado di distinguere tra loro le molte specie di *furu*. Quel grande mucchio grigio e indistinto di pesci non è presente solo sulla barca di Elimo e Mhoja: è un oggetto mentale e culturale. Questa è la storia di un incontro tra differenti percezioni della stessa «realtà» che comporta, oltre al tentativo di comprensione delle sottili sfumature di sensibilità altrui, uno sforzo di consapevolezza della propria processualità conoscitiva.

Come fare, senza l'uso di immagini, a spiegare a un sukuma che non ha mai visto una natura morta di Morandi che i quadri di questo artista sono tutti meravigliosi? Saprei

descrivere quelle nature morte senza dare l'impressione che si somiglino come gocce d'acqua? Riuscirei a spiegare che i vasi e le bottiglie di questi quadri sembrano stregati? Per fortuna dei sukuma non ci ho ancora mai provato, ma ho un problema analogo.

1.1 – «Nascita» di un oggetto: un gioco di pattern e livelli

My complexity may be your simplicity.

- Ricard Solé & Brian Goodwin (2000:27)

All'inizio di questa storia troviamo dunque due osservatori – il biologo olandese e il sukuma tanzaniano – e un oggetto di conoscenza – i furu e le loro ricche e complesse differenze – che comincia a formarsi nel dialogo tra essi. Questa è solo la prima trama di una rete di osservatori che vedremo molto complessa, e che include una molteplicità di sguardi differenti all'interno dello stesso mondo «occidentale». Riflettere su come, nella dialettica tra due osservatori, un settore della realtà venga percepito per la prima volta ci permette di fare alcune osservazioni molto importanti sulla natura stessa della percezione e su quali siano le differenze rilevanti tra gli osservatori. In particolare proveremo ad accogliere la proposta di Niles Eldredge (*The Pattern of Evolution*, 1999) di leggere le differenze tra i diversi «sguardi» in termini di pattern e livelli: l'ipotesi è che la specificità di uno sguardo sulla realtà si possa esprimere in termini di disposizione a percepire in essa determinati pattern (che si collocano su determinati livelli), e a stabilire tra essi particolari connessioni. In questi primi capitoli vogliamo, attraverso l'analisi di una complessa rete di osservatori, comprendere il significato dei concetti in gioco e metterli alla prova nella loro capacità di rendere conto dei processi di percezione.

Eldredge, paleontologo di formazione, è uno degli esponenti di punta del *pluralismo evolutivo*. Fin dal 1972 – anno in cui, con Stephen Jay Gould, formulò la teoria degli equilibri punteggiati – ha unito all'attività scientifica (è curatore del Department of Invertebrate Paleontology dell'American Museum

of Natural History) una incessante riflessione critica di carattere epistemologico sulla biologia evoluzionista. Il pluralismo evolutivo – la teoria estesa che risultò dall’attività di Eldredge ed altri (soprattutto Stephen Gould, Elizabeth Vrba, Richard C. Lewontin) – verrà presentato approfonditamente ed applicato nella seconda parte. Ciò che ci interessa maggiormente ora è il tentativo di Eldredge di esprimere le differenze epistemologiche in termini di cambiamenti nella percezione di pattern:

Sono i pattern che pongono le domande. E forse, controintuitivamente, sono ancora loro che per molti aspetti suggeriscono le risposte – le ipotesi esplicative, le teorie – a quelle domande. La scienza è un modo di vedere il mondo materiale e la percezione dei pattern ne è al cuore (Eldredge 1999:18).

I tanzaniani non ignorano l’esistenza dei pescetti colorati che popolano il lago: a volte accade che dalla riva i sukuma intravedano alcuni furu che abitano l’acqua poco profonda delle zone costiere, ma ciò non è così frequente dato le acque del Vittoria sono piuttosto torbide. Più spesso il sukuma entra in contatto con i furu nella forma di un insieme indistinto di pesci, ammassati su una barca perché tradizionalmente privi di particolare interesse alimentare o economico: per l’osservatore tanzaniano i furu costituiscono una zona offuscata della realtà, nella quale non esistono distinzioni intelligibili. Invece quelle che Goldschmidt va cercando sono proprio distinzioni e relazioni interne a questo oggetto che è il gruppo dei furu: ci sono forme riconoscibili che ricorrono in diversi individui? La risposta potrebbe essere no: dopotutto a volte sembra davvero che non ci sia un furu uguale ad un altro, e in quei momenti sembra legittima l’indifferenza dei sukuma verso la comprensione di quella variabilità che pare casuale e disordinata. Ma per Goldschmidt ci devono essere forme ricorrenti. Ci sono sempre, sono una caratteristica della vita. Però quante? Quali? In che cosa si differenziano e perché? Come vanno chiamate? Quali sono le relazioni tra le forme all’interno del gruppo, e qual è il ruolo di ogni forma nel rapporto del gruppo stesso con il resto dell’ambiente? E poi i furu sono effettivamente un gruppo unitario oppure un

insieme di più entità? Potremmo dire in breve, con una formula di Goldschmidt: «Chi è chi? E chi è dove e quando?».

Già da questo primo incontro-confronto fra i due osservatori possiamo fare due considerazioni: la prima è che, nel momento in cui si costruisce questo nuovo oggetto di conoscenza, ciò che fa la differenza è la ricerca di vari tipi di regolarità – che tra poco chiameremo *pattern*² – laddove in precedenza non se ne attendevano; la seconda è che questa estensione della percezione avviene non tanto verso nuove aree di esperienza, quanto in profondità verso *altri livelli* (inferiori e superiori) della medesima realtà. Pattern e livello sono i due concetti che useremo per caratterizzare uno «sguardo organizzatore».

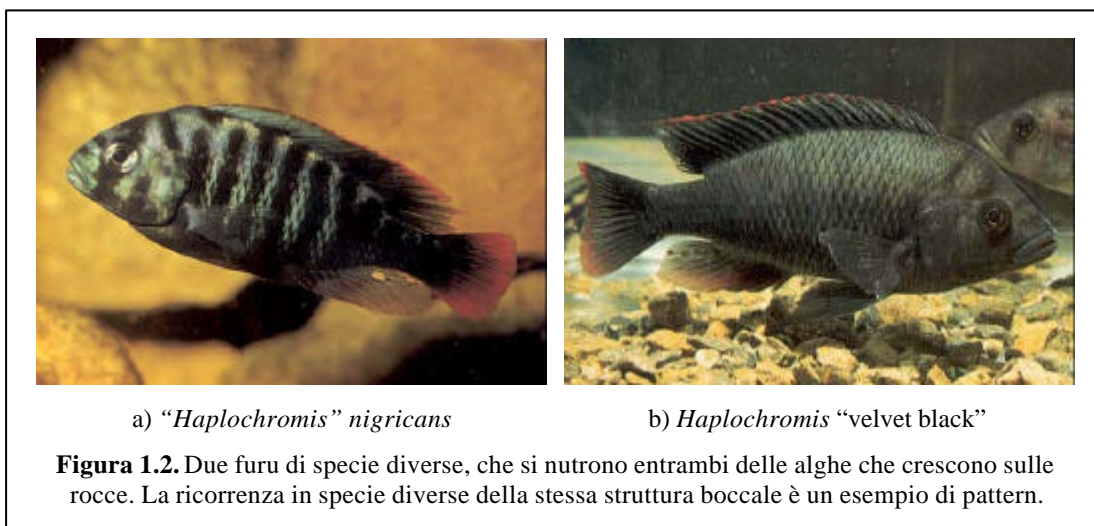
1.1.1 I “tipi di organismi” sono pattern

Per comprendere intuitivamente cosa voglia dire cercare delle regolarità – o pattern – tra i furu possiamo fare alcuni esempi. Per cominciare, nonostante i furu siano un gruppo estremamente diversificato, un serbatoio apparentemente inesauribile e instabile di varietà, ciò non impedisce³ di notare, nel momento in cui li si osserva, dei tipi ricorrenti abbastanza stabili da meritare un nome: ogni esemplare appare come un rappresentante, attraverso i suoi caratteri, di un sottogruppo dei furu che li condivide. I due esemplari di *Haplochromis nigricans*⁴ delle Figure 1.1c e 1.2a, ad esempio, condividono – oltre a quelli in comune con tutti gli altri pesci, e con tutti gli altri furu – i seguenti caratteri:

² Come nota Telmo Pievani, curatore dell'edizione italiana di *The Pattern of Evolution*, la parola «pattern» è di difficile traduzione. La definizione esplicita che Eldredge ne dà è «eventi storici ripetuti, che accadano nell'ordine dei nanosecondi o in quello dei milioni di anni, accomunati da incredibile similarità», ma poi nel corso del testo l'autore lo usa in un'ampia e feconda gamma significati, che qui cerchiamo di comprendere attraverso alcuni esempi.

³ L'espressione «non impedisce» è significativa: sottolinea il ruolo attivo dell'osservatore, che spesso riesce a “scovare” alcuni pattern in una realtà che non li manifesta così chiaramente. I pattern *appresi* con l'abitudine e *attesi* nella realtà hanno un ruolo fondamentale nella percezione (e a volte possono finire per falsarla), e possono essere il fattore che differenzia l'osservatore “occidentale” dal sukuma. Sulla circolarità tra lo sguardo dell'osservatore e i pattern che egli “trova” si veda il particolare il §4.1.1.

⁴ Il linguaggio formale della tassonomia è il latino, anche se molte delle parole usate sono forme latinizzate provenienti da altri linguaggi (come il greco) o da nomi propri. Secondo il sistema di



- fronte piuttosto incurvata;
- denti delle file esterne ravvicinati e bicuspidi;
- cinque file di denti interni (da quattro a cinque denti in ognuna);
- nella fase riproduttiva il maschio mostra appieno la colorazione specifica: grigio-blu o blu chiaro con cinque o più strisce verticali sui fianchi tra le pinne pettorali e l'estremità caudale della pinna dorsale;
- pinna caudale rossa;
- squame pettorali piccole e profondamente incastonate⁵.

L'insieme di tutti i caratteri che si presentano congiunti in tutti gli *H. nigricans* è una struttura ricorrente in individui distinti, cioè un pattern. Una specie può essere considerata nient'altro che un pattern di questo tipo: una strutturazione coordinata ripetuta dei caratteri di un intero organismo⁶. Ecco

nomenclatura corrente, ideato da Linneo nel Settecento, ogni essere vivente è classificato con tre nomi: generico, specifico e sub-specifico. Un nome incluso tra virgolette indica l'assenza di una descrizione scientifica per quel gruppo. Il nome specifico "qualifica" quello generico, che può essere abbreviato dall'iniziale. Nonostante le molte differenze, quasi tutti i furi del lago Vittoria sono tuttora riuniti all'interno del genere *Haplochromis*, che proprio per questa eterogeneità viene spesso a sua volta incluso tra virgolette (qui preferiamo ometterle per praticità di esposizione). Il nome sub-specifico, se presente, indica gruppi genetici distinti all'interno di una specie. Sulla nomenclatura dei ciclidi si vedano ad esempio Bailey (1992), Axelrod (1993). Sui problemi epistemologici della classificazione torneremo lungo tutto il testo, ma in particolare nei §§2.2.3, 2.6, 3.6.

⁵ Dati tratti da Seehausen (1994).

⁶ Il verbo «può» va sottolineato: questo è solo uno dei concetti di specie – quello tipologico o essenzialista, che considera importante un insieme di caratteristiche che ricorrono sempre e comunque e definiscono un'essenza, e un'appartenenza. È estremamente diverso, ad esempio, dal concetto biologico di specie (§2.4.2). Inoltre va notato che qui ci limitiamo esclusivamente ai caratteri morfologici, escludendo ad esempio quelli comportamentali o fisiologici.

che cominciamo a scorgere, nel mucchio dei furu, un ordine che consiste in un numero limitato di strutture ricorrenti, di pattern. Il tassonomo dunque, colui che impara a riconoscere la specie di un esemplare osservandone i caratteri, non percepisce differenze più sottili o più numerose rispetto agli «ingenui» sukuma. Al contrario, i tanzaniani conoscono benissimo l'enorme numero delle differenze e delle possibili variazioni che rendono ardua la costruzione di gruppi «naturali» di furu sulla base dei caratteri morfologici. In questo caso allora la percezione di un oggetto non consiste nell'aggiunta di nuove informazioni, bensì nella (ri)organizzazione degli stessi dati in un nuovo ordine fatto di pattern.

1.1.2 Livello e gerarchia

Veniamo ora al concetto di livello: uno dei punti fermi della riflessione di Eldredge⁷ è la constatazione che la realtà si presenta sempre alla percezione come una gerarchia di livelli, in cui gli elementi di un livello sono inclusi negli elementi del livello superiore. Scriveva, ad esempio, nel 1996:

Il fatto che l'universo sia composto di parti e di insiemi, e che le parti si possano considerare come insiemi composti di altre parti, è intuitivamente ovvio per chiunque. (Eldredge 1996:170)

È poi possibile considerare come entità “reali” oppure no gli elementi dei diversi livelli⁸, ma resta almeno il dato fenomenologico: l'universo si presenta

⁷ Si veda in particolare il racconto riportato nel capitolo VI di Eldredge (1995), il classico articolo (1985b) e anche (1989; 1999). Nel lavoro sulle gerarchie Eldredge ha coinvolto molti altri studiosi: Eldredge e Salthe (1984), Eldredge e Grene (1992), Grene (1987) e Salthe (1985). Sulle gerarchie si vedano anche Allen e Starr (1982) e, in questa tesi, il §1.3 con le note, il §2.6 e il §3.6.

⁸ La teoria gerarchica, uno dei nuclei principali del pluralismo evolutivo, considera reali le entità a tutti i livelli (ad esempio la specie), individuando ad ogni livello processi peculiari che interagiscono con quelli specifici degli altri livelli (capitolo 4). Ma Eldredge sostiene che la *percezione* di livelli diversi sia una costante, anche quando non venga attribuito ad essi un “valore di realtà”. In genere le controversie sulla «realtà» sorgono ai livelli gerarchici più alti, questo perché «per la mente umana è in qualche modo assai più facile afferrare l'esistenza e vedere come “reali” strutture ancora più piccole, cose che fanno parte di totalità, che non vedere come “reali” sistemi di cui noi stessi facciamo parte: di vedere, in sostanza, la foresta oltre che alberi» (1999, 37). Ma è una questione di vedere *come reali* o meno, non di *vedere* o meno: la percezione di livelli è un dato di base. Sulla “realtà” si vedano i capitoli 4 e 5.

alla percezione come un insieme di serie inclusive parte-totalità. La specie, come l'abbiamo presentata, dà origine ad un gruppo di organismi che condividono un medesimo pattern di caratteri. Questo gruppo, che lo si consideri reale o artificioso, appare come una entità di livello superiore, in cui gli organismi sono inclusi come parti.

1.1.3 Il “tipo trofico”: un pattern complesso

Tornando agli esempi di pattern, vi sono anche regolarità che coinvolgono solamente una parte dell'organismo, e sono trasversali a diverse specie: le differenti strutture dell'apparato boccale sono pattern di questo tipo. Se confrontiamo ad esempio un *H. nigricans* con un *Haplochromis* “velvet black” (Figura 1.2a e b) possiamo notare che la forma, la posizione e l'inclinazione della loro bocca sono molto simili – e la somiglianza si nota ancor di più per contrasto con gli altri furu della Figura 1.1. L'isomorfismo non è solo superficiale: guardando nella bocca di questi furu, si nota sulla mandibola e sulla mascella una sorta di raspa formata da numerose file di piccoli denti tutti della medesima lunghezza⁹. La somiglianza dell'apparato boccale fra queste due specie non costituisce un'eccezione: la struttura della bocca dei furu presenta infatti un numero abbastanza elevato, ma limitato, di possibilità ed ognuna delle possibili strutture della bocca si ripete in più specie diverse. Ognuna di queste tipologie costituisce allora un pattern – una struttura ripetuta innumerevoli volte nel gruppo dei furu – che interseca quello della specie.

Osservando i furu più da vicino, tenendo presente questi due pattern, ci si accorge di un'altra regolarità: i furu che condividono una certa forma della bocca hanno sempre in comune anche il tipo di alimento e la tecnica utilizzata per procurarselo. *H. nigricans* e *H. “velvet black”*, ad esempio, si nutrono entrambi delle alghe che crescono sulle rocce utilizzando le loro file di denti come una raspa, agevolati in questo dalla particolare posizione e inclinazione

⁹ Goldschmidt 1994:30. Per una discussione dettagliata dell'apparato boccale dei furu si veda il §1.5.

della bocca¹⁰. C'è dunque un abbinamento estremamente preciso e stabile, ricorrente, tra una tipologia della bocca e la corrispondente risorsa alimentare (il che coinvolge naturalmente anche l'ambiente di vita di questi pesci). Ecco anche qui qualcosa di ricorrente: un numero limitato di accoppiamenti – tra struttura della bocca e alimento – che si ripetono continuamente nel gruppo dei furu e che lo collegano all'ambiente circostante. Forse anche questo, per il solo fatto che «c'è qualcosa che si ripete», può essere considerato un pattern, ma mentre la specie e la struttura della bocca sono pattern «fisici» e riguardano la ripetizione di strutture fisiche, la ripetizione di una relazione fra bocca e alimento può creare un problema: si tratta di un qualche tipo di pattern «relazionale»? Oppure non si tratta affatto di un pattern, ma di una relazione di diverso tipo, *fra* due pattern «fisici»? Piuttosto che porre la domanda nei termini dell'inclusione o meno di questa terza regolarità nell'ambito dei pattern, è molto più utile – proprio per chiarire il concetto di pattern – chiedersi: che cosa realmente si ripete nei primi pattern che abbiamo individuato, quelli «fisici»? Che «cosa» esattamente è, dunque, un pattern?

1.1.4 Il pattern è uno schema di relazioni ricorrente

Gli apparati boccali di *H. nigricans* e *H. "velvet black"* non condividono certo la materia fisica (gli atomi o le cellule) di cui sono composti: quello che noi notiamo è un'unica forma, uno schema, cioè un complesso di angoli, posizioni, rapporti tra lunghezze e larghezze di denti, labbra, palato, mento ecc. Se è vero che tutte le bocche sono costituite in definitiva da atomi e molecole, non è vero che esse siano «niente più che» atomi e molecole: hanno uno schema di organizzazione che si conserva anche quando la materia sia completamente sostituita – dopotutto anche nell'arco di vita di un singolo organismo le cellule (e gli atomi che le compongono) si avvicendano continuamente, ma si conserva lo schema che è fatto di relazioni più o meno

¹⁰ Seehausen (1994).

strette tra le parti. Ecco perché, come dice Fritjof Capra¹¹, per parlare degli esseri viventi è necessario descriverli in termini di schemi e non di «cose»: la materia fluisce continuamente attraverso schemi di organizzazione, che sono inesistenti senza di essa, ma che sono un “di più” rispetto ad essa. È questo «di più» che ripetendosi più volte nel tempo e nello spazio, viene a costituire un pattern:

Nello studio della struttura misuriamo e pesiamo le cose. Gli schemi, però, non possono essere misurati o pesati; bisogna darne una rappresentazione grafica. Per comprendere uno schema, dobbiamo disegnare una configurazione di relazioni. (Capra 1996:95)

Questo schema di relazioni, che si può anche disegnare e che è quindi pensabile separatamente dalla materia, è ciò che si ripete nelle bocche di diversi fiumi e che ce le fa apparire simili, è il pattern, e non è più «concreto» di una relazione¹².

Bisogna tra l'altro sottolineare la flessibilità consentita anche in campo fisico da uno schema di relazioni: perché sia presente lo stesso schema non è necessario che siano identiche tutte le caratteristiche pensabili. Ci sono alcuni rapporti che vanno rispettati, ma all'interno di questi vincoli è permessa una notevole variabilità (si pensi alla variabilità tra gli individui che appartengono ad una stessa specie, oppure alla variazione delle dimensioni e delle proporzioni nel corso della vita di un singolo organismo).

¹¹ *The Web of Life* (1996). Si veda il capitolo 5 (in particolare il §5.3) per il significato di questa opera nella costruzione e puntualizzazione del pensiero ecologico o sistemico (che abbiamo già tratteggiato nel §1 dell'introduzione). Il dualismo tra materia e schema verrà superato dal «pensiero ecologico» che irromperà anche nella fisica considerando tutta la realtà in termini di livelli di relazioni: la realtà stessa è una fitta gerarchia di relazioni organizzative. Gli oggetti di ogni livello (anche gli atomi o i quanti) non sono altro che grumi di relazioni che si formano a quel determinato livello (§5.3).

¹² Ci rendiamo conto che non tutti gli aspetti della percezione possono essere formalizzati attraverso il concetto di pattern. Il colore, ad esempio, sembra “esondare” dagli schemi che percepiamo, e non è facilmente concettualizzabile nel nostro approccio – contrariamente allo “schema” o “motivo” di colorazione.

1.1.5 Gerarchie molteplici

A che livello si colloca un gruppo trofico? A prima vista sembrerebbe essere superiore al livello della specie, in quanto forma gruppi di specie. Qui però bisogna accennare ad un problema che diverrà centrale nella nostra trattazione: non esiste mai una unica gerarchia, ma vi sono sempre più gerarchie che si sovrappongono, e nella costruzione di una gerarchia – prima ancora che nella scelta di privilegiarne una o l'altra – l'osservatore ha un ruolo fondamentale. La costruzione delle gerarchie e poi la scelta tra esse ha come criterio principale il valore conoscitivo, dal momento che:

Il problema consiste non tanto in concezioni antagonistiche della natura quanto nella complessità della natura stessa (Eldredge 1999:36).

Rinviamo il problema del livello e della gerarchia su cui si colloca il tipo trofico al §1.3.1, e anche al §3.6 che ci mostra come in realtà un pattern può essere utilizzato anche in gerarchie diverse da quella in cui viene elaborato.

Un pattern è, secondo l'interpretazione che qui ne abbiamo dato, uno schema di organizzazione ripetuto. Può trovarsi vicino al livello degli atomi (e allora sarà un pattern «fisico» come la forma della bocca) o più lontano (e allora potrà essere un pattern «relazionale» come la corrispondenza tra la forma della bocca e l'alimentazione). Ecco che il concetto di pattern è in grado di unificare, di rendere trattabili in modo simile, fenomeni che hanno diversi gradi di «concretezza» o «materialità» superando, come auspica Capra, un dualismo troppo radicale tra strutture e relazioni. Pattern di tipo diverso e di livello diverso possono combinarsi: se lo schema che ricorre non è semplicemente una certa forma della bocca, ma anche la relazione di questa con l'alimentazione, questi due schemi ricorrenti possono confluire in un pattern più ampio andando a costituire un fenomeno ben preciso, di livello superiore alla specie: quello dei gruppi trofici¹³. Così, ogni specie sarà

¹³ Sui gruppi trofici si vedano §1.5 e §1.3.

facilmente collocata in un determinato gruppo trofico (cioè uniforme per tipo di alimentazione) a seconda dello schema della bocca che ricorre negli individui che ne fanno parte.

Dall'interazione di nuovi pattern vediamo gradualmente emergere un ordine, una forma nel gruppo prima indifferenziato dei furu. Gli esempi di pattern qui riportati sono una rassegna eterogenea, volta a far comprendere l'essenza e la vasta applicabilità del concetto – che è poi una delle ragioni della sua utilità –, ma vedremo tra poco che i pattern sono correlati tra di loro, integrati in «sguardi» sulla realtà (§1.1.9). Uno sguardo prediligerà, oltre a determinati pattern e livelli, anche e soprattutto determinate gerarchie. Quando un osservatore scorge chiaramente un pattern, è probabile che emergano altrettanto chiaramente alla sua percezione anche gli altri pattern che sono ad esso correlati nel medesimo sguardo, e che gli altri restino come sullo sfondo, meno accessibili e a volte addirittura occultati. Vedremo, ad esempio, in questo stesso capitolo come lo sguardo ecologico porti in primo piano il pattern dei gruppi trofici, mentre lasci particolarmente «sfocato» il primo pattern che abbiamo nominato (§1.1.1), quello della specie.

1.1.6 Pattern diacronici, pattern sincronici

Faremo tra poco un ultimo esempio che segna l'ingresso nel concetto di schema della dimensione temporale – dimensione che fin qui è stata solo implicita nel concetto di pattern, come ripetizione in momenti diversi di uno stesso schema di organizzazione «sincronico». Uno schema che si sviluppa lungo la dimensione temporale organizza un insieme di eventi in una sequenza: i pattern «diacronici» sono sequenze ripetute di eventi, «eventi storici ripetuti, che accadano nell'ordine dei nanosecondi o in quello dei milioni di anni, accomunati da incredibile similarità» (Eldredge 1999:18). Mentre i pattern precedenti (come la specie o la relazione fra forma della bocca e risorse trofiche) possono essere pensati come presenti nella loro interezza in un dato momento, gli eventi collegati in uno schema diacronico

appaiono, per definizione, uno dopo l'altro nel tempo. In realtà, come non esistono pattern puramente diacronici – poiché essi sono successioni di eventi, cioè di schemi sincronici – non esistono pattern puramente sincronici, poiché il tempo è una dimensione fondamentale della percezione, come spiega molto bene Niles Eldredge proprio introducendo la nozione di pattern:

È evidente che tutti i fenomeni, per quanto brevi, hanno una componente temporale e che è il comportamento di entità dell'universo materiale in intervalli temporali – siano essi nanosecondi o miliardi di anni – a fornire alla mente umana l'opportunità di cogliere l'“inventario” dell'universo (Eldredge 1999:16).

Cioè: ogni pattern sincronico ha comunque una dimensione temporale, ma viene «sincronizzato» dall'osservatore, che non esplicita più la sua dimensione temporale. Un esempio: la specie, o lo schema di organizzazione dei caratteri condiviso da diversi organismi (nell'accezione che abbiamo utilizzato nel §1.1.1), ha un significato solo se si pensa che quell'insieme di caratteri abbia una qualche stabilità nel tempo, sia nell'arco della vita dell'organismo – in un istante successivo i suoi caratteri saranno coerenti con quelli percepiti ora –, sia lungo le generazioni – i figli degli individui di una certa specie apparterranno ancora a quella specie, cioè presenteranno lo stesso schema di caratteri. Se infatti vedessimo in una fotografia un gruppo di furu, ma non avessimo idea che in istanti successivi gli organismi pur cambiando conservano invariati i loro caratteri, non percepiremmo alcuno schema sincronico «specie» in quella fotografia. Forse non riusciremmo neanche a percepire quei pesci come individui. Se non fossimo inoltre sicuri che ogni volta che una coppia di furu ha dei figli essi presentano lo stesso schema di caratteri dei genitori, penseremmo – come i sukuma – che non vi è alcuna regolarità che sia sufficientemente stabile nella successione delle generazioni da meritare un nome. I nostri schemi sincronici acquistano un senso se si sa cosa c'è prima e cosa c'è dopo.

1.1.7 La «radiazione adattativa»: schema o pattern?

Spesso troviamo i pattern sincronici e quelli diacronici connessi in maniera inscindibile: è il caso ad esempio di tutte quelle volte in cui si vede o si ipotizza un pattern diacronico (una sequenza di eventi) come spiegazione della situazione attuale. La biologia evolutiva ha come suo oggetto privilegiato le sequenze di eventi che portano ai grandi pattern della vita sulla Terra, cioè a tutti quegli schemi che si riscontrano replicati in molti macrosistemi viventi. Uno dei pattern sincronici che coinvolgono l'intero gruppo dei furu e tutti i loro parenti più prossimi (i ciclidi¹⁴ degli altri laghi africani e i ciclidi del sudamerica) è quello dell'estrema diversificazione di un gruppo fondamentalmente unitario in molte forme molto differenti¹⁵. Ora, connettiamo questo pattern dell'estrema diversificazione con uno schema diacronico: con la sequenza degli eventi che hanno generato tanta variazione. Ci potremo allora chiedere se quest'ultimo schema costituisca un pattern, cioè se sia oppure no uno schema di eventi ripetutosi più volte nella storia della vita.

La ricchissima varietà di forme dei furu si è prodotta in circa 12,400 anni – un arco di tempo brevissimo su scala geologica – a partire da un singolo antenato comune¹⁶. Ebbene, questo schema si ripete effettivamente molte volte nella storia della vita, e va dunque a costituire un pattern diacronico il cui nome è radiazione adattativa. Molti studiosi sono addirittura convinti che

¹⁴ I furu appartengono, secondo la classificazione biologica scientifica mondiale, alla famiglia dei ciclidi (il nome scientifico è *Cichlidae*): per l'origine del loro nome e la loro diffusione si veda il §3 dell'introduzione. Anche le tilapie, pesci più grandi dei furu che costituiscono nella terminologia sukuma un gruppo a sé stante, sono ciclidi. Approfondiremo via via i temi e i problemi della classificazione biologica, ma utilizzeremo già da ora, ove necessario, il termine ciclidi per indicare i furu.

¹⁵ Un altro esempio significativo di questo pattern sono i fringuelli delle Galapagos studiati da Darwin.

¹⁶ Dopo aver localizzato la regione più profonda del lago, e aver stabilito che essa non è separata dalle altre parti del lago, Johnson *et al.* (1996) trovarono prove che queste aree erano asciutte e ospitavano prati terrestri solo 12,400 anni fa. Si veda anche Coleman (1997).

questo sia uno dei pattern fondamentali di tutta l'evoluzione della vita¹⁷. Nelle parole di Ernst Mayr (2002:208):

Il successo di una linea di discendenza filetica nello stabilirsi in numerose nicchie e zone adattative differenti è detto *radiazione adattativa*. Essa è presente in modo cospicuo nella maggior parte dei taxa superiori di organismi. I rettili, senza abbandonare la loro struttura di base, evolsero in coccodrilli, tartarughe, lucertole, serpenti, ittiosauri e pterosauri; i mammiferi diedero origine a topi, scimmie, pipistrelli e balene; e gli uccelli evolsero nelle nicchie di falchi, cicogne, uccelli canori, struzzi, colibrì e pinguini. Ognuno di questi gruppo si è scavato una propria varietà di nicchie naturali, senza cambiamenti di rilievo rispetto al tipo strutturale ancestrale.

Quando un pattern diacronico «spiega» un pattern sincronico, comincia a fargli da contesto e probabilmente entra a farne parte – anche in modo implicito – conferendogli un significato particolare.

È anche importante notare la dipendenza inversa, ovvero quanto la percezione di un pattern diacronico dipenda altrettanto strettamente da schemi sincronici: tali schemi sono (e vengono percepiti come) le tracce lasciate da quel pattern, necessarie per ricostruirlo. I ritmi e i periodi della diversificazione dei ciclidi – il pattern diacronico – sono stati infatti inferiti, oltre che dalla storia geologica (un altro schema temporale) da analisi topografiche e genetiche, cioè da schemi e pattern sincronici che vengono considerati tracce di quel pattern¹⁸.

Davanti all'insieme dei casi di radiazione adattativa, ci si potrebbe poi chiedere quali regolarità sottostiano¹⁹ a questo pattern, cioè quali schemi di

¹⁷ La storia della vita è dominata da episodi di massiccia estinzione e successiva “esplosione” di diversità. All'inizio del Cambriano, ad esempio, circa 570 milioni di anni fa, vi fu un'impressionante proliferazione di organismi pluricellulari, registrata in siti come la Burgess Shale (Gould 1989). Si veda il §4.4.

¹⁸ Quando Charles Darwin convinse i suoi contemporanei che la vita aveva avuto una storia, mise questo pattern diacronico in una stretta relazione proprio con i pattern sincronici che sempre erano stati colti nel mondo biologico – e interpretati in modo diverso – spiegandoli e anzi utilizzandoli come prova dell'evoluzione stessa. Nel §2.1 tratteremo con più precisione l'articolazione complessa e circolare tra pattern sincronici e pattern diacronici.

¹⁹ Utilizziamo il termine «sottostiano» e non «causino» o «spieghino»: nelle scienze “storiche” i legami tra i pattern possono raramente essere espressi in termini causali. Per esempio il grande numero di parti indipendenti è una regolarità che consente un'elevata evolvibilità e quindi è una

relazioni sincronici ricorrano in ognuno dei gruppi di organismi protagonisti di radiazione adattativa, e siano quindi costitutivi di essa. Se fosse vero che la radiazione adattativa è una delle modalità principali dell'evoluzione questa sarebbe una domanda quanto mai rilevante per la comprensione della vita e potrebbe essere una possibile base per fare previsioni sulla «evolubilità» di singoli taxa.

1.1.8 Semplicità e complessità

La comparsa di un nuovo oggetto di conoscenza corrisponde dunque alla percezione di nuovi pattern, che si collocano su diversi livelli inferiori e superiori al gruppo dei furu che per i sukuma restava un oggetto indistinto, privo di particolari forme di ordine. Sotto un certo punto di vista questa non è la nascita di un nuovo oggetto ma, ferma restando una delimitazione preesistente, si tratta della comparsa di nuovi fenomeni o regolarità all'interno o al di sotto di essa. Delimitare un oggetto può voler dire delimitare uno spazio di ignoranza, all'interno del quale non è utile o interessante addentrarsi. Per i sukuma ad esempio non ci sono regolarità comprensibili – e comunque interessanti – al disotto del «livello-furu»: si sa se un pesce è un furu oppure no, ma all'interno di quel gruppo non ci sono distinzioni valide. Ecco perché si può dire, con Solé e Goodwin, che «my complexity may be your simplicity». Di chi sia la complessità e di chi la semplicità, poi, non è facile a dirsi: la semplicità della dicotomia furu-non furu deriva certo dallo scarso interesse dei tanzaniani, ma certamente anche dalla visione di una complessità incomprensibile e irriducibile nei furu. D'altra parte, l'interesse del biologo verso i furu deriva proprio dal fatto che è possibile isolare alcune forme d'ordine, alcuni moduli più semplici e più lineari: i pattern. Ma cercare di seguire i singoli pattern e di comprendere il modo in cui essi sono

regolarità comune a molti gruppi protagonisti di una radiazione adattativa (vedi §1.5), ma non si può certo dire che il primo sia «causa» o «con-causa» della seconda. Meglio usare il termine «sottosta».

interconnessi e interdipendenti significa immergersi in una complessità enorme.

Le specie, le strutture dell'apparato boccale, gli accoppiamenti tra queste strutture e le risorse trofiche, i tipi trofici, la differenziazione, la radiazione adattativa, l'evolubilità: abbiamo fatto alcuni esempi di pattern, collocati su livelli differenti più o meno vicini a quello della materia e degli atomi, e che si sviluppano più in maniera sincronica o più su una dimensione temporale. Nell'accezione che qui utilizziamo i pattern sono schemi di organizzazione ripetuti – che riguardino cellule, organismi, gruppi di organismi, eventi o altro ancora. Abbiamo già intravisto quanto tali pattern siano interconnessi in maniera complessa. Quelli che abbiamo considerato sono solo alcuni esempi eterogenei: ciascun ipotetico osservatore potrebbe pensare a moltissime altre proposte di pattern differenti relativi ai livelli più diversi, e di relazioni fra essi. Si pensi ad esempio a mettere in relazione lo sviluppo embriologico del pesce (una sequenza di eventi interconnessi, quindi un pattern diacronico) con la specie (l'insieme dei caratteri del pesce che nasce, quindi un pattern sincronico): il primo pattern sarà uno dei vincoli fondamentali attraverso i quali esiste e si conserva il secondo. E così via, si possono probabilmente fare infinite proposte.

1.1.9 Una proposta epistemologica: il concetto di “sguardo organizzatore”

La libertà dell'osservatore nella percezione della realtà è bene esemplificata dall'incontro del biologo olandese con il sukuma tanzaniano, ma non significa che non sia possibile scorgere un qualche tipo di ordine anche nel processo di percezione stesso. In sostanza, libertà dell'osservatore non significa anarchia. C'è un ordine nei pattern: essi sono in relazione, si richiamano l'uno con l'altro, si rinforzano, si combinano. Come abbiamo visto, tendono a disporsi gerarchicamente, anche se non esiste un'unica gerarchia possibile.

Vogliamo qui proporre un concetto epistemologico che rispetti la libertà dell'osservatore, ma nel contempo ci aiuti a dare un ordine alla percezione: il concetto di «sguardo organizzatore». Definiamo «*sguardo organizzatore*» la *disposizione epistemologica a cogliere nella realtà una determinata gerarchia – e non altre – sulla quale si dispongono particolari schemi e pattern. Spesso inoltre la gerarchia stessa non viene presa in considerazione per intero, bensì viene privilegiato qualche particolare livello.* In questo lavoro ci sforzeremo di definire tre sguardi importanti sulle realtà biologiche – quello ecologico, quello genealogico, quello tipologico – e di mostrare come l'adozione di uno sguardo piuttosto che di un altro modifichi la percezione della realtà.

Alcuni luoghi di interazione fra osservatori diversi che adottano sguardi differenti, ciò che abbiamo chiamato *la rete degli osservatori*, saranno di particolare stimolo a questo proposito. È importante notare però che *raramente un osservatore concreto si identifica con uno solo degli «sguardi organizzatori»* che cercheremo di delineare: la formazione della percezione ha a che fare con sfumature, con gradi di sensibilità a diversi ordini presenti simultaneamente nella realtà, con la maggiore o minore accessibilità all'osservatore di determinati pattern. Questo porta in essere fenomeni interessanti, come la confusione fra gerarchie diverse o la sovrapposizione di pattern, che cercheremo di analizzare.

Uno dei fenomeni percettivi più interessanti è lo *switching* tra uno sguardo e l'altro, tra una gerarchia e l'altra. Nel §3.1 assisteremo ad uno *switching* derivante dal crollo di un ecosistema, e nel §4.1 lo vedremo in azione come esercizio consapevole, incoraggiato da stimoli differenti. Noteremo che è la realtà stessa pone vincoli agli sguardi possibili, e può anche incoraggiarne e facilitarne alcuni piuttosto che altri – in questo i ciclidi sono eccezionali (§§1.5, 2.5, 3.6). Ipotizzeremo che il passaggio possa essere facilitato e reso più chiaro attraverso la messa in evidenza di particolari pattern o livelli caratteristici che costituiscono “punti di passaggio” da uno sguardo all'altro.

1.2 – *We'd better learn more*

Dal momento che ci sono così tante specie di ciclidi, e visto il loro interesse e valore commerciale, faremmo meglio a imparare di più su di loro...

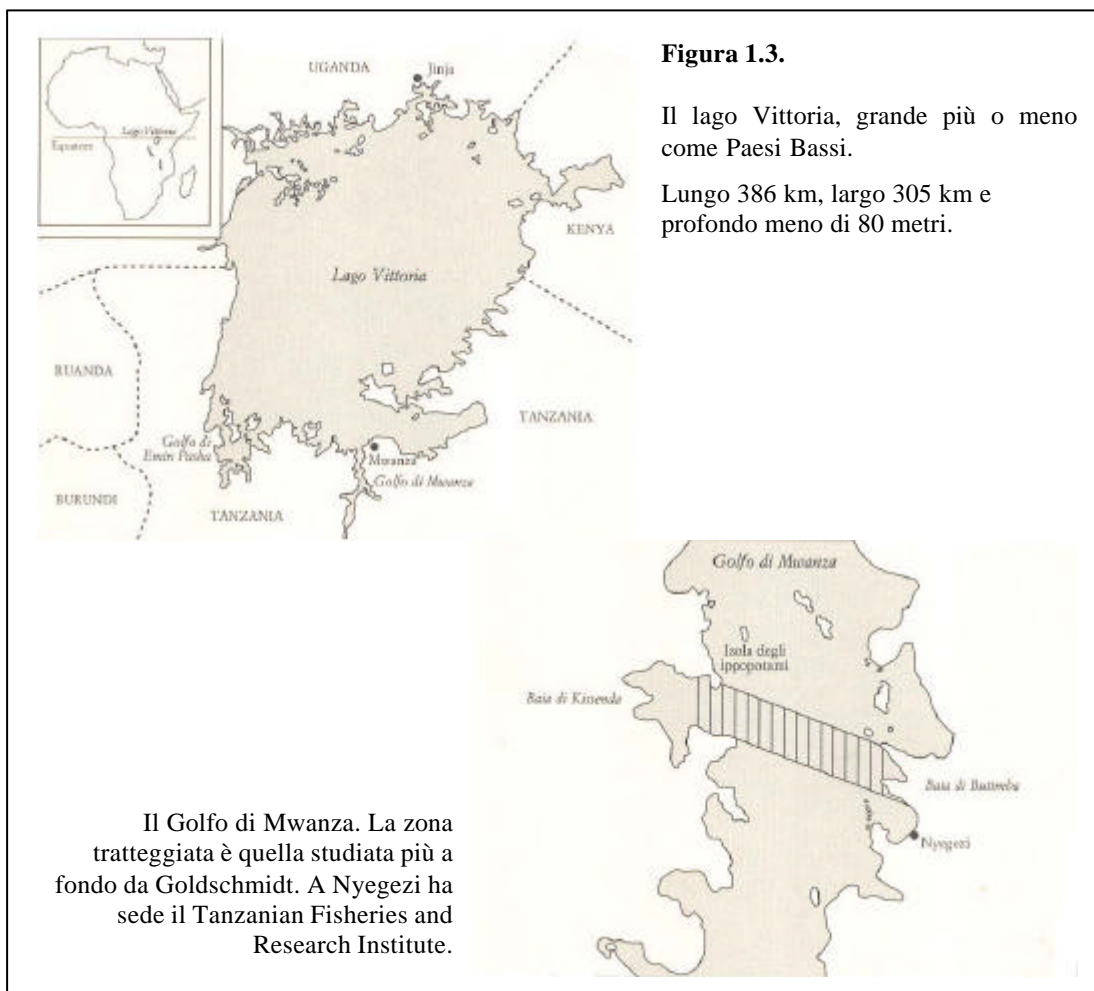
- Herbert Axelrod (1993)

Queste parole, che aprono una delle maggiori pubblicazioni sui ciclidi di tutto il mondo²⁰, esprimono molto bene il ruolo determinante (già sottolineato all'inizio del paragrafo precedente) dell'interesse nell'avviare un processo di conoscenza e percezione: una realtà non viene percepita per il solo fatto di esistere, bensì è necessaria l'attenzione dell'osservatore, stimolata da un qualche tipo di interesse. Ma vedremo subito come le motivazioni e gli obiettivi propri dell'osservatore non siano affatto intercambiabili e ininfluenti sul “risultato finale” della percezione, come se fossero la scintilla scatenante iniziale di un processo che ben presto diventa autonomo da esse, bensì siano determinanti nella selezione di quali pattern siano importanti, quali secondari, quali – forse – non visibili.

Nel caso delle spedizioni sul Vittoria (Figura 1.3) le motivazioni degli osservatori configurarono da subito un atteggiamento conoscitivo che chiameremo *sguardo ecologico*. L'esigenza più urgente era l'acquisizione di sufficienti conoscenze per l'organizzazione della pesca: nei primi anni settanta le autorità olandesi furono coinvolte in un progetto di sviluppo della pesca nell'area del Golfo di Mwanza, nella parte tanzania del lago Vittoria²¹, e

²⁰ Herbert Axelrod ha introdotto, negli anni '60, i ciclidi nel mercato acquariofilo. Il suo testo, un grosso volume di 864 pagine a colori in carta patinata, recita in copertina «The most complete colored lexicon of cichlids: every known cichlid illustrated in color», ed è certamente un esempio molto calzante di ciò che stiamo dicendo, cioè dell'importanza dell'interesse culturale ed economico non solo nell'incentivare la conoscenza, ma anche nell'orientarne la costruzione. La necessità della cultura acquariofila di disporre di fotografie a colori e indicazioni per allevare i pesci, un catalogo diviso per provenienza in ordine alfabetico, e il costante tentativo di introdurre i pattern tipici degli studi filogenetici sono tutti aspetti di questo testo che esamineremo più oltre (capitolo 3).

²¹ Il Lago Vittoria, nell'Africa orientale a cavallo dell'equatore, era stato «scoperto» dagli esploratori europei Speke e Burton nell'Ottocento. È un lago d'acqua dolce, poco profondo, grande come due volte e mezzo i Paesi Bassi, le cui sponde sono divise tra Tanzania, Kenia e Uganda. Negli anni cinquanta del Novecento Humphrey Greenwood, ex curatore del British Museum of Natural History di Londra, si impegnava in numerose spedizioni lungo la sponda ugandese del lago, e dedicò poi la



l'attenzione fu rivolta agli *Haplochromis*²², che dominavano la fauna ittica del lago per numero di specie e biomassa. Nel 1973 un peschereccio inviato dai Paesi Bassi iniziò la pesca a strascico e a bordo di esso un gruppo di allievi tanzaniani cominciò a venire istruito nelle tecniche di pesca occidentali. Negli anni successivi, con i fondi per la cooperazione allo sviluppo furono costruiti alcuni nuovi pescherecci, e sorse uno stabilimento per la produzione di sessanta tonnellate di farina di ciclidi al giorno da usare nell'alimentazione del bestiame.

sua vita alla descrizione degli animali raccolti: piccoli pesci simili ai perciformi, i ciclidi della famiglia *Haplochromis* (vedi nota successiva).

²² Gli *Haplochromis* adulti misurano dai cinque ai venticinque centimetri a seconda delle specie, hanno su ogni lato della testa una sola narice anziché due come molti altri pesci, e la loro linea laterale – composta da una fila di pressocettori che registrano le vibrazioni dell'acqua – è interrotta. La pinna anale del maschio è caratterizzata dagli «ocelli», chiazze gialle che nel colore e nella forma

Il mondo accademico apprese con preoccupazione la notizia dell'organizzazione di una pesca così intensiva: come avrebbe retto la fauna del Golfo di Mwanza? Come si poteva pensare di organizzare la pesca in una zona di cui non si conosceva l'ecosistema? Così nel 1977, dopo aver cercato di intervenire personalmente sul luogo, gli zoologi dell'Università di Leida decisero di spedire in Africa un gruppo di giovani collaboratori appassionati di ricerca sul campo: l'Haplochromis Ecology Survey Team (HEST). Lo scopo dell'HEST era quello di studiare l'ecosistema del Golfo di Mwanza e dei dintorni, in collaborazione con i biologi locali, anche inviando esemplari agli anatomisti che lavoravano nei laboratori di Leida. Le escursioni di Tijs Goldschmidt, membro dell'HEST, avvengono tra il 1981 e il 1986, e nel suo testo del 1994 possiamo assistere al racconto della formazione di un oggetto di conoscenza nuovo lungo i fili di una piccola *rete di osservatori*: i biologi olandesi, la popolazione sukuma, pochi entusiasti pescatori tanzaniani, i biologi del piccolo Tanzanian Fisheries and Research Institute (TAFIRI) a Nyegezi, i lontani laboratori dell'Università di Leida²³, alcuni studiosi in visita occasionale. (Tra gli interessi dei biologi olandesi stessi comincerà poi ad inserirsi quello per i pattern evolutivi dei ciclidi (capitolo 2), a sua volta differenziato, capace di catalizzare l'attenzione e "perturbare" l'intera rete degli osservatori. D'altra parte vediamo da subito come i «nodi» della rete interagiscano modificandosi e contestualizzandosi a vicenda).

L'impulso iniziale fu dunque la necessità di organizzare la pesca in maniera progettuale tenendo conto del futuro, e fu guidato dalla convinzione che questo non possa essere fatto senza un'adeguata conoscenza dell'ecosistema. Lo sguardo si basa – oltre che su una scelta più o meno consapevole sulla base delle esigenze conoscitive dei problemi che si vogliono risolvere – sulla storia dell'osservatore e sulla sua cultura, su idee e modelli

somigliano molto alle uova di questi pesci. Sul complesso problema dei caratteri dei ciclidi si vedano i §§3.2.4 e 3.6.

assimilati e consolidati: gli strumenti conoscitivi sono già presenti nel patrimonio culturale europeo, sono stati messi a punto nel XX secolo da un approccio alla natura chiamato *ecologia*, ed è la presenza stessa di una scienza che contribuisce anche a generare la domanda di conoscenza.

Probabilmente la mancanza di simili impulsi e convinzioni spiega l'assenza nella popolazione locale di conoscenze specifiche sui furu precedenti all'arrivo degli europei: tradizionalmente i sukuma sono coltivatori e allevatori, non pescatori, perciò il loro interesse culturale verso i furu è molto limitato. Ecco perché gli *Haplochromis* vengono riuniti sulle barche in grandi mucchi grigi a fare da sfondo ai pochi pesci vendibili, e poi semplicemente ributtati in acqua o eliminati. È invece la presenza di qualche tipo di interesse e convinzione a spingere un osservatore a «mettere le mani nel mucchio», ad estrarne alcuni individui, a compararli e a cogliervi dei pattern.

La domanda iniziale «dovremmo imparare di più sui furu» potrebbe sembrare generica, e probabilmente in parte lo è, almeno in questa sua formulazione. Ma la risposta non può essere generica, nella misura in cui quella domanda è stata suscitata da un'esigenza precisa a cui rispondere. *Il concetto di ecosistema, e la convinzione che per operare sulla natura bisogna agire in maniera progettuale conoscendolo a fondo, sono certamente due elementi essenziali di uno specifico sguardo, quello ecologico.*

Quali sono i pattern più rilevanti per l'ecologia, che è oggi molto diffusa e presentata come la visione scientifica delle comunità biologiche, ma ha nondimeno un'origine recente e un approccio molto particolare allo studio della vita e all'azione su di essa? Cosa vuol dire comprendere un ecosistema?²⁴

Il termine ecologia – dal greco *oikos* («dimora») – fu coniato nel 1866 dal biologo Ernst Haeckel, che la definì come «la scienza delle relazioni fra

²³ Per il ruolo degli anatomisti e e la loro influenza, attraverso il bisogno di comunicazione tra ossevatori differenti, si veda il §3.5.2.

l'organismo e il mondo esterno circostante». Negli anni Venti del Novecento l'ecologia si affermò puntando l'attenzione sulle *comunità* locali, cioè su *sistemi organizzati* che emergono dalle relazioni tra gli organismi di diverse specie che abitano un medesimo ambiente fisico, comprendendo anche le relazioni tra gli organismi e l'ambiente fisico stesso: il passo decisivo fu la comprensione che l'interazione tra un organismo e il suo ambiente è *vincolata* dall'interazione degli altri organismi con il loro ambiente, e che quegli organismi e quelle interazioni fanno a loro volta parte dell'ambiente del primo organismo; e soprattutto la consapevolezza che da quell'inestricabile rete di interdipendenza emerge un sistema che ha delle proprietà nuove, un *livello* diverso, che presenta regolarità e pattern distinti e autonomi. Il passaggio chiave è la comprensione che *c'è un sistema di relazioni, un pattern, che deve essere studiato per se stesso, perché non è riducibile al «rapporto fra ogni organismo e il suo ambiente», ma anzi dà senso e organizzazione alle comunità biologiche.*

A queste comunità di organismi, legate in un tutto funzionante dalle loro relazioni reciproche, fu poi dato il nome di ecosistema. L'ecosistema stesso è un pattern: uno schema di organizzazione che si ritrova in tutte le comunità biologiche. Ed è, naturalmente, il pattern che più caratterizza lo sguardo ecologico. Vediamone le caratteristiche principali.

Gli ecosistemi reali sono complessi, e possono assumere un'infinità di forme diverse, ma sono accomunati dal medesimo principio centrale, ciò che tiene unito e organizza ogni ecosistema: sono le relazioni di alimentazione. *Il principio di organizzazione di un ecosistema, cioè ciò che dà un ordine ed una forma a tutto il sistema (e anche alle sue componenti) è la circolazione di materia ed energia, che consiste in catene alimentari:*

Al primo livello ci sono le piante, produttori primari. In senso stretto le piante non producono energia, si limitano a trasformarla con il processo della fotosintesi. Con

²⁴ Ne *La rete della vita* (1996) Fritjof Capra ricostruisce la genesi e lo stato attuale dell'approccio

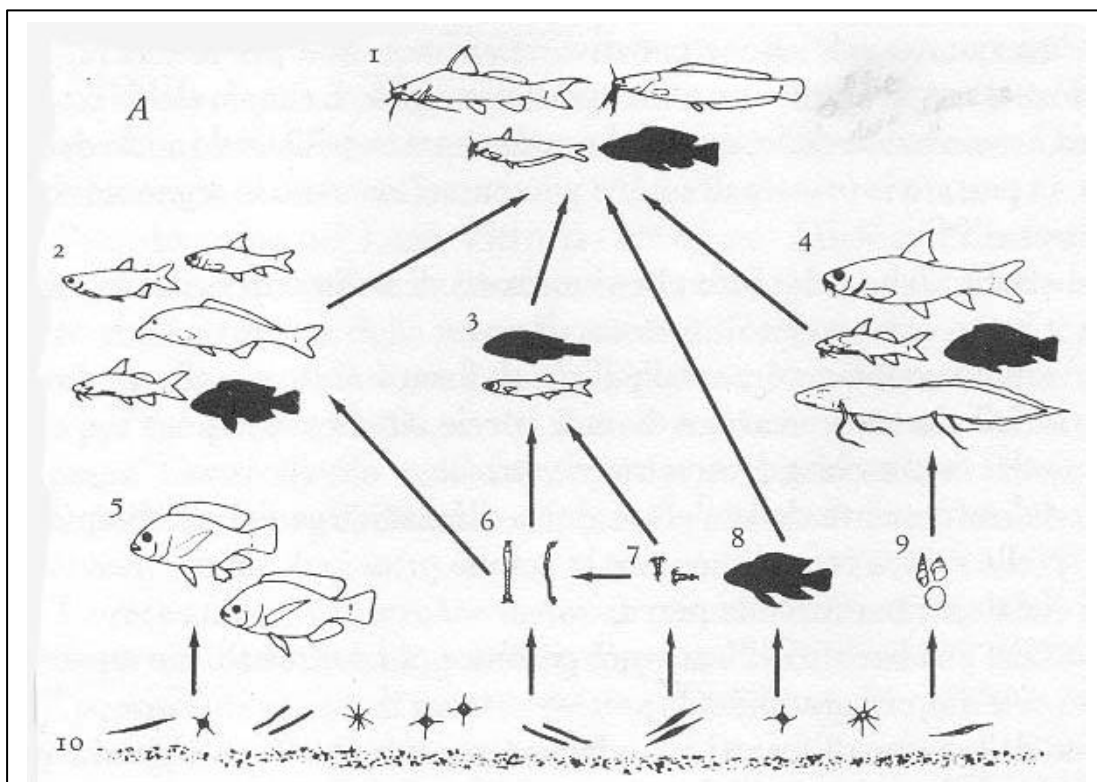


Figura 1.4. Schema semplificato della rete alimentare nel Golfo di Mwanza negli anni '70. I furu sono rappresentati in nero. I numeri corrispondono ai seguenti gruppi trofici: 1: piscivori (siluri e furu); 2: insettivori; 3: specie ittiche che si nutrono di zooplancton (daga, sardina e furu); 4: specie ittiche che si nutrono di molluschi (tra i quali *Protopterus* e furu); 5: specie che si nutrono di alghe (tilapia autoctone); 6: larve di zanzara; 7: zooplancton; 8: filtratori di fango (furu che si nutrono di resti organici e fitoplancton); 9: lumache e molluschi con guscio; 10: resti organici e fitoplancton.

l'aiuto dell'energia solare, l'anidride carbonica e l'acqua vengono trasformate in composti di carbonio ricchi di energia, e in questa forma immagazzinati nella pianta. Durante questo processo si libera ossigeno. I composti carbonici ricchi di energia, come gli zuccheri e gli amidi, sono in seguito a disposizione dei consumatori primari. Questi organismi del secondo livello si nutrono dei produttori primari. Gli animali del terzo livello si nutrono dei consumatori secondari e così via fino al più alto livello trofico, quello dei superpredatori. Si noti che il numero di anelli della catena alimentare è quasi sempre pari a cinque, a prescindere dalla ricchezza di specie del sistema. Il numero del livello trofico indica quanti livelli dista dall'energia solare il livello della catena alimentare considerato (Goldschmidt 1994:247).

In Figura 1.4 vediamo una rappresentazione semplificata dell'ecosistema del lago Vittoria, come fu ricostruito negli anni '70 dall'HEST.

ecologico in biologia. Qui abbiamo seguito in parte la sua ricostruzione.

L'ecosistema è costituito da un intreccio di catene alimentari, in cui la materia (l'alimento) viene convertita in energia. Come si vede chiaramente in Figura, l'ecosistema assume in condizioni normali un pattern «piramidale», per quanto riguarda sia l'energia che la biomassa²⁵, e in esso si individua una molteplicità di *livelli* trofici discreti, trasversali a diverse catene alimentari.

La proprietà fondamentale di un ecosistema è l'interdipendenza: tutti i membri di una comunità ecologica sono interconnessi in un'immensa e intricata rete di relazioni dalla quale essi traggono le loro proprietà e, di fatto, la loro stessa esistenza. Il successo dell'intera comunità dipende dal successo dei suoi singoli membri, mentre il successo dei singoli membri dipende dal successo della comunità nel suo complesso: promuovere la comunità significa dunque promuovere il tessuto di relazioni in essa intrecciato.

È da notare che i ruoli ecologici delle specie sono parzialmente sovrapponibili: come vediamo dalla Figura, in ogni «nodo» della rete è presente più di una specie. Questo tipo di diversità fornisce elasticità al sistema: se ci sono molte specie le loro funzioni ecologiche si sovrapporranno, ed esse saranno quindi in grado di sostituirsi parzialmente l'una all'altra. Quando una certa specie viene eliminata da una grave perturbazione, una comunità diversa riuscirà a sopravvivere e a riorganizzarsi.

I processi ecologici hanno una natura ciclica: le catene alimentari sono e in realtà cicli alimentari, dal momento che gli ecosistemi sono sistemi aperti rispetto al flusso di energia (che viene continuamente dissipata nell'atmosfera sotto forma di calore, e reimpressa nel sistema attraverso la fotosintesi della

²⁵ Negli ecosistemi in condizioni di equilibrio a ogni livello della scala trofica va perso circa il 90 per cento di energia (misurata secondo il concetto di «efficienza ecologica» messo a punto dall'ecologo Lindeman nel 1942): posta la produzione di energia del primo livello pari a 100, al secondo livello ne rimarrà 10 e al terzo soltanto 1. La forte diminuzione del flusso di energia può essere rappresentata graficamente con una piramide la cui base è formata dai produttori primari e l'apice al livello trofico più alto. Proprio come si può misurare il flusso di energia che attraversa un ecosistema, è possibile calcolare anche la biomassa totale dei vari livelli trofici, e solitamente i produttori primari rappresentano di gran lunga la maggior parte della biomassa, seguiti dagli organismi che si nutrono di sedimenti organici, che recuperano le ultime energie rimaste nei tessuti di vegetali e animali morti. La minore biomassa è quella dei predatori all'apice della piramide alimentare.

luce solare²⁶), ma chiusi rispetto al flusso di materia – tutti gli organismi di un ecosistema producono rifiuti, ma ciò che è materiale di scarto per una specie è cibo per un'altra, cosicché i rifiuti vengono completamente riciclati e l'ecosistema nel suo complesso rimane privo di materiali residui.

Questa fitta rete di relazioni che è l'ecosistema è in un equilibrio dinamico, un «equilibrio che fluisce»²⁷: non solo la materia e l'energia, ma anche tutte le variabili dell'ecosistema – densità delle popolazioni, disponibilità di sostanze nutritive, andamenti meteorologici e così via – fluttuano senza sosta mentre l'organizzazione si conserva, il pattern rimane riconoscibile. La fluttuazione è tenuta sotto controllo dalla retroazione, cioè della natura ciclica e interdependente dei processi: quando si verifica una deviazione gli «anelli di retroazione» tendono a riportare il sistema in equilibrio²⁸. Questa combinazione di fluttuazione e retroazione è anche il modo in cui gli ecosistemi assorbono le perturbazioni straordinarie – come potrebbe essere un forte mutamento delle condizioni ambientali o un intervento diretto dell'uomo come l'organizzazione di un'intensa attività di pesca. Questa proprietà dell'ecosistema si chiama resilienza.

Finora abbiamo considerato l'ecosistema del lago, disponendo tutti gli organismi in un unico ipotetico schema complessivo. Ma il lago non è uno spazio omogeneo in cui chiunque può interagire con chiunque altro. Gli ecosistemi hanno una natura eminentemente *locale*, perché emergono dagli

²⁶ «La radiazione solare è il fondamento energetico di tutti gli ecosistemi, a eccezione della fauna delle sorgenti termali sul fondo degli oceani e di alcuni sistemi archibatterici semplici. In entrambi, l'energia viene prodotta per chemioautotrofia. Nel primo caso, l'energia viene fissata dai batteri che metabolizzano lo zolfo delle sorgenti termali, dove il calore è il risultato del decadimento radioattivo profondo» (Eldredge 1999, nota 14 al capitolo 6).

²⁷ L'espressione «equilibrio che fluisce» (*Fließgleichgewicht*) è stata coniata da Ludwig von Bertalanffy (1968) per gli organismi.

²⁸ Si prendano come esempio due variabili correlate: il numero di furu insettivori e il numero di zanzare presenti in un ecosistema locale. Sia furu che zanzare, se lasciati soli, tenderebbero ad aumentare esponenzialmente, ma condividendo le loro quantità si limitano a vicenda: se per qualche ragione il numero dei furu dovesse aumentare, presto essi si troverebbero a morire di fame per la scarsità delle zanzare, e l'equilibrio sarebbe ristabilito. Se viceversa fossero le zanzare ad aumentare, i furu andrebbero incontro ad una esplosione demografica e prederebbero in modo molto più massiccio le zanzare. Ancora una volta, in breve l'equilibrio verrebbe ristabilito. In un ecosistema reale, in cui vi

scambi concreti di materia ed energia. Gli ecosistemi locali hanno indubbiamente la natura di sottosistemi di un ecosistema complessivo, a loro volta organizzativamente chiusi: sarebbe poco significativo riunire in uno stesso modello tutti gli organismi del lago. Certo, i pesci che si nutrono di plancton (per fare un esempio) potranno svolgere un ruolo ecologico simile, ma ognuno lo farà nelle catene alimentari del proprio ecosistema locale, e in interazione con gli altri organismi del proprio ecosistema locale²⁹.

Per ottenere una conoscenza utile dell'ecosistema sarà allora necessario porsi anche la domanda «Dove?». E la dimensione spaziale può e deve essere presa in considerazione in maniera ancora più precisa: l'endemismo è un fenomeno particolarmente evidente nei furi del lago Vittoria, il che significa che le specie e le varietà hanno un'area di diffusione molto limitata. I gruppi di organismi sono quindi caratteristici non solo dell'habitat, ma addirittura di luoghi precisi del lago, come una baia o un'isola, che possono misurare poche centinaia di metri, tanto che a molte specie viene dato il nome del luogo in cui vengono trovate, vista la bassa probabilità di trovare quelle stesse specie altrove. Quale importanza può avere questo tipo di diversificazione nell'ecosistema complessivo? Salvaguardarla vorrebbe probabilmente dire mantenere un monitoraggio minuzioso di ogni baia del lago.

1.3 – La gerarchia ecologica o «economica»

Nel primo paragrafo, introducendo il concetto di pattern, abbiamo accennato alla concezione di Niles Eldredge che la realtà si presenta sempre organizzata in gerarchie. In seguito, cercando di definire il concetto epistemologico di «sguardo», abbiamo ipotizzato che esso sia caratterizzato

sono moltissime specie diverse, gli anelli di retroazione come questo sono numerosissimi e interconnessi in modo molto complesso.

²⁹ È anche vero che fattori come il tipo di fondale, la profondità dell'acqua, la vicinanza alla costa si combinano nelle diverse aree in configurazioni riconoscibili, gli habitat. Gli habitat sono pattern tipologici che si manifestano al livello degli ecosistemi locali (e formano gruppi di ecosistemi locali). Si veda la gerarchia ecologica nel §1.3.4.

dalla percezione di *una* particolare gerarchia su cui si dispongono i pattern. Ci chiederemo ora quale sia la gerarchia tipica dello sguardo ecologico cercando di «distrarla» da altre gerarchie parzialmente sovrapposte: quella tipologica (affronteremo così il problema lasciato in sospeso nel §1.1.5: a che livello si colloca il tipo trofico? Che rapporto c'è tra esso e la specie tipologica?) e quella genealogica³⁰. *Una gerarchia si basa su una particolare rete di relazioni, che danno origine ai suoi livelli. I sistemi concreti che rappresentano alcuni dei livelli di gerarchie diverse possono coincidere – e questo porta a confusioni ed errori – ma seguendo coerentemente la rete di relazioni è possibile districarla.*

1.3.1 Il tipo trofico come livello tipologico: problemi?

La specie tipologica è un pattern onnipresente, nei furu e nella vita in generale: l'organismo appare sempre come rappresentante di un gruppo, in quanto condivide con i membri di quel gruppo, salvo piccole variazioni individuali, tutti i caratteri. Sono individui dello stesso tipo, o della stessa specie³¹. La specie tipologica è un pattern, una strutturazione ripetuta dei caratteri in molti organismi individuali – ricordiamo l'esempio, fatto nel §1.1.1, degli *Haplochromis nigricans*. *La gerarchia tipologica* (che sarà tema del capitolo 3) *è basata sulla relazione di somiglianza*: si tratta di una gerarchia inclusiva, parte-tutto: l'organismo appartiene alla specie *nigricans* perché presenta un certo schema di caratteri; alcune specie si assomigliano maggiormente tra loro, e sono così riunite nel medesimo genere; il genere

³⁰ Prendiamo qui spunto dal dialogo tra Niles Eldredge e Stan Salthe, che però mira a districare la gerarchia genealogica da quella ecologica (si veda la nota al §1.1.2, riprenderemo inoltre il loro discorso con più precisione quando parleremo specificamente della gerarchia genealogica, basata sulla riproduzione e sulla parentela). La gerarchia tipologica viene molto spesso ancora utilizzata come punto di riferimento sia in un contesto scientifico che soprattutto in campo acquariofilo e di senso comune, ed ha una sua realtà (capitolo 3).

³¹ Ancora una volta dobbiamo sottolineare la particolarità di questo concetto di specie, totalmente diverso da quello biologico basato sulla relazione riproduttiva che vedremo nel §2.4.2.

Haplochromis appartiene al gruppo dei furu perché condivide una serie di caratteri molto generali³², e il furu costituisce pertanto un livello ulteriore:

Furu
Genere
Specie
Organismo

Ora, è possibile riscontrare, sempre all'interno del gruppo dei furu, caratteri che accomunino specie diverse? È possibile, in altri termini, individuare altri livelli (oltre al genere) intermedi tra specie e furu? Nel §1.1.3 abbiamo accennato al fatto che le specie di furu possono essere suddivise in base alla somiglianza dei caratteri legati all'alimentazione (forma, posizione e inclinazione della bocca, dentizione). Vedremo l'attuazione di questo raggruppamento nel §1.4, e diremo come esso sia spesso utilizzato perché più pratico di altri. Eppure ci sono dei problemi. Innanzitutto, a quale livello gerarchicamente superiore alla specie possiamo inserire il tipo trofico?

Furu	Furu
Genere	TIPO TROFICO? ←
TIPO TROFICO? ←	Genere
Specie	Specie
Organismo	Organismo

È evidente che la proposta di sinistra non è corretta: i tipi trofici raggruppano specie di generi diversi, e pertanto non possono costituire un livello inferiore al genere. Ma neanche quella di destra è accettabile: se il genere appartiene al gruppo trofico, ne consegue che tutte le specie di un genere devono appartenere allo stesso gruppo trofico. Bene, non è così: ci sono generi che comprendono specie in diversi gruppi trofici³³. Più in generale, *non sempre l'appartenenza ad uno stesso tipo trofico è accompagnata dalla somiglianza*³⁴.

³² Sui caratteri dei furu si vedano la nota al §1.2, i §§3.2.4 e 3.6, e il §3 dell'introduzione.

³³ Seehausen (1994).

³⁴ Seehausen (1993).

Il tipo trofico comprende certamente comportamenti e tratti anatomici che *possono* rientrare in uno schema di caratteri. L'osservatore ha una discreta libertà nella composizione della gerarchia tipologica: si possono scambiare i livelli, proporne degli altri, a seconda dei caratteri a cui si dà importanza e della praticità del raggruppamento che ne deriva. Potrebbe addirittura essere che la somiglianza basata sull'alimentazione abbia un valore più generale di quella basata su tutti gli altri caratteri.

Affronteremo il problema dei caratteri, della loro generalità, della loro valutazione ecc. in seguito (in particolare nel §3.6). Ipotizziamo pure che i tipi trofici vadano di pari passo con la somiglianza, cioè che tutti i membri di un gruppo trofico si somiglino, per tutti gli altri caratteri, maggiormente tra loro che con gli altri, oppure che le somiglianze trofiche abbiano un maggior valore di realtà. Ebbene, *quello stesso criterio individua però un gruppo che svolge un ruolo all'interno dell'ecosistema:*

ECOSISTEMA? ←

Furu

Tipo trofico

Genere

Specie

L'ecosistema comprende non solo furu di molte specie diverse, bensì organismi che non fanno affatto parte del gruppo dei furu. Il criterio che tiene insieme un ecosistema *non è*, evidentemente, quello della somiglianza o della condivisione dei caratteri: *l'ecosistema è un aggregato di più specie diverse la cui somiglianza è completamente irrilevante, dato che ciò che le tiene unite sono i processi energetici.*

Ci sono caratteri morfologici che riguardano più da vicino la connessione dell'organismo con il suo ambiente, e in particolare i processi di alimentazione. Possono certamente essere trattati alla stregua di caratteri omogenei agli altri, perché nell'organismo le diverse reti di relazioni sono inestricabilmente intricate, e sembrano coincidere. È ai livelli successivi che le due reti si dividono, e ciò diviene evidente.

1.3.2 Le specie non fanno parte degli ecosistemi

È abituale elencare le «specie» presenti in un habitat, in una comunità, in un ecosistema, ma è un errore: quello che importa in un ecosistema non sono i caratteri, bensì i concreti processi materia-energia. *La condizione per cui un gruppo faccia parte di un ecosistema* è di vivere nello stesso luogo geografico e prendere parte ai processi di circolazione di materia ed energia:

Gli ecosistemi sono sistemi interattivi composti di popolazioni locali (in genere) di molte specie diverse. È la rete di flusso energetico – tra popolazioni, e tra gli organismi e l'ambiente fisico – a tenere uniti gli ecosistemi locali. In ogni caso, questa è l'impostazione che gli ecologi tendono a dare al problema (Eldredge 1995:184).

È quella rete a dare forma all'ecosistema. La specie, nella sua totalità, non fa parte di uno scenario locale, a meno che – caso molto raro – non sia limitata a un'unica popolazione locale.

Secondo Niles Eldredge la radicata tendenza a considerare intercambiabili le specie e le popolazioni permea il pensiero ecologico: troppo spesso succede che si stilino elenchi di «specie» minacciate quando a essere in pericolo sono le popolazioni locali – le parti di una specie. Le specie non possono essere membri di ecosistemi locali semplicemente perché in genere le specie sono composte di molte popolazioni semi-indipendenti, non strettamente collegate, e integrate in ecosistemi locali diversi.

L'altra faccia dello stesso errore è assegnare un ruolo ecologico, una «nicchia» o anche un tipo trofico, ad una specie:

le specie non possono essere associate ad una nicchia, perché non giocano un ruolo concertato, come entità unitarie, in alcun genere di sistema economico. [...] La popolazione locale ha un marcato effetto economico sull'ambiente locale – vale a dire sulle popolazioni locali di un'altra specie – oltre che sull'ambiente fisico. L'effetto economico che ha ciascuna delle popolazioni locali, il ruolo che gioca nella rete concatenata di flusso energetico all'interno del sistema, è ciò che intendono gli ecologi con il termine «nicchia» (Eldredge 1995:188).

Considerare la specie come appartenente ad un tipo trofico vorrebbe dire confondere il pattern di caratteri collegato con l'alimentazione con un immaginario ruolo mega-ecologico giocato dalla specie,

Ma lo schema è proprio tutto qui: la condivisione di comportamenti e tratti anatomici degli organismi in un assortimento di specie. Non è di un genere diverso da qualsiasi altro sistema di tratti distribuito gerarchicamente tra le specie di una linea monofiletica. E questo è lontano mille miglia da un immaginario ruolo economico concertato che si potrebbe ipoteticamente attribuire a un taxon – a una specie, o a un taxon superiore (*Ivi*, 191).

A questo punto si rende davvero necessario disgiungere le due gerarchie: da una parte considerare il tipo trofico esclusivamente come uno schema di caratteri convenzionalmente utile per dare un ordine tipologico alle specie, dall'altra espellere l'ecosistema – basato sulle reti alimentari – dalla gerarchia basata sulla somiglianza. In esso avrà, sì, un ruolo la popolazione, che viene quindi a costituire un livello inferiore all'ecosistema:

<i>GERARCHIA TIPOLOGICA:</i>	<i>GERARCHIA ECONOMICA:</i>
Furu	
Genere OPPURE tipo trofico	
Specie	→ ECOSISTEMA
Popolazione	→ POPOLAZIONE
Organismo	Organismo

Nella seconda gerarchia l'interesse primario riguarda le attività di acquisizione dell'energia ovvero, secondo la terminologia di Eldredge, i processi "economici": «Il puro e semplice compito di sopravvivere e di guadagnarsi da vivere, procurandosi sostanze nutritive e cibo (cioè risorse energetiche) ed evitando di essere predati (comprese le infezioni degli agenti patogeni), attiva una catena di interazioni che creano ecosistemi strutturati» (Eldredge 1999:224).

Il fatto che al livello della popolazione le due gerarchie coincidano non facilita la chiarezza, e può rendere necessario uno sforzo consapevole per

districare *due diverse reti di relazione*. Ciò è ancora più vero quando in campo entra una terza rete di relazioni: quella genealogica.

1.3.3 Popolazioni e avatara

Nella gerarchia economica l'organismo è inserito in un gruppo di altri *rappresentanti* della propria specie che insieme a lui svolgono lo stesso ruolo ecologico. Nel §1.5.2 abbiamo chiamato questo gruppo *popolazione*, lo stesso termine utilizzato in altre gerarchie (basate sulla somiglianza e sulla parentela). Abbiamo anche sottolineato la difficoltà nella distinzione tra le gerarchie che può derivare dalla coincisione, ad esempio, tra la popolazione tipologica e la popolazione ecologica.

In questi casi, certamente una *distinzione linguistica* potrebbe essere utile tanto per la percezione quanto per la chiarezza delle ipotesi scientifiche. Il paleobiologo John Damuth (1985) ha suggerito l'utile termine «avatara» (singolare avatar) per indicare le popolazioni economiche locali di una specie:

Gli organismi interagiranno secondo una logica economica con altri organismi della stessa specie. Essi cooperano o competono variamente per le risorse energetiche. È questo gruppo economicamente interattivo che svolge un ruolo concertato nel flusso dinamico di materia ed energia in un ecosistema locale. Tali popolazioni locali di organismi della stessa specie *in questo senso economico* sono opportunamente definiti *avatar*, ovvero rappresentanti locali di una certa specie. Ogni avatar ricopre un ruolo specificabile e pertanto ciascuno dispone di una propria "nicchia" entro quell'ecosistema locale (Eldredge 1999:224-5).

E ancora:

L'interazione economica che ha luogo di momento in momento lega tra loro le popolazioni locali (avatara) ed è il flusso di energia tra gli avatara a conferire compattezza a queste unità intergenealogiche, multispecie, che chiamiamo «ecosistemi» (Eldredge 1995:185).

Dunque, nella gerarchia economica il livello popolazione viene sostituito dal livello avatar:

Ecosistema
 → AVATAR
 Organismo

Avatar e popolazione sono concettualmente diversi, si riferiscono a reti di relazioni differenti, e già questo renderebbe utile una distinzione terminologica. Ma questo termine diviene necessario quando si pensa che in diversi casi anche la composizione dei gruppi è differente: l'avatar può non coincidere con la popolazione riproduttiva – nei grandi laghi, ad esempio, alcuni gruppi cambiano habitat durante la stagione riproduttiva (Fryer e Iles 1972, §2.6.2).

Certo che i membri di un avatar (spesso) si somigliano, e che somigliano anche ai membri di altri avatars della stessa specie. Certo che (spesso) tutti i membri di un avatar sono anche in relazione riproduttiva. Ma tutto questo riguarda *altre* reti di relazioni, *altre* gerarchie, che certamente interagiscono con questa, ma meritano di essere prese in considerazione a parte.

1.3.4 Ecosistemi locali, ecosistemi regionali, habitat, tipi trofici

Le interazioni economiche tra gli organismi e tra gli avatars che vivono nello stesso luogo danno origine ad un ecosistema *locale*: in molte regioni all'interno dei Grandi Laghi africani, infatti, gli ambienti sono piuttosto discontinui. Le isole rocciose possono essere isolate attraverso un substrato sabbioso che le circonda, e molte aree costiere sono caratterizzate da tratti alternati di rocce e sabbia ad intervalli di 1-10 km. In altre regioni, gli ambienti sono continui anche per 10-100 km. Ecco perché l'intero lago può non essere considerato un unico ecosistema, ma una serie di ecosistemi locali semi-autonomi. Certo, questi sistemi sono poi connessi su scala regionale mediante un flusso interattivo di energia e formano sistemi di scala progressivamente maggiore (Kawanabe et al. 1993):

L'energia scorre anche tra i confini degli ecosistemi locali; in tal modo, questi sono uniti in sistemi economici regionali. Da ultimo, tutti i sistemi locali sono associati nella biosfera – l'ecosistema unico, seppur diversificato in maniera complessa, della Terra, che alcuni hanno chiamato «Gaia». (Eldredge 1995:185)

Perciò la gerarchia ecologica si espande verso l'alto, in una serie inclusiva di ecosistemi semi-indipendenti:

Ecosistema regionale

Ecosistema locale

Avatar

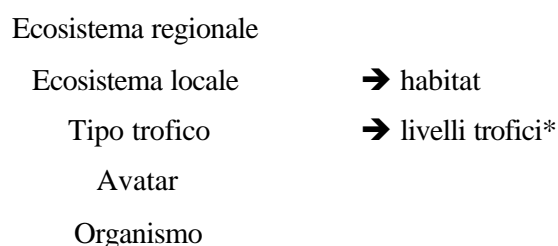
Organismo

In ogni lago, inoltre, la fauna può essere suddivisa sulla base della preferenza di *habitat*: tipicamente un gruppo abita le acque basse che circondano le pendici rocciose, un secondo si trova sopra i sedimenti sabbiosi a varie profondità, e un terzo è principalmente pelagico. Cos'è un habitat? È un pattern, una configurazione riconoscibile, che si colloca al livello dell'ecosistema locale. Comprende fattori come il tipo di fondale, la profondità dell'acqua, il tipo di vegetazione, le specie presenti e i loro adattamenti trofici, la configurazione delle catene alimentari.

Nei §§1.3.1 e 1.3.2 abbiamo liquidato il pattern dei *tipi trofici* come pattern tipologico, e quindi essenzialmente convenzionale. Ma abbiamo trascurato una particolarità del tipo trofico rispetto ad altri pattern tipologici: esso mette in relazione concreta i gruppi di organismi tra di loro, immettendoli in una gerarchia ecologica, in un giro di alimentazione. È sì un pattern tipologico, ma ha anche e soprattutto a che fare con la rete di relazioni economiche. Colloca gli organismi, ad esempio, sui livelli trofici dell'ecosistema (§1.2) più o meno distanti dal livello 0, quello della luce solare. I gruppi trofici si collocano su diversi livelli della gerarchia alimentare: ad ogni livello è riconoscibile un numero limitato anche se elevato di possibilità. I pattern dei tipi trofici *hanno* un senso molto concreto all'interno degli ecosistemi locali. Come allora inserirli nella gerarchia economica? Si

OSSERVATORI DI UN ECOSISTEMA

tratterà di un livello inferiore all'ecosistema locale ma superiore all'avatar. Ecco, dunque, costruita la gerarchia genealogica completa:



* GERARCHIA DEI LIVELLI TROFICI:

Livello 4: Piscivori, pedofagi, mangiatori di squame

Livello 3: Insettivori, mangiatori di zooplancton, molluscivori, mangiatori di crostacei

Livello 2: Filtratori di fango, raschiatori di alghe, mangiatori di fitoplancton

Livello 1: organismi che svolgono la fotosintesi

(Livello 0: luce solare)

In essa non hanno diritto di cittadinanza né la specie ed altre categorie tipologiche (tranne quelle che hanno davvero a che fare con le relazioni di alimentazione), né la specie biologica e la popolazione, basate sulla parentela. Inserire specie e tipo trofico nella stessa gerarchia non è molto significativo, ma soprattutto è poco utile ai fini della conoscenza e dell'azione sulla realtà. Sarebbe forse possibile, ad esempio, raggruppare in gruppi trofici le “specie” di tutto il mondo, ma che senso potrebbe mai avere?

1.4 – Ecologia e mutamento

Gli ecosistemi sono resilienti, ma non sono in grado di assorbire qualsiasi perturbazione: avvenimenti di particolare intensità – ad esempio un uragano, un terremoto, un'attività di pesca troppo intensa³⁵ – possono superare le soglie di tolleranza, e spazzare via di colpo gran parte del sistema:

³⁵ Una domanda di importanza fondamentale nello studio di un ecosistema è «Quanti?». Uno dei rischi peggiori di un'attività come la pesca intensiva è quello di eliminare completamente gli organismi che sono in grado di svolgere un determinato ruolo ecologico: se questo accadesse, l'ecosistema dovrebbe

Una calamità ecologica riconducibile a origini fisiche, se grande a sufficienza per ampiezza dell'areale e intensità, può causare l'estinzione di *tutte* le popolazioni di una specie. Anzi, può determinare l'estinzione di *molte specie differenti* tutte allo stesso tempo (Eldredge 1999:216).

Inoltre, a volte basta anche una piccola perturbazione localizzata, che sia tale da poter essere amplificata all'interno dell'ecosistema stesso, per portarlo *in tempi brevissimi* all'autodistruzione – questo è il caso del drammatico inserimento di un piccolo numero di organismi non autoctoni che prenderemo in esame più avanti. La natura ciclica e la strettissima interdipendenza dei processi, oltre a permettere all'ecosistema di assorbire le perturbazioni, rende infatti assai raro che in un ecosistema ci siano catene lineari di causa ed effetto: una perturbazione non resterà limitata a un singolo effetto ma probabilmente si diffonderà in configurazioni che si estendono in ogni direzione. Ecco perché la rete va capita a fondo e non bastano risposte superficiali. Dopo una catastrofe, in poco tempo si ricostruisce un nuovo equilibrio, un ecosistema completamente nuovo³⁶:

Quando ecosistemi locali sono significativamente distrutti, le popolazioni della maggior parte, se non di tutte le specie componenti vengono spazzate via. Eppure, nel tempo necessario (una questione di anni), il sistema si ricompone in forma più o meno riconoscibile. È questo il processo, simile ad una legge, della successione ecologica [...]. Nella successione ecologica, le sostituzioni vengono reclutate dall'esterno, da popolazioni sopravvissute capaci di disperdersi nell'aria sottoforma di semi, di larve marine o, nel caso di organismi come i mammiferi e gli uccelli, di individui adulti (*Ivi*, 213).

Cosa accade allora alle popolazioni di organismi eventualmente sopravvissute alla dissoluzione di un ecosistema? L'estinzione è una

trovare un nuovo equilibrio, ma probabilmente a costo di una radicale quanto imprevedibile ristrutturazione complessiva.

³⁶ Non si è certi se la configurazione degli ecosistemi presenti una stabilità a lungo termine o se essi vengano ricostruiti in forma ogni volta differente. In genere, comunque, non ci sono specie con una estensione geografica sovrapponibile – cioè per cui i territori conquistati siano ugualmente “idonei” – e quindi esattamente equivalenti e intercambiabili.

conclusione possibile – e frequente. Ma è anche possibile che le specie riescano a spostarsi in altri luoghi più o meno idonei alla loro vita³⁷.

L'intervento dell'HEST sul Lago Vittoria si basava proprio sul presupposto che fosse possibile organizzare la pesca in modo che l'ecosistema del lago fosse in grado di assorbirla, ma che tale sostenibilità non fosse automatica e richiedesse una conoscenza più o meno approfondita dell'ecosistema del lago. In tutti gli ecosistemi ci sono infatti limiti di tolleranza per le fluttuazioni, e c'è sempre il pericolo che l'intero sistema collassi quando una fluttuazione supera tali limiti e il sistema non è più in grado di compensarla. Come e cosa pescare perché la pesca sia sostenibile? Dove? Quanto? Sono le domande a cui l'Haplochromis Ecology Survey Team era tenuto a rispondere attraverso lo studio dell'ecosistema. Ma proprio quando, negli anni '80, si cominciavano ad avere le conoscenze per organizzare la pesca dei ciclidi in modo più sostenibile esplose una catastrofe ecosistemica colossale, la cui causa va ricercata nell'introduzione, risalente addirittura ai primi anni '60 – dieci anni prima, quindi, che l'HEST cominciasse i suoi studi! –, di un piccolo numero di organismi di una specie estranea all'ecosistema. Guardando retrospettivamente a quel momento che assume, a posteriori, un'importanza incredibile, Goldschmidt scrive:

La conoscenza della flora e della fauna del lago all'epoca era estremamente carente. Gran parte delle specie di pesci non avevano ancora nomi né africani né scientifici, e anche lo studio del plancton, degli insetti e di altri animali invertebrati era lungi dall'essere completo. Della composizione della catena alimentare non si sapeva ancora quasi nulla. In questa fase sarebbe stato certamente molto prematuro intervenire sull'ecosistema: manipolare un ecosistema quasi intatto non è mai un'operazione

³⁷ Secondo Eldredge il fenomeno dell'inseguimento dell'habitat (*habitat tracking*) senza alcun mutamento è l'alternativa principale all'estinzione: «Se gli organismi “riconoscono” un habitat idoneo – ovvero condizioni in cui i loro adattamenti evolutivi sono già idonei – e qualora riescano a raggiungerlo, le specie sopravviveranno e lo faranno praticamente senza modificarsi» (Eldredge 1999: 213-214). Secondo altri autori è più frequente che la dissoluzione di un ecosistema sia un'occasione di cambiamento evolutivo per le popolazioni che sono costrette a cambiare habitat (*turnover pulse*, Vrba) o a ritirarsi in ristrette zone ancora abitabili (ipotesi del rifugio, Hafner). Si noti la differenza

opportuna, a maggior ragione se se ne sa così poco. Inoltre, delle diverse forme di manipolazione, l'introduzione di specie non autoctone è una delle più rischiose, in quanto irreversibile. (Goldschmidt 1994:213)

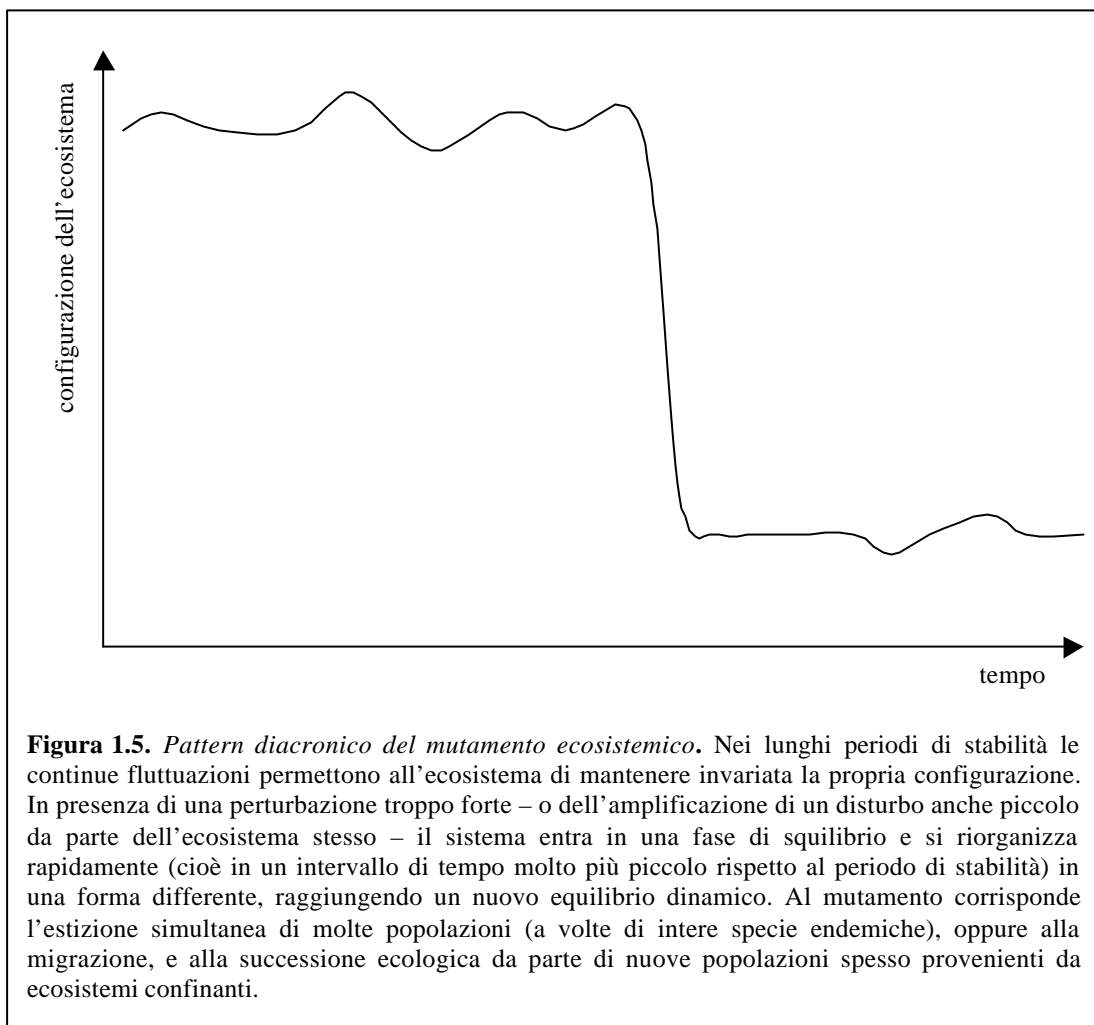
La catastrofe ecologica dei furu, mentre vanifica quasi completamente il lavoro dell'HEST, paradossalmente conferma la convinzione che le caratteristiche di un ecosistema siano tali da assorbire un vasto numero di perturbazioni anche forti³⁸, ma da poter d'altra parte amplificare a dismisura particolari perturbazioni, fino ad entrare in crisi e collassare – riorganizzandosi, poi, in forme completamente diverse³⁹. Osserviamo inoltre, come non si stancano di ripetere gli ecologi, che l'uomo non può guardare dall'esterno un ecosistema, dal momento che egli stesso, con le sue dinamiche economiche e sociologiche, ne fa parte integrante, e che proprio da queste dinamiche possono propagarsi, come in questo caso, gli effetti che si cercano di evitare⁴⁰.

rispetto ad ipotesi che privilegiano il cambiamento graduale tanto nell'ambiente quanto negli organismi, che si modificherebbero in una sorta di continua corsa evolutiva (§2.8, §4.4).

³⁸ Sembra ad esempio che già negli anni '30 le popolazioni umane siano state fonte di perturbazioni ecosistemiche su larga scala, senza però provocare forti ristrutturazioni dell'ecosistema del lago: con l'aumento demografico le foreste ai bordi del lago vennero tagliate e bruciate e l'agricoltura aumentò, portando maggiori quantità di fango e materiale organico a finire nel lago. Probabilmente a questo punto la vegetazione planctonica cominciò a cambiare, aumentando significativamente il cibo disponibile per le specie erbivore di ciclidi (Walls 1993a). Anche l'aumento delle ibridazioni, dovuto all'intorbidimento delle acque e alla conseguente incapacità delle femmine di riconoscere visivamente i maschi della propria specie (Seehausen et al. 1997; Galis e Metz 1997), è un ulteriore fattore di cambiamento che non sembra però avere effetti catastrofici paragonabili a quelli dell'introduzione della perca. Sembra che in questi casi l'ecosistema sia riuscito ad assorbire le perturbazioni senza ristrutturarsi in modo radicale.

³⁹ Il problema non è se l'ecosistema continuerà, ma se la prossima forma – estremamente diversa da questa – sarà sostenibile per l'uomo.

⁴⁰ Se da un lato la rapidità e la radicalità di questo sconvolgimento ecosistemico confermano la visione ecologica, che non concepisce mutamenti graduali e parziali, dall'altro lato questa catastrofe provoca, per varie ragioni – come vedremo all'inizio del capitolo 3 –, un brusco mutamento di percezione, non esente da componenti emotive, culturali, sociali. «Ogni volta che ci penso – scrive Goldschmidt – mi sorprende che per turbare l'ecosistema del più grande lago tropicale del mondo sia bastato un uomo con un secchio pieno di pesci» (1994:214). Si noti anche come l'ecologia irretisca l'uomo, l'osservatore nelle proprie osservazioni. Aspetti come la tecnologia, l'atteggiamento sociale verso l'ambiente, l'andamento demografico, l'economia non possono essere considerati come “esterni” all'ecologia. L'uomo non agisce sull'ambiente, non lo controlla, dal momento che vi è incluso. Come dice Gregory Bateson «la creatura che la spunta contro il proprio ambiente distrugge se stessa» (1979:573). L'ecologia sana è, per Bateson, «un sistema unico di ambiente più una civiltà umana elevata in cui la flessibilità della civiltà si armonizza con quella dell'ambiente, per dar luogo a un complesso sistema dinamico...» (Ivi, 538, cors. nostro).



Gli ecosistemi sono in equilibrio dinamico, e sono suscettibili di un cambiamento che può essere solo brusco e rapido, in presenza di un evento amplificato dall'ecosistema stesso («effetto farfalla») o di una perturbazione sufficientemente forte. Non esistono piccoli mutamenti gradualmente in un ecosistema, o meglio essi vengono sempre riassorbiti attraverso meccanismi di autoregolazione (Figura 1.5). Esso presenta un pattern diacronico di equilibrio dinamico normale, interrotto da bruschi cambiamenti che si risolvono in una riorganizzazione radicale, che comprende la scomparsa improvvisa di gruppi – per estinzione o per spostamento – e la successione ecologica. Non permette grandi innovazioni, c'è una forte pressione alla stabilità. L'evoluzione implica

tradizionalmente il cambiamento⁴¹, la percezione ecologica vive nell'equilibrio del qui e ora fatto di continue compensazioni. E infatti l'ecologia e l'ecosistema sono due grandi esclusi dalle trattazioni evoluzionistiche, divulgative ma anche scientifiche⁴².

I pattern dell'ecologia sembrano invece essere conciliabili con – e anzi supportare – la validità della documentazione fossile e delle teorie evolutive che rilevano nell'evoluzione della vita non solo il pattern del mutamento ma anche (e soprattutto) il pattern della stasi⁴³. Il termine *stasi coordinata* indica un controllo ecologico sulla stasi: forse la “chiusura” interna degli ecosistemi, il risultato a lungo termine della presunta natura interdipendente della relazione tra i componenti degli ecosistemi, è la causa ultima della stasi nelle singole discendenze⁴⁴.

L'ecosistema è un pattern: un sistema con le caratteristiche che abbiamo visto – flusso chiuso di materia, flusso aperto di energia, gerarchia di livelli trofici – e le regolarità che sempre ne derivano – struttura piramidale, ciclicità

⁴¹ Lo sguardo ecologico rende difficilmente pensabile qualsiasi pattern di mutamento direzionale graduale, sia dell'ecosistema nel suo insieme che di una delle sue parti. Alcune versioni dell'evoluzionismo (§2.8) prevedono in ogni popolazione un pattern di costante mutamento graduale verso un maggiore adattamento all'ambiente, un migliore utilizzo delle risorse, una maggiore capacità di sopravvivenza. Di solito si prevede anche un continuo mutamento dell'ambiente, all'inseguimento del quale le popolazioni di organismi dovrebbero costantemente «aggiornarsi». Come abbiamo detto, nell'ecosistema il cambiamento costante è funzionale alla stasi: i processi ciclici costantemente in movimento assicurano l'assorbimento delle perturbazioni e un continuo ritorno alla normalità. È quindi difficile che un pattern di adattamento costante e graduale di una popolazione al suo ambiente trovi posto in una percezione ecologica. Ecco perché esso può essere studiato nel “qui e ora”, a prescindere dalla sua storia, dal punto di vista più utile a comprenderlo. Ogni organismo occupa il proprio posto all'interno della circolazione di materia ed energia, indipendentemente da come le sue caratteristiche si siano sviluppate, e indipendentemente da tutta una serie di caratteri neutrali dal punto di vista ecologico, come il comportamento riproduttivo o la colorazione.

⁴² A questo proposito sarebbe interessante raccogliere alcuni dati sugli indici analitici dei testi che parlano di evoluzione. In Mayr (2002), ad esempio, abbiamo trovato 137 riferimenti diretti alla genetica e solo 16 all'ecologia e ai suoi correlati. In Zimmer (2001, con introduzione di S.J. Gould) vi sono 40 riferimenti alla genetica, 11 agli ecosistemi e 3 alle nicchie ecologiche. È proprio all'integrazione dell'ecologia nella teoria evoluzionistica che Eldredge ha dedicato anni della sua carriera, e ne parleremo estesamente nel §4.4.

⁴³ Tale pattern ebbe un ruolo fondamentale nel pluralismo evolutivo fin dalle sue origini (§§4.1 e 4.2).

⁴⁴ Il termine «stasi coordinata» è stato introdotto da Brett e Baird (1995) a proposito della “fauna di Hamilton”, del bacino appalachiano, risalente al Paleozoico. Alcuni esperti hanno sostenuto che il termine indica un controllo ecologico sulla stasi, suggerisce che forse la “chiusura” interna degli ecosistemi, il risultato a lungo termine della presunta interdipendenza tra i componenti degli ecosistemi, è causa ultima della stasi nelle singole discendenze (§4.4).

dei processi, stretta interdipendenza, presenza di nicchie ecologiche, equilibrio attraverso fluttuazione continua all'interno di limiti, assorbimento di perturbazioni, squilibrio e rapida riorganizzazione radicale. È estremamente generale, tanto da servire da principio di interpretazione di ogni realtà biologica, e quando sono in primo piano anche solo alcuni di questi elementi è probabile che vengano in primo piano i pattern ecologici, e restino come sfocati altri tipi di pattern.

1.5 – Maestri dell'alimentazione

L'ecologia e il suo linguaggio sono oggi familiari nella nostra cultura, sono la descrizione scientifica delle comunità biologiche. Questa entrata nel senso comune non deve però farci dimenticare che quello ecologico è *uno* degli sguardi possibili sulla realtà biologica, sguardo organizzatore che porta in primo piano alcuni caratteri, alcuni pattern, e una ben precisa gerarchia: quella basata sulla rete alimentare (§1.3). Sono i processi di circolazione di materia ed energia, cioè di alimentazione, che connettono e danno forma alle comunità biologiche – con tutti i fenomeni e le regolarità che abbiamo visto (§1.2). Probabilmente non è un caso che Goldschmidt, membro dell'HEST e studioso principalmente di ecologia, decida di presentare i furu riuniti secondo la loro alimentazione, gruppi di furu che si nutrono della stessa risorsa con la medesima tecnica⁴⁵. Al termine del paragrafo che introduce la propria rassegna dei furu leggiamo:

Un animale deve mantenersi attivamente all'interno del proprio ambiente, e su questo si basano i ricercatori nel definire una classificazione. Per questo i ciclidi vengono ripartiti in base al tipo di nutrimento (risorse trofiche) o alla tecnica che usano per procacciarsi il cibo. Anche noi utilizzammo questa classificazione, benché in sé possa apparire arbitraria. (Goldschmidt 1994:30)

⁴⁵ Il concetto di gruppi trofici è stato elaborato, per i furu del Lago Vittoria, da Witte e Oijen (1990).

La sistemazione dei ciclidi rispetto alla loro specializzazione trofica può apparire arbitraria (soprattutto alla luce degli sguardi organizzatori che vedremo nei capitoli 2 e 3), ma è una conseguenza coerente del modello ecosistemico: *se l'aspetto più rilevante di una comunità biologica sono i processi di circolazione di materia ed energia, allora la descrizione di un organismo consisterà principalmente nel collocarlo all'interno di quella rete di processi*. Se il flusso di materia ed energia è il principio organizzatore degli ecosistemi, la specializzazione trofica sarà il principio organizzatore della classificazione.

I furu vengono così suddivisi in «gruppi trofici», a seconda della categoria di cibo di cui si nutrono e anche della tecnica che utilizzano per procurarselo. Nel 1992 Ole Seehausen⁴⁶ scriveva:

Sullo sfondo delle estreme difficoltà nell'identificare e classificare gli haplochromini del Vittoria da una parte, e del crescente bisogno di farlo per un'adeguata gestione della pesca dall'altra, i ricercatori dell'università di Leida hanno elaborato il concetto di gruppi trofici che permette una classificazione ecologica delle specie haplochromine senza alcuna implicazione filogenetica. I membri dello stesso gruppo trofico utilizzano la stessa categoria di cibo (Seehausen 1992:56).

Il concetto di gruppo trofico è coerente, «solidale», con uno sguardo ecologico.

Prima di riportare la tassonomia dei furu proposta da Goldschmidt, accenniamo alcune altre considerazioni su questa «scelta di sguardo». Il gruppo trofico non ha implicazioni filogenetiche: il fatto che due esemplari appartengano ad uno stesso gruppo trofico, cioè, non ci assicura che essi siano strettamente imparentati⁴⁷. Cionondimeno, *nei furu i pattern che*

⁴⁶ I suoi articoli sui ciclidi, specialmente del lago Vittoria, sono di importanza fondamentale. Successore di Goldschmidt sul lago Vittoria, è ora al Dipartimento di Scienze Biologiche dell'Università di Hull (UK), dove utilizza le sue approfondite conoscenze sui ciclidi dei laghi africani, per studiare i meccanismi e i processi attraverso i quali sorge la diversità ecologica e delle specie.

⁴⁷ Anzi, vi sono prove dell'improbabilità che un gruppo trofico corrisponda ad un raggruppamento filogenetico, e che le specie di furu siano spesso maggiormente imparentate con quelle di altri gruppi trofici che con quelle del proprio (§2.7.1).

*caratterizzano i gruppi trofici sono piuttosto precisi e facilmente riconoscibili*⁴⁸, mentre quelli che individuano ad esempio la parentela sono molto meno accessibili: ecco perché Seehausen parla di «estreme difficoltà nell'identificare e classificare gli haplochromini del Vittoria». Capita dunque che i pattern ecologici vengano adottati come una sorta di “àncora di salvezza” anche in ambiti in cui piuttosto la parentela dovrebbe avere un ruolo di primo piano, ed è qui che la non sovrapposibilità può creare tensioni⁴⁹.

La scelta di un determinato sguardo sulla realtà è certamente in parte condizionata dagli scopi conoscitivi dell'osservatore, ma è la realtà stessa a favorire o complicare certi tipi di percezione piuttosto che altri: nel caso dei furu la percezione ecologica ha buon gioco, perché la regolarità delle particolarità trofiche delle diverse specie facilita la loro descrizione in termini ecologici e di catena alimentare. Ma la qualità dei pattern trofici non è il solo motivo per cui i furu si prestano ad essere visti e ordinati in questo modo: la loro variabilità trofica è impressionante anche dal punto di vista quantitativo, «manca solo il mangiatore d'occhi», secondo l'efficace immagine di Goldschmidt, che elenca e descrive ben dodici gruppi di specializzazione trofica:

- 1) *I filtratori di fango* si nutrono di detriti organici, nuotando sul fondo del lago oppure all'interno di banchi di alghe azzurre e diatomee, ad una profondità variabile tra i due e i trenta metri.
- 2) *I furu che si nutrono di alghe* sono ulteriormente differenziati a livello anatomico (bocca e denti) e a livello delle tecniche adottate: alcune specie – che presentano sulla mandibola e sulla mascella una sorta di raspa formata da denti tutti della medesima lunghezza – sono specializzate nel

⁴⁸ Il che non significa che siano sempre facilmente e perfettamente delimitabili: il fatto che i membri di un gruppo trofico utilizzino la stessa risorsa alimentare, ad esempio, «non significa che essi si cibino esclusivamente della stessa preda; la scelta del cibo può differire stagionalmente e anche durante le 24 ore del giorno. Per identificare lo status trofico di una serie di esemplari solitamente deve essere considerata una combinazione di informazioni ecologiche e morfologiche» (Seehausen 1992, 56).

raschiare le alghe dalle rocce, lungo i tratti di costa rocciosa e intorno alle innumerevoli isolette rocciose del lago. Altre specie strappano dalle rocce alghe più lunghe con denti più lunghi. Altre ancora aspirano alghe, piccoli crostacei e insetti che vivono sulle alghe o in mezzo a esse. Spesso queste diverse varianti compaiono in luoghi differenti, non convivono nello stesso habitat.

- 3) I *triturator* di foglie triturano o lacerano piccole parti di piante superiori.
- 4) Gli «*schiacciamolluschi*» utilizzano la seconda coppia di «mandibole» molto robuste all'interno della gola (*pharyngeal jaws*) azionate da potenti muscoli, per frantumare gusci di molluschi.
- 5) Gli «*scuotimolluschi*» hanno lunghi denti ricurvi che utilizzano per afferrare la parte molle del mollusco prima che esso riesca a ritirarsi dentro il guscio, poi lo scuotono violentemente premendolo contro il fondo per riuscire ad estrarlo. Dunque, «*schiacciamolluschi*» e «*scuotimolluschi*» condividono una stessa risorsa trofica ma si differenziano per la tecnica con cui se ne cibano.
- 6) I *furu che si nutrono di zooplancton* sono presenti in tutti i diversi habitat del lago, e sono provvisti di cavità orale di forma cilindrica, allungata e a simmetria circolare. Sporgendo le labbra a grande velocità, questi pesci sono in grado di ingrandire enormemente la propria cavità boccale e di aspirare così i piccoli crostacei presenti nell'acqua. Nelle zone pelagiche del lago ci sono molti pesci che si nutrono in questo modo. Le specie che utilizzano la masticazione non sarebbero mai in grado di aspirare le prede in modo così efficiente: nella loro cavità boccale la simmetria centrale è «sacrificata» a favore di una potente muscolatura e di mascelle larghe e corte.
- 7) Gli *insettivori* non presentano caratteristiche morfologiche particolari: si tratta di animali di dimensioni relativamente grandi (7,5-13 cm) ma

⁴⁹ Nel §2.7.1 discuteremo le difficoltà nell'utilizzo del tipo trofico come criterio filogenetico. Nel §1.3

provvisi di caratteri che rientrano per lo più nella media. Questi pesci filtrano il fango e si nutrono degli insetti in esso presenti; il fango viene poi espulso dalle branchie.

- 8) I *furu che si nutrono di crostacei* sono pesci relativamente snelli con grandi occhi che nella testa stretta si toccano quasi. Sono presenti per lo più nelle acque fonde, e la loro preda principale, il piccolo crostaceo *Cardinia nilotica*, è presente solo sopra i fondali melmosi dalla fascia costiera fino all'acqua fonda.
- 9) I *piscivori* che divorano altri pesci interi sono provvisi di lunghi denti affilati. Anche i dentini in fondo alla bocca sono affilati, tanto che le prede arrivano nell'esofago finemente sminuzzate. Si suddividono grossomodo in due gruppi: quelli che tendono un agguato o si fingono morti per scattare appena la preda si avvicina, e un secondo gruppo di pesci spesso affusolati, più veloci, che insegue le prede, i cosiddetti inseguitori.
- 10) I *pedofagi* si nutrono di embrioni e pescetti appena usciti dall'uovo (possono quindi essere considerati un sottogruppo dei piscivori). Sebbene nel loro esofago vengano rinvenute prede di questo tipo, le loro tecniche trofiche non sono del tutto chiare. In alcune specie, diverse file di denti sono scomparse, e i denti presenti nella zona anteriore sono in posizione strana, spesso rivolti verso l'esterno anziché all'interno e avvolti da uno strato di muco o coperti dalle labbra arricciate verso l'interno, in modo da arrecare il minor disturbo possibile: si direbbe che in realtà potrebbero benissimo fare a meno dei denti⁵⁰, ma gli embrioni sono stati trovati anche nello stomaco di pesci provvisi di denti liberi e taglienti: essi si pongono in agguato durante il corteggiamento di una coppia di ciclidi di specie diversa (i ciclidi non depongono le uova tutte in una volta, ma a piccole

abbiamo già incontrato i problemi nel considerare il tipo trofico come pattern tipologico.

⁵⁰ Greenwood ipotizzò che questi pesci sottraessero le nidiate alle femmine rovesciando loro le labbra e succhiando quindi con la massima forza per vuotare loro la bocca: tutte le specie di furu del Lago Vittoria effettuano infatti la cova orale, le loro uova vengono cioè tenute in bocca dalla femmina per

dosi, e ad ogni deposizione successiva questi predatori si buttano cercando di acchiappare una o due uova prima che la femmina riesca a metterle in salvo nella propria bocca).

11) *I furu che si nutrono di squame* hanno l'aspetto esteriore dei furu piscivori ma i denti come quelli delle specie che raschiano le alghe dalle rocce: undici file di denti ravvicinate tanto nella mandibola quanto nella mascella, che formano una specie di raspa. Nello stomaco e nell'intestino di questi furu si trovano squame, impilate come monetine: presumibilmente la preda viene avvicinata con la bocca aperta e aggredita nella zona caudale che è ricoperta di squame relativamente piccole. Le squame non vengono staccate una alla volta, ma raschiate via grossolanamente⁵¹. Si ritiene che i progenitori di questa specie raschiassero le alghe dalle rocce e che poi abbiano modificato le proprie abitudini alimentari⁵².

12) Gli «*spidocchiatori*» tolgono i parassiti da altri pesci e se ne nutrono. Nello stomaco e negli intestini hanno una quantità di piccoli gusci rugosi trasparenti, le corazze dei pidocchi delle carpe (*Argulus foliaceus*).

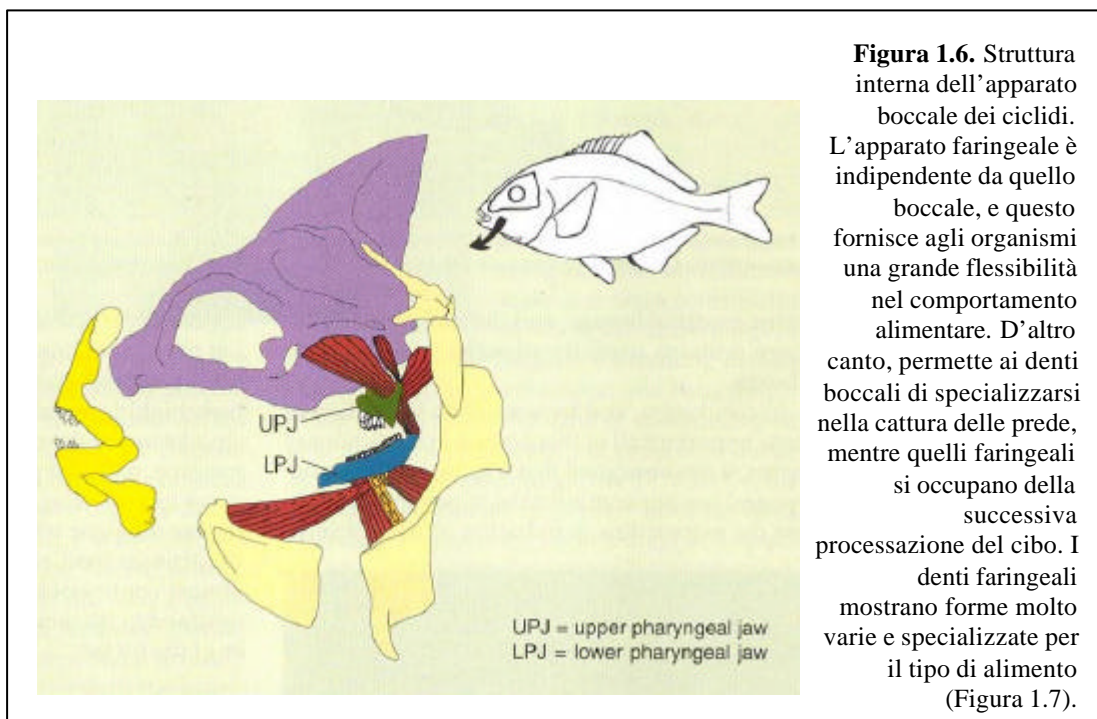
Per molti – soprattutto i raschiatori di alghe (gruppo 2) e i molluscivori (gruppi 4 e 5) – si riesce a collegare alla risorsa trofica e alla tecnica di alimentazione una precisa morfologia della bocca e della dentizione.

C'è dunque un abbinamento estremamente preciso e stabile, ricorrente, tra una tipologia della bocca e la corrispondente risorsa alimentare (il che coinvolge naturalmente anche l'ambiente di vita di questi pesci). Ecco anche qui qualcosa di ricorrente: un numero limitato di accoppiamenti – tra struttura

settimane prima che i piccoli si sviluppino. Il comportamento di rovesciare le labbra è stato poi osservato, almeno in cattività (Wilheim 1980)

⁵¹ Le squame costituiscono una fonte di nutrimento altamente proteica; l'apporto energetico di una squama è paragonabile a quello di un piccolo crostaceo planctonico. Il vantaggio per entrambe le parti è che le squame ricrescono.

⁵² Un sovrappopolamento delle zone rocciose potrebbe averli spinti a cercare una nuova fonte di nutrimento. Tali cambiamenti comportamentali spesso determinano adattamenti di carattere anatomico. In questo caso un pesce relativamente tozzo di ambiente roccioso potrebbe essersi trasformato in un predatore affusolato e veloce.



della bocca e alimento – che si ripetono continuamente nel gruppo dei furu e che lo collegano all'ambiente circostante.

La chiave della facilità di identificazione si trova nella struttura interna del cranio dei furu (Figura 1.6, §1.5.1), è il segreto stesso della differenziazione, e lì si trova anche l'indizio maggiore che riunisce i furu in un unico gruppo.

1.5.1 Tipo trofico: unità, differenziazione, identificazione

L'impulso ad organizzare i furu secondo il criterio trofico discende, come abbiamo detto, dalle esigenze dell'osservatore e dalla visione della circolazione di materia ed energia come fattore coesivo e strutturante delle comunità biologiche. Ma abbiamo anche visto come sia la realtà stessa dei furu a facilitare una percezione in questi termini, prima di tutto attraverso l'enorme diversificazione quantitativa delle fonti di cibo e delle nicchie ecologiche che questi pesci occupano: sono almeno dodici i gruppi trofici riconosciuti da Goldschmidt, differenti per la risorsa alimentare e la tecnica di recupero di essa.

Ma come possono i furu essere così ecologicamente differenziati? C'è una struttura morfologica, l'apparato boccale più sofisticato tra tutti i pesci, che può essere ad un tempo considerata la prova dell'unitarietà del gruppo dei furu, la caratteristica che consente una differenziazione così ampia e il luogo fondamentale utilizzato per la classificazione dei furu (Stiassny 1994).

L'unitarietà del gruppo dei furu. Nei ciclidi i denti non sono solamente distribuiti su mascella e mandibola, ma anche più internamente: in particolare a livello della faringe si trovano altre strutture ossee che ospitano denti cosiddetti faringeali (*pharyngeal jaws*). Questa struttura della bocca è un pattern morfologico molto preciso, che accomuna tutti i furu e anche i loro parenti più prossimi⁵³: ci sono anche altri pesci che dispongono di denti faringeali, ma sicuramente nel caso dei furu si tratta di un elemento ereditato da un qualche antenato comune di tutti questi pesci poiché, sebbene esso si presenti in modo non identico nelle diverse specie e gruppi, l'ordinamento spaziale degli elementi costitutivi, cioè il pattern, è in sostanza sempre lo stesso⁵⁴. L'apparato boccale di base è sempre lo stesso ma sembra presentarsi in versioni diverse. Un'altra particolarità dei furu è che in essi i denti faringeali si presentano in tutti i gruppi trofici, mentre negli altri gruppi essi sono una prerogativa esclusiva degli specialisti nella masticazione di cibi duri, come ad esempio molluschi dotati di conchiglia.

⁵³ Secondo Stiassny (1994) il sottordine dei Labroidei, costituito proprio sulla base delle particolarità anatomiche dell'apparato faringeo, che include: Pomacentridae (come le damigelle, i pesci pagliaccio e i pesci anemone), Labridae (labri e pesci pappagallo), Embiotocidae, oltre che, naturalmente, dai Cichlidae.

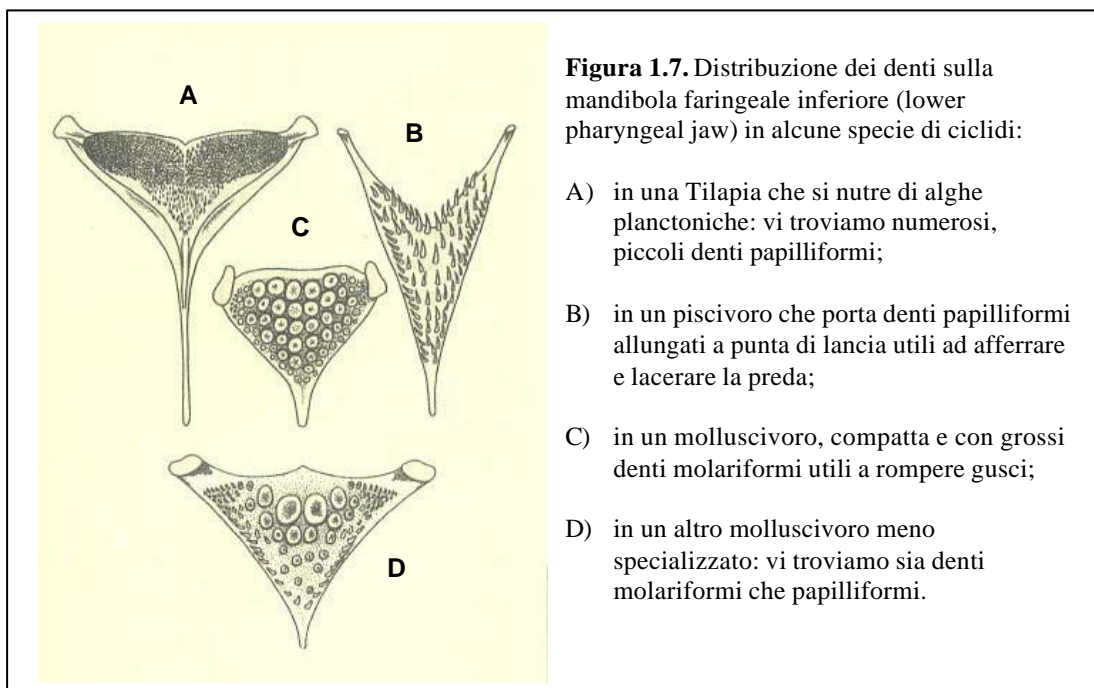
⁵⁴ Secondo Stiassny (1994) i Labroidei possono essere diagnosticati sulla base della seguente configurazione (pattern) dell'apparato faringeale: «i) the lower pharyngeal jaw bears a well-developed keel, onto which is inserted a portion of the transversus ventralis IV muscle, ii) there is a true diarthrosis (movable joint) between the upper pharyngeal jaws and the neurocranial apophysis (a projecting process on a bone), iii) the neurocranial apophysis is ventrally projecting and has a characteristic rounded form, iv) a musculus transversus pharyngobranchialis 2 division of the transversus anterior muscle complex is developed, v) the sphincter oesophagi muscle is undivided, vi) the lower pharyngeal jaw is suspended in a muscle sling, vii) the presence of a structural union between the two halves of the lower pharyngeal jaw, even in the absence of pharyngeal hypertrophy and functional duraphagy». Si tratta di un esempio di analisi cladistica, che attribuisce l'origine di tratti particolari e complessi ad un antenato comune (ne parleremo estesamente nel §2.3.2). Si vedano anche Stiassny e Jensen (1987), Galis e Drucker (1996).

Denti faringeali e differenziazione trofica. Perché questa struttura anatomica fornisce ai furu la capacità di occupare praticamente tutte le nicchie ecologiche del lago? I pesci hanno un problema particolare: devono sia catturare che processare il loro cibo con la bocca. In altre parole, le due funzioni molto differenti della cattura (portare all'interno della bocca) ed elaborazione (mastricare, affettare, macinare o qualsiasi altra necessaria) devono ambedue essere assunte dallo stesso insieme di strumenti, i denti situati nella bocca, e questo impedisce loro di essere ottimizzati per l'una o per l'altra funzione, ed obbliga ad un compromesso: la specializzazione per una funzione è fortemente vincolata dall'altra. Ora, con l'elaborazione di versatili denti faringeali, i denti boccali sono liberi di specializzarsi nella cattura delle prede. Questi denti mostrano forme molto varie e specializzate per il tipo di alimento che processano.

L'ipotesi dell'importanza del versatile apparato faringeale nell'evoluzione dei ciclidi (Liem 1973) si accorda bene con l'ipotesi generale che i taxa più ricchi di specie siano caratterizzati da un gran numero di parti indipendenti, che accrescono il numero di soluzioni potenziali ad un particolare problema biomeccanico (Vermeij 1974):

i body plan con più parti indipendenti possono essere più facilmente modificati che i body plan con meno elementi indipendenti.

L'apparato boccale dei furu ha un numero maggiore di elementi indipendenti, e quindi di gradi di libertà, rispetto ai percoidei generalisti (Liem 1973; 1980). Le due innovazioni adattive, comuni a tutti i ciclidi, primariamente responsabili di questa diversificazione sono la ristrutturazione dell'apparato dentario faringeale e il disaccoppiamento di certi elementi dell'apparato orale (Liem 1980). Nel loro stato ancestrale, le mandibole faringeali facilitano il trasporto del cibo dalla cavità boccale allo stomaco. Attraverso cambiamenti minori nella muscolatura, nello scheletro e nel sistema nervoso, le mandibole faringeali dei ciclidi hanno adottato un ruolo di processazione del cibo (un compito precedentemente svolto dalle mandibole



boccali). Il disaccoppiamento degli elementi boccali superiori permette la manipolazione indipendente della premaxilla e della maxilla aumentando quindi la diversità dei percorsi cinematici associati con il movimento delle mandibole. I ciclidi svolgono da soli una gamma di ruoli ecologici solitamente occupata da diverse famiglie, se non ordini, di pesci.

La struttura che accomuna e unifica tutto il gruppo dei furu, rende anche possibile la loro diversificazione. Da una parte fornisce plasticità comportamentale: anche se i ciclidi agiscono usualmente da specialisti, l'apparato faringeale combinato con la capacità di apprendimento consente loro di nutrirsi anche di prede molto diverse: la fame non è una probabile causa di estinzione. Dall'altra permette la specializzazione: la plasticità fenotipica ritarda l'estinzione lasciando il tempo perché avvengano i cambiamenti genetici nella giusta direzione (Galís e Metz 1997).

Riconoscibilità del pattern ecologico. Il pattern che caratterizza un gruppo trofico si può chiamare «tipo trofico» e comprende una fonte principale di alimentazione e una tecnica elettiva per procurarsela. Ma ciò che facilita in particolare la classificazione è che c'è uno stretto collegamento fra queste due caratteristiche e la struttura morfologica particolare, cioè la particolare

versione della struttura boccale che abbiamo visto. Un pattern particolarmente chiaro e rivelatore è la forma e la distribuzione dei denti sulla mandibola interna (Figura 1.7). Altri pattern sono molto meno generalizzati e meno facilmente identificabili, tanto che «classificare un furu senza avere visto la testa dall'esterno e anche dall'interno di solito è impossibile»⁵⁵.

Ricapitolando, *il «tipo trofico» è il pattern che caratterizza un gruppo trofico; ricorre in tutti i membri di tale gruppo e comprende una particolare morfologia del cranio e della dentizione orale e faringea, correlata con una particolare risorsa trofica preferenziale – che colloca il tipo trofico ad un particolare livello dell'ecosistema locale – e soprattutto con una particolare tecnica di alimentazione.*

1.6 – Sguardo organizzatore e rappresentazione degli individui

Draw a distinction and you will create a new world.

- Spencer Brown (cit. in Konings 1989)

Uno sguardo organizzatore, portando in primo piano determinate distinzioni e relegandone sullo sfondo altre, costruisce un mondo fatto di particolari fenomeni e pattern. *Ipotizziamo qui che ci sia una relazione piuttosto precisa fra lo sguardo organizzatore e ogni atto di percezione, a partire dalla percezione dei “singoli individui”. Una relazione a due vie:*

- 1) *da una parte l'adozione di uno sguardo organizzatore porterà a dare maggior valore ad alcuni specifici caratteri – pattern, nella terminologia qui utilizzata – dell'individuo;*

⁵⁵ Goldschmidt 1994. È anche vero che il gruppo trofico difficilmente identificabile dalla sola struttura della bocca: come precisa Seehausen (1992:56) «I membri di un gruppo trofico utilizzano la stessa categoria di cibo. Tuttavia, questo non significa che si cibano esclusivamente della medesima preda; la scelta del cibo può differire stagionalmente oppure durante le 24 ore del giorno. Per identificare lo status trofico di una serie di esemplari è di solito necessario considerare una combinazione di informazioni ecologiche e morfologiche».

2) *dall'altra una preferenza percettiva immediata e irriflessa per alcuni caratteri – dovuta ad abitudine o ad alcune particolarità della realtà stessa – può portare all'adozione di uno sguardo organizzatore.*

Perciò si può dire che in un solo atto di distinzione può essere riassunto un intero mondo organizzato, in un singolo atto conoscitivo può concentrarsi l'intera epistemologia di un osservatore.

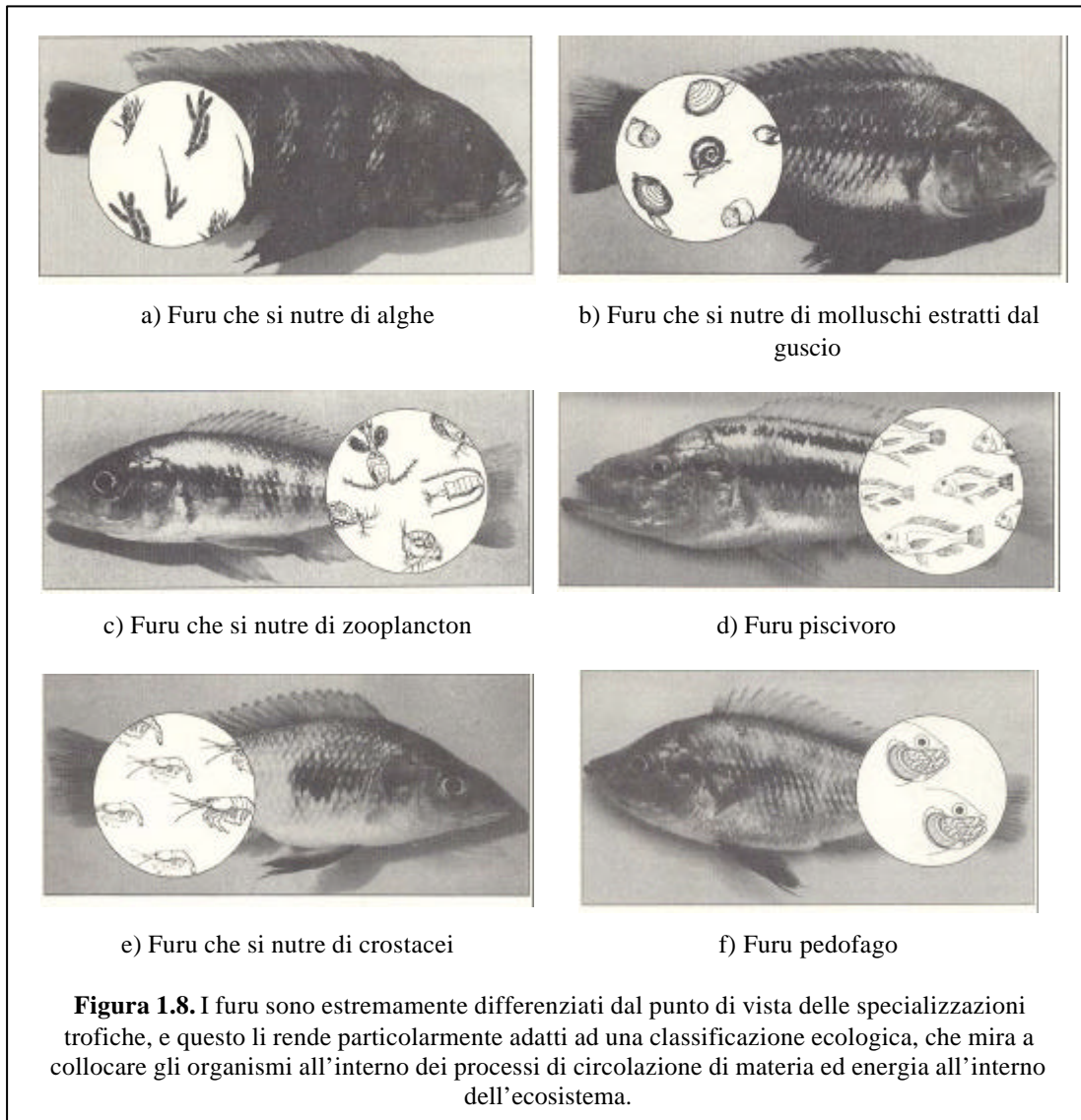
Abbiamo già visto come la differenziazione trofica dei ciclidi, abbondante e particolare (§1.5) oltre che facilmente riconoscibile (§1.5.1), possa facilitare uno sguardo ecologico che miri a collocare i singoli organismi nelle reti alimentari (vedi punto 2 qui sopra).

Esaminiamo ora la relazione inversa – quale percezione degli organismi, cioè, possa *risultare* dall'adozione di uno sguardo ecologico (punto 1) – attraverso l'analisi della presentazione grafica dei furu che accompagna, nel testo di Goldschmidt, la rassegna dei furu che abbiamo riportato nel §1.5. Ci aspettiamo che tale rappresentazione, funzionale allo sguardo ecologico dell'HEST, metta in evidenza i caratteri trofici, eventualmente a scapito di altri pattern (magari rilevanti per altri sguardi).

Riteniamo che l'analisi delle rappresentazioni grafiche – coerente con un'analisi dei pattern – sia un metodo particolarmente praticabile per fare ipotesi epistemologiche e ricostruire gli sguardi degli osservatori. Proprio come l'atto percettivo, l'illustrazione scientifica può riassumere in sé un intero modo di organizzare il mondo:

Gli studiosi sono allenati ad analizzare le parole, ma i primati sono animali visivi, e la chiave alla comprensione di concetti e della loro storia si trova spesso nell'iconografia. Le illustrazioni scientifiche non sono fronzoli o compendi; esse sono centri focali di modi di pensare (Gould 1991:171).

In Figura 1.8 abbiamo riportato alcune immagini – nel testo di Goldschmidt ce n'è una per quasi ogni tipo trofico. Notiamo che esse sono fotografie in bianco e nero: la colorazione non ha molta importanza nella descrizione ecologica di una specie. Ciò che importa di più è la forma della



bocca, bene in evidenza nelle immagini. Di qualche rilevanza è la forma del corpo (slanciata oppure compressa ecc.), che però può essere lasciata in parte all'intuizione di chi osserva: è un carattere secondario, e nelle immagini è infatti nascosta in prossimità della coda dall'elemento più importante, la risorsa trofica schematizzata.

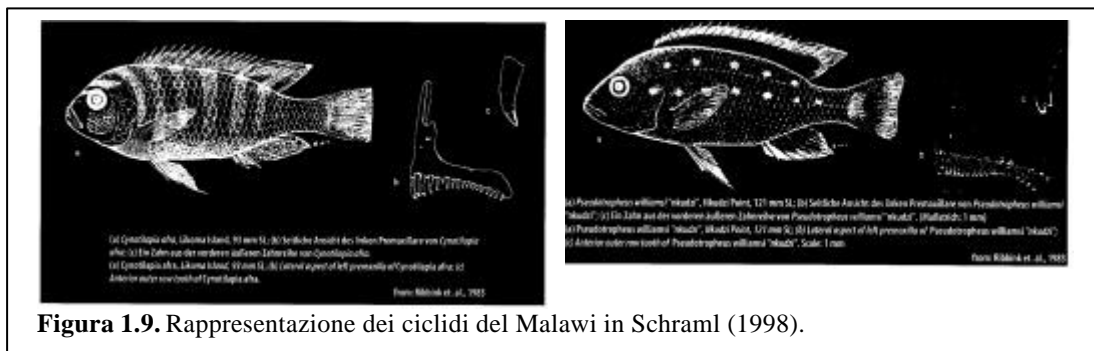
Il materiale fotografico scelto da Goldschmidt è dunque estremamente coerente con il suo sguardo ecologico. Questo dà maggiore concretezza all'ipotesi che ogni singola illustrazione possa riassumere un intero sguardo, conferma le caratteristiche dello sguardo ecologico che abbiamo individuato, e l'adozione prioritaria di tale sguardo da parte di Goldschmidt.

Percorriamo ora di nuovo movimento inverso (punto 2), notando come la rappresentazione, oltre ad essere fortemente influenzata dallo sguardo organizzatore, *contribuisca in modo molto diretto alla formazione dello sguardo degli osservatori che ne usufruiscono*. L'apprendimento percettivo avviene attraverso modalità sottili, concrete, quotidiane, che sensibilizzano il soggetto a percepire determinati pattern nella realtà, che lo “allenano” ad organizzare la realtà in un certo modo.

Probabilmente ha un ruolo, nel biologo ma anche nell'uomo della strada occidentale, una forte *abitudine* a cogliere regolarità estremamente precise nelle realtà biologiche. Quest'abitudine consiste soprattutto nel *compiere azioni* che possono favorire la percezione di certi oggetti. Disporre i pesci in un ordine, mettendo in evidenza determinate particolarità, è un'azione percettiva. E, come ha potuto constatare Goldschmidt con i sukuma, è un'azione che va “interiorizzata”: per far percepire quell'ordine ad un sukuma non è neppure sufficiente che qualcuno lo evidenzi davanti ai loro occhi. *La percezione è comunque una organizzazione attiva della realtà, un'azione interiorizzata e automatica che può “prolungarsi” anche come azione concreta di ordinamento*.

Oggi lo sguardo ecologico è moneta corrente, un modo di rappresentazione molto utilizzato che è entrato nella formazione della percezione di molti osservatori. Ritroviamo, ad esempio, una rappresentazione di tipo ecologico anche in pubblicazione destinate all'acquariofilia, che dovrebbe essere interessato ad altri pattern (capitolo 3). In Figura 1.9 le illustrazioni che accompagnano la presentazione dei ciclidi del lago Malawi in Schraml (1998) – pubblicazione, certo, di una levatura scientifica particolare.

Da ultimo, *la coerenza fra percezione e rappresentazione dei caratteri e sguardo organizzatore si compie in un processo di interazione complessa del quale non è possibile distinguere e ordinare i momenti* – la scelta dei caratteri non precede l'adozione dello sguardo, né è vero il contrario. Ecco perché,



separando un esemplare dal gruppo, “ci si tira dietro” inevitabilmente anche tutto il gruppo⁵⁶.

Quando un ecologo separa un pesce dal mucchio dei furu, è come se quel pesce fosse legato a quel mucchio da un filo, da una trama invisibile che passa per la bocca di ognuno degli individui di quel mucchio, come una lenza con un amo agganciato ad ogni organismo. Ci sono anche altri “fili” ecologici che, sempre passando per la bocca del nostro esemplare, lo collegano agli altri organismi che vivono nel suo habitat. Il “filo” ecologico connette il furu molluscivoro ad ognuna delle sue potenziali prede e così via. Il “filo” ecologico connette la bocca del furu a quella di tutte le altre specie che, forse in altri luoghi e in altri habitat, svolgono il suo stesso ruolo nella catena alimentare. Un filo ecologico connette tutti quei furu all’interno di un medesimo schema esplicativo, quello che vede l’organismo come vincolato a tutti gli altri ma determinato dalle relazioni alimentari che esso ha nell’ecosistema. I fili ecologici formano una rete intricatissima di relazioni, all’interno della quale l’organismo viene compreso e interpretato.

Parlare di «percezione ecologica» significa ipotizzare che da una parte il modello di ecosistema non venga calato sopra ad una serie di oggetti preesistenti, e dall’altra esso comunque guidi in qualche modo la conoscenza fin dal momento della “semplice” percezione. Come dice Goldschmidt:

⁵⁶ Come un gruppo di bottoni sparsi su una scrivania, ma collegati da molti fili: è impossibile prenderne uno per osservarlo meglio senza tirarsi dietro tutti gli altri. Separare dal mucchio significa anche unificare in un unico schema esplicativo. Separare una figura dallo sfondo significa formulare una teoria dei rapporti tra quella figura e lo sfondo stesso.

Noi non li perceivamo com'erano, ma vedendone uno nuovo facevamo subito una serie di ipotesi per riuscire a capire chi avessimo davanti. (Goldschmidt 1994:24)

La percezione di un organismo non è affatto immediata e semplice: la separazione del suo corpo in diversi caratteri; la disposizione ordinata di questi, da quelli essenziali a quelli irrilevanti; la presupposizione della presenza di altri caratteri, nascosti alla vista, e di indizi più o meno univoci per determinarli; altre sfumature importanti come la percezione del suo comportamento e delle sue abitudini come rilevanti per la sua conoscenza (lo si “vede vivo” o lo si “vede morto?”); la collocazione in un preciso luogo, oppure in un generico ambiente come l'enorme lago (lo sguardo spazia sulla sconfinata superficie del lago o si focalizza giù, in verticale, nel luogo da dove proviene l'esemplare?) sono solo alcuni esempi del *complesso di azioni* che costituisce la percezione.

L'intero sguardo organizzatore si raccoglie nella percezione di ogni singolo individuo, nel processo “elementare già complesso” in cui esso nasce e allo stesso tempo manifesta la propria influenza.

1.7 – Organismo e ambiente: adattamento, selezione, “filtrazione”

Terminiamo questo capitolo con una breve analisi dei pattern relativi al rapporto organismo-ambiente tipici dello sguardo ecologico. Tale rapporto è, infatti, uno dei luoghi nei quali maggiormente si ripercuote la differenza di sguardo tra osservatori diversi (§2.8, §3.7).

Il pattern dell'adattamento perfetto degli organismi alle condizioni di vita, all'ambiente, agli altri organismi ha sempre attirato l'attenzione dei naturalisti. Gli esseri viventi sembrano progettati per le loro condizioni di vita, e secondo i teologi naturali come William Paley (1743-1805) dall'onnipresenza dell'adattamento si inferirebbero addirittura la presenza e la mente di Dio:

I segni di un progetto sono troppo forti per essere ignorati. Il progetto implica avere un progettista. Quel progettista deve essere una persona. Quella persona è Dio. (Paley 1803:473)

Nessuna descrizione come quella ecologica mette in luce quando gli organismi siano “adatti” e integrati nel proprio ambiente. Come è noto, per spiegare l’adattamento Charles Darwin propose un meccanismo essenzialmente economico, basato sulla sopravvivenza degli organismi, sulle loro interazioni concrete, sulla quantità di risorse disponibili: la *selezione naturale*.

Dato che in ogni specie nascono più individui di quanti non ne possano sopravvivere e dato, quindi, che la lotta per l’esistenza è un fatto sempre ricorrente, ne consegue che ogni essere, che subisca una variazione anche lieve a proprio vantaggio, in condizioni di vita complesse e spesso variabili, avrà una maggiore probabilità di sopravvivere e di essere, in tal modo, *naturalmente selezionato*. (Darwin 1859:5)

La natura economica della selezione naturale fa sì che questo meccanismo, pur collocato al cuore dell’origine dell’evoluzionismo, sia un’eccezione. Nel capitolo 2 vedremo infatti come l’evoluzionismo, a partire da Darwin stesso, abbia preferito concentrarsi su pattern genealogici, e questo è il motivo per cui collochiamo la selezione naturale nel capitolo sull’ecologia.

Per Darwin e molta parte dell’evoluzionismo *la selezione naturale è il cambiamento attraverso l’esclusione competitiva che avviene tra i membri di una medesima specie*⁵⁷. Oggi i biologi si trovano sempre più a proprio agio nel considerare e trattare la selezione come un processo di trasferimento differenziale dell’informazione (§2.8). Ma se è vero che la selezione è un filtro genetico di informazione, è anche vero che:

- gran parte di quella informazione appartiene alla vita economica degli organismi;
- ciò che accade negli ecosistemi non può essere ridotto a ciò che viene registrato nel codice genetico;

⁵⁷ La selezione naturale si basa sul pattern della differenza tra fratelli, tra organismi della stessa generazione, con particolare attenzione ai mostri e ai devianti. La genealogia evidenzierà invece la differenza intergenerazionale e i pattern riproduttivi che legano maschi e femmine della stessa generazione (capitolo 2).

- le regole del processo di informazione non possono quindi essere estese a regolare l'intero mondo economico-ecologico.

Se si prendono seriamente in considerazione le proprietà degli ecosistemi che abbiamo visto in questo capitolo bisogna contestualizzare ed ampliare la visione del rapporto tra organismo e ambiente. In particolare:

- la selezione naturale non è solo cambiamento (§1.7.1);
- le interazioni economiche non avvengono solo tra membri della medesima specie (§1.7.2);
- negli ecosistemi non avviene solo esclusione competitiva (§1.7.3).

Lo sguardo ecologico è certamente meno incline di quello genealogico a conferire potere causativo ed esclusivo alla selezione naturale, che consiste in realtà in una semplice *filtrazione* passiva ereditabile dell'accaduto – il quale accaduto comprende come abbiamo visto ben altro rispetto alla semplice esclusione competitiva intragenealogica (§1.7.4).

1.7.1 Non solo cambiamento

Esistono tre tipi di “selezione” naturale:

- la selezione *stabilizzante* favorisce i tratti maggiormente comuni: quelli rari, specialmente quelli estremi, non aumentano.
- la selezione *direzionale* aumenta la presenza di alcuni caratteri a scapito di altri, spostando quindi la distribuzione di probabilità in una direzione;
- la selezione *disruptive* è un tipo di selezione direzionale che, agendo in direzioni diverse, provoca una suddivisione in sottogruppi.

Lo stesso processo di esclusione competitiva può dunque portare non solo al cambiamento, ma anche al mantenimento della situazione attuale, penalizzando le deviazioni dalla norma. Ed è questo che ci si aspetta osservando l'interdipendenza e l'integrazione degli ecosistemi, la loro stabilità e il loro equilibrio dinamico. È difficile pensare ad un mutamento direzionale

attraverso l'esclusione competitiva, poiché l'ecosistema appare a-storico, favorisce la stabilità, quindi favorisce una visione *stabilizzante* della selezione.

Gli ecosistemi sono composti da popolazioni che hanno adottato «strategie evolutivamente stabili» (ESS). La ESS è un comportamento adattativo tale che, se viene adottato dalla maggioranza della popolazione, nessuna strategia alternativa può migliorarlo, superarlo o soppiantarlo⁵⁸. «Dopo un grosso cambiamento ambientale ci può essere un breve periodo di instabilità evolutiva, forse anche un'oscillazione nella popolazione, ma quando si raggiunge un'ESS questa resta: la selezione penalizza ogni deviazione che ce ne allontani» (Dawkins 1976:75, Dawkins 1980, Maynard Smith 1982).

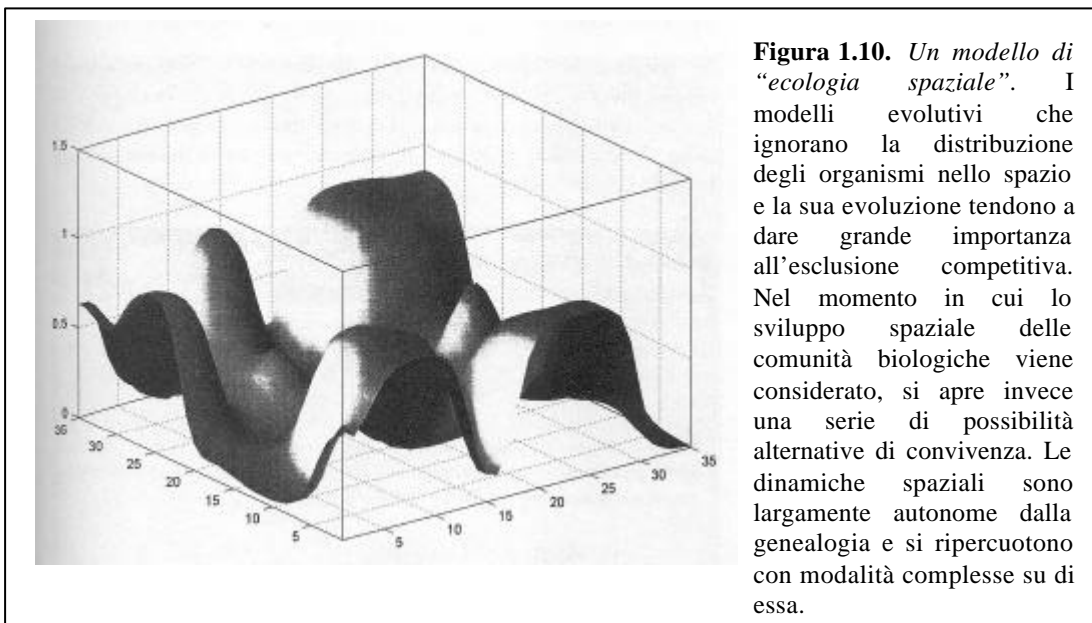
1.7.2 Intergenealogia

La teoria dell'adattamento tramite selezione naturale formalizza i processi di competizione fra individui della stessa specie. Gli ecosistemi però sono sistemi *intergenealogici*, e i processi competitivi (e non) non avvengono solo tra organismi della stessa specie, bensì anche in interazione con altre specie. Per questo motivo, non è possibile ad esempio ridurre la «lotta per l'esistenza», che si sviluppa su molteplici dimensioni *intergenealogiche*, alla «lotta per il successo riproduttivo», necessariamente *intragenealogica*⁵⁹. Successo economico e successo riproduttivo sono due fenomeni connessi ma distinti.

Il modello della semplice selezione naturale non può quindi essere in grado di rappresentare adeguatamente ciò che accade negli ecosistemi, in cui

⁵⁸ «Supponiamo che B abbia un parassita sulla testa». Gli “ingenui” spulciano chiunque ne abbia bisogno, senza discriminare. I “truffatori” accettano l'altruismo degli ingenui, ma non spulciano mai nessun altro. In un gruppo di ingenui, il risultato dell'ingenuo è positivo. Ma supponiamo che dalla popolazione emerga, per mutazione, un truffatore: i suoi geni inizieranno a diffondersi nella popolazione, portando all'estinzione dei “geni ingenui”. La strategia degli ingenui, sebbene funzionale e benefica per gli individui, non è evolutivamente stabile, perché può essere facilmente scalzata da un'altra strategia competitiva (Dawkins 1976:193-195).

⁵⁹ La competizione per le risorse economiche viene considerata da alcuni autori come una manifestazione della competizione per il successo riproduttivo – un'inversione del paradigma darwiniano originario (§2.8.2). Invece si può dire, secondo Eldredge, che «il successo economico *differenziale* dà luogo, in media, ad un successo *riproduttivo differenziale*» (Eldredge 1999:129).



genealogie diverse hanno relazioni complesse tra loro e "registrano" indipendentemente e in modo differente nei loro sistemi ereditari ciò che accade.

1.7.3 Non solo competizione

Tutt'attorno a me gli animali competono per il cibo e lo spazio, animali della stessa specie, ma anche di specie diverse. La competizione è ora indiretta (gli animali mangiano lo stesso cibo che è presente in quantità scarse), ora diretta [...]. Ma c'è qualcosa di strano. Noto questi fenomeni quando mi capita di incontrarli per caso, mentre non li trovo mai dove li cerco: tra i furu. Senza dubbio quasi tutti gli studiosi vedono quello che vogliono vedere. Forse non voglio? Certo che voglio, ci provo, ma non ci riesco proprio. (Goldschmidt 1994:185)

Sul lago Vittoria Goldschmidt fatica a vedere i processi di competizione che si aspetta di vedere in base al modello darwiniano. *La competizione non avviene sempre e comunque: va contestualizzata*, e la "selezione" naturale non può quindi esaurirsi in essa. Particolarmente chiaro su questo è un passaggio di Ad Konings sui ciclidi del Malawi:

sebbene il cibo sia abbondante, l'abilità dei ciclidi di estrarlo dal substrato non è completamente sviluppata. *Se il cibo fosse limitato, probabilmente solo una specie sopravviverebbe alla competizione, quella con il migliore adattamento.* [...] Poiché il

cibo non è limitato, anche le specie meno specializzate trovano un posto in tali comunità. La specializzazione può avvenire *solo quando e dove* un ecosistema *in fase di cambiamento* la impone. (Konings 1989:22, cors. nostro)

Inoltre all'interno degli ecosistemi esistono sempre modi di relazione *diversi* dalla competizione, come ad esempio una tendenza alla partnership, cioè ad associarsi, a stabilire legami, a vivere uno dentro l'altro e a cooperare. Anche per questo ridurre la "selezione" naturale alla competizione è sbagliato:

Spesso la si definisce "competizione", ma si tratta in realtà delle varianti più adatte ad affrontare la situazione, situazione che potrebbe implicare la ricerca di qualcosa da mangiare. (Gli animali si affidano, in ultima analisi, alla dimensione della popolazione della loro preda, a sua volta limitata). Oppure potrebbe riguardare fattori climatici di sopravvivenza (un freddo o un caldo estremi), la malattia, oppure la predazione. (Eldredge 1999:126)

Il modello dell'esclusione competitiva può funzionare in modelli astratti che non tengono conto del mondo fisico, con il suo "ingombrante" carico di relazioni, interazioni, forze. Secondo Solé e Goodwin (2000) il principio dell'esclusione competitiva funziona se «lo spazio non è preso in considerazione». Nelle ecologie reali, però, si assiste a quello che l'ecologo Ramòn Margalef ha definito il "barocco della natura": gli ecosistemi contengono molte più specie di quante sarebbero necessarie se l'efficienza biologica fosse il criterio della loro organizzazione.

Ma se l'esclusione competitiva opera nelle ecologie reali, perché esse sono così complesse? Perché un piccolo numero di specie di successo non prende il sopravvento? (Solé e Goodwin, 2000:181)

Anche specie che in teoria o in laboratorio si escludono, spesso in natura coesistono. Fattori non contemplati come la disponibilità di spazio e le sue caratteristiche, e anche la sequenza di introduzione delle specie, portano a risultati largamente imprevedibili – di certo non attraverso il semplice meccanismo dell'esclusione competitiva.

...la comprensione delle ecologie reali richiede una scala di osservazione molto oltre il livello della singola specie, che è semplicemente non informativo circa le dinamiche della comunità. Poiché gli ecosistemi reali sono entità interconnesse che mostrano fenomeni emergenti, scoprire le leggi universali che sottostanno all'organizzazione degli ecosistemi farà luce anche sull'origine e sul mantenimento della biodiversità. (Solé e Goodwin 2000:184)

1.7.4 “Filtrazione” naturale, un termine utile

Quello che abbiamo qui non è tanto *selezione* quanto *filtrazione* (anche se ciò potrebbe non suonare gradito). Filtrazione naturale di informazione ereditabile. (Eldredge 1999:127)

Il termine “selezione” evoca un processo di cambiamento attraverso una continua esclusione competitiva intragenerologica (C.E.C.I.⁶⁰). In realtà l'esclusione competitiva non risulta necessariamente in un cambiamento, non avviene solo all'interno delle genealogie, e per giunta è solo una delle modalità di relazione all'interno di un ecosistema, per nulla onnipresente e necessaria.

Formalizzare il processo di selezione naturale come una C.E.C.I. è certamente congeniale allo studio dell'eredità e alla teoria dell'informazione, ma implica il rischio di dimenticare che i processi ecologici sono molto di più e molto di diverso. Ed apre la strada a riduzioni anche più estreme, che danno alla C.E.C.I. un ruolo attivo di causa ultima dei sistemi biologici (§2.8).

La selezione naturale è invece una registrazione *passiva, imprecisa, distortante* di ciò che è avvenuto nel mondo economico. Attraverso di essa il mondo economico *si ripercuote* su quello genealogico. Per questi motivi accogliamo la proposta di Niles Eldredge di chiamare questo processo *filtrazione naturale*.

⁶⁰ Vorremmo introdurre questa sigla per caratterizzare il significato ristretto che è stato dato al termine “selezione naturale”, in contrapposizione al significato più ampio e complesso assimilabile ad una sorta di “filtrazione” naturale.

Nel 1866 Haeckel definì l'ecologia come «la scienza delle relazioni fra l'organismo e il mondo esterno circostante». Da allora l'ecologia è cresciuta, e ha fatto dell'irriducibilità uno dei propri capisaldi: la rete di relazioni fra gli organismi che costituiscono l'ecosistema dà origine a pattern irriducibili a oggetti e processi di livello inferiore. A maggior ragione questi pattern “ingombranti” e complessi saranno irriducibili alla loro “filtrazione”, al loro “precipitato” in un altro sistema molto diverso: quello genealogico.

Gli organismi interagiscono effettivamente – con membri della stessa specie, di altre specie e direttamente col mondo fisico. La selezione naturale è la ricaduta, la documentazione storica, di quelle interazioni. Ma sono le interazioni stesse a costituire le interazioni vere e proprie tra i sistemi biologici e il resto del mondo fisico. (Eldredge 1999:131)

CAPITOLO 2

Genealogie

Le radiazioni dei fringuelli di Darwin non sono nulla rispetto a quelle dei ciclidi. Penso che questi bei pescetti agili nascondano qualcosa di speciale. L'intuito mi suggerisce che dev'essere una buona traccia. Un gruppo monofiletico recente in un microcosmo isolato potrebbe forse offrire una chiave di lettura per capire più a fondo l'evoluzione...

- Tijs Goldschmidt, 1994

Goldschmidt fu mandato sul lago Vittoria per studiarne l'ecosistema. Nel corso del suo lavoro, però, egli mise sempre più al centro un altro tipo di interesse: la storia dei furu, la loro «radiazione adattativa», come cioè essi siano arrivati ad essere come li vediamo oggi. D'altro canto la particolarità dell'evoluzione dei ciclidi era nota da molto tempo, e oggetto dell'attenzione di molti osservatori scientifici all'interno della «rete» mondiale¹. Proprio con lo sguardo di quegli osservatori Goldschmidt dovrà confrontarsi e, procedendo nella formulazione di ipotesi e interpretazioni, affrontare notevoli differenze nel modo di agire e nelle sfumature percettive. Si veda, solo come esempio, questo pittoresco brano sui biologi molecolari che si occupano di evoluzione:

In genere i biologi molecolari sono facili da riconoscere: sono ben nutriti e si portano dietro una tanichetta di ossigeno liquido che custodiscono come un bambino [...]. Immersi nell'ossigeno liquido, i tessuti animali si conservano per parecchi mesi per l'analisi del DNA. A noi i biologi molecolari chiedono quali specie sia meglio scegliere per definire un albero filogenetico, perché loro non sanno nemmeno che aspetto abbiano gli animali da analizzare. Questo mi stupisce ogni volta. Loro invece trovano strano che io non abbia la più pallida idea dell'aspetto dei geni [...]. Dopo averci pensato,

ordinano: otto esemplari di quello con le chiazze rosse, sette con il becco a pappagallo, dieci di quelli a tre denti, nove di quell'altro... Una volta riempita la tanichetta, se ne vanno, tornano nel mondo occidentale e in un laboratorio moderno tentano di determinare i rapporti di parentela tra le specie di cui hanno prelevato il DNA (Goldschmidt 1994:52).

Lo sguardo evoluzionista è complesso, differenziato al suo interno. E le differenze si notano, portando a volte a conclusioni e interpretazioni contrastanti. In questo capitolo cercheremo, con l'aiuto di un po' di storia della biologia, di cogliere al suo interno sfumature e posizioni diverse.

2.1 – Articolare pattern sincronici e pattern diacronici

Occuparsi di evoluzione vuol dire ricostruire uno schema diacronico, una sequenza di eventi: quella che più probabilmente può aver portato alla situazione attuale, agli schemi e ai pattern sincronici percepiti qui e ora. Ma sono proprio questi pattern sincronici a costituire le tracce e gli indizi per ricostruire la propria storia: non ci sono fonti di informazione «esterne» o «dirette», e nessun osservatore scientifico ha potuto percepire e rilevare lo svolgimento degli eventi. In questo paragrafo, continuando la riflessione sul concetto di pattern iniziata nel §1.1, analizzeremo il rapporto complesso e circolare che lega pattern sincronici e pattern diacronici.

2.1.1 Tracce sincroniche

Un punto importante da ricordare è che esiste solo una vera filogenesi, cioè gli organismi si sono evoluti in un determinato modo. Il problema viene nel momento in cui si tenta di ricostruire quel pattern evolutivo.

- Ron Coleman, 2000

¹ L'opinione che «i gruppi di ciclidi sono microcosmi che riproducono su piccola scala ma in modo percettibile le strutture e i meccanismi dell'evoluzione dei vertebrati» (Greenwood 1974) era già diffusa da molti anni.

Innanzitutto, come abbiamo appena detto, *gli schemi diacronici di eventi vengono spesso colti attraverso gli schemi e i pattern sincronici che costituiscono le loro tracce percettibili «qui e ora»*. Anche in un laboratorio di fisica il moto di una particella, non percettibile all'occhio umano per durata e dimensione, viene colto nella scia – nella traccia sincronica – da essa lasciata su una lastra fotografica. Allo stesso modo l'evoluzione della vita viene osservata attraverso le tracce che essa ha lasciato nel mondo.

Goldschmidt, pur riuscendo a chiarire alcuni meccanismi evolutivi importanti², non avrà il tempo di «mettere insieme un albero filogenetico naturale, che fornisca cioè informazioni sulla cronologia della speciazione all'interno di un gruppo di animali, sul meccanismo della radiazione e della differenziazione in diverse nicchie ecologiche» (Goldschmidt 1994:45), di ricostruire cioè uno schema diacronico completo in cui contestualizzare le specie di furu: la catastrofe ecologica del Vittoria porrà in primo piano altre urgenze ed altri pattern³. Il lago Malawi è invece molto più studiato dal punto di vista evolutivo.

Nel 2001 Danley e Kocher scrissero un articolo in cui, in base alle informazioni raccolte negli anni (Albertson et al. 1999), cercavano di ricostruire il «pattern di diversificazione» dei ciclidi del Malawi.

- 1) Innanzitutto, la distinzione che appare più evidente tra i ciclidi del Malawi è quella che separa gli abitatori delle rocce, o *mbuna*, dagli abitatori dei fondali sabbiosi: questi due grandi gruppi differiscono per molte caratteristiche morfologiche e comportamentali come la forma del corpo, la morfologia trofica, il pattern melaninico, il comportamento riproduttivo e la preferenza di habitat.

² In particolare Goldschmidt si concentrerà sui meccanismi della selezione sessuale, sull'isolamento riproduttivo, sul riconoscimento del partner, sulle macchie uovo (quelli che egli chiama «il baciamano», si veda il §2.5.5) sottolineando il loro ruolo rilevante e in gran parte autonomo da quello della selezione naturale nella speciazione.

³ Si veda il §3.1.

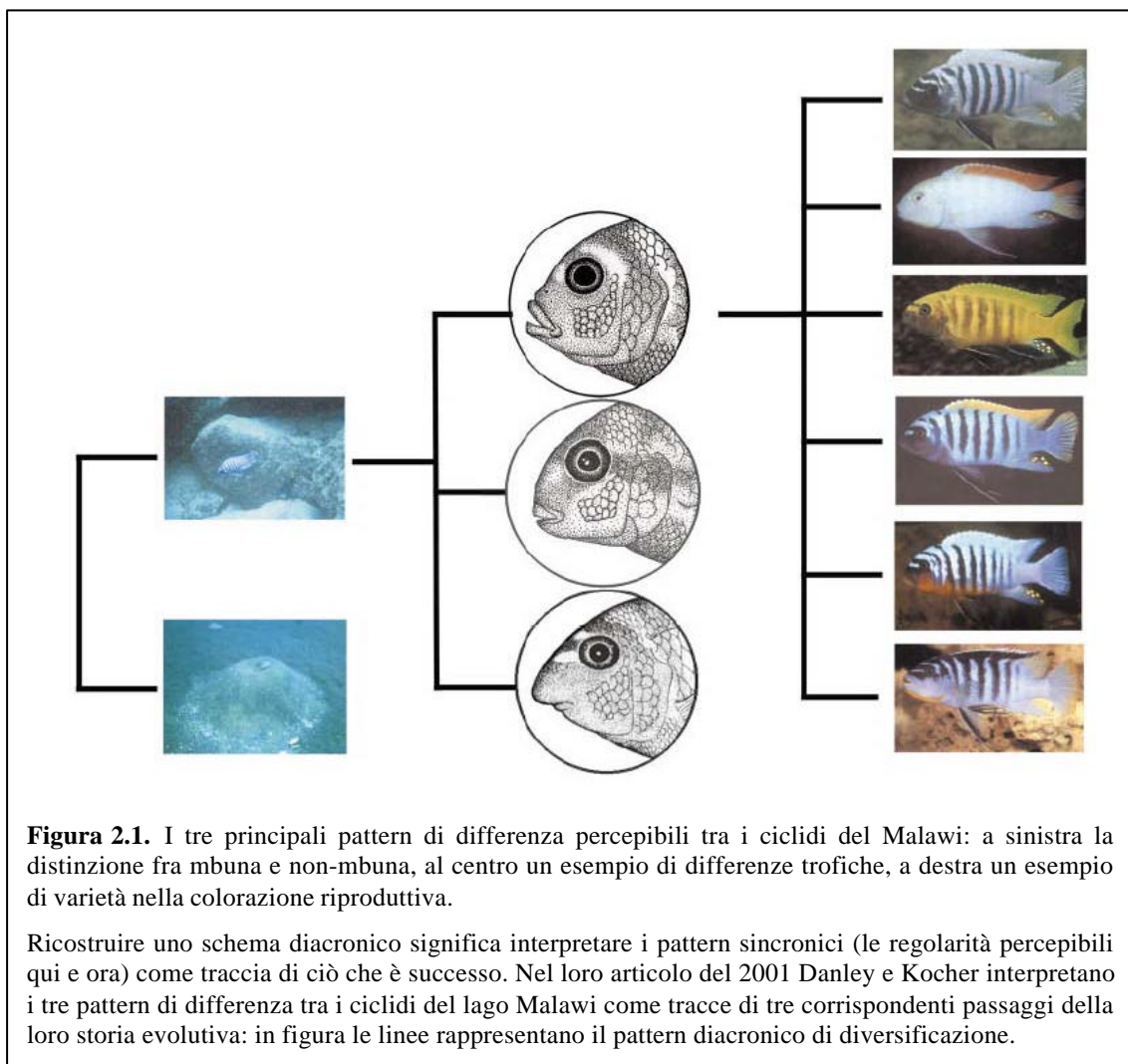
- 2) Cogliere le relazioni all'interno di questi due gruppi non è semplice e immediato come quella prima distinzione⁴. Tuttavia mbuna e non-mbuna, che contengono ognuno più di 200 specie, presentano al loro interno stupefacenti differenze nella morfologia trofica⁵, e sebbene possa apparire molto più sfumata è questa la seconda distinzione utilizzata nella sistemazione di questi ciclidi. Inoltre, molte specie pur avendo mandibole estremamente versatili sussistono effettivamente con una dieta molto limitata. La sovrapposizione della dieta di diversi mbuna è rara, e quando ciò accade le specie in questione possono essere distinte attraverso altri aspetti della loro ecologia alimentare.
- 3) Infine, specie appartenenti allo stesso genere, e quasi identiche per quanto riguarda i caratteri morfologici, sono identificate primariamente attraverso le caratteristiche sessuali secondarie del maschio, come ad esempio la colorazione.

I tre livelli di differenza sono rappresentati in Figura 2.1. Quale schema diacronico, quale sequenza di eventi può aver dato origine a questi pattern sincronici di differenza? Secondo le ricerche di Danley e Kocher i tre pattern di differenza appena elencati rappresentano proprio, dal più evidente al meno definito, la traccia sincronica di ciò che è accaduto: lo schema di diversificazione degli mbuna è stato episodico, ed ogni episodio, dominato dal raffinamento del fenotipo in relazione a un particolare asse adattivo, ha lasciato traccia in uno dei pattern di differenza (ovvero somiglianza) odierni:

- 1) La radiazione primaria risultò nella divergenza tra abitatori delle rocce e abitatori dei fondali sabbiosi: il Malawi fu infatti colonizzato da un ciclido generalista che si differenziò subito principalmente in questi

⁴ I caratteri morfologici frequentemente convergono, e anche gli studi molecolari hanno fallito: la scarsità di variazione nella sequenza del DNA (Meyer et al. 1990, Moran et al. 1994) e la ritenzione di polimorfismi ancestrali hanno compromesso i tentativi di sviluppare filogenie completamente risolte.

⁵ Cioè quei caratteri morfologici correlati con l'alimentazione, che sono indicativi della risorsa di cui gli organismi si nutrono e delle tecniche da essi utilizzate per procurarsi il cibo. Il particolare apparato boccale dei ciclidi (§1.5) permette loro di specializzarsi in modo molto fine, e questo rende identificabili e distinguibili le specie.



due rami. L'adattamento ai macro-habitat roccioso e sabbioso risultò in una forte selezione su caratteri multipli e nella conseguente macro-divergenza delle caratteristiche che abbiamo visto.

- 2) La radiazione secondaria, responsabile della differenziazione tra i generi interni al gruppo mbuna, è strettamente associata con il raffinamento dell'apparato trofico. La limitata estensione dei cambiamenti morfologici e comportamentali associata a questo episodio suggerisce che la selezione, sebbene forte e divergente, si sia focalizzata sulla morfologia trofica ed abbia avuto poco impatto su tutti gli altri caratteri.

- 3) La diversificazione delle specie durante le radiazioni terziarie è attribuita alla differenziazione dei caratteri riproduttivi, mentre le altre caratteristiche sono fortemente conservate.

Dunque, seguendo la percezione di pattern di differenza sempre meno evidenti e generali, si seguono anche le tracce lasciate dal processo evolutivo nel mondo di oggi, qui e ora, proprio come la scia lasciata sullo schermo da una particella. Come vedremo subito, non sempre si è così fortunati.

2.1.2 I pattern diacronici influenzano la percezione sincronica

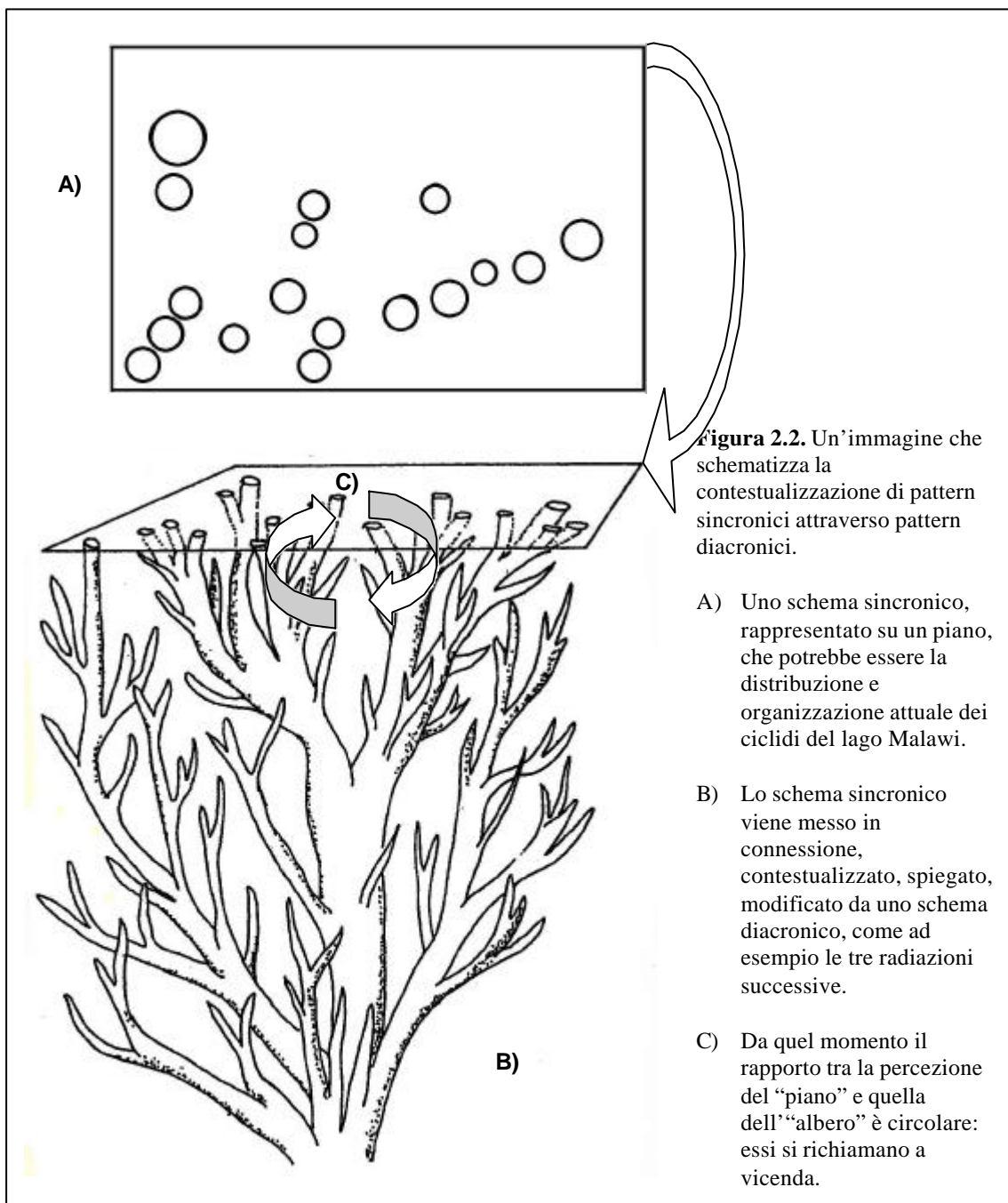
I pattern sincronici non portano quasi mai segni univoci della propria storia. Ecco perché molto spesso la scienza non procede deducendo i pattern diacronici da quelli sincronici, ma al contrario *ipotizzando uno schema diacronico, deducendo tutti i pattern sincronici che si dovrebbero riscontrare nel presente se quello schema fosse vero, e andando poi a verificare la presenza di tali pattern*. Vedremo tra poco (§2.2) che Charles Darwin agì proprio in questo modo quando propose il pattern dell'evoluzione per contestualizzare e collegare pattern sincronici da sempre percepiti nella realtà, e che ipotizzare un certo pattern diacronico porta ad una attiva e significativa riorganizzazione percettiva. La gerarchia inclusiva di somiglianze tra i gruppi di organismi è indubbiamente, *per noi oggi*, una traccia del processo evolutivo e della discendenza comune. Eppure prima di Darwin nessuno era arrivato a ricostruirne un pattern diacronico.

Inoltre, anche nel contesto del processo evolutivo, ci si accorge (§2.2.3) che questo semplice pattern non è assolutamente sufficiente per la ricostruzione di ciò che è accaduto: i gradi di somiglianza tra gli organismi, previsti dal pattern diacronico dell'evoluzione, non portano ad una ricostruzione univoca di quel processo. Bisogna allora, *dopo aver già fatto* alcune ipotesi sul processo evolutivo, mettere a punto metodi che permettano di discriminare *quelle somiglianze che sono utili* per ricostruirlo (§2.3.2). Le altre somiglianze vanno ignorate, o almeno poste in secondo piano, sebbene

possano essere a volte quelle più evidenti o più importanti per altri osservatori: vedremo ad esempio che i caratteri alimentari, centrali nello sguardo ecologico e particolarmente notevoli nei ciclidi (cap. 1), devono essere consapevolmente messe sullo sfondo da uno sguardo che mira a ricostruire la genealogia dei gruppi di organismi (§2.7.1).

In altri casi, la valutazione dell'importanza dei pattern sincronici in base a quelli diacronici può essere ancora più spinta. Il pattern proposto da Darwin (§§2.2 e 2.3) diede alla documentazione fossile e ai suoi pattern sincronici un significato molto particolare: prevedendo un cambiamento graduale degli organismi, e riscontrando invece nella maggior parte dei fossili un pattern discontinuo, Darwin dedusse una cronica incompletezza di quella fonte di dati (§§2.7 e 1.4). Per cambiare questa durevole cornice di significato fu necessario, più di un secolo dopo, uno sforzo consapevole di riorganizzazione del pattern diacronico su cui era basata (§§4.1 e 4.2).

La percezione della realtà sincronica, che come abbiamo detto nel §1.1 seleziona attivamente, ordina, porta in primo piano alcuni pattern, lo fa molto spesso in base a “come pensa siano andate le cose”, cioè attraverso pattern diacronici ipotizzati o appresi. In altre parole, se è vero che uno schema diacronico viene colto attraverso le tracce sincroniche che lascia, è anche vero che la rete di schemi sincronici presenti nella realtà viene illuminata e trasformata dai pattern diacronici che la contestualizzano: alcuni schemi di relazioni vengono evidenziati, altri resi meno accessibili. Alcuni addirittura occultati o negati. Questa prima circolarità tra sincronico e diacronico è ben rappresentata nel titolo stesso dell'articolo di Danley e Kocher, *Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi*: dalla ricostruzione della diversificazione nel Malawi ci si attende una “lezione”, cioè che quella diversificazione sia un pattern che contestualizzi altre situazioni, che fornisca una cornice interpretativa, un *pre-supposto* per studiare altri sistemi.



2.1.3 La percezione sincronica influenza i pattern diacronici

Una delle ipotesi fondamentali su cui si basa questo lavoro è che la circolarità tra schemi diacronici e sincronici sia completa e che, come si possono dedurre da un pattern diacronico tutti i pattern sincronici, allo stesso modo *se per qualche ragione determinati pattern sincronici sono più accessibili alla percezione di un osservatore, essi lo renderanno incline ad*

ipotizzare e ricercare pattern diacronici di un certo tipo, e non altri. Ecco da dove deriva la coerenza interna degli sguardi sulla realtà che cerchiamo di delineare, ed ecco perché è importante fare ipotesi sulle caratteristiche della percezione tipica di ogni sguardo organizzatore⁶: quali caratteri balzano in primo piano e quali restano sullo sfondo, che tipo di rappresentazione grafica viene utilizzata, quali significati vengono attribuiti alle diverse fonti di informazione.

In questo capitolo cercheremo di mostrare che a seconda delle sfumature percettive adottate si ricostruisce *un certo tipo* di storia, un certo «scenario dell'evoluzione agli occhi della mente». Al termine del loro articolo, Danley e Kocher sottolineano che la loro ricostruzione «si basa fortemente sulle relazioni tassonomiche correntemente riconosciute», riconoscendo che un cambiamento nella percezione sincronica potrebbe portare ad un pattern diacronico completamente diverso.

2.1.4 Pattern sincronici “sottesi” ai pattern diacronici

Dovresti cercare di identificare caratteri comuni di quegli animali differenziati. Forse dopo capiresti perché continuano a nascere nuove specie di furu. (Goldschmidt 1994:122)

La maggior parte degli mbuna hanno attraversato il pattern evolutivo descritto (§2.1.1), anche se per ogni passaggio c'è almeno un'eccezione. Inoltre questo tipo di progressione è ben conosciuto negli altri due laghi e in altri gruppi di pesci lacustri e sistemi terrestri⁷.

Perché i ciclidi si diversificano proprio in questo modo? Per una scienza “funzionale” rispondere a questa domanda significherebbe conoscere le

⁶ Nel §1.6 abbiamo introdotto l'ipotesi generale che l'intero sguardo organizzatore si “concentri”, si “riassuma” in ogni singolo atto percettivo, e abbiamo mostrato un esempio di rappresentazione ecologica degli individui, che mette in evidenza i caratteri trofici a scapito di altri. Vedremo (§2.7) come la percezione ecologica sia più complessa.

⁷ Una prima divisione ecologica accadde, ad esempio, anche nel Vittoria (Nagl et al. 2000) e nel Tanganyika (Sturmbauer 1998). Nell'introduzione abbiamo dato una panoramica generale dei ciclidi e della loro evoluzione.

“leggi” dell’evoluzione, possibilmente espresse in forma matematica, in modo che sia possibile calcolare, in base ai dati iniziali, un risultato. Ma le “leggi” funzionali altro non sono che un particolare tipo di pattern, di regolarità. Il concetto di pattern permette di estendere ed unificare l’ambito della scienza: le scienze – quelle “storiche” ma anche quelle “funzionali” – si occupano di eventi storici (cioè unici) talmente simili da poter essere considerati come uno stesso evento ripetuto. Anche se si ignorano (o non esistono?) leggi che permettono di prevederli, i cammini evolutivi dei ciclidi *sono* indubbiamente una regolarità.

Anzi, molti aspetti di questo pattern, come la divergenza simpatica iniziale tra forme bentiche e pelagiche, si ritrovano in un gran numero di pesci lacustri. Anche studi su sistemi terrestri suggeriscono che la divergenza ecologica nei primi stadi di una radiazione potrebbe essere un fenomeno comune. Di più, il pattern complessivo della *radiazione adattativa* (l’estrema e rapida diversificazione di un gruppo fondamentalmente unitario in molte forme molto differenti), come abbiamo già detto (§1.1.7, si veda anche il §4.4), è ormai considerato una regola della vita.

Certo, per molti aspetti la radiazione dei ciclidi è assolutamente unica, e l’attenzione degli evoluzionisti verso di essi è proprio volta a studiare quali aspetti li rendano tanto particolari, ovvero *quali pattern sincronici sottostiano al loro pattern di diversificazione sincronico*, dove «sottostanno» non vuol dire, come abbiamo visto, che sia possibile estrapolare direttamente questo da quelli, ma semplicemente individuare una (ennesima) regolarità nella *relazione* fra determinate caratteristiche del sistema e la sua evoluzione storica. Ecco che emerge un modo di connettere pattern sincronici e diacronici un po’ più specifico e particolare rispetto a quelli visti fino adesso.

Secondo Danley e Kocher, fattori ecologici e comportamentali tipici *dei* ciclidi sembrano aver avuto l’effetto più marcato sulla diversificazione dei ciclidi di tutti e tre i laghi. Le caratteristiche sincroniche dei ciclidi hanno certamente a che fare con gli eventi diacronici della loro diversificazione. In

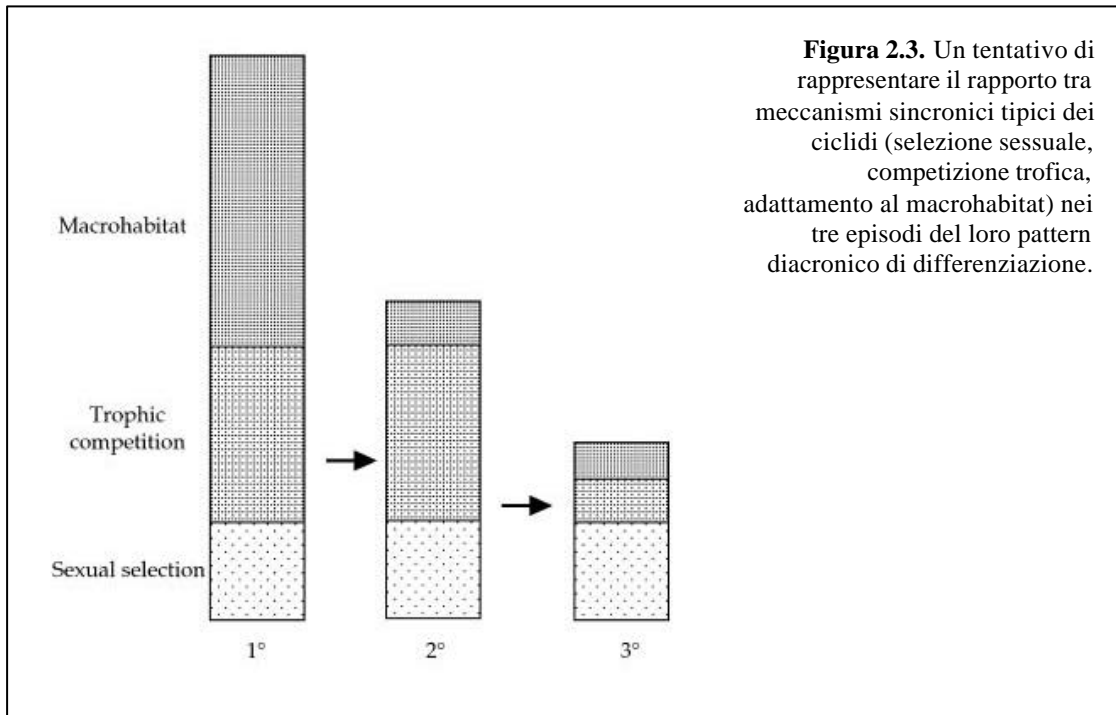


Figura 2.3. Un tentativo di rappresentare il rapporto tra meccanismi sincronici tipici dei ciclidi (selezione sessuale, competizione trofica, adattamento al macrohabitat) nei tre episodi del loro pattern diacronico di differenziazione.

particolare Danley e Kocher individuano una combinazione di versatilità trofica⁸ e particolarità riproduttive (come vedremo in questo capitolo l'isolamento riproduttivo, la struttura bisessuale delle popolazioni, il riconoscimento del partner, la selezione sessuale sono tutti pattern centrali per uno sguardo evuzionista).

È difficile demarcare l'effetto delle diverse forze sincroniche. Probabilmente, nonostante una particolare pressione selettiva divergente possa predominare durante ogni episodio, nessuna singola forza ha potuto operare escludendo le altre: la competizione per le risorse trofiche è pervasiva lungo tutta la diversificazione degli mbuna, e la variazione nella preferenza del microhabitat tra i generi e al loro interno suggerisce che anche la competizione per lo spazio abbia costantemente influenzato la loro diversificazione. Allo stesso modo, la selezione sessuale ha molto probabilmente operato attraverso tutti gli stadi della diversificazione (Figura 2.3).

⁸ Si veda il §1.5. La versatilità trofica, tuttavia, non promuove necessariamente la divergenza. Al contrario, ci si potrebbe aspettare che la plasticità morfologica e comportamentale rallenti il ritmo di speciazione. La plasticità può invece ritardare l'estinzione durante periodi di ridotta disponibilità di risorse.

2.2 – Darwin e la genesi dello sguardo genealogico

Lo sviluppo storico di uno sguardo è importante perché in esso vengono compiute delle scelte determinanti, *costitutive* di quello sguardo stesso e delle sue possibili versioni e sfumature⁹. Quando Charles Darwin¹⁰ propose, nel 1859, la propria idea di evoluzione, lo fece attraverso un percorso che portò ad alcune scelte di questo tipo, e alla definizione di un campo di possibilità per gli evoluzionisti che lo seguirono.

Benché non abbia inventato l'idea di evoluzione, Darwin fu certamente responsabile della sua larga accoglienza, che derivò dalle sue ipotesi sul *come* l'evoluzione sia avvenuta, dal gran numero di pattern (sincronici), noti e meno noti, che esse avrebbero implicato, e dal fatto che immancabilmente questi pattern venissero riscontrati nella realtà. Il metodo che Darwin utilizzò

⁹ È questa una concezione della storia come «laboratorio epistemologico» invece che come «memoria della storia» (§5.2).

¹⁰ Qui diamo una interpretazione dell'opera di Darwin, naturalmente in chiave di schemi e pattern, seguendo Niles Eldredge (1999), che comunque è autore di una delle più chiare e complete trattazioni del pensiero darwiniano alla luce dei dibattiti oggi in corso (1995). Ci sono però letteralmente centinaia di testi e interpretazioni su Darwin: nel 1985 Richard Lewontin scriveva «Il catalogo della Biblioteca Widener di Harvard elenca 184 titoli su Charles Darwin, la sua vita e la sua opera (senza contare 172 volumi di lettere, autobiografia e opere scientifiche in edizioni private). [...] Darwin è rappresentato da una raccolta di lettere di 702 pagine, tutte scritte prima dei suoi ventisette anni, e da una biografia di 449 pagine e conseguente storia dell'idea di evoluzione, scritta da un biografo di professione senza particolare esperienza sull'argomento. Quando prendo fra le mani un ennesimo libro su Darwin e il darwinismo, sento una certa simpatia per il filisteo Duca di Gloucester, il quale, davanti a un *secondo* volume di *Declino e caduta dell'impero romano* reagì con 'Un altro dannato, grosso, ponderoso tomo! Sempre scarabocchi, scarabocchi, scarabocchi, eh, Mr. Gibbon?'».

Detto questo, per una introduzione semplice ed esauriente al percorso darwiniano possiamo consigliare il testo a fumetti (!) di Miller e van Loon (1982). Fondamentali sono poi Mayr (1991; 1982), in particolare la sua *Storia del pensiero biologico*, dov'è possibile trovare altra bibliografia. Utile è poi la lettura diretta dei testi di Darwin (1859; 1871; 1872), in particolare de *L'origine delle specie*. Inoltre, ogni manuale di biologia compie un'analisi storica del darwinismo; si veda ad esempio Zimmer (2001) che dedica grande spazio alla lenta affermazione del darwinismo.

Ogni scuola di pensiero evoluzionista, volendo rivendicare un pedigree darwiniano, si impegna poi in una rivisitazione storica. Per quanto riguarda gli autori vicini al pluralismo evolutivo, assolutamente fondamentale è Gould (2002), oltre ai già citati Eldredge (1995; 1999); utilissimi anche due testi dello stesso Lewontin (1983; 1985). I saggi darwiniani della serie “Riflessioni sulla storia naturale” di Gould (si veda la nota al §2 dell'introduzione) costituiscono una fonte meno sistematica ma forse ancor più affascinante. Per quanto riguarda gli autori vicini al cosiddetto “ultradarwinismo” (così definito da Eldredge) possiamo citare Dawkins (1982; 1996; 1976) e Maynard Smith (1958; 1987).

Il significato filosofico ed epistemologico dell'opera di Darwin è stato oggetto di profonda riflessione all'interno del pensiero occidentale. Alcuni esempi sono i testi classici di Hull (1973), Ghiselin (1969), Mayr (1982; 1988), Ceruti (1995) e la parte di Bocchi Ceruti (1993) dedicata all'evoluzione.

consapevolmente, come abbiamo anticipato nel §2.1.2, consistette nell'ipotizzare uno schema diacronico, nel dedurre tutti i pattern sincronici che si dovrebbero riscontrare nel presente se quello schema fosse vero, e nell'andare poi a verificare la presenza di tali pattern. Come nel caso dei biologi europei che si misero a studiare i furo del Vittoria, disorientando i sukuma (capitolo 1), Darwin non scoprì alcun "fatto" nuovo: cambiò lo sguardo, la chiave di lettura della realtà sincronica, al punto che oggi non riusciamo ad immaginare come essa potesse essere interpretata in assenza di uno sguardo evoluzionista.

2.2.1 Differenza intergenerazionale e suddivisione delle discendenze

L'ipotesi più fondamentale che Darwin fece nell'*Origine* fu quella della "discendenza con modificazioni": le popolazioni, o gruppi di organismi, cambiano perché gli individui di una generazione sono differenti da quelli della generazione precedente. I figli differiscono sempre dai genitori, e tendono poi a trasmettere le loro caratteristiche agli individui della generazione successiva, che saranno però a loro volta leggermente differenti dai loro genitori, e quindi ulteriormente differenti dai loro «nonni». Il mutamento della popolazione è il risultato cumulativo di differenze individuali lungo le generazioni¹¹. Se passa sufficiente tempo, i membri di una specie avranno accumulato tanti mutamenti da costituire *un'altra*¹² specie.

Il pattern della *differenza intergenerazionale*, tra genitori e figli, era sempre stato sotto gli occhi di qualsiasi osservatore, ma nel pensiero pre-evoluzionista era ritenuto privo di un'importanza reale: si supposeva infatti che ogni essere vivente fosse l'espressione di un tipo, realmente esistente,

¹¹ Che le differenze intergenerazionali potessero accumularsi e risultare in una notevole divergenza era provato dalle esperienze di selezione artificiale degli allevatori – ad esempio di piccioni o di bestiame, le cui razze estremamente variegata erano state ottenute a partire da piccole popolazioni di una singola specie – ben note a Darwin e da lui portate proprio a sostegno della propria tesi.

¹² Questo processo di origine delle specie è detto anagenesi. Notare che Darwin non faceva distinzione tra l'evoluzione (che chiamava *modification in time*) e la nascita di nuove specie. Nel §2.4 capiremo come questa scelta abbia messo in secondo piano altri pattern.

sebbene nella sua realizzazione concreta presentasse «imperfezioni» – cioè differenze rispetto ai caratteri del suo tipo – dovute all'imperfezione intrinseca del mondo. Queste differenze individuali non potevano in alcun modo retroagire sul tipo: la generazione successiva sarebbe venuta alla luce a partire dal medesimo tipo¹³.

L'esempio che spesso si porta è quello delle successive copie di un manoscritto. Secondo la concezione tradizionale la nascita di un individuo è come l'operazione di copiatura da un manoscritto originale (il tipo). Ad ogni copia (individuo) il copiatore commetterà un certo numero di errori (le varianti individuali) che renderanno quella copia unica e diversa da ogni altra, ma non andranno naturalmente ad alterare il manoscritto originale, a partire dal quale la copiatura si ripeterà ad ogni generazione. In questa concezione la differenza fra genitori e figli è della stessa rilevanza rispetto a quella tra due individui qualunque, perché la differenza più importante, il pattern reale, è quello della *differenza sistematica fra ogni individuo e il tipo corrispondente*.

Nella concezione darwiniana invece è come se il manoscritto originale non esistesse più, e ad ogni generazione la copia venisse effettuata a partire dalla copia immediatamente precedente, che in seguito va a sua volta perduta (una generazione viene al mondo esclusivamente a partire dai caratteri della generazione precedente). Ecco perché, dopo innumerevoli copie in cui gli errori si sono accumulati, probabilmente il testo non avrà più nulla a che fare con il manoscritto originale e con le prime copie (la specie si sarà trasformata in un'altra). Ecco che, mentre il pattern della distanza sistematica

¹³ Come spiegano molto bene Miller e van Loon: «le singole giraffe possono essere l'una diversa dall'altra, e anche variare da una generazione alla successiva; ma se tutte le giraffe sono considerate come esempi di una *giraffa ideale* e permanente, queste variazioni sono insignificanti, e non implicano che la specie nel suo insieme sia cambiata o lo faccia in futuro. Una volta che ne sia inaugurato il tipo *ideale*, la giraffa resterà una presenza permanente nel mondo. La permanenza di ogni specie è garantita dal meccanismo dell'ereditarietà» (Miller, van Loon 1982:26). Un'altra metafora utile è quella di una serie di vetri deformanti diversi che passano di fronte ad un oggetto: l'immagine che ci arriva è sempre differente, ma questo non modifica la fonte dell'immagine, il tipo. L'origine degli individui a partire da tipi immutabili, e il conseguente pattern diacronico, verranno ripresi nel §3.3.

dell'individuo dal tipo perde di significato¹⁴, viene alla luce il pattern della *differenza sistematica fra genitori e figli* come luogo reale sia della perpetuazione che del cambiamento per la specie.

Nel momento in cui una popolazione dovesse suddividersi in due gruppi, in essi l'accumulo di differenza comincerebbe ad essere indipendente: per rimanere nella metafora del manoscritto, dal momento della suddivisione gli errori di copiatura commessi sarebbero diversi nei due gruppi, ed essi comincerebbero quindi a divergere, ad assomigliarsi sempre meno. Questa *suddivisione delle linee di discendenza* è proprio ciò che Darwin ipotizza sia avvenuto fin dall'origine della vita: un pattern diacronico, responsabile della diversificazione di tutti gli esseri viventi a partire – addirittura – da un singolo antenato comune. È chiaro che questo processo *deve* aver luogo, perché in caso contrario non vi sarebbe un aumento del numero delle unità tassonomiche e la vita stessa si estinguerebbe con l'estinzione delle linee di discendenza.

Nel §2.3 puntualizzeremo le caratteristiche di questo pattern diacronico, che chiameremo *gradualismo filetico*, e dello *sguardo genealogico* inaugurato da Darwin. Ora, seguendo il metodo di Darwin stesso, ci interessa questa domanda: se davvero la vita avesse avuto una storia caratterizzata dai pattern diacronici di discendenza con modificazioni e biforcazioni, quali pattern *sincronici* dovremmo trovare nel mondo vivente? La forza del pattern diacronico proposto da Darwin derivò dal fatto che proprio quei pattern più o meno sincronici che tradizionalmente erano noti nello studio della vita – e che gli studiosi avevano cercato di collegare in una sorta di «piano della natura» – acquisirono un'unificazione ed una spiegazione¹⁵:

¹⁴ Nella concezione di Darwin si può ancora parlare di tipo – dopotutto quel pattern era sempre stato percepito – ma in maniera puramente convenzionale: il tipo è una «media» della popolazione, che ad ogni generazione si sposta. La realtà è il gruppo di individui, la somma per così dire di tutte le variazioni tra gli individui. Prima di Darwin l'eredità era una cosa, la perturbazione un'altra. Come disse efficacemente Niles Eldredge «Darwin si mosse inizialmente in un mondo che dichiarava reale la stabilità e illusorio il cambiamento. Il suo lascito fu esattamente l'opposto: la stabilità e la separazione erano diventate le illusioni, mentre il cambiamento e la continuità erano la realtà» (Eldredge 1995 p. 16).

¹⁵ Per visualizzare questa operazione si veda di nuovo la Figura 2.2.

Egli non si limitò a reinterpretare i “fatti” della storia naturale. Piuttosto, dichiarò che quei variegati pattern furono conseguenze necessarie, previsioni confermate, che devono essere tutte vere se la proposta centrale, ossia che la vita si è evoluta, fosse in sé vera. [...] Se esiste un tema coerente che connette i pattern, altrimenti disparati, invocati da Darwin a sostegno del proprio ragionamento, questo è la *concatenazione* o *continuità*. (Eldredge 1999:102-3).

Riportiamo qui solo alcuni di tali pattern:

- 1) la presenza di gradazioni intermedie di specie, sottospecie, varietà (§2.2.2);
- 2) la gerarchia linneana delle somiglianze (§2.2.3);
- 3) la differenza tra affinità e analogia e la distribuzione geografica delle analogie (§2.2.4);

Il «legame nascosto» che collegava tutti questi pattern sincronici presenti nel *sistema naturale* era un pattern diacronico: la comune discendenza con modificazioni e biforcazioni. È difficile oggi immaginare come venissero percepiti questi pattern «fuori» dal processo evolutivo: agli occhi della teoria evolutiva, essi non fanno altro che portare in evidenza la successione di gruppi genitori e gruppi figli, e a loro volta ne vengono illuminati e unificati.

2.2.2 Specie, sottospecie, varietà...?

Quanto devono divergere due gruppi per costituire due specie diverse e non due varietà della medesima specie? È un problema che Darwin riscontrava regolarmente nell'osservazione di qualsiasi gruppo di esseri viventi:

Si deve riconoscere che molte forme, che giudici altamente competenti considerano varietà, possiedono in perfetta misura il carattere proprio della specie, tanto che altri giudici competentissimi le considerano vere ed autentiche specie. (Darwin 1859:76)

Problemi di assegnazione di questo tipo sono enormi nel caso dei cespugli di specie ciclidi. Nel capitolo 3 li vedremo nel dettaglio: seguiremo Tijs Goldschmidt alle prese con una tale varietà da far sembrare ogni individuo come una specie a sé, o da far ipotizzare al contrario che i ciclidi del Vittoria

costituiscano un'unica specie polimorfica, e vedremo gli studiosi suddividersi in *splitters* – disposti a descrivere una nuova varietà o specie anche in presenza di una variazione piccolissima – e *lumpers* – maggiormente orientati a non creare nuovi tipi se non è strettamente necessario.

La presenza nel mondo vivente di diversi gradi di differenza aveva sempre costituito un problema per lo sguardo pre-darwiniano che considerava reali i tipi e le specie, e transitorie le differenze tra individui: il disaccordo sull'assegnazione dei tipi significava, infatti, un fallimento nella conoscenza dei tipi reali, unico vero oggetto di conoscenza biologica. Quasi mai uno studio ulteriore riusciva a dirimere le controversie, anzi, quanto più il gruppo di organismi è conosciuto tante più variabili individuali sono note, e tanti più disaccordi tra gli studiosi ci saranno. Contando poi l'immane disaccordo sull'assegnazione dei singoli individui alle specie, si capisce la sfiducia nella possibilità di individuare l'essenza.

È proprio questo genere di disaccordi e confusione che Darwin rilevò come traccia del processo evolutivo: non solo tutto ciò non è più una difficoltà, ma è proprio una previsione del pattern dell'evoluzione e quindi una prova a suo favore. Il fatto che non sia possibile stabilire confini netti tra differenze individuali, differenze tra varietà, differenze tra specie deriva dal fatto che questi pattern rappresentano in realtà *gradi diversi dello stesso tipo di divergenza continua*, e che i limiti tra esse siano arbitrari e convenzionali. Le variazioni individuali sono suscettibili, a determinate condizioni, di accumularsi e consolidarsi in varietà interne alla specie, e una varietà è una specie incipiente, in grado di divergere ulteriormente per trasformarsi alla fine in una specie diversa.

Quando una specie si è modificata a sufficienza da diventare una specie differente? Secondo Darwin ogni specie va delimitata per convenzione, oppure bisogna trovare, sempre per convenzione, un concetto di specie che sia utile e operativo. La realtà è però un *continuum* che va dalla differenza individuale,

alla varietà, alla sottospecie e – attraverso tutte le categorie che sia possibile e utile introdurre – fino alla specie, senza alcuna soluzione di continuità:

Si dedurrà, da queste considerazioni, che io considero il termine specie come una definizione arbitraria che, per motivi di convenienza, serve a designare un gruppo di individui strettamente simili fra di loro, per cui la specie non differisce gran che dalla varietà, intendendosi con questo termine le forme meno distinte e più fluttuanti. Inoltre, anche il termine varietà viene applicato arbitrariamente e per pura praticità nei confronti delle semplici variazioni individuali. (Darwin 1859:78)

Per Darwin le specie non sono reali: sono tagli arbitrari lungo un continuum, e il disaccordo tra osservatori è dovuto soprattutto alle loro esigenze conoscitive diverse¹⁶.

2.2.3 La gerarchia linneana di somiglianze

La gerarchia tipologica, ovvero la disposizione degli organismi in una gerarchia di raggruppamenti sempre più inclusivi in base alle loro similarità, sarà argomento del capitolo 3 (§§3.6, 3.5). Qui ci interessa sostenere che quando Carlo Linneo (1707-1778) propose il suo sistema di classificazione, da una parte lo fece più di un secolo prima de *L'Origine delle specie*, e dall'altra non fece altro che formalizzare un pattern che era sempre stato colto nella realtà. L'organismo è raggruppato con organismi quasi identici nella specie, le specie vengono raggruppate in generi, i generi in ordini, gli ordini in classi, e le classi in regni, e questo sistema unifica tutta la vita.

Darwin mostrò la ragione dell'esistenza di gruppi naturali e il motivo per cui essi condividono caratteri «essenziali». Nessuno prima di lui aveva affermato con tanta chiarezza che i membri di un taxon sono simili perché discendono da un comune antenato:

¹⁶ Nel §2.4, *I tagli nel continuum*, vedremo come negli sviluppi successivi dell'evoluzionismo la specie sia stata riportata alla realtà, attraverso una sua ridefinizione nei termini di pattern riproduttivi. *Ci sono* livelli superiori creati dall'interazione fra gli organismi imparentati (oltre che tra quelli non imparentati – ecologia): le comunità riproduttive (§2.6).

I naturalisti cercano di disporre le specie, i generi e le famiglie in ogni classe, secondo quello che si chiama sistema naturale. Ma che cosa si intende con questo sistema? Alcuni lo considerano semplicemente come uno schema che permette di raggruppare insieme gli esseri viventi che sono più somiglianti e di separare quelli più dissimili [...]. [Io credo] che la nostra classificazione racchiuda un legame più profondo della semplice somiglianza. Credo che così stiano le cose e che la comunanza di discendenza – unica causa conosciuta della stretta somiglianza negli esseri viventi – sia il legame, che, pur essendo osservato mediante diversi gradi di modificazione, ci è parzialmente rivelato dalle nostre classificazioni. (Darwin 1859)

La gerarchia linneana, sempre riscontrata nella realtà, viene ora contestualizzata in uno schema diacronico, in una storia. Secondo Niles Eldredge «questa è la vera grandiosa previsione dell'evoluzione»: un pattern inclusivo di specie aggregate in raggruppamenti ancora più grandi. La gerarchia linneana è il pattern che la semplice teoria della discendenza con modificazioni e biforcazioni prevede in modo inequivocabile. Che quel pattern funzioni l'aveva chiarito Linneo un secolo prima, Darwin «colse quel pattern irresistibile, incrollabile, che semplicemente *deve* essere ottenuto se le sue teorie fossero vere. In un certo senso, allora, fu una faccenda risolta sin dal principio. Tutti sapevano che il pattern esisteva molto prima che Darwin lo includesse nella propria difesa» (Eldredge 1999:115).

D'altra parte, se la gerarchia linneana costituisce senza dubbio un indizio del processo evolutivo, non è possibile utilizzarla come traccia fedele per ricostruire lo schema diacronico della storia evolutiva (vedi §2.1.2). La ragione di ciò è un altro pattern, quello della suddivisione delle somiglianze in omologie ed analogie.

2.2.4 La suddivisione delle somiglianze in analogie e omologie

Se è difficile per il biologo moderno immaginare come venissero interpretate la variazione tra gli individui e le somiglianze di vario grado fra i gruppi di organismi, è ancora più arduo visualizzare che cosa si intendesse per “affinità” nelle discussioni pre-evoluzionistiche: difficoltà della *scala naturae*

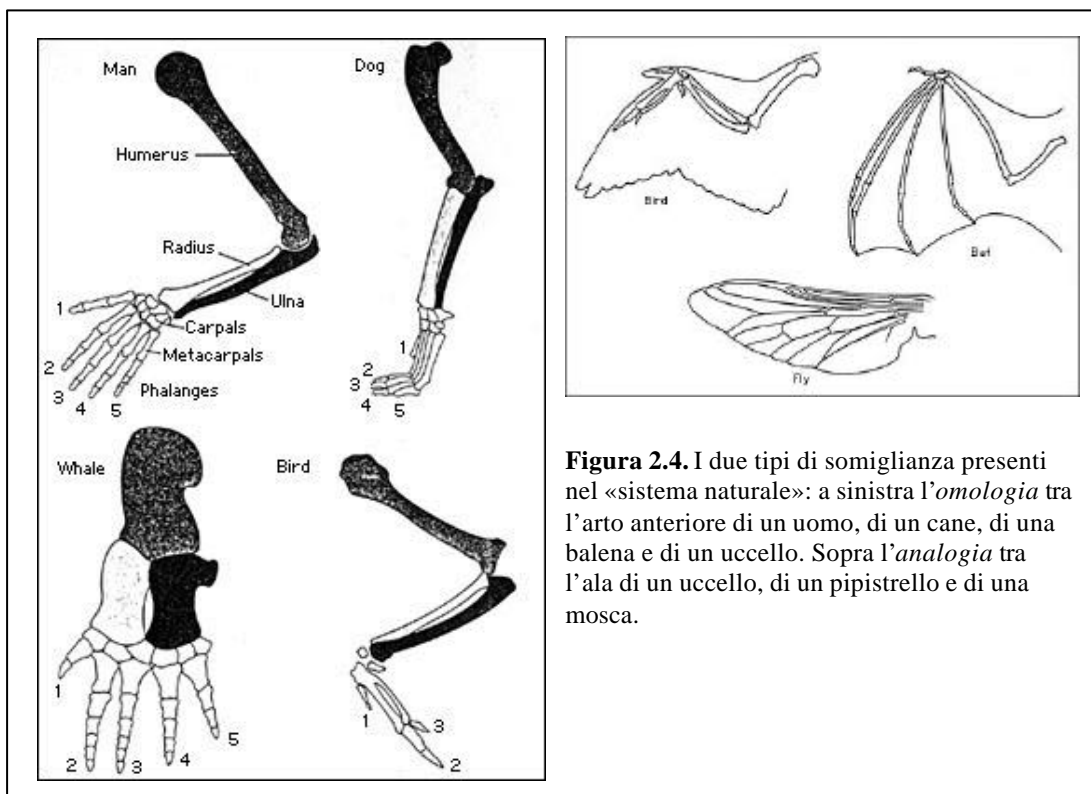


Figura 2.4. I due tipi di somiglianza presenti nel «sistema naturale»: a sinistra l'*omologia* tra l'arto anteriore di un uomo, di un cane, di una balena e di un uccello. Sopra l'*analogia* tra l'ala di un uccello, di un pipistrello e di una mosca.

sembravano essere dovute all'esistenza di due tipi di somiglianza, l'affinità vera e propria e un'altra somiglianza che fu chiamata dai romantici *analogia*. C'era la convinzione che queste differenti somiglianze riflettessero un qualche tipo di relazione causale nel progetto della creazione, nel sistema naturale¹⁷.

C'erano molti indizi di queste «unitarietà di causa», ad esempio nello sviluppo embriologico. Nel gambero (e nella maggior parte degli artropodi) «lo stesso arto» si sviluppa in un gran numero di appendici che svolgono funzioni completamente diverse, che hanno in comune uno sviluppo embriologico simile (pattern diacronico) ma anche il numero di elementi e la relazione spaziale tra di essi (pattern sincronico). Questo dava l'idea che anche tra organismi diversi fosse possibile scoprire o meno una unitarietà di cause, ancora prima che essa fosse attribuita ad una unitarietà di discendenza.

¹⁷ I *Naturphilosophen*, alla ricerca di leggi, trovarono nel pensiero pitagorico e nei numeri la migliore espressione della legge e dell'armonia della natura. W.S. MacLeay, ad esempio, pensava che tutti i taxa fossero disposti in circoli, cinque per circolo, e che i circoli adiacenti si toccassero l'un l'altro. I taxa nello stesso circolo mostravano affinità, le relazioni con gli altri circoli rappresentavano l'analogia (cfr. Mayr 1982).

Per decidere quali caratteri costituissero somiglianze essenziali Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1805-1861) formulò il “principe des connections”: solo quelle parti o organi che mostrano relazioni spaziali simili sono essenzialmente simili. Espandendo il lavoro di Geoffroy, Richard Owen (1804-1892) descrisse la differenza nell’essenza dei caratteri introducendo il termine “omologia”¹⁸ (Figura 2.4).

L’applicazione del principio di omologia risultava, già nel lavoro di questi autori, in un ordinamento gerarchico. I pattern di sviluppo embriologico strettamente correlati indussero addirittura il biologo Ernst Haeckel (1834-1919) alla teoria della ricapitolazione, secondo cui l’embrione ripercorrerebbe durante il suo sviluppo le tappe dell’evoluzione della sua specie.

L’inserimento esplicito dell’omologia all’interno del pattern diacronico dell’evoluzione sarà compiuto dalla sistematica filogenetica alla metà del ‘900 (§2.3.2): l’omologia verrà ridefinita come somiglianza ereditata da progenitori comuni.

Per la presenza generalizzata di questo pattern nei sistemi biologici, sarebbe un errore ricostruire i rapporti di discendenza tra organismi in base a somiglianze superficiali, fra le quali possono esserci analogie acquisite per convergenza, come nel caso degli adattamenti trofici ed ecologici dei ciclidi che vedremo più avanti (§2.7.1).

2.3 – Gradualismo filetico, orologio molecolare, sistematica filogenetica

Nell’evoluzionismo di Darwin il pattern della differenza intergenerazionale acquista una posizione di primo piano ed un valore di realtà. Lo sguardo evoluzionista darwiniano è eminentemente *genealogico* e pone prima di tutto attenzione alla *continuità* dei gruppi di organismi lungo le

¹⁸ Suddivisa in: 1) omologia: «lo stesso organo in differenti animali, sotto ogni varietà di forma e funzione» (ciò che prima veniva genericamente chiamato affinità); 2) omologia seriale: corrispondenza tra gli organi situati lungo la linea mediana del medesimo organismo (come nel gambero).

generazioni, mettendo sullo sfondo e al limite tralasciando altri aspetti del processo.

Innanzitutto, il fatto che i gruppi di organismi discendano l'uno dall'altro non dice nulla sui meccanismi che *danno una direzione* al cambiamento: anche se non sapessimo nulla su cosa guida il mutamento, sapremmo comunque che i gruppi si trasformano e discendono l'uno dall'altro. Certo, come è noto nell'*Origine* Darwin propose il pattern della discendenza con modificazioni e biforcazioni contemporaneamente a quello della selezione naturale, che dirige il mutamento delle popolazioni verso l'adattamento a loro ambiente¹⁹. Tuttavia, egli non fu mai particolarmente interessato a mostrare i processi di adattamento: si concentrò invece a parlare dei pattern della continuità genealogica. Se ci pensiamo, anche la selezione naturale richiede di mantenersi *all'interno* della genealogia. I processi di cui si parla, come ad esempio la competizione per le risorse, avvengono sempre tra individui della stessa specie: ciò che interessa è il mutamento interno alla genealogia. Vengono messi in secondo piano tutti i pattern di connessione intergenealogica – come la sovrapposizione e la competizione *tra* specie, e tutti i pattern che abbiamo visto nel §1.7 – che *non farebbero che confondere la questione della trasformazione genealogica, della discendenza con modificazioni*. L'enfasi – si noti ancora la differenza con lo sguardo ecologico – è posta sull'indipendenza di ogni linea di discendenza da tutte le altre. Si veda ad esempio questo passo dell'*Origine*:

Questi diversi fatti concordano con la nostra teoria, che non suppone leggi fisse di sviluppo, le quali facciano sì che tutti gli abitanti di un luogo cambino repentinamente, o simultaneamente, o in pari grado. Il processo di modificazione deve essere lento, e interessa soltanto poche specie contemporaneamente; perché la variabilità di una specie è indipendente da quella di tutte le altre. L'accumularsi a opera della selezione naturale, in grado maggiore o minore, di quelle variazioni o differenze individuali che possono

¹⁹ Nel §1.7 avevamo già accennato a come questo meccanismo, per la sua natura eminentemente "economica", costituisca un'eccezione nello sguardo organizzatore principalmente concentrato su fattori genealogici che andiamo delineando in questo capitolo.

determinarsi, tali da produrre un numero più o meno grande di modificazioni permanenti, dipenderà da molte e complesse contingenze [...]. Non v'è dunque da meravigliarsi che una specie conservi la propria forma più a lungo di altre; o che, in caso di modificazione, i cambiamenti saranno minori. (Darwin 1859:314)

Darwin si riferì sempre a gruppi di specie, generi, famiglie, risolto a dimostrare la discendenza con modificazioni. Ogni pattern evidentemente non genealogico fu considerato falso, o comunque fuorviante.

Se la selezione naturale richiede e favorisce uno sguardo genealogico, ciò è ancor più vero per un altro meccanismo che concorre a dare una direzione al mutamento delle popolazioni: la selezione sessuale, ovvero la scelta non casuale dei partner riproduttivi. La selezione sessuale è un argomento estremamente importante nello studio dei ciclidi, e su di essa torneremo nel §2.5. Qui ci interessa sottolineare come essa sia un meccanismo puramente biologico e intragenealogico, e che su di esso – e non sulla selezione naturale – Darwin incentrò il suo importantissimo libro del 1871: *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*.

Il pattern della discendenza con modificazioni e biforcazioni lascia dunque spazio a diversi modi di spiegare la direzione del cambiamento²⁰. Allo stesso modo, un altro insieme di pattern completamente indipendente è quello relativo ai *meccanismi della riproduzione, dell'eredità e della variazione*. Di questa indipendenza non c'è prova migliore del fatto che Darwin sia riuscito a mettere a punto il suo pattern diacronico – valido ancora oggi – pur ignorando le conoscenze elaborate dalla genetica nel secolo successivo. Gli unici pattern, molto generali, proposti da Darwin non dipendono strettamente dalla discendenza con modificazioni, bensì dalla selezione naturale. Essa non potrebbe agire se la variazione non fosse:

- 1) piccola;

²⁰ La direzione del cambiamento potrebbe dipendere, invece che dalla selezione naturale, da qualche tipo di fattore interno più o meno teleologico, oppure dall'acquisizione di caratteri ereditabili in base all'uso e al disuso (il cosiddetto lamarckismo). Ambedue le alternative erano accettate al tempo di

- 2) abbondante;
- 3) orientata in molte direzioni.

Di queste tre caratteristiche, solo la prima ha una relazione più o meno stretta con il pattern diacronico che abbiamo visto, che si basa sulla variazione intergenerazionale che è sotto gli occhi di qualunque osservatore, e che nel lungo periodo risulta nel mutamento delle popolazioni: non sono necessari altri tipi di variazione. E quella variazione è, *come ogni osservatore può constatare, una variazione relativamente piccola.*

Da questo attualismo di Darwin – cioè dall'ipotesi che non sia necessario postulare pattern diversi da quelli osservabili qui e ora – deriva dunque l'altra caratteristica fondamentale del suo pattern evolutivo: il *gradualismo*. Se il pattern di Darwin è indipendente dalla direzione del cambiamento e dal meccanismo della variazione, quello che invece stabilisce saldamente è *il tempo, il ritmo* del mutamento. Il mutamento è graduale, non cambia mai velocità perché si basa su un unico pattern: la differenza piccola e costante tra genitori e figli²¹. Si noti anche qui la differenza rispetto allo sguardo ecologico (§1.4).

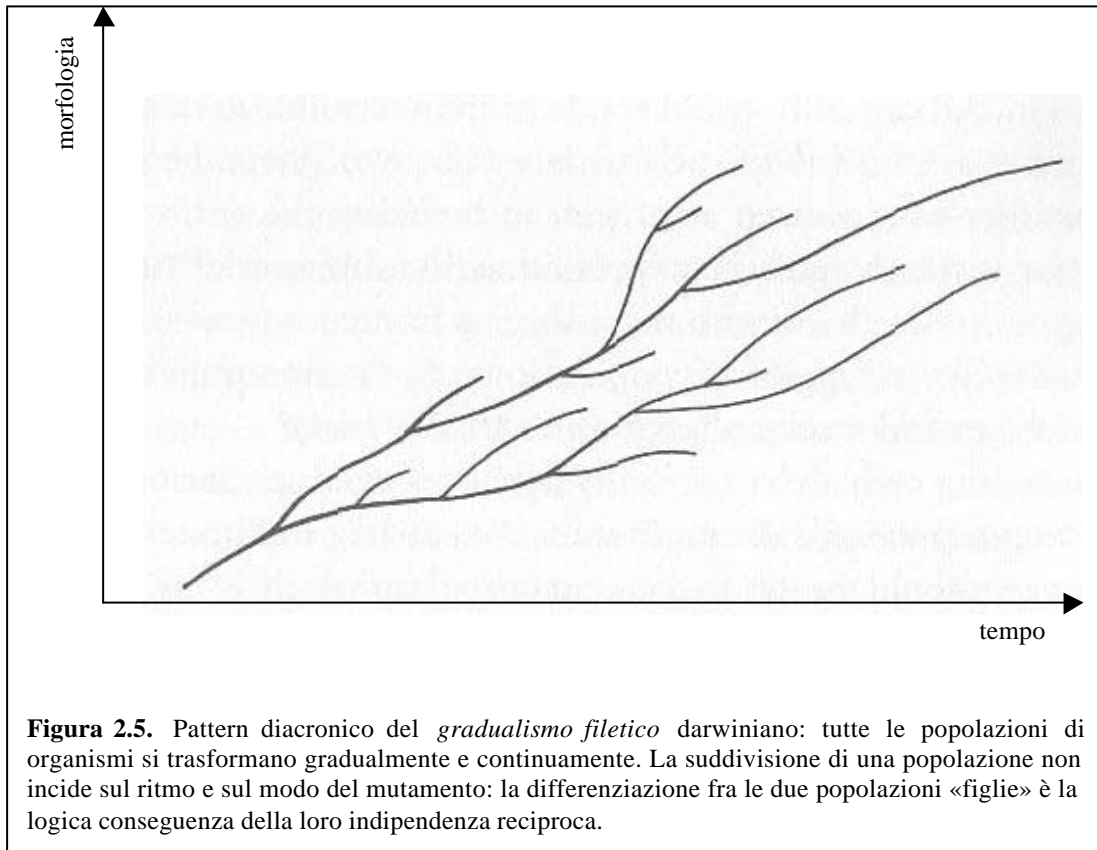
Questa estrapolazione del pattern alla scala temporale geologica dà luogo al pattern diacronico che Niles Eldredge e Stephen Gould hanno chiamato *gradualismo filetico*²² (Figura 2.5), e che contraddistingue gran parte del pensiero evoluzionista:

- i gruppi di organismi mutano ad *una* velocità lenta e costante, generazione dopo generazione, trasformandosi prima in varietà differenti, poi in sottospecie, in specie ecc.;

Darwin. "Alternative" a noi contemporanee alla selezione naturale sono ad esempio la selezione sessuale e la deriva genetica (il mutamento casuale delle popolazioni).

²¹ Come mise in luce la genetica delle popolazioni (§2.4.1), che si occupa delle variazioni ad un livello superiore, in realtà i meccanismi che vengono qui messi tra parentesi, come la selezione naturale o la selezione sessuale, hanno un effetto estremamente importante, a seconda della maggiore o minore «pressione selettiva», sulla velocità di divergenza.

²² Eldredge e Gould (1972). Si vedano i §§4.1 e 4.2.



- la suddivisione di un gruppo separa i destini evolutivi dei gruppi figli, che continuano a trasformarsi indipendentemente e in direzioni differenti, ma *non accade nulla di diverso*: è la semplice conseguenza dei due pattern (mutamento continuo e separazione);
- le relazioni *intragenealogiche* sono poste in primo piano, spesso a discapito di quelle intergenealogiche;
- questo pattern è largamente *indipendente dalla direzione* del cambiamento e dai pattern di riproduzione, eredità e variazione.

Vedremo (§2.3.1, §2.3.2) che *nella rete degli osservatori ci sono sguardi e pratiche in cui sono condensate queste caratteristiche del gradualismo filetico e le esigenze conoscitive che ne conseguono.*

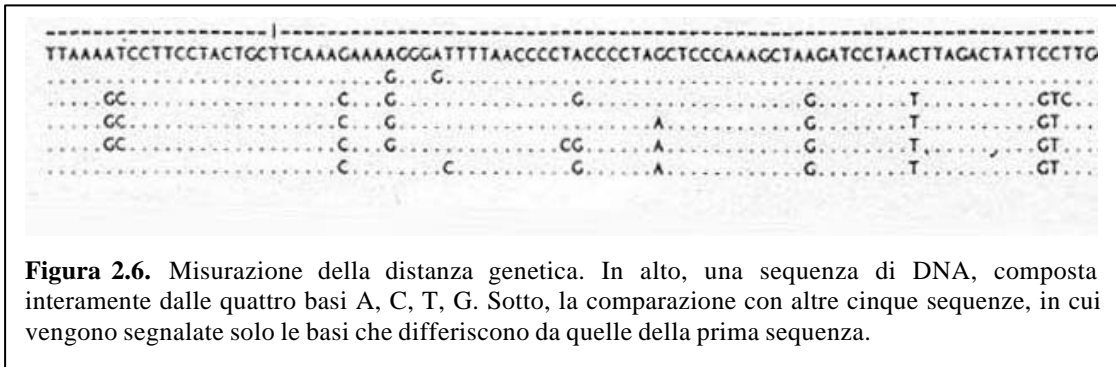
Nella visione darwiniana gli organismi di ogni specie cambiano sempre e continuamente, acquisiscono nuovi caratteri e ne perdono altri, fino a originare per anagenesi un'altra specie distinta e differente dalla precedente. Capita anche che un gruppo si suddivida in due o più sottogruppi, che da quel

momento cominciano ad accumulare differenze in modo indipendente e quindi a divergere, diventando specie distinte e differenti. Alla luce di questa teoria, di questo pattern diacronico, ognuno dei gruppi di organismi che oggi vediamo contemporaneamente (sincronicamente) nel mondo è legato da differenti gradi di parentela con ognuno degli altri gruppi, essendosi separato da esso in un momento differente del passato.

2.3.1 Una sola velocità, interna alla genealogia: l'orologio molecolare

C'è una tecnica scientifica, particolarmente presente e feconda negli studi sui ciclidi, che ci sembra incarnare particolarmente bene il pattern temporale del gradualismo filetico, oltre che la sua indipendenza dalla direzione del mutamento e dai pattern della variazione. Essa facilita – ed è basata su – la percezione del tempo evolutivo come sostanzialmente unitario, costante, graduale, ed attinge a dati completamente interni alla genealogia, non richiedendo altro che l'analisi di alcune parti del codice genetico. Si tratta dell'*orologio molecolare*, basato soprattutto sull'assunto statistico che all'interno delle popolazioni le mutazioni avvengono ad una velocità costante²³. Come abbiamo detto più volte, quando due popolazioni si separano esse cominciano a cambiare indipendentemente. Ora, poiché *le mutazioni si accumulano a velocità costante generazione dopo generazione*, è possibile risalire con una certa esattezza al momento in cui le due popolazioni si sono separate ed hanno smesso di essere un'unica comunità riproduttiva: più differenze si trovano, maggiore è il tempo trascorso dal momento della separazione tra le due popolazioni. Riprendendo la metafora del manoscritto (§2.2.1) è come se statisticamente gli errori di copiatura venissero commessi ad intervalli di tempo più o meno costanti. Se così fosse, contando le differenze fra le due copie sarebbe facile calcolare quanto tempo fa da una

²³ Zuckerkandl e Pauling (1962) mostrarono che molte molecole, forse la maggior parte, hanno un tasso di cambiamento costante nel tempo. Per calibrare l'orologio molecolare proposero di utilizzare fossili ben datati con discendenti moderni.



singola copia sono state prodotte le due copie che hanno dato origine alle due discendenze separate. In altre parole, al momento in cui le discendenze si sono separate.

L'immagine del codice genetico favorita dall'orologio molecolare è ben rappresentata dalla Figura 2.6: il DNA (acido deossiribonucleico) è una molecola presente nelle cellule, i cui elementi costitutivi sono solo quattro nucleotidi, A, C, T, G. La molecola di DNA assomiglia dunque ad un lunghissimo filo di perle di quattro colori diversi.

La mutazione è la sostituzione, per un errore di copiatura, di una perla di un certo colore con una di un colore diverso. Solo se avviene nelle cellule germinali (spermatozoi e ovuli) la mutazione viene trasferita alla prole, e si aggiunge all'insieme complessivo di tutte le sequenze di DNA degli individui che hanno la possibilità di riprodursi fra di loro, e tende quindi a diffondersi nella popolazione.

Questa immagine del DNA permette (e richiede) di *prescindere dal significato* della sequenza di nucleotidi. Tornando alla metafora del manoscritto, è come se considerassimo quest'ultimo come una semplice sequenza di caratteri alfabetici, tralasciando le differenze qualitative le lettere²⁴. *Limitarsi al livello della sequenza di caratteri* (escludendo i pattern al livello del significato della parola, della frase, del contesto) permetterebbe

²⁴ Alcuni esempi di differenze qualitative tra i caratteri potrebbero essere: la brevità della parola; il significato (o l'assenza di significato) della parola mutata; il fatto che la parola sia ripetuta in altre parti del manoscritto; la maggiore o minore utilità del contesto nel decifrare la parola; la somiglianza tra parole; perfino la posizione all'interno della pagina.

di costruire una unità di misura discreta: l'errore di copiatura di una lettera "qualsiasi".

Perciò l'ideale sarebbe concentrarsi sulle eventuali sequenze che *non hanno* in realtà particolari significati. Il DNA rispetto al manoscritto ha questo vantaggio: gran parte della sua sequenza non significa (sembra) nulla, perché non compie alcuna funzione.

Non è un caso che la tecnica dell'orologio molecolare sia stata inaugurata utilizzando il DNA mitocondriale (mtDNA), contenuto negli organuli della cellula deputati alla produzione di energia: esso è privo di una funzione attuale²⁵ e inoltre è meno soggetto a polimorfismi e le mutazioni che avvengono in esso diffondono più rapidamente²⁶. Nell'articolo *Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences* (1990) Axel Meyer, Thomas Kocher ed altri²⁷ conclusero che il cespuglio di ciclidi che abitano il lago Vittoria è monofiletico: le specie del Vittoria si sono infatti separate l'una dall'altra *più recentemente* di quanto non l'abbiamo fatto dalle specie del Malawi, e da quelle del Tanganyika. Questi risultati confermarono l'origine interamente endemica (cioè circoscritta al bacino del lago) dei ciclidi del Vittoria, e mostrarono quanto l'evento di fondazione sia stato recente.

Solo da alcuni anni le analisi vengono condotte anche sul DNA nucleare. Qui, un cambiamento in una base (mutazione) può completamente abolire la

²⁵ Il DNA mitocondriale è un retaggio risalente al tempo in cui i mitocondri non si erano ancora uniti in simbiosi con i procarioti ed erano organismi autonomi. Secondo la teoria di Lynn Margulis, pubblicata a metà degli anni '60 e oggi accettata, i mitocondri – le "centrali elettriche" presenti nella maggior parte delle cellule nucleate, che contengono un proprio materiale genetico e si riproducono indipendentemente e in tempi diversi rispetto al resto della cellula – erano un tempo batteri che fluttuavano liberamente. In tempi remoti questi batteri invasero altri microrganismi e si stabilirono definitivamente al loro interno. Questi organismi "fusi insieme" si evolvettero poi in forme di vita più complesse, che respiravano ossigeno (Margulis 1993, Capra 1994).

²⁶ Questo perché, contrariamente al DNA nucleare, quello mitocondriale viene ereditato interamente dalla madre (derivano tutti per clonazione da quelli della cellula uovo).

²⁷ Nel 1990 si era diffusa l'idea, basata principalmente sulla morfologia, che i ciclidi del lago Vittoria fossero un gruppo polifiletico, sviluppatosi cioè a partire da differenti discendenze. Per verificare questa ipotesi gli autori effettuarono un'analisi genetica destinata ad inaugurare una cospicua e feconda tradizione nello studio dei ciclidi, portata avanti dagli stessi autori e dai loro collaboratori ma seguita anche da altri a livello internazionale.

produzione di una proteina, o produrre una proteina completamente diversa: un *gene* è infatti una sezione della molecola di DNA la cui sequenza, decodificata, dà origine ad una proteina. E i geni contenuti nei cromosomi sono responsabili della trasmissione dei caratteri ereditari.

Anche nel DNA nucleare le mutazioni ideali per l'orologio molecolare sono quelle che avvengono in segmenti che *non codificano* per alcuna proteina: sono le mutazioni “neutrali” – quelle mutazioni cioè che una volta avvenute tendono a conservarsi perché i loro effetti non sono soggetti a meccanismi come la selezione naturale o la selezione sessuale. I tratti di DNA “inutile” hanno quelle caratteristiche di *linearità, omogeneità e separabilità* che si confanno alla tecnica dell'orologio molecolare.

La tradizione di studio sui ciclidi inaugurata da Meyer e i suoi colleghi è veramente ampia, e dà origine ancora oggi a buona parte della letteratura scientifica su questi pesci²⁸.

Il valore scientifico di questo metodo è che non importa cosa sia successo a questi organismi, perché essi si siano separati o per quale ragione si siano trasformati in questo modo. In realtà, non importa neanche se queste popolazioni siano effettivamente cambiate: *l'orologio molecolare è la tecnica che incarna pienamente il tempo omogeneo, il ritmo graduale, la natura essenzialmente biologica e genealogica del mutamento e la sua indipendenza da altri fattori.*

Riprenderemo più oltre le implicazioni percettive che riguardano il DNA (§2.7) e la natura popolazionale delle specie. Per misurare la distanza fra due pool genici naturalmente non basta un individuo (ogni individuo è geneticamente unico), né si possono esaminare tutti: bisogna effettuare un campionamento, e questo – quando debitamente segnalato – *sottolinea la natura collettiva e riproduttiva* dei fenomeni popolazionali. In questo ci

²⁸ Solo alcuni esempi: Farias, Ortì, Meyer (2000); Albertson, Markert, Danley, Kocher (1999); van Oppen, Rico, Turner, Hewitt (2000); Farias, Ortì, Sampaio, Schneider, Meyer (1999); Nagl, Tichy,

sembra che l'orologio molecolare si distingua dai metodi cladistici, pur facendone parte.

2.3.2 Tra continuità e discontinuità: la sistematica filogenetica

Abbiamo visto come la tecnica dell'orologio molecolare metta in luce l'omogeneità e la gradualità del tempo evolutivo, corrispondendo così ad una delle esigenze conoscitive dell'evoluzionismo darwiniano. Un altro approccio, anch'esso presente nella letteratura sui ciclidi, pone particolare attenzione all'altra grande caratteristica del pattern darwiniano, la *continuità di discendenza*, andando alla ricerca di ciò che resta immutato attraverso le generazioni e che prova quindi la discendenza comune.

La sistematica filogenetica o cladistica²⁹ è un approccio analitico che consente di verificare la discendenza comune dei gruppi di organismi, ed è fondata su di un semplice principio: un raggruppamento è monofiletico se è possibile trovare un carattere, presente in tutti e soli i suoi membri, che possa essere considerato con tutta probabilità ereditato da un antenato comune³⁰ (considerazione che si basa essenzialmente su consolidate tecniche di discriminazione fra omologie e analogie, §2.2.4). La sistematica filogenetica colloca saldamente ed esplicitamente l'omologia – che come abbiamo visto

Mayer, Takahata, Klein (1998); Moran, Kornfield, Reinthal (1994). Per una trattazione teorica del metodo si veda Avise (1994).

²⁹ La sistematica filogenetica fu inaugurata da un'opera del tedesco Willi Hennig nel 1950. Egli però appesantì il nuovo campo di studi con una quantità di parole oscure, lunghi termini tecnici, utilizzo di parole già diffuse con nuovi significati. Tutto ciò rallentò la diffusione del suo metodo, e si dovette attendere la metà degli anni '60 per le traduzioni e poi la divulgazione di questo metodo che oggi è uno dei più utili nella ricostruzione evolutiva. Fu Ernst Mayr a coniare il termine «cladistica» o «cladismo», riferendosi in modo poco lusinghiero all'enfasi posta esclusivamente sui ceppi genealogici («cladi») senza la minima attenzione agli aspetti dell'adattamento. Si veda il §3.5.1 per questa critica alla classificazione cladistica.

³⁰ Il carattere può essere – e spesso è – presente in forma modificata nei diversi gruppi discendenti (come una zampa di orso e una mano umana) è in questi casi anzi che il concetto di omologia acquista un'utilità (§2.2.4 e, attraverso il concetto di pattern, §1.1.4). Le scaglie sono versioni primitive del pelo e delle penne, perciò “scaglie” *include* il pelo e le penne e quindi è utile a definire un gruppo contenente rettili, mammiferi, uccelli. Il raggruppamento *monofiletico* include anche il progenitore comune, altrimenti viene detto *polifiletico*. Un gruppo è invece *parafiletico* quando include solo una parte dei discendenti da un antenato comune. Il metodo cladistico mira ad eliminare i nomi che indicano raggruppamenti di questo tipo e a ricondurre tutti i gruppi alla essere monofilia.



era già stata riconosciuta in epoca pre-evoluzionista – nel pattern diacronico dell'evoluzione, ridefinendola come «somiglianza dovuta ad eredità da qualche antenato comune». Detto questo, *quelle omologie che sono utili* per la ricostruzione della filogenesi³¹ vengono chiamate *sinapomorfie* (ovvero caratteri ereditati congiuntamente).

Il lavoro di Stiassny citato nel §1.5 è un'analisi prettamente cladistica: essa considera la struttura di base dell'apparato boccale dei ciclidi come una sinapomorfia, un carattere tanto particolare e stabile da poter essere attribuito con tutta probabilità ad un antenato comune.

Sempre di Stiassny è un lavoro di cladistica sui lamprologini del Tanganyika (Stiassny 1997; Coleman 1999), un gruppo dallo status tassonomico incerto (Figura 2.7). Il primo passo fu trovare tratti peculiari condivisi da tutti i membri del raggruppamento: la particolare disposizione

³¹ Non tutte le omologie sono significative per la ricostruzione della filogenesi. Per esserlo esse devono avere altre caratteristiche: 1) devono essere *diagnosticabili senza ambiguità*; certamente molte delle somiglianze tra gruppi imparentati sono dovute ad omologia, ma non tutte sono facilmente identificabili come tali attraverso metodi analitici. Per la ricostruzione della filogenesi non è sufficiente la possibilità dell'omologia: è necessario che essa sia riconoscibile e dimostrabile. 2) devono essere *stabili su larga scala*, quindi presenti in tutti i successori del gruppo in cui sono apparsi per la prima volta. Questo è particolarmente importante, visto che per la cladistica un taxon deve necessariamente essere monofiletico, deve cioè contenere tutti i discendenti da un determinato gruppo progenitore. Se un carattere non permette di raggruppare tutti i discendenti poiché alcuni di loro l'hanno perso, esso non è una sinapomorfia, e una filogenesi basata su di esso non sarebbe attendibile. Tra poco diremo che i caratteri maggiormente stabili sono quelli particolarmente complessi e quelli inutili o neutrali (§2.7).

delle ossa al di sotto degli occhi, nella regione pelvica e nella coda sono unicamente presenti in questo gruppo. Inoltre, i lamprologini hanno un unico tipo di scaglie – con piccole strutture simili a denti sull'intera superficie della scaglia – e un'unica disposizione dei denti. Questi ed altri caratteri forniscono la prova che tutti i lamprologini costituiscono un singolo lignaggio evolutivo, un gruppo monofiletico. Certi, ma non tutti, i membri dei generi *Lamprologus*, *Lepidolamprologus*, *Neolamprologus* e *Altolamprologus* contengono però nella mascella un elemento osseo peculiare, che Stiassny chiamò “osso labiale”. Questo presenta un problema rispetto al corrente raggruppamento in generi, perché indica che le 26 specie che condividono questo carattere formano un gruppo monofiletico, escludendo tutti gli altri elementi dei quattro generi stessi.

Per ricostruire la cladogenesi all'interno di un raggruppamento bisogna trovare un gran numero di sinapomorfie di differente estensione e distribuzione e risalire alla *eterobatmia del sinapomorfismo*, cioè alle «profondità» temporali differenti dei caratteri ereditati. Vediamone un esempio in un articolo del 1998³², *Are There Any Cladistic Analyses of Malawi Cichlids?* di Michael K. Oliver.

Intanto, le analisi cladistiche tendono ad omettere i caratteri non informativi. Chi cerca una descrizione degli organismi in questione deve rivolgersi altrove – spesso ad uno sguardo tipologico. Oliver, coerente con il metodo, non fornisce una descrizione del genere *Nimbochromis*, oggetto dell'articolo – anche noi quindi la rimandiamo ad altra sede (§3.6.2).

Per ricostruire la linea di discendenza di un raggruppamento di specie imparentate, il primo passo è trovare le sinapomorfie, cioè i caratteri meno soggetti a convergenza che appaiono solo nell'ambito di questo raggruppamento. Il pattern di colorazione dei *Nimbochromis*, consistente

³² La prima esplicita analisi di un gruppo di ciclidi del Malawi fu in Oliver (1984): quella del genere *Nimbochromis* (the *Cyrtocara livingstonii* species-group) e delle specie ritenute strettamente imparentate con esso. L'articolo del 1998 ne costituisce la continuazione.

primariamente in «sei larghe barre verticali, quattro di esse situate in parte o interamente al disotto della base della pinna dorsale», è ritenuto una sinapomorfia, in quanto difficilmente suscettibile di convergenza. Questo carattere rappresenta, secondo Oliver, una riduzione rispetto all'apparentemente primitivo numero di barre negli haplocromini (circa 7-10), oltre che un aumento della larghezza relativa e dell'intensità di ogni barra (eccezionalmente, in alcuni individui, il numero di barre è ulteriormente ridotto a 5).

È da notare che questo carattere, nominato «carattere 1», appare ulteriormente modificato in sottoinsiemi del gruppo di specie, ma questo non mette in discussione la monofilia del gruppo: l'importante è che si possa dimostrare o ipotizzare che quelle forme di colorazione sono omologhe, che l'una è una forma modificata dell'altra (§2.2.4, §1.1.4).

Già questa prima analisi ha importanti implicazioni per la classificazione accettata: innanzitutto non è chiaro se *Nimbochromis fuscotaeniatus* sia un membro del gruppo: il suo pattern di colorazione sembra essere derivato da una serie di righe orizzontali, e non da una riduzione delle strisce verticali come ipotizzato qui. Inoltre secondo Oliver altre specie, ignorate da Eccles e Trewavas, avrebbero dovuto e dovrebbero essere collocate in questo genere³³.

Dopo aver stabilito almeno una sinapomorfia che riunisca *tutti e soli* i membri del raggruppamento, l'operazione successiva nella costruzione del cladogramma è individuare sinapomorfie che riguardino sottoinsiemi diversi delle specie studiate. Qui ne riportiamo solo alcuni come esempio:

carattere 2: osso faringeale inferiore allargato rispetto a *P. Johnstoni*;

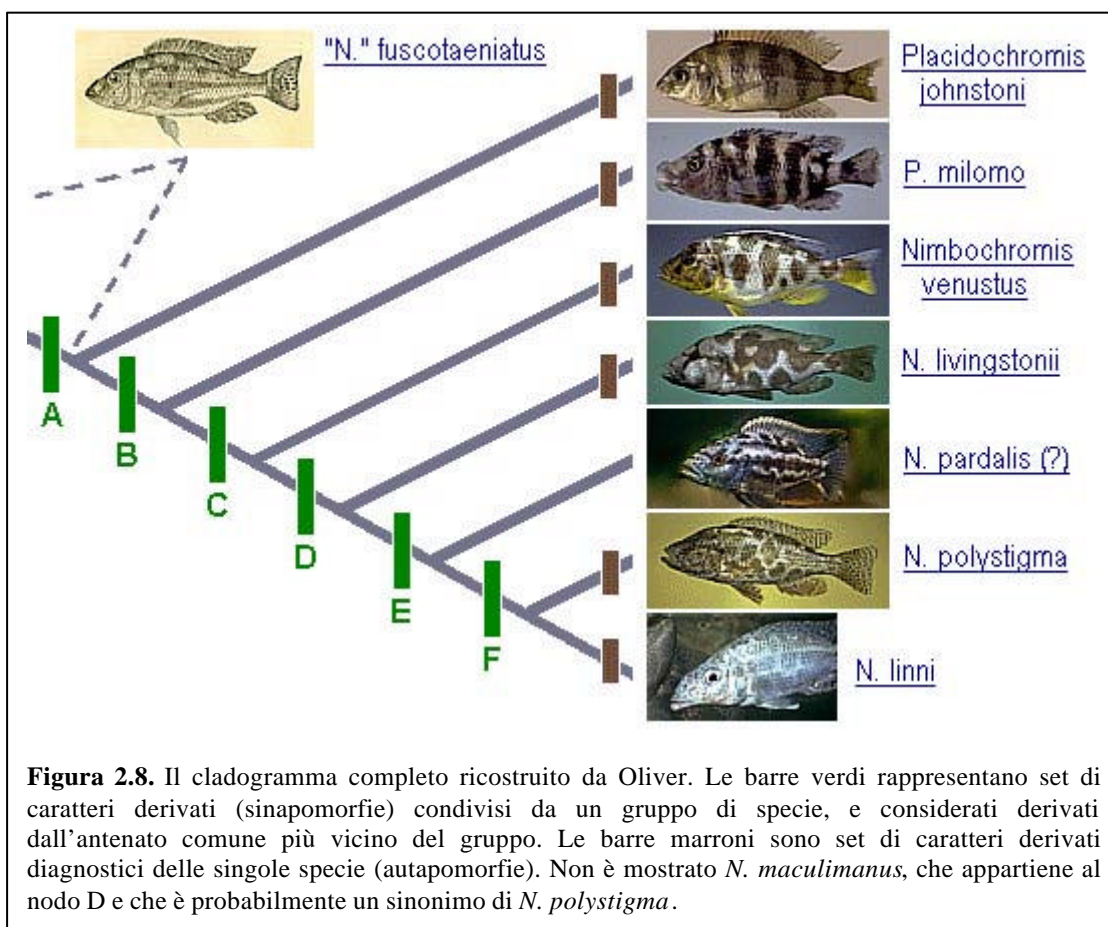
carattere 5: barre verticali sul corpo in qualche modo interrotte o incomplete sul dorso in molti individui di *P. milomo*, e invariabilmente interrotte in macchie nelle specie rimanenti –

³³ In questo concorderà anche Axelrod (1993) da un punto di vista acquariofilo. Si tratta delle specie del genere *Placidochromis* (Eccles e Trewavas 1989), il cui nome deriva dal termine latino *placidus* che significa placido, o tranquillo, in riferimento ai lenti movimenti di questi pesci.

la modificazione della colorazione avvenuta ad un certo punto, di cui abbiamo parlato sopra;

carattere 8: raggi delle pinne pettorali con piccole macchie scure (estremamente inusuali nei teleostei).

Dopo aver scelto caratteri di questo tipo, unici, improbabili e di cui sia possibile diagnosticare l'omologia, bisogna «radicare l'albero» (*root the tree*): le specie vanno disposte in un cladogramma, cioè in una serie di biforcazioni – i «nodi» del cladogramma – che determinano gruppi sempre meno inclusivi: ogni nodo separa la specie che non presenta quel set di sinapomorfie (*outgroup*) dalle successive, che invece le possiedono. Bisogna, nel frattempo, accertare la direzione del cambiamento evolutivo, cioè determinare di ogni carattere quale sia la forma ancestrale e quale quella derivata. Poi, attraverso la combinazione matematica di un numero sufficiente di sinapomorfie è possibile ottenere un *cladogramma* completamente risolto – che colloca tutto il



raggruppamento monofiletico, e in cui in ogni nodo si individua una precisa dicotomia (Figura 2.8).

Vi sono poi i caratteri *autapomorfi*, cioè quelli presenti solo in una delle specie (che, naturalmente, sono suscettibili di diventare sinapomorfie se dovessero dimostrarsi in futuro sufficientemente stabili da essere ereditati da tutti e soli i discendenti di quella specie). Alcune autapomorfie riguardano la colorazione, un tipo di carattere considerato particolarmente stabile: *N. venustus*, ad esempio, è caratterizzato da assenza delle macchie arancio con bordatura scura nella pinna caudale, primitivamente presenti in questo gruppo (autapomorfia “f”) e metà ventrale della pinna caudale gialla, occultata nei maschi adulti (autapomorfia “g”).

Il principale punto di forza della cladistica è la sua indipendenza da molti importanti problemi teorici, come ad esempio i meccanismi dell’eredità e il perché un gruppo abbia sviluppato determinati caratteri. Non importa come siano gli organismi oggi e perché essi siano così: l’importante è che si possa dimostrare la loro parentela. In particolare, *pur occupandosi di gruppi discreti di organismi, la cladistica permette di ignorare cosa sia accaduto nei momenti di suddivisione e perché, e in ultima analisi di prescindere dalla natura della discontinuità tra gruppi.*

In realtà la cladistica *ha* alcuni presupposti sul processo evolutivo, indispensabili per costruire un cladogramma a partire da semplici omologie. Essi sono piuttosto arbitrari, ma ancora una volta sono in accordo con il resoconto dell’evoluzione di Darwin:

- 1) ogni evento evolutivo è una dicotomia, cioè una suddivisione in due gruppi. Un cladogramma è completamente risolto quando è composto solo di dicotomie;
- 2) ogni volta che c’è una suddivisione, il raggruppamento ancestrale scompare. Ogni specie cambia costantemente, finendo per trasformarsi in una specie «figlia». Nel momento in cui essa si suddivide in due gruppi isolati, essi cominciano ad accumulare cambiamento

indipendentemente. Tutti e due, comunque, si allontanano dal gruppo progenitore;

- 3) In tutti i casi di dati contraddittori i cladisti si affidano al *principio di parsimonia*: il percorso che presenta il minor numero di passi è quello che con più probabilità è stato seguito dall'evoluzione.

I caratteri che, considerati omologhi ad una prima analisi, risultano incongruenti con il cladogramma non rappresentano sinapomorfie e sono quindi per definizione non omologhi. Essi possono essere spiegati da processi genetici o epigenetici specifici (*omoplasia*).

Il valore scientifico del cladogramma è la sua apertura alla verifica: esso è un'ipotesi evolutiva, testabile attraverso il metodo cladistico applicato ad ulteriori caratteri, che potranno rispettare oppure no l'attuale ipotesi. Il cladogramma di Oliver stabilisce, ad esempio, che il raggruppamento *Placidochromis* correntemente accettato non è un gruppo monofiletico. Allo stesso modo, lo studio di Stiassny sui lamprologini e la scoperta di quello che chiama gruppo "ossificato" (*ossified group*), implica che i generi in questione vengano abbandonati o almeno radicalmente rivisti. A volte il cladogramma dedotto da un set di caratteri contraddice quello dedotto da un altro sottoinsieme di caratteri. Queste discrepanze sono viste da molti autori come occasioni per incrementare la comprensione del processo evolutivo³⁴.

Un'ultima osservazione, sulla "percezione cladistica": sul cladogramma vengono collocati organismi-tipo, rappresentativi del proprio gruppo (vedi Figura 2.8). Con l'accento sui caratteri del singolo organismo, presenti in tutti

³⁴ Coleman commenta in modo positivo la continua "rivedibilità" della classificazione attraverso metodi cladistici: «A breve termine, ci troviamo in un periodo di instabilità per i nomi dei ciclidi, il che è una seccatura tanto per gli hobbisti quanto per gli scienziati. A lungo termine, tuttavia, stiamo guadagnando una comprensione molto più approfondita di questi pesci affascinanti» (Coleman 1999). I tre genetisti Farias, Ortù e Meyer scrivono, nell'introduzione del loro articolo *Total evidence* nel quale cercano di combinare dati genetici e morfologici: «le procedure usate per valutare i pattern di discordanza tra le partizioni di dati forniscono non solo le basi per decidere come meglio condurre le analisi filogenetiche (se combinare e come combinare), ma in più illuminano la nostra comprensione delle forze che danno forma all'evoluzione dei caratteri» (Farias et al. 2000).

gli individui di ampi gruppi, la cladistica mette forse in secondo piano la natura popolazionale dei tipi di organismi (si veda il §2.7).

2.4 – I tagli nel continuum

Darwin pensava che l'evoluzione generasse automaticamente nuove specie e che sarebbe molto difficoltoso tracciare una linea tra una specie e quella precedente, poiché l'evoluzione avviene gradualmente. Oggi non molti biologi evolutivi credono ancora in tale scenario [...]: quando due individui si riconoscono l'un l'altro come appartenenti alla stessa specie e condividono i loro prodotti genetici, essi appartengono alla medesima specie. I loro DNA, tuttavia, potrebbero essere completamente diversi. Secondo me è quindi inutile cercare di ricostruire gli eventi di speciazione in un particolare flock di specie analizzando il DNA delle diverse forme, perché ciò che si misura è l'evoluzione (deriva genetica) e non la speciazione.

- Ad Konings, 1996

Nel 1992 Sturmbauer e Meyer pubblicarono un articolo in cui dichiaravano di aver dedotto un albero filogenetico per le specie del genere *Tropheus* (lago Tanganyika) attraverso le tecniche dell'orologio molecolare (§2.3.1). Nel 1993 però Ad Konings, esperto di ciclidi oltre che genetista, scrisse un articolo di risposta, ritenendo che fosse necessario dare un significato a questi risultati. La speciazione, dice Konings, è l'evoluzione di una nuova specie, cioè di un gruppo di individui che «si riconoscono reciprocamente come appartenenti a tale gruppo» (questo riconoscimento specie-specifico si esprime se e quando un individuo della popolazione A si accoppia, in circostanze naturali, con un individuo del gruppo B). L'origine di una nuova specie è quindi *un tipo molto particolare* di mutamento, che può non andare di pari passo con quello complessivo dell'organismo:

La speciazione e le mutazioni continuamente occorrenti sono due processi differenti. La speciazione non potrebbe avvenire senza la variabilità genetica (causata dalle mutazioni) ma la mutazione non risulta necessariamente nella speciazione. (Konings 1993:25)

A parte l'affidabilità del campionamento e delle misurazioni, Konings ha dunque una obiezione concettuale molto importante alla ricostruzione filogenetica attraverso la distanza genetica: sicuramente un lungo tempo di separazione porta ad una divergenza – i mutamenti genetici sono come abbiamo visto tanto regolari da poter essere utilizzati come un orologio – ma *non è detto che una grande divergenza porti alla speciazione. Ci devono essere cambiamenti molto particolari nel DNA perché si crei una nuova specie*. Il trascorrere del tempo non basta, da sé, a produrre nuove specie. Una specie antica può avere un codice genetico completamente trasformato rispetto a quello dei suoi antenati, pur essendo rimasta la stessa specie. E, al contrario, una popolazione può attraversare in un breve periodo di separazione proprio quei mutamenti che la rendono una specie differente. Ma *quali sono questi mutamenti particolari?* Su quali caratteristiche si concentra la separazione fra due specie – e quindi l'essenza stessa delle specie?

Vi sono dei punti particolari ed importanti nel processo evolutivo. E non sono strettamente, ad esempio, i momenti in cui ci si adatta ad una nuova nicchia ecologica, o quelli in cui si raggiunge “un certo quantitativo” (in qualche modo misurabile) di cambiamento. Sono i cambiamenti in *un certo tipo di caratteri, quelli riguardanti la riproduzione*, che creano le vere discontinuità nella vita.

Occuparsi della speciazione significa porre l'attenzione ai *tagli nel continuum*, a quei punti che determinano una discontinuità nella sequenza altrimenti continua delle generazioni, utilizzando uno sguardo diverso rispetto a quello dell'orologio molecolare – che sottolinea la continuità e l'omogeneità del tempo (§2.3.1) – e della cladistica – che pur occupandosi degli eventi di suddivisione non li tematizza, e lo fa in funzione della continuità (§2.3.2).

Darwin non faceva distinzione fra la divergenza dei caratteri e l'origine di una nuova specie. Questa indistinzione era estremamente coerente con l'indipendenza dai pattern della riproduzione e dell'eredità che abbiamo più volte sottolineato. La transizione dal suo sguardo a quello proposto da

Konings avviene in due movimenti: il primo (§2.4.1) è *l'attenzione alla riproduzione come punto focale dell'essenza delle popolazioni di organismi e della loro evoluzione*. La genetica pone la riproduzione e i suoi pattern come ambito della variazione dei caratteri, che a sua volta è centrale nel pattern di Darwin. Il secondo (§2.4.2) è *lo spostamento dell'attenzione* dai processi interni alle popolazioni, che ancora una volta sottolineano la continuità, *alle discontinuità fra popolazioni e fra specie*. La genetica della speciazione è la genetica *dei* caratteri riproduttivi e dei *loro* mutamenti.

2.4.1 Primo movimento: la riproduzione e i suoi pattern

Ai tempi di Darwin non si comprendeva ancora la natura della variazione nelle popolazioni. Questa comprensione fu possibile solo in seguito agli sviluppi del tardo diciannovesimo e del ventesimo secolo. Quello che Darwin sapeva come naturalista, tassonomo e studioso di popolazioni naturali era che la variazione nelle popolazioni naturali sembrava essere virtualmente inesauribile.

- Ernst Mayr, 2002

All'inizio del '900, con la scoperta degli studi di Gregor Mendel (1822-1884), la nuova scienza – che in seguito sarebbe stata chiamata genetica – balzò in primo piano, e con esso i meccanismi della riproduzione e dell'eredità da cui l'evoluzionismo darwiniano aveva potuto prescindere. Come funziona l'eredità? Cosa succede nel momento della riproduzione? Per la genetica i processi interessanti e le regolarità (i pattern della genetica) *vanno cercati nel luogo e nel momento della riproduzione*. Le “leggi” di Mendel sono generalizzazioni basate su pattern ripetuti di eredità. La variazione, centrale nell'evoluzionismo di Darwin, è originata e come concentrata nei meccanismi della riproduzione sessuale e nelle regolarità in essi rinvenibili.

Sul finire del XIX secolo Auguste Weissmann (1834-1914) aveva dimostrato il “dogma centrale” della biologia molecolare: le cellule di un corpo, le sue cellule somatiche, durante la propria esistenza non possono produrre effetti sulle sue cellule sessuali, già presenti in uno stadio precoce

dello sviluppo. Questa separazione tra genotipo (l'informazione ereditaria) e fenotipo (il corpo dell'organismo, prodotto dal genotipo in interazione con l'ambiente durante lo sviluppo) da una parte confermava scientificamente *l'indipendenza* dello sguardo di Darwin, eminentemente “fenotipico”, dai meccanismi dell'eredità e della variazione; dall'altra delimitava e portava in primo piano *lo studio della variazione che si origina nel momento della riproduzione*: le modificazioni che accadono ad un organismo nel corso della vita, infatti, non vengono ereditate dai suoi successori, e inoltre i caratteri vengono conservati anche quando non vengono mostrati nel fenotipo. Le uniche variazioni importanti, dunque, avvengono nell'atto riproduttivo.

Per un periodo gli studi genetici sembrarono favorire la discontinuità e l'origine improvvisa di nuove specie a partire da singoli organismi³⁵: *a un certo punto emergerebbe per mutazione un individuo molto diverso dagli altri*, un «mostro di belle speranze» (*hopeful monster*) che, se favorito dalla selezione naturale, darebbe origine istantaneamente ad una nuova specie³⁶. In questo modo la selezione ha solo un ruolo di conservazione e non creativo. L'accento viene posto sulla riproduzione e la mutazione nel singolo organismo.

Il ripristino del nucleo della concezione darwinista fu il grande risultato ottenuto da Ronald Fisher, John Haldane e Sewall Wright, fondatori negli anni '20 e '30 del neodarwinismo: essi, in gran parte grazie alle loro conoscenze matematiche, riuscirono a conciliare la nozione darwiniana di evoluzione per selezione naturale con i meccanismi e i pattern dell'eredità:

- 1) il genotipo *produce* il fenotipo interagendo con l'ambiente; quest'ultimo è distinto e non può retroagire sul genotipo;

³⁵ La particolarità dei geni sembrava confliggere con l'insistenza di Darwin che la variazione in natura è continua e regolare. Le mutazioni che catturarono l'attenzione dei primi genetisti – anche perché più facili da rilevare con tecniche di laboratorio ancora imperfette – erano estremamente negative o dannose, e questo li portò a rifiutare il darwinismo e a ipotizzare che le specie nuove spuntino «dalla notte al mattino, per un semplice atto di mutazione».

³⁶ Richard Goldschmidt (1878-1958) propose questa teoria nel suo testo *The Material Basis of Evolution* (1940).

- 2) gli elementi dell'eredità sono "atomici" e si manifestano in forme alternative. Nel primo decennio del ventesimo secolo quei fattori ereditari atomici furono identificati e denominati *geni*, ciascuno con la propria posizione o *locus* su un cromosoma all'interno del nucleo cellulare;
- 3) la variazione continua è l'esito degli effetti addizionali di molti geni, attivi di concerto, che plasmano un tratto particolare dell'organismo. Quindi gli effetti di una mutazione sul fenotipo possono essere anche lievi;
- 4) la *suddivisione delle popolazioni in due sessi* è un pattern che caratterizza la riproduzione di gran parte del mondo vivente, ed è una regolarità fondamentale, nel senso che condiziona tutti gli altri pattern della produzione di variazione; la riproduzione sessuale stabilisce una certa rete di relazioni riproduttive che danno forma e pattern alla popolazione;
- 5) il fatto che *il sesso mescola i geni* è un'altra regolarità fondamentale: quando un membro della popolazione a riproduzione sessuata si riproduce con un altro, essi producono una ricombinazione interamente nuova dei loro geni³⁷. Questo modo di produzione di novità va ad aggiungersi agli eventuali errori di trascrizione chiamati mutazioni (§2.3.1).

Queste sono le condizioni, i pattern fondamentali e fondativi a partire dai quali si possono studiare altri pattern più particolari. Essi, specialmente gli ultimi due, stabiliscono un livello di realtà superiore agli organismi: quello delle popolazioni. *Gli organismi di una popolazione sono tenuti insieme dalla*

³⁷ La variazione dei genotipi che forniscono il materiale per la selezione è prodotta dalla ricombinazione nella meiosi, un processo di ristrutturazione e riassortimento dei cromosomi parentali. Essa è composta da due suddivisioni cellulari consecutive, e precede la formazione dei gameti aploidi. Alla prima divisione, i cromatidi fratelli dei cromosomi omologhi si attaccano l'uno all'altro. Possono rompersi nei punti in cui si sovrappongono in un processo chiamato *crossing over*. Un cromatide rotto può unirsi al punto di rottura dell'altro cromatide e formare un nuovo cromosoma composto. Nella

riproduzione sessuale e i pattern del livello-popolazione derivano innanzitutto dalla duplicità della riproduzione e dal fatto che il sesso mescola i geni.

La rete delle relazioni riproduttive è il tessuto che tiene insieme e dà realtà alle popolazioni di organismi. La realtà di tali popolazioni è ben rappresentata dal concetto chiave di *pool genico*: se la popolazione è tenuta insieme dalle relazioni riproduttive, e se il sesso mescola i geni, si può dire che esiste una sorta di serbatoio di geni condivisi dalla popolazione e disponibili per dare origine alla generazione successiva³⁸: il pool genico presenterà specifici vincoli e pattern di variazione. In più, le mutazioni lo riforniranno continuamente di variabilità.

I pattern di mutamento del pool genico divennero l'oggetto della *genetica delle popolazioni*, ovvero lo studio matematico della composizione genetica della popolazione e delle sue modificazioni.

La genetica fisiologica fa riferimento al singolo e alla allocazione dei geni di quell'individuo nelle differenti cellule, mentre la genetica delle popolazioni lo fa a gruppi di organismi che si riproducono. (Eldredge 1999:175)

Con l'avvento della genetica delle popolazioni si entra nello specifico del funzionamento della trasformazione dei gruppi di organismi. La riproduzione sessuale, con i suoi specifici pattern, produce la variazione e permette così l'evoluzione, che risulta di nuovo *strettamente intragenealogica, continua, graduale*, proprio i temi darwiniani che abbiamo visto nel §2.3. La compatibilità e l'unità di intenti tra i modelli della genetica delle popolazioni e quelli proposti da Darwin portarono ad una stretta e durevole identificazione: *l'evoluzione veniva considerata esclusivamente come un cambiamento*

seconda divisione i cromosomi omologhi vanno casualmente ai poli opposti, producendo così set cromosomici completamente nuovi.

³⁸ Certo, il termine "pool genico" è in qualche modo fuorviante, perché i geni non nuotano liberi come in una sorta di piscina (il significato letterale di *pool*) in cui ogni combinazione è verosimile, bensì sono disposti linearmente sui cromosomi di individui concreti. Non tutte le combinazioni sono quindi possibili, e certamente non tutte egualmente probabili

*mediato dalla selezione nell'ambito delle singole popolazioni*³⁹. Passando per la riproduzione, il pattern darwiniano era stato ristabilito e consolidato.

Le grandi escluse erano, ancora una volta, la natura della specie e la questione della discontinuità: se l'evoluzione accade all'interno delle singole popolazioni, le specie (se non coincidono con le popolazioni, cosa comunque assai rara) perdono significato e ruolo nel processo evolutivo. Di conseguenza, perde anche senso in questo sguardo chiedersi quando e come abbia origine una nuova specie, in cosa consistano le discontinuità⁴⁰.

Negli anni '30 Sewall Wright ingaggiò con Fisher un lungo dibattito, incentrato sulla sua visione della natura e della struttura delle *specie*. Poiché – notò Wright – fattori interni ed esterni limitano in vari modi la dispersione casuale di individui, le specie sono composte da una serie di popolazioni semi-isolate: hanno aree di distribuzione inerentemente e necessariamente disgiunte, a dispetto della linea netta che si può disegnare intorno all'insieme dei loro habitat naturali. Ciò non preclude, però, la possibilità di uno scambio di geni (o *flusso genico*) tra le popolazioni: esse attraverseranno dunque storie evolutive semi-indipendenti. La divergenza evolutiva è, per Wright, importante quando il flusso genico risulta molto ridotto o assente: in quei casi i diversi regimi selettivi in ecosistemi differenti, ma anche delle diverse sequenze di mutazioni (*deriva genetica*), del campionamento iniziale della variazione genetica e di altri fattori possono produrre una divergenza di tipo diverso: la nascita di una nuova specie.

Wright era riuscito ad attribuire realtà e legittimità al livello della specie, a caratterizzarlo con i pattern della distribuzione, del flusso genico, della deriva genetica. Stabilendo un tipo di continuità tra le popolazioni, apriva la

³⁹ È la posizione di Ronald Fisher, che ebbe una durevole fortuna. Ancora in Mayr (2002) si trova «E la popolazione si rivela il luogo più importante per l'evoluzione. *Il modo migliore per comprendere l'evoluzione è considerarla come il succedersi genetico degli individui di ogni popolazione di generazione in generazione*» (76). E ancora «Il mutamento di una popolazione che ne risulta è chiamato evoluzione. Poiché tutti i cambiamenti hanno luogo in popolazioni di individui geneticamente unici, l'evoluzione è necessariamente un processo graduale e continuo» (86).

possibilità di indagare un altro tipo di discontinuità: *quello tra specie diverse*. Wright fu il “grande dimenticato” dai genetisti delle popolazioni, ma le sue concezioni furono riprese da Theodosius Dobzhansky ed Ernst Mayr quando negli anni '40 affrontarono il tema della discontinuità nell'evoluzione.

2.4.2 Secondo movimento: teorie della discontinuità

È sempre stato chiaro che la genetica delle popolazioni da sola difficilmente produrrà una teoria evolutiva completa che ci possa dire perché il cambiamento evolutivo si verifica, quando si verifica e perché perlopiù la stabilità è una regola. Fu Sewall Wright, presto spalleggiato da tre luminari della biologia, ad affrontare la questione.

- Niles Eldredge, 1999

Neanche i genetisti di punta dell'inizio del '900, fondatori della genetica delle popolazioni, erano stati in grado di contribuire alla comprensione della speciazione: vedendo il processo evolutivo come cambiamento delle frequenze geniche all'interno di una popolazione avevano finito, come Darwin, per sottolineare la continuità senza focalizzare le discontinuità (e proprio questa similitudine aveva permesso la riconciliazione dei due sguardi).

Affrontare il tema delle discontinuità, dei tagli nel continuum dell'evoluzione, volle dire chiedersi: *cosa distingue popolazioni della stessa specie da popolazioni di specie diverse?* Focalizzare la variazione *tra* popolazioni, invece che i fenomeni intrapopolazionali, fu uno *switching* necessario per occuparsi della trasformazione di una popolazione in una specie differente. Innanzitutto, dunque, riprendere l'esistenza e la specificità delle specie, di Wright: *non esistono solo popolazioni, ma esse formano gruppi più ampi realmente esistenti, le specie*. Le popolazioni che compongono la specie sono “tenute insieme” da un flusso genico più o meno intenso.

Ne *La genetica e l'origine delle specie* (1937) Theodosius Dobzhansky riprese il concetto di Wright, riportando in vita i concetti di isolamento

⁴⁰ Nel §2.5.5 accenneremo ad uno studio di genetica delle popolazioni sui ciclidi, ponendo in luce

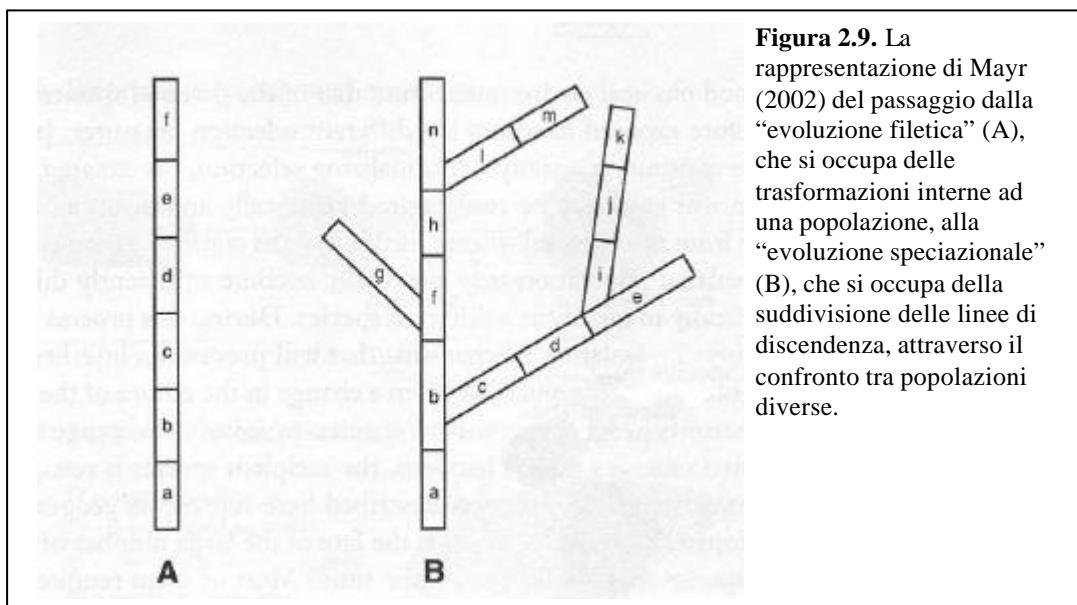


Figura 2.9. La rappresentazione di Mayr (2002) del passaggio dalla “evoluzione filetica” (A), che si occupa delle trasformazioni interne ad una popolazione, alla “evoluzione speciazione” (B), che si occupa della suddivisione delle linee di discendenza, attraverso il confronto tra popolazioni diverse.

geografico e riproduttivo, a lungo trascurati: i membri di popolazioni della stessa specie possono incrociarsi fra loro, e non con quelli di altre specie. Dobzhansky sosteneva che Darwin avesse sbagliato a minimizzare la discontinuità nelle caratteristiche fisiche degli organismi:

Il punto più critico era che Darwin non aveva dato risalto alla generica incapacità di incrociarsi delle specie strettamente affini e non si soffermò mai in maniera approfondita sulla ramificazione evolutiva, sulla proliferazione delle specie. (Eldredge 1995:23)

Fu precisato così il *concetto biologico di specie*: «Le specie sono gruppi di popolazioni naturali che, potenzialmente o di fatto, si incrociano tra loro e sono riproduttivamente isolate da altri gruppi simili».

È così possibile porre la domanda su quando nasca una nuova specie: *le modificazioni che contano per l'origine di nuove specie saranno quelle che riguardano i caratteri riproduttivi* e il riconoscimento tra gli individui maschili e quelli femminili della popolazione.

L'ornitologo Ernst Mayr seguì ben presto Dobzhansky con *Systematics and the Origin of the Species* (1942). Secondo Mayr già negli anni '20 gli specialisti di alcuni gruppi di organismi avevano raggiunto la convinzione che

come esso privilegi la continuità e la chiusura organizzativa della popolazione.

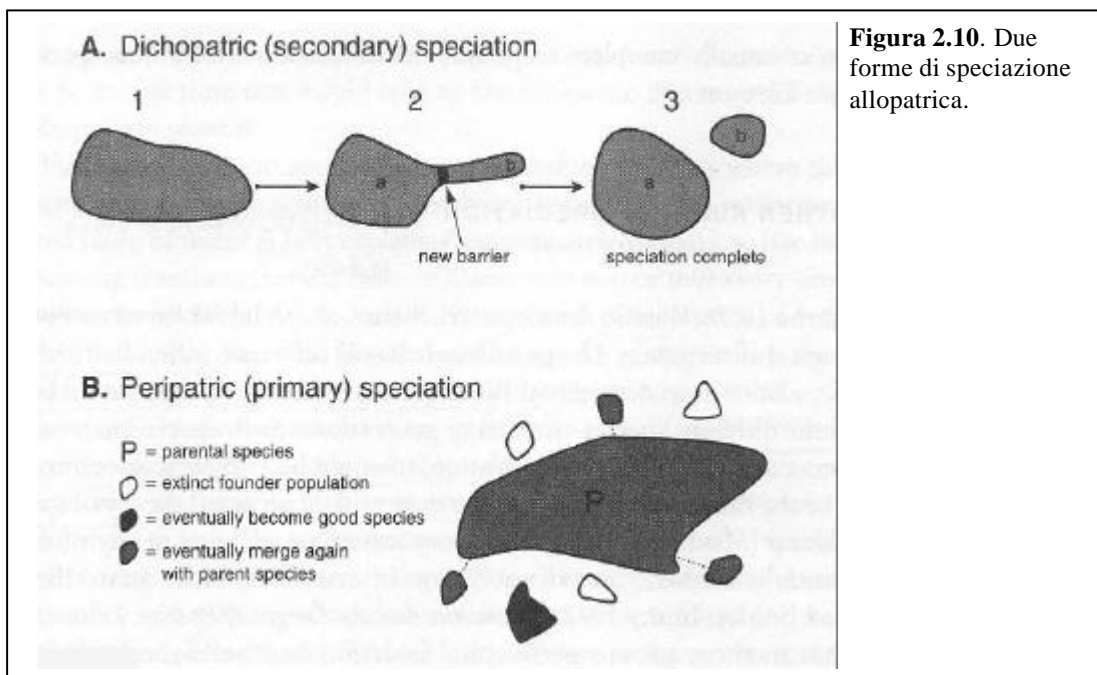


Figura 2.10. Due forme di speciazione allopatrica.

l'approccio geografico fosse il modo di risolvere il problema della speciazione adottando la teoria della *speciazione allopatrica o geografica* secondo la quale una specie può evolvere a partire dal momento in cui una popolazione, separata dalla popolazione genitrice, sviluppa *meccanismi isolanti*⁴¹ che prevengono il incrocio con la specie parentale nel caso un cambiamento nella natura delle barriere permetta alla specie novella di invadere l'areale di quella parentale (Figura 2.10 A). Il lavoro di questi pionieri rimase però virtualmente ignoto ai genetisti matematici di popolazioni.

Dai primi anni '40, la teoria della speciazione allopatrica acquisì molta popolarità, tanto che per la grande maggioranza dei biologi divenne – ed è ancora oggi⁴² – *la* teoria della speciazione. Precisando il tipo di mutamento che suddivide una specie da un'altra, la teoria allopatrica focalizza le discontinuità nel continuum dell'evoluzione, i punti di ramificazione (Figura 2.9 B). Nello stesso tempo, individua ancora di più nella genealogia – più che

⁴¹ Sulla definizione «meccanismi isolanti» e sul «sistema di riconoscimento del partner» si veda la discussione nel §2.8.3.

⁴² Altri tipi di speciazione sembrano rari e ancora in gran parte poco conosciuti. L'occorrenza esclusiva della speciazione allopatrica nei mammiferi e negli uccelli, tuttavia, non esclude la possibilità di speciazione simpatica (cioè che avviene in una popolazione locale senza l'insorgere di

nei processi come la selezione naturale – il percorso chiave per capire l'evoluzione.

Ma con la distinzione tra speciazione dicoptrica (Figura 2.10 A) e peripatrica (B), e soprattutto con l'assegnazione di una maggiore frequenza alla seconda, sarebbe stato fatto un passaggio ulteriore.

La speciazione dicoptrica è semplicemente la formalizzazione di ciò che Darwin intendeva con “suddivisione delle discendenze”: l'isolamento è causato dal sorgere di una barriera tra due porzioni di una specie, precedentemente contigue, e le due linee di discendenza continuano a trasformarsi in modo lento e uniforme, costituendo quindi *due casi di gradualismo filetico*. Per Darwin le nuove specie possono sorgere in due modi: in seguito alla trasformazione di un'intera popolazione da uno stato ad un altro (anagenesi), oppure in seguito alla divisione di una linea di discendenza (speciazione). Come è stato notato da Mayr (1959), però, Darwin confuse questa distinzione: anche nei punti in cui discusse effettivamente la speciazione, questa comportava la medesima aspettativa, una lunga catena di forme intermedie caratterizzata da gradazioni insensibili.

In natura, invece, accade che *vi siano quasi sempre* molte popolazioni più o meno isolate dalla specie principale, e che esse si trovino *in particolare alla periferia* dell'area di distribuzione della specie (Figura 2.10 B). Queste popolazioni sono di piccole dimensioni e geneticamente impoverite, quasi completamente isolate, il loro pool genico è statisticamente differente da quello della popolazione genitrice e sono sottoposte alle pressioni selettive di un ambiente completamente nuovo, con condizioni estreme e differenti da quelle “ottimali” della specie. Tutte queste caratteristiche, secondo la teoria dell'*evoluzione speciazione* (Mayr 1954), fanno di queste popolazioni, stabilite al di là dei confini dell'area della specie, dei gruppi “fondatori” che possono andare incontro – quando non colpite dall'estinzione e dal flusso (barriere geografiche) in altri organismi: per le loro peculiarità riproduttive proprio i ciclidi sono uno di

genico, a cui sono particolarmente vulnerabili – a ristrutturazioni genetiche rapide e profonde⁴³.

L'importanza della speciazione peripatrica è la maggiore velocità e facilità del mutamento evolutivo e della speciazione. Essa non equivale affatto a due casi di gradualismo filetico. La teoria dell'evoluzione speciazione ritiene che la speciazione peripatrica avvenga molto più frequentemente di quella dicopatrica, e che perciò i “tagli” non siano solo punti nel tempo continuo e costante dell'evoluzione, ma corrispondano a ritmi e modi di mutamento diversi. Gli eventi di speciazione hanno caratteristiche e tempi diversi da quelli popolazionali.

Questa implicazione della teoria dell'evoluzione speciazione fu però a lungo ignorata dall'evoluzionismo basato sulla genetica delle popolazioni, molto più a proprio agio con la speciazione dicopatrica e con i due processi di gradualismo filetico che continuano indipendentemente soprattutto per deriva genetica. L'immagine dell'evoluzione, almeno in tempo geologico non fu molto modificata. Si dovette attendere il 1972⁴⁴ perché l'evoluzionismo traesse davvero le conseguenze dell'evoluzione speciazione, e la macroevoluzione venisse costituita come un campo di studi autonomo.

Riepilogando il percorso di questo paragrafo, il mutamento evolutivo di Darwin – incarnato nell'orologio molecolare – è graduale ed omogeneo, e la

quei gruppi di organismi in cui fioriscono teorie di speciazione simpatica (§2.5.5).

⁴³ Wright (1931, 1932) aveva già mostrato teoricamente le caratteristiche del mutamento nelle piccole popolazioni. Esse hanno una tendenza verso l'omogeneità genetica o almeno verso una variabilità molto ridotta. In esse l'eliminazione accidentale di geni può essere un processo più efficace della selezione e le mutazioni recessive hanno molte più possibilità di diventare omozigotiche. I calcoli di Sewall Wright indicano che le popolazioni effettive *devono* essere piuttosto piccole, dell'ordine di poche centinaia di individui o meno, per aspettarsi che si approssimino all'omogeneità genetica dovuta alla perdita accidentale di geni. L'evoluzione dovrebbe procedere *più rapidamente* nelle piccole popolazioni che in quelle numerose. La variabilità ridotta delle piccole popolazioni non è sempre dovuta alla perdita accidentale di geni, bensì spesso al fatto che la popolazione fu iniziata da una singola coppia o da una singola femmina fertilizzata (*effetto fondatore*). Questi “fondatori” della popolazione portavano con sé solo una porzione molto piccola della variabilità della popolazione genitrice.

⁴⁴ «Eldredge e Gould (1972) hanno chiamato questo processo “evoluzione per *equilibri punteggiati*”, sottolineando che se tale specie avesse successo e diventasse effettivamente adattata ad una nuova nicchia o zona adattiva, potrebbe successivamente rimanere invariata per molte centinaia di migliaia

nascita di una nuova specie non è distinta dalla separazione di una linea genealogica. Konings obietta che la speciazione è un tipo di mutamento di tipo particolare: riguarda i meccanismi riproduttivi.

I pattern della riproduzione erano già stati notati ed apprezzati da Darwin per la loro natura puramente genealogica. La nascita della genetica delle popolazioni (Provine 1971), i cui protagonisti principali furono Fisher, Wright e Haldane negli anni '20 del '900, ancorò saldamente l'evoluzione ai pattern di eredità e variazione all'interno delle popolazioni. Facendo questo accentuò come Darwin la continuità e l'omogeneità del tempo evolutivo.

La riproduzione dà una struttura, dei pattern ai gruppi di organismi. Da quando esiste la riproduzione sessuale c'è una rete di relazioni che tengono unita e funzionante la popolazione, e fanno sì che essa coevolva tutta insieme.

Negli anni '40, nel contesto della Sintesi Moderna (Mayr e Provine 1980), Mayr e Dobzhansky contribuirono alla condivisione delle conoscenze tra genetisti e naturalisti. In particolare questo portò allo studio delle differenze tra le popolazioni, introducendo così l'aspetto di discontinuità che era rimasto in disparte. La teoria della speciazione allopatrica caratterizzava finalmente i "tagli nel continuum" come momenti di insorgenza di meccanismi isolanti⁴⁵.

La teoria della speciazione peripatrica, invece, che avrebbe implicato una considerazione qualitativamente diversa dei tempi della macroevoluzione, rimase sullo sfondo.

se non milioni di anni. Tale *stasi* di una specie popolosa e diffusa è ampiamente osservata nella documentazione fossile» (Mayr 1982:193). Si veda il §4.2.

⁴⁵ Non fu un mutamento facile neanche per i suoi autori. Ancora nel 1941 Ernst Mayr scriveva: «[...] le popolazioni isolate hanno raggiunto *un grado di divergenza tale da poter essere considerate* come specie valide, separate» (1941:159, cors. nostro).



Figura 2.11. Dimorfismo sessuale in una coppia di *Lamprologus brevis* (Tanganyika): il maschio è più colorato e più grande rispetto alla femmina. Il dimorfismo sessuale è particolarmente pronunciato nelle specie conchigliofile, nelle quali svolge un ruolo diretto all'interno del rituale riproduttivo.



Figura 2.12. Maschi di: *Tropheus* sp. "Black" da Bemba, *T. brichardi*, *T. sp.* "Black" da Kiriza (Tanganyika) in colorazione riproduttiva. Il primo è geneticamente più affine al secondo, nonostante il pattern di colorazione lo avvicini maggiormente al terzo (vedi testo).



Figura 2.13. Esemplari maschi di *Pseudotropheus zebra*, sulla cui pinna anale sono visibili le "macchie a uova", che hanno un ruolo fondamentale nel rituale riproduttivo e probabilmente anche nel riconoscimento del partner. Si noti la tonalità gialla oppure blu nella colorazione del corpo.

2.5 – *Pattern riproduttivi ereditari nei ciclidi*

La rete di relazioni riproduttive, che abbiamo visto dare realtà e pattern tanto alle popolazioni quanto alle specie, è incarnata in una serie di caratteristiche morfologiche e comportamentali degli organismi che è rigorosamente ereditaria, e che pertanto da una parte è garanzia di continuità e dall'altra apre la possibilità di speciazione attraverso mutazioni.

2.5.1 **Coordinazione ereditaria e dimorfismo sessuale**

I pattern riproduttivi sono tutti basati su un dato fondamentale: lo stesso pool genico dà origine a *due sessi*. La popolazione è formata da *due* componenti correlate, la parte maschile e la parte femminile. I pattern riproduttivi – e il loro mutamento – sono indissolubili da questa dicotomia di base, da questa *coordinazione ereditaria* fra i due fenotipi di base che sorgono dal medesimo pool genico⁴⁶.

Anche in questa percezione la realtà dei ciclidi viene in aiuto: il *dimorfismo sessuale* – cioè la differenza di aspetto tra maschio e femmina – è un pattern diffuso ed estremamente evidente nei ciclidi (si veda l'esempio in Figura 2.11). Se i sessi di una specie sono estremamente differenti, la necessità di distinguerli e rappresentarli in modo adeguato non consentirà di dimenticare la natura popolazionale e duplice delle comunità biologiche, e l'importanza della riproduzione per la loro coesione ed evoluzione.

La classificazione di molti ciclidi è basata principalmente sulla colorazione riproduttiva del maschio. I caratteri riproduttivi della femmina –

⁴⁶ La specie, la popolazione, la riproduzione, l'evoluzione sono fenomeni completamente diversi negli organismi che presentano suddivisione fra i due sessi. Le "specie" di organismi unicellulari, come i forami planctonici, non sono tenute insieme da pattern riproduttivi. Sono semplicemente insiemi di cloni identici. La discontinuità viene prodotta istantaneamente per mutazione nel momento della clonazione (Gould e Eldredge 1977; Gould 2002a:802-810). Come dice Mayr (2002:173) «Negli organismi asessuati non esiste equivalente delle specie biologiche degli organismi che si riproducono sessualmente. Comunità riproduttive come le biopopolazioni non esistono nei procarioti [...]. In tali

pur fondamentali – sono raramente distinguibili da un osservatore, in quanto consistono spesso nelle capacità di riconoscimento del partner conspecifico.

Herbert Axelrod, nella sua rassegna dei ciclidi di tutto il mondo, specifica:

Concludendo, tutto ciò in realtà riguarda solo i maschi. Molti pesci femmina del lago Malawi sono così simili che costruire una classificazione basata solo su esemplari femmine sarebbe quasi impossibile. (Axelrod 1993:332)

Come si capisce ancora meglio dal seguente brano di Goldschmidt, il dimorfismo sessuale obbliga ad uno sforzo mentale consapevole per focalizzare la relazione riproduttiva mettendo tra parentesi altre forme di relazione⁴⁷:

suddividevo il campione, in genere alcune centinaia di pescetti, su lunghi tavoli di legno nel corridoio davanti al laboratorio. Mi costava grande fatica non dividere i pesci per forma e colore, ma per specie, in lunghissime file di due: maschio e femmina. Prima di tutto suddividevo i maschi per colore e forma, e poi cercavo le femmine corrispondenti per ogni specie, più o meno grige, che a volte presentavano lo stesso motivo di colori e chiazze dei maschi ma più delicato, più discreto. (Goldschmidt 1994:24)

A partire da questa dicotomia di base tra due componenti correlate in ogni popolazione, si costruiscono i caratteri riproduttivi e il processo, importantissimo, della selezione sessuale.

2.5.2 Riconoscimento del partner attraverso indizi visuali

La *colorazione riproduttiva del maschio* sembra avere un ruolo significativo nella biologia riproduttiva della maggior parte dei ciclidi haplochromini. I maschi che nella stagione riproduttiva assumono la “piena colorazione” – che è quella maggiormente utilizzata nella definizione e nel riconoscimento delle specie e delle varietà – sono spesso quelli che ne hanno conquistato il diritto lottando contro altri maschi per il predominio del

casi, si è forzati a ritornare indietro ad una definizione tipologica di specie e riconoscere queste specie, le cosiddette agamospecie, attraverso il grado di differenza».

⁴⁷ Ad esempio la relazione di somiglianza, tanto congeniale al nostro pensiero, come vedremo nel §3.5.2.

territorio (§2.5.4). I maschi sottomessi sono invece solitamente poco colorati, difficilmente distinguibili dalle femmine e dagli esemplari giovani. Mantenere la piena colorazione è dispendioso in termini energetici, e anche questo denota probabilmente la superiorità e la buona salute del maschio dominante.

I famosi bei colori dei ciclidi si riferiscono spesso unicamente ai “maschi dominanti nella stagione riproduttiva”. Il colore dei maschi *corrisponde* alla sensibilità visiva dei ciclidi – nella fattispecie delle femmine: i loro occhi hanno tre pigmenti nel cono retinale e la sensibilità maggiore è o per il blu o per il rosso/giallo (Seehausen et al. 1997; Galis e Metz 1997). Le femmine dei ciclidi hanno (quando le condizioni di luce sono sufficientemente buone) una forte preferenza per i maschi di un particolare colore.

I maschi di specie simpatriche strettamente imparentate differiscono sempre in colore: una ha maschi blu, l'altra gialli o rossi. È possibile che popolazioni separate da più tempo siano cambiate, ma non in questo importante aspetto (Figura 2.12). *Nel pool genico delle popolazioni di ciclidi c'è quindi una precisa correlazione tra la sensibilità e la preferenza visiva delle femmine e la colorazione riproduttiva del maschio.*

Prove dell'importanza degli indizi visuali per il mantenimento della relazione riproduttiva (e quindi dell'isolamento) derivano da esperimenti comportamentali in una luce monocromatica che maschera le differenze di colorazione, in cui di conseguenza la preferenza femminile per i maschi conspecifici viene a mancare. Nel lago Vittoria (Seehausen et al. 1997) l'aumento della torbidità dell'acqua dovuta alle attività umane ha causato la caduta di molte barriere riproduttive, l'ibridazione e quindi di fatto la dissoluzione di molte specie.

I maschi di moltissime specie di ciclidi presentano sulla pinna anale macchioline gialle, simili per forma e colore alle loro uova (Figura 2.13) che si pensa attraggano le femmine e aumentino il tasso di fertilizzazione. Queste macchie, oltre a far parte dei complessi pattern comportamentali riproduttivi (§2.5.4), potrebbero essere anche uno degli indizi utilizzati dalle femmine per

discriminare i partner conspecifici dagli altri. Tijs Goldschmidt (Goldschmidt 1991, 1994; Goldschmidt e De Visser 1990) ipotizza una *correlazione* fra la forma, la dimensione, il colore delle uova deposte dalla femmina e le macchie a forma di uovo presenti sulla pinna anale del maschio conspecifico. Le macchie potrebbero così avere un ruolo nell'identificazione del partner e anche nella formazione di nuove specie (§2.5.5).

Nell'esperimento di Seehausen et al. (1997) le femmine, non potendo discriminare i maschi conspecifici, preferivano i maschi delle specie più grandi e più attive. Ciò suggerisce che la tonalità del corpo del maschio sia il fattore primario in *una gerarchia* di indizi visuali utilizzati dalle femmine per discriminare i potenziali partner.

2.5.3 Cure parentali e struttura familiare

Il comportamento riproduttivo dei ciclidi è, al pari della colorazione e della sensibilità visiva, strettamente ereditario. Gli studi etologici sui pesci infatti, in particolare quelli relativi al loro comportamento riproduttivo, escludono possibilità di apprendimento comunque intese⁴⁸.

I ciclidi si riproducono fondamentalmente per mezzo di uova deposte sul substrato o in una specie di nido. Una delle particolarità della loro riproduzione sta nel fatto che tra essi le *cure parentali*, non certo comuni nel mondo ittico⁴⁹, sono la norma e non l'eccezione: i ciclidi concentrano lo

⁴⁸ Ad esempio, un esemplare che costruisce il nido per la prima volta lo costruirà altrettanto rapidamente e perfettamente di altri più anziani (Nieddu 1995).

⁴⁹ Nei pesci le uova e gli avannotti corrono il pericolo di essere divorati anche da coloro che poco prima li hanno generati, non solo perché alcune specie sono cannibali, ma soprattutto perché in natura sia le uova che le larve fanno parte del plancton che è l'elemento essenziale di sopravvivenza e di crescita per molte specie ittiche. Esistono specie di pesci che depongono da centinaia a milioni di uova, senza preoccuparsi della loro sorte (arrivando in alcuni casi a cibarsene), facendo leva sul numero elevato di uova e sulla probabilità che almeno alcune di esse giungano a maturazione per garantire la continuità della specie (Nieddu 1995).

sforzo riproduttivo non nel numero di uova, ma nelle cure parentali successive alla deposizione; in pratica tanto maggiore è la cura per la nidiata, tanto minore è il numero di uova necessario, poiché le probabilità di vita dei piccoli crescono con l'intensità e la costanza delle cure parentali. Tale complesso di cure parentali si accompagna frequentemente alla formazione di una *coppia parentale monogama*, un'altra particolarità rara nel mondo ittico.

È possibile distinguere 5 pattern familiari tra i ciclidi (li abbiamo riassunti nel §3.5 dell'introduzione, si veda anche Nieddu 1995). Molte specie di ciclidi hanno inoltre una forma di cure parentali che li rende ancora più affascinanti: sono *incubatori orali* (*mouthbrooders*, Figura 2.14), uno dei genitori, cioè, custodisce nella cavità orale le uova dalla deposizione e fecondazione sino alla schiusa, e poi gli avannotti sino alla loro completa indipendenza, e per fare questo spesso rinuncia per settimane ad alimentarsi⁵⁰. Tra i ciclidi, tutti gli haplochromini sono incubatori orali, mentre i tilapiini includono sia substratofili che incubatori orali.

Le cure parentali e la struttura familiare sono, naturalmente, altri aspetti della relazione che lega le componenti maschile e femminile di una popolazione: richiedono una *coordinazione ereditaria* dei comportamenti dei due partner, necessaria alla riproduzione. Ogni generazione eredita la coordinazione genetica dei comportamenti maschili e femminili che ha permesso la produzione di quella generazione stessa. E anzi tende naturalmente ad ereditare proprio quelle coordinazioni meglio riuscite, che hanno funzionato meglio.

⁵⁰ La qualità di queste cure parentali, e quindi la facilità di riprodurre questi pesci (per esempio in una vasca che ne contiene altri) è anche uno dei motivi che rendono interessanti i ciclidi ad uno sguardo acquariofilo (vedi cap. 3).



Figura 2.14. Molte specie di ciclidi sono incubatori orali: uno dei genitori (di solito la femmina) prende in bocca le uova subito dopo la deposizione e la fecondazione, e protegge in questo modo i piccoli fino a quando non sono sufficientemente autonomi. A sinistra, una femmina di *Cyprichromis* con i piccoli in bocca. A destra, una femmina di *Cyrtocara moorii* lascia andare i piccoli, per poi riprenderli in bocca in presenza di un pericolo.



Figura 2.15. Una coppia di *Pseudotropheus tropheops* nel corso del rituale riproduttivo, in posizione TB. Si noti la somiglianza dell'uovo con le macchie sulla pinna anale del maschio (a destra), la colorazione riproduttiva blu del maschio stesso e il dimorfismo cromatico.

2.5.4 Alcuni pattern comportamentali

Il comportamento riproduttivo comprende pattern comportamentali istintivi complessi, composti da un certo numero di atti in successione “gerarchica”, in cui cioè un certo atto dipende dal precedente e ne influenza uno successivo. Una volta scatenata da stimoli appropriati una coordinazione ereditaria procede sino al suo termine, ed è spesso del tutto irrilevante che la cosa abbia senso o meno.

Gli incubatori orali presentano rituali riproduttivi particolari che permettono di introdurre rapidamente le uova nella bocca della madre, senza tuttavia impedire la fertilizzazione. Il più importante è un pattern comportamentale chiamato inseguimento della coda (*tail-chasing*), posizioni a T (*T-positions*) o anche in altri modi (Trewavas 1992; Konings, 1992; 1989). Le posizioni a T che si alternano sono:

- TA: il muso del maschio entra in contatto con il corpo della femmina in posizione ventrale vicino alla bocca;
- TB: il maschio posiziona il suo corpo di fronte alla femmina con il suo ventre vicino alla bocca (Figura 2.15).

La serie di posizioni a T può durare pochi secondi o anche 30 minuti nella fecondazione reale, nella quale in posizione TA la femmina depone uno o più uova e in posizione TB le prende in bocca, lasciando che il maschio le fecondi prima oppure più rapidamente, così da rendere necessaria l'ingestione dello sperma per fertilizzarle. È in quest'ultimo movimento che Wickler (1962) suggerì che la femmina venga ingannata dalle finte uova sulla pinna anale del maschio, cercando di abboccarle e dando così al maschio la possibilità di emettere lo sperma e fecondare le uova che già si trovano nella propria bocca. Per Konings (1989) invece le macchie hanno semplicemente la funzione di segnalare alla femmina il luogo nel nido dove deporre le uova. La serie di posizioni TA-TB-TA-TB-ecc. è ripetuta fino a quando la femmina non ha più uova da deporre. L'importanza di questa coordinazione ereditaria è che

attraverso la mutua stimolazione essa *sincronizza gli atti riproduttivi* della femmina e del maschio e facilita la fertilizzazione.

Nel quadro più generale del comportamento riproduttivo particolare attenzione richiede l'esame del *comportamento di lotta* (Nieddu 1995): le prime fasi del corteggiamento vengono infatti spesso scambiate per combattimento in quanto esso inizia spesso con comportamenti aggressivi. I ciclidi lottano solo quando è strettamente necessario, per l'area abitativa, il territorio riproduttivo, le femmine e, tra partner, per la cura della nidiata. L'intensità della lotta sale per livelli, ad ognuno dei quali il più debole ha la facoltà di abbandonare la "partita", per lo meno in natura. Questa fase dura a volte tanto a lungo che le riserve di uno dei due contendenti spesso si esauriscono e la lotta termina con l'affaticamento dell'animale più debole. Si usa definire questo tipo di battaglie *tornei* o *lotte commentate*. Questi tornei permettono ai due contendenti di stabilire quale sia l'animale più forte senza che questo danneggi più del necessario l'esemplare più debole. La maggioranza dei ciclidi segue forme di torneo molto simili che si sviluppano attraverso le seguenti fasi:

- fase 1: minaccia mediante ingrandimento del corpo;
- fase 2: minaccia a lato dell'avversario con colpi di coda;
- fase 3: nuoto "a carosello", che di norma è uno sviluppo delle minacce a lato;
- fase 4: lotta mediante la bocca;
- fase 5: fuga del perdente, spesso accompagnata da una posizione e da una colorazione indicante inferiorità.

Le diverse specie presentano poi differenze nei dettagli della lotta, il che rappresenta dunque un altro esempio di comportamento coordinato geneticamente codificato, quindi ereditario. La relazione riproduttiva è fortemente codificata, e incarnata da caratteri ben precisi, che collegano i due sessi e tengono unito il tessuto relazionale della popolazione e della specie.

Tanto gli indizi visivi quanto i pattern comportamentali sono strettamente ereditari: la riproduzione perpetua se stessa.

2.5.5 Un meccanismo squisitamente genealogico: selezione sessuale e speciazione simpatrica

La formazione di nuove specie va di pari passo con la formazione di adattamenti a circostanze divergenti. Questa era l'impostazione di Darwin, e in effetti a volte può essere così, mentre altre volte le cose vanno in modo molto diverso. Cosa sarebbe accaduto se Darwin non fosse andato sulle Galápagos ma fosse venuto da noi, nei Paesi Bassi? Forse avrebbe preso in considerazione il ruolo che la selezione sessuale può avere nella formazione delle specie. Forse avrebbe scoperto che le femmine schizzinose nella scelta del partner possono dare l'avvio alla formazione di specie nuove. Forse oggi avremmo una teoria dell'evoluzione diversa (Goldschmidt 1994:112).

I pattern della riproduzione permettono e guidano l'evoluzione (§2.4.1). Ma, come sottolinea la teoria della speciazione (§2.4.2) la riproduzione, a sua volta, evolve. Il cambiamento dei pattern riproduttivi può avvenire come effetto collaterale dell'adattamento a condizioni di vita diverse, quindi in base ai processi "economici" della selezione naturale.

Nelle popolazioni agisce sempre e comunque, oltre alla selezione naturale, un processo squisitamente genealogico e riproduttivo: la *selezione sessuale*, cioè la continua preferenza sessuale di individui con determinate caratteristiche ed ornamenti da parte dei partner dell'altro sesso. Un sesso compie dunque selezione sessuale nei confronti dell'altro – più spesso sono le femmine a scegliere il partner – e, poiché i caratteri selezionati sono ereditari, la selezione sessuale può, al pari di quella naturale, produrre cambiamenti all'interno del gruppo, che avranno però molto meno a che fare con le condizioni di sopravvivenza: la popolazione si adatta *a se stessa*, le femmine si adattano ai maschi e i maschi alle femmine, le preferenze sessuali si adattano agli ornamenti sessuali e gli ornamenti sessuali si adattano alle preferenze sessuali. *Nel pool genico della popolazione si crea quindi un anello*

di retroazione: i geni sono ad un tempo agenti di selezione (governando la preferenza) e oggetti selezionati (dando origine all'ornamento).

Anche Darwin aveva distinto la selezione naturale – che implica cambiamenti evolutivi nel soma – e la selezione sessuale che invece influenza le strutture riproduttive. Per Darwin, per i genetisti delle popolazioni e per gran parte dell'evoluzionismo i modelli basati sulla selezione sessuale sono particolarmente interessanti perché *permettono ancor di più di focalizzarsi su pattern intragenealogici*, mettendo tra parentesi gli aspetti economici.

La letteratura sui ciclidi è particolarmente ricca di ipotesi che privilegiano la selezione sessuale (ad esempio McKaye 1991, Stauffer e Kellogg 1996) e vedono la selezione naturale solo come impulso iniziale. Molti studi suggeriscono che la colorazione maschile è obiettivo di selezione sessuale, e che essa si diversifica molto più rapidamente di altri caratteri (Deutsch 1997).

Spesso il mutamento dovuto alla selezione sessuale è ciclico. È il risultato di uno studio di genetica delle popolazioni intitolato *Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection* (Pomiankowski e Iwasa 1998). Gli autori parlano dei “tratti sessuali secondari” utilizzati nel corteggiamento, e citano tra i casi notori di diversità nei tratti sessuali proprio gli ammassi di specie ciclidi nei Grandi Laghi africani. I tratti sessuali secondari, specialmente quelli dei maschi⁵¹, tendono ad essere estremi: ad esempio una colorazione sgargiante o pinne particolarmente lunghe sono spesso preferite dalle femmine. Il processo della «fuga di Fisher» (*Fisher's runaway process*, Fisher 1930) può creare, mantenere e incrementare questa diversità. Questo

⁵¹ Trond Amundsen ed Elisabet Forsgren (2001) hanno condotto studi sperimentali che «supportano l'ipotesi che l'ornamentazione femminile sia sessualmente selezionata». Introducono la problematica in questo modo: «Sebbene la teoria della selezione sessuale si sia rivelata efficace nella spiegazione di un'ampia serie di ornamenti maschili, la funzione degli ornamenti che compaiono nelle femmine è in gran parte ignota. Tradizionalmente, gli ornamenti femminili sono stati considerati non funzionali, una mera risposta genetica correlata alla selezione degli ornamenti maschili. Tuttavia, questa ipotesi è rilevante solo per le specie in cui l'ornamento di base è lo stesso nei due sessi. In alternativa, gli ornamenti femminili potrebbero essere influenzati da una selezione che agisce direttamente sulle femmine, attraverso la competizione tra femmine oppure attraverso la scelta da parte del maschio» (*Ibidem*).

passo di Geoffrey Miller, basato sull'esempio delle code lunghe dei maschi, è particolarmente illuminante:

L'intuizione nodale di Fisher è che la prole delle femmine più selettive erediterà non solo i geni che codificano per code più lunghe, ma anche i geni per la preferenza sessuale, i quali tenderanno a concentrarsi nella prole con code lunghe al pari di qualsiasi altro gene selezionato sessualmente. Quando i geni che codificano per caratteristiche differenti tendono a concentrarsi negli stessi individui, i biologi dicono che le caratteristiche sono «geneticamente correlate». Il processo a cascata di Fisher è guidato dalla correlazione genetica tra caratteristiche sessuali e preferenze sessuali che si stabilisce nella discendenza. [...]

Naturalmente, quando le figlie delle femmine più selettive ereditano i geni che presiedono l'attrazione sessuale delle madri per le code lunghe, possono anche non esprimere questa preferenza nelle proprie scelte del partner per l'accoppiamento. Ma possono trasmettere le preferenze sessuali della madre alle proprie figlie. Nel momento in cui le code lunghe rendono i maschi sessualmente più attraenti, essi tendono ad avere non solo più figli della media, ma anche più figlie. In questo modo, la preferenza sessuale per le code lunghe può geneticamente essere trainata dalla caratteristica stessa sulla quale è caduta la preferenza. Ciò dà al processo a cascata una retroazione positiva e qui sta la sua forza evolutiva. (Miller 2000:76-77)

Secondo il modello di Pomiankowski e Iwasa il risultato del processo di fuga è strettamente dipendente da un certo numero di fattori (e di presupposti)⁵², ma può essere di due tipi. Il primo è l'evoluzione di un equilibrio stabile⁵³. Il secondo risultato possibile è un equilibrio instabile che porta ad un'evoluzione ciclica: la fuga porta ad una veloce esagerazione semi-stabile di preferenza per un ornamento maschile, seguita da un lento declino di preferenza dovuto *al costo* della scelta; questo alla fine dà l'avvio ad una

⁵² Innanzitutto bisogna ipotizzare che i tratti sessuali secondari abbiano una base genetica quantitativa, cioè che possano cambiare in modo continuo attraverso una serie di singoli mutazioni. In un genoma complesso come quello che si va delineando con le più recenti scoperte (§4.3.2), questo tipo di base genetica non è la norma.

⁵³ All'equilibrio, il grado di esagerazione nella preferenza femminile è determinato dal costo della scelta a dai benefici della scelta. Il grado associato nell'ornamento maschile è proporzionale alla forza della preferenza femminile divisa per il costo dell'ornamento maschile.

ulteriore fuga verso un nuovo stato semi-stabile, e il processo riprende da capo.

Il fatto che la selezione sessuale sia distinta da quella naturale non significa naturalmente che la prima possa agire indipendentemente dalla seconda⁵⁴. Nel modello di Pomiankowski e Iwasa la selezione naturale ha un ruolo importante: i caratteri sessuali secondari e i comportamenti di corteggiamento hanno infatti *un costo in termini di sopravvivenza*, e la presenza e l'entità di questo costo hanno un peso nel risultato (equilibrio o ciclo) dell'intero processo. In questo caso selezione sessuale e naturale competono, ed è evidente che «la selezione per la sopravvivenza e la selezione per attrarre partner sessuali sono processi distinti che tendono a produrre tipi del tutto diversi di caratteri biologici» (Miller 2000:10).

Notiamo che, come abbiamo ipotizzato nel §2.4.1, *l'approccio della genetica delle popolazioni privilegia la continuità, la chiusura organizzativa⁵⁵ della singola popolazione.*

La selezione sessuale sulla colorazione maschile può certamente portare ad un *cambiamento di un'intera popolazione nel suo complesso* – e quindi

⁵⁴ Non bisogna però neanche cadere nella fallacia opposta di ridurre la selezione sessuale a quella naturale, come forse tende a fare la «teoria dell'handicap» (che ipotizza che un ornamento svantaggioso serva ad indicare la capacità di sopravvivenza del maschio). Un organismo potrebbe essere semplicemente bravo a trovare un partner. «Sebbene in numerose specie le femmine preferiscano riprodursi con maschi colorati in modo sgargiante, i benefici che ne derivano alle femmine sono virtualmente ignoti. Secondo un'ipotesi della teoria della selezione sessuale se l'espressione di tratti preferiti costosi (come un'intensa colorazione) nei maschi è proporzionale alla qualità complessiva del maschio o rivela la sua qualità, un tratto ben sviluppato dovrebbe indicare una buona condizione e/o vitalità» (Godin e Dugatkin 1996). Un esperimento di Jean-Guy Godin e Lee Alan Dugatkin su *Poecilia reticulata* (guppy) mostra che «le femmine preferiscono maschi colorati come partner, ma preferiscono maschi più robusti senza considerare la colorazione quando hanno l'opportunità di osservare il loro comportamento verso un potenziale predatore» (*Ibidem*). Questo mostrerebbe come la colorazione sia solo un indizio della buona salute, robustezza e vitalità del maschio. La selezione sessuale sarebbe così semplicemente una forma di selezione naturale indiretta che riguarda la sopravvivenza.

⁵⁵ I sistemi organizzativamente chiusi non si limitano ad «importare» ordine dal proprio ambiente. Negli anni '50 Heinz von Foerster elaborò un primo modello qualitativo di auto-organizzazione nei sistemi viventi., e conìò l'espressione «ordine dal rumore» per indicare che un sistema che si auto-organizza assorbe materia ricca di energia, la integra nella propria struttura, e in questo modo accresce il proprio ordine interno (Foerster e Zopf 1962). Negli anni Settanta e Ottanta le idee fondamentali di questo primo modello vennero perfezionate ed elaborate da ricercatori diversi che studiarono con la nuova matematica della complessità numerosi sistemi differenti (Prigogine, Haken e Eigen, Lovelock, Margulis, Maturana e Varela – si veda Capra 1994).

essere il fattore determinante che finisce per isolare riproduttivamente due popolazioni allopatriche –, ma secondo alcuni autori i particolari pattern riproduttivi dei ciclidi potrebbero addirittura consentire alla selezione sessuale di portare ad una *suddivisione interna ad una popolazione*, e quindi ad una speciazione simpatica.

Secondo Goldschmidt la continua diversificazione dei ciclidi è dovuta alla loro facilità di speciazione, che necessita di isolamento geografico e di esposizione a pressioni selettive differenti solo come spinta iniziale: grazie ai pattern riproduttivi che abbiamo visto la selezione sessuale porterebbe rapidamente all'isolamento riproduttivo. L'ipotesi di Goldschmidt si focalizza sulle uova finte sulla pinna anale del maschio, e sulla constatazione che le femmine tendono a privilegiare le macchie che più assomigliano alle proprie uova. Il meccanismo all'origine delle uova finte sarebbe lo stesso che si ripete negli eventi di speciazione:

L'ipotesi è che le macchioline di alcuni maschi rispetto ad altri possano per caso avere presentato una più grande analogia per le misure, la forma o il colore con le uova vere. Se tali maschi per questo avevano una maggiore probabilità di essere scelti dalle femmine e se i loro figli avevano macchioline che somigliavano un po' più della media alle uova vere, ecco innescato il meccanismo per l'evoluzione della macchia che somiglia all'uovo. (Goldschmidt 1994:111)

Come avviene la speciazione? Comparando le misure delle uova di femmine catturate in baie diverse, Goldschmidt le trovò molto differenti. Vista la stanzialità dei furu egli ipotizzò che la differenza di misura delle uova potesse dipendere dalle diverse pressioni selettive in circostanze diverse, e che (se è vero che le femmine mostrano una forte preferenza per i maschi con macchie a forma d'uovo identiche alle proprie uova) la selezione sessuale sui maschi cambierà di conseguenza, avviando il processo di separazione in due specie⁵⁶.

⁵⁶ Un secondo modello (Finley 1991) ipotizza che i cambiamenti iniziali avvengano nelle macchie uovo, a causa della differente pressione della *selezione naturale* relativa alla quantità di luce: i ciclidi

La comparsa di “novità” nella riproduzione potrebbe essere anche legata alla comparsa e all'affermazione di mutazioni, quindi ancora più indipendente dall'ambiente. Piccoli cambiamenti, ad esempio, potrebbero modificare la sensibilità massima dell'occhio (della femmina) dal rosso/giallo al blu e viceversa, favorendo così i maschi di un tipo rispetto agli altri e portando alla fine a due gruppi “diversamente correlati”⁵⁷.

Vi sono stati diversi tentativi di costruire modelli integrati della radiazione dei ciclidi, che considerassero tutti i fattori riproduttivi ed ecologici noti. Uno di essi, particolarmente riuscito, è quello di Fretson Galis e Johan Metz, dell'International Institute for Applied Systems Analysis: *Why are there so many cichlid species? On the interplay of speciation and adaptive radiation* (1997). La sintesi del loro scenario è la seguente:

Nel caso dei ciclidi haplochromini del lago Vittoria, combinando le intuizioni ora può essere proposto il seguente scenario: la selezione sessuale per i maschi vivacemente colorati è la forza che guida la generazione e l'isolamento riproduttivo dei morfii di differente colorazione. La selezione *disruptive* sull'alimentazione e su altre specializzazioni promuove la divergenza di queste specie incipienti e gli “spostamenti di nicchia” (*niche shift*) risultanti promuovono la loro coesistenza. La rapida diversificazione è resa possibile grazie ad un apparato di denti faringeali con un grande numero di elementi indipendenti che può essere facilmente modificato. Questo flessibile apparato faringeale permette anche flessibilità comportamentale che insieme alla capacità di apprendimento rende i ciclidi insolitamente resilienti all'estinzione. Ci sono quindi due processi di selezione che agiscono insieme, un processo di suddivisione di

che vivono in aree scure tendono ad avere macchie più numerose, più grandi o maggiormente colorate. Una volta sviluppate queste macchie più visibili, essi le manterranno anche tornando in aree maggiormente illuminate – poiché in quei luoghi le macchie ingrandite avranno poco effetto sulla visibilità del pesce ai predatori – e con esse manterranno l'isolamento riproduttivo.

⁵⁷ Il cambiamento deve essere coordinato o coordinabile. Se avvenisse un mutamento improvviso in un esemplare, come farebbe questo a riprodursi? Questa natura popolazionale della variazione e dello “spostamento della coordinazione ereditaria” a volte non è sottolineata dai modelli evolutivi, che si avvicinano così al saltazionismo e agli *hopeful monsters* (§2.4.1). Si veda ad esempio questo passaggio di Nieddu (1995:3-4): «...a volte, in una certa popolazione, *qualche individuo può presentare un comportamento od un singolo modulo comportamentale mai osservati precedentemente* [...]. È cioè possibile che, in una qualche popolazione, *nascano degli avannotti che, per qualche carattere morfologico o comportamentale o entrambi, differiscono dai loro genitori*. Questi nuovi caratteri sono, una volta comparsi per mutazione, trasmissibili ereditariamente alla progenie» (cors. nostro).

specie dovuto alla selezione sessuale e un processo di radiazione adattativa dovuto alla selezione *disruptive*. Quest'ultimo è necessario per la coesistenza. (*Ivi*, 4)

2.6 – La gerarchia genealogica

La realtà, l'abbiamo detto più volte, si presenta ai nostri «sguardi organizzatori» in molteplici gerarchie. Qual è la gerarchia privilegiata dallo sguardo evoluzionista presentato in questo capitolo? Quali le connessioni – e i rischi di confusione – con altre gerarchie? Secondo Joseph Nelson (1976), autore di un fondamentale tentativo di classificazione dell'intero mondo ittico:

Generalmente si ritiene che l'obiettivo nel costruire la classificazione di un gruppo di organismi sia quello di mostrare in un sistema gerarchico le relazioni tra i vari taxa. *Si può inoltre concordare* sul fatto che il tipo di relazione che si vuole mostrare, almeno per quanto possibile con una lista di nomi, sia quella evolutiva. (Nelson 1984:8, cors. nostro)

Dunque, poiché la classificazione degli organismi è oggi portata avanti sulla base delle loro relazioni evolutive, per converso se vogliamo cercare una gerarchia evolutiva da analizzare dovremo consultare la classificazione degli organismi. Secondo Nelson i concetti base per comprendere la classificazione sono i seguenti:

- *la classificazione* è la pratica di disporre elementi in gruppi o categorie, e *una classificazione* è la sistemazione che ne risulta;
- i *taxa* (singolare *taxon*) sono gruppi di organismi che vengono riconosciuti in una classificazione e che ricevono nomi biologici;
- una *categoria* è il livello o rango al quale un taxon viene collocato.

La classificazione è costantemente rivedibile: alcuni taxa riconosciuti possono in seguito essere smembrati o accorpati ad altri, e soprattutto la categoria o rango ad essi assegnati può cambiare. È proprio ciò che accade, ad esempio, nelle diverse edizioni del testo di Nelson (1976; 1984; 1994). Vediamo dunque la classificazione dei ciclidi secondo la sua edizione più aggiornata (1994):

CATEGORIA: TAXON

Phylum: Chordata

Sottophylum: Vertebrata (Craniata)

Superclasse: Agnatha

Classe: Actinopterygii (ray-finned fishes)

Sottoclasse: Neopterygii

Divisione: Halecostomi

Ordine: Perciformes

Sottordine: Labroidei

Famiglia: Cichlidae

(Genere: ...)

(Specie: ...)

Come interpretare questa gerarchia in senso evolutivo? Come dice Nelson «ci sono differenze di opinione su che cosa significhi relazione evolutiva e su come debba essere determinata, e ci sono anche modi differenti di esprimere le relazioni evolutive o la filogenesi in una classificazione» (Nelson 1984:8).

Una prima risposta potrebbe essere individuata nel pensiero di Darwin come l'abbiamo presentato all'inizio del capitolo (§2.2.1): la natura è fatta di gruppi-genitori e gruppi-figli, di antenati e discendenti. *La relazione tra un gruppo di una categoria e quello della categoria superiore è la discendenza.*

Come abbiamo visto, *la discendenza non ha necessariamente a che fare con la quantità complessiva di mutamento o – che è lo stesso – con il grado di somiglianza tra i taxa.* Per ricostruirla sono quindi necessari i metodi cladistici che utilizzano i caratteri sinapomorfi per verificare la monofilia dei taxa e ricostruire la sequenza delle biforcazioni (§2.3.2). La cladistica ha il vantaggio di permettere di ignorare cosa sia accaduto nei momenti di suddivisione e perché, pur occupandosi di gruppi discreti di organismi. È la concretizzazione metodica del pattern darwiniano.

Come vedremo nel §3.5.1, però, basare una classificazione esclusivamente sulla cladistica non è accettabile per la maggior parte dei suoi utilizzatori, che si basano invece proprio sui caratteri degli organismi e sulla somiglianza complessiva. Invece di basare la classificazione unicamente sui punti di

ramificazione, per quegli utilizzatori è più utile un approccio «sintetico», che consideri cioè *anche il grado di divergenza* nella formazione dei taxa.

La considerazione dei caratteri complessivi apre però la strada ad una confusione con la gerarchia tipologica.

2.6.1 Taxa, non tipi

Un osservatore che sia interessato *ai caratteri* degli organismi (capitolo 3) tende ad accostarsi alla classificazione ad esempio dei ciclidi con l'ottica di trovare *una serie di somiglianze sempre più generali*.

Ma quello che trova è invece una serie di gruppi di organismi, la cui descrizione è completamente autonoma da quelle dei livelli adiacenti. I "taxa superiori" non sono descrizioni più generali: sono gruppi in carne ed ossa, autonomi, alcuni ancora esistenti, altri estinti. Sono taxa. Salendo nella gerarchia non si trovano organismi più «generici», più «imprecisi», o qualche altro tipo di criterio basato sui caratteri. Ogni nome indica non un insieme di caratteristiche, ma un gruppo di organismi esistito o esistente, da un piccolo gruppo del quale, in un preciso momento o periodo della storia geologica, si è originato il livello inferiore successivo.

La gerarchia genealogica è inclusiva in un senso speciale e racconta una storia che è registrata solo parzialmente nelle somiglianze. Il pattern inclusivo dei tipi è la prova migliore, la *traccia* più incredibile dell'evoluzione come serie di gruppi discendenti l'uno dall'altro, con modificazioni e biforcazioni. Ma non è una traccia «pura», precisa (§2.2.3).

I gruppi estinti sono più fuorvianti, perché più facilmente visibili come insiemi di caratteristiche: sono solo quelle caratteristiche infatti ad essere rimaste⁵⁸. Ma quelle caratteristiche sono solo la traccia evolutiva della presenza di un gruppo vero e proprio di organismi.

⁵⁸ Spesso è riconoscibile un gradiente di aumento di complessità, ma esso non è lineare né necessario (Gould 1988; Eldredge 1987).

La gerarchia genealogica vuole rappresentare una percezione della vita simile a quella proposta da Darwin: una gerarchia ininterrotta di gruppi genitori e figli, uniti in una discendenza comune. La loro relazione è l'apparizione in ordine di tempo, e il fatto di essere probabilmente discesi l'uno dall'altro per via di alcuni caratteri che sono stati conservati. La somiglianza è un sottoprodotto “non essenziale” dell'evoluzione. *Ogni gruppo figlio nasce come una modificazione di quello precedente, ma ciò che deve essere messo in primo piano sono i caratteri che, rimanendo costanti, sono la traccia chiara della continuità genealogica.* In questo la cladistica aiutava. Quando si ricomincia a parlare di caratteri il “rischio” è ricreare una aspettativa ed una percezione tipologica.

2.6.2 La parte inferiore della gerarchia è basata sulla riproduzione

La genetica delle popolazioni e l'evoluzione speciazione sottolineano che la gerarchia genealogica è creata semplicemente dalla *riproduzione*, o «produzione di altri».

I geni ne producono altri; gli organismi ne producono altri; i demi ne producono altri; le specie, infine, ne producono altre. È questa produzione di altri a creare e a tenere attivo il sistema al livello immediatamente superiore. (Eldredge 1995:181)

Questa forma di relazione è particolarmente evidente nella parte bassa della gerarchia. Se gli organismi, poniamo, cessassero di riprodursi, i demi e le specie smetterebbero di esistere.

(Taxa superiori)	
Specie	
Deme	→ Pool genico
Organismo	
Geni	

Qui la gerarchia riguarda non tanto la relazione di parentela quanto la possibilità di riprodursi – indissolubilmente legata, certo, alla relazione di parentela. Come abbiamo visto, il livello privilegiato in cui vediamo all'opera

i pattern della riproduzione è quello del deme o popolazione. L'insieme dei pattern che si intersecano a quel livello può essere assimilato al concetto di "pool genico", con le sue regole ed i suoi vincoli di mutamento.

La popolazione è un livello della gerarchia genealogica, ed è quindi basata sulla relazione riproduttiva. Spesso i membri di una popolazione svolgono, in quanto avatar (§1.3.3), *anche* un ruolo economico concertato all'interno di un ecosistema locale, ma ciò *non deve portare a confondere le due gerarchie e le due distinte reti di relazioni*⁵⁹.

Inoltre, accade che neanche *la delimitazione* della popolazione coincida con quella dell'avatar. In altre parole, che i due gruppi non coincidano. È il caso ad esempio dello spostamento degli individui durante la stagione riproduttiva: in quel breve periodo dell'anno l'avatar sarà dissolto in favore delle popolazioni. Ogni animale si muove ad una certa distanza da dove è nato prima di riprodursi, ma sia gli individui sedentari che quelli migratori tendono a rimanere nella stessa area (o a ritornare in essa) per la riproduzione anno dopo anno (*homing*). La formazione delle coppie può avvenire in circostanze diverse da quelle dell'avatar e dare quindi luogo a strutture di specie completamente differenti. La dimensione delle popolazioni e quella degli avatars fluttuano in maniera differente, e il numero di individui in ogni popolazione animale è soggetto a regolari cambiamenti ciclici annuali e irregolari.

La gerarchia genealogica è dunque disgiunta da quella economica, non solo concettualmente ma spesso anche per la composizione dei suoi livelli.

2.7 Osservazioni sulla percezione evuzionistica

Nel §1.6 abbiamo ipotizzato che vi sia una relazione fra lo sguardo organizzatore e i caratteri e il tipo di rappresentazione che vengono posti in

⁵⁹ Vedremo alla fine di questo capitolo che dare ruoli ecologici ai gruppi della gerarchia genealogica porta ad una riduzione della prima alla seconda (§2.8.1).

primo piano in ogni atto percettivo, e abbiamo delineato un'ipotesi di percezione ecologica. La percezione evolucionistica non è altrettanto univoca e chiara, proprio per la complessità interna di questo sguardo. Ci limitiamo qui ad alcune osservazioni che, ne siamo consapevoli, richiedono ulteriore approfondimento.

Rappresentazione genealogica e dimorfismo sessuale. Molto spesso le specie e le varietà vengono rappresentate attraverso la fotografia o illustrazione di *un* individuo “tipico”, mettendo in evidenza l'omogeneità dei caratteri attraverso l'immagine e la descrizione⁶⁰. Ale omogeneità può essere anche – e certamente è spesso – reale, ma mette in secondo piano il fatto che le popolazioni di organismi sono “tenute insieme” dalla relazione riproduttiva tra gli individui, e da essa traggono i loro pattern. C'è un filo relazionale che unisce: la riproduzione, che porta con sé pattern importanti come le cure parentali e la struttura della famiglia. I ciclidi hanno certamente *caratteri riproduttivi* molto particolari, che possono attirare l'attenzione dell'osservatore⁶¹ (§§2.5.2, 2.5.3, 2.5.4). Tuttavia, tali caratteri possono essere visti ancora in chiave tipologica, come proprietà tipiche di tutti gli individui della specie o della popolazione. La riorganizzazione percettiva richiesta da uno sguardo genealogico richiede invece di vedere le popolazioni come composte da due componenti correlate: quella maschile e quella femminile. È a partire da questo pattern fondamentale che si costruiscono gli altri pattern della riproduzione e della genealogia⁶². *Il tipo di rappresentazione correlata allo sguardo genealogico tenderà allora a rappresentare sempre almeno due individui, maschio e femmina. Non è la loro somiglianza, bensì il fatto che essi si riconoscono reciprocamente come partner e che sono geneticamente,*

⁶⁰ Si vedano ad esempio le Figure 1.1, 1.2, 3.1 e 2.5.

⁶¹ Nel primo capitolo avevamo notato che i ciclidi, con la loro incredibile differenziazione trofica, «facilitano» l'adozione di uno sguardo ecologico che tende a focalizzarsi proprio sui caratteri trofici. Ebbene, un aspetto interessante dei ciclidi è che *anche per quanto riguarda la riproduzione essi sono tanto particolari da facilitare altrettanto uno sguardo evolucionista come quello che stiamo cercando di delineare.*

⁶² Si vedano i §§2.4.1, 2.4.2, 2.5.1, 2.5.5, e sul riconoscimento del partner il §2.8.3.

morfologicamente, comportamentalmente correlati, che pone in essere la gerarchia genealogica e i suoi pattern.

Il pattern della suddivisione tra i sessi può essere rappresentato esplicitamente, oppure essere tralasciato o occultato da altre forme di rappresentazione. *Oltre alla particolarità delle loro strategie riproduttive, allora, i ciclidi favoriscono una rappresentazione genealogica anche – e soprattutto – attraverso il loro spiccato dimorfismo sessuale –* si vedano ad esempio le Figure 2.11 (*Lamprologus brevis*) e 2.15 (*Pseudotropheus tropheops*). L'accentuato dimorfismo sessuale aiuta la percezione a non basare il raggruppamento sulla somiglianza. La popolazione è, intanto, formata da *due* componenti correlate: la parte maschile e la parte femminile. La dicotomia tra i sessi è un pattern presente in moltissimi sistemi biologici. Tale pattern è come un punto di passaggio per arrivare a considerare davvero le specie come gruppi concreti di organismi collegati da relazioni funzionali, in cui le somiglianze e le caratteristiche sono un effetto collaterale e marginale. Inoltre, molti elementi del dimorfismo sessuale fanno direttamente parte del rituale riproduttivo: la grandezza del maschio delle specie conchigliofile impedisce ad esso di entrare nel nido per mangiare le uova, e le macchie uovo sulla pinna anale del maschio rendono possibile la fecondazione.

Caratteri inutili. Secondo il metodo cladistico (§2.3.2) lo schema diacronico di discendenza è come depositato in alcuni caratteri particolari, che vanno scelti con cura e isolati da tutti gli altri, che passano in secondo piano. Non è detto che in raggruppamenti diversi i caratteri informativi siano gli stessi. Al contrario, il giudizio su quali caratteri siano più utili cambia da caso a caso, va effettuata una *ponderazione a posteriori*, successiva cioè all'esame approfondito del gruppo, per trovare i caratteri che hanno caratteristiche sinapomorfiche. Vi sono però alcune regolarità: di solito, ad esempio, si preferiscono caratteri complessi, che di solito sono stabili in un gruppo ampio, o scelte molto generali (come i denti faringeali nei ciclidi). I caratteri evolutivamente più stabili sono quelli *meno utili* alla sopravvivenza

dell'organismo, perché meno sottoposti alla pressione della selezione naturale⁶³. Darwin era consapevole dell'idea diffusa che più una struttura è *importante per la sopravvivenza* più sarà importante per la classificazione, e mise in guardia i propri lettori:

Si potrebbe pensare (e si pensava un tempo) che quelle parti della struttura che determinarono le abitudini di vita e il posto generale di ogni essere nell'economia della natura debbano avere grande importanza nella classificazione. Niente di più falso [...]. Si può anche considerare come una legge generale il fatto secondo cui quanto meno una parte dell'organizzazione riguarda particolari abitudini, tanto più è importante dal punto di vista della classificazione. (Darwin 1859)

Tra i caratteri importanti per la sopravvivenza di un organismo vi sono indubbiamente quelli che inseriscono l'organismo nell'ecosistema, cioè quelli relativi all'alimentazione. Secondo l'ipotesi di Darwin – oggi ampiamente condivisa soprattutto tra gli studiosi di ciclidi – i caratteri trofici sono tra i meno evolutivamente stabili e tra i più soggetti a convergenza (un argomento trattato estesamente nel prossimo paragrafo)⁶⁴.

Bisogna dire che i ciclidi, mentre presentano caratteri e “appigli” utili dal punto di vista riproduttivo, non offrono all'analisi cladistica un terreno facile. Secondo Oliver (1998) l'analisi cladistica degli haplocromini del Malawi è eccezionalmente difficile: il puro e semplice numero di taxa è tale da scoraggiarla, rendendo impossibile una rassegna esaustiva dei caratteri, e

⁶³ Questo è uno degli elementi che hanno spinto gli studiosi a considerare, non senza eccezioni, particolarmente indicativo il pattern di colorazione: «Se vogliamo rivelare il 'pedigree' di un ammasso di specie dobbiamo guardare a caratteri apparentemente inutili. Probabilmente non ce ne sono. Alcuni caratteri, come forse il pattern di colorazione di base, possono avere meno importanza per la sopravvivenza del pesce. Questo, tuttavia, non è vero per le specie che vivono aggregate in branchi numerosi, poiché un pattern simile garantisce sicurezza individuale nella folla» (Konings 1989:12).

⁶⁴ Nell'analisi di Oliver (1998, §2.3.2), una delle autapomorfie della specie *Placidochromis milomo* è costituita dalle labbra fortemente sviluppate (autapomorfia “b”) con cui questi pesci si attaccano al substrato roccioso, usandole come una ventosa per impedire ad aria o acqua di fuoriuscire mentre essi risucchiano la loro preda. Labbra ipertrofiche sono note in diversi altri haplocromini, come quelli del genere *Electochromis*. Basandosi sul differente pattern di colorazione di queste specie – carattere a cui viene attribuito un maggior valore filogenetico per via dell'elevata stabilità, dovuta anche alla «neutralità» per la sopravvivenza dell'organismo –, costituito da barre verticali più numerose e più strette, quindi plesiomorfiche, Oliver interpreta la labbra ipertrofizzate di *Electochromis* genere come un carattere convergente.

arduo lo studio anche solo delle specie più rappresentative. Inoltre, in ambedue i flocks molte specie hanno una morfologia scheletrica (i caratteri maggiormente usati) molto uniforme – come d'altra parte ci si aspetta da un gruppo che si è speciato in un tempo relativamente breve. Ciò che rimane sono le variabili *continue*, come le proporzioni del corpo e delle ossa, i pattern di colorazione, gli intervalli numerici, i tratti comportamentali, gli enzimi e geni. Tali variabili sono difficili da gestire perché spesso si sovrappongono interspecificamente e cambiano ontogeneticamente. Ciò non significa, secondo Oliver, che analisi e classificazioni cladistiche di questi pesci non debbano essere svolte, e anzi è solo una classificazione basata su testabili ipotesi filogenetiche ad avere la speranza di raggiungere una qualche stabilità.

L'immagine del DNA. Le sequenze di DNA possono fornire i caratteri ultimi per le analisi cladistiche, ma richiedono di essere interpretate con gli stessi metodi di qualsiasi altro carattere cladistico. Quali sequenze sono sinapomorfe? Anche qui probabilmente ciò che è più significativo è ciò che è più inutile e che rimane quindi piuttosto stabile su larga scala. Siamo però abituati a pensare al DNA come progetto dell'organismo, la natura più profonda dell'organismo, le istruzioni che lo determinano⁶⁵. Ebbene, l'immagine del genoma favorita dall'orologio molecolare è diversa: pur assumendo che nei geni dell'organismo si trovano le basi dei suoi caratteri, esse sono quasi sempre ignote, e il genoma viene trattato come una sequenza di informazioni puntiformi, tutte esattamente equivalenti. Non tutto il genoma permette di essere trattato a questo modo: vengono privilegiati tratti di DNA che non appaiono avere alcuna funzione e che rimangono stabili. Si assume che le mutazioni si accumulino con ritmi regolari, e che contandole si possa misurare il tempo di separazione.

⁶⁵ Si vedano Lewontin (1991; 1998; 2000) e Fox Keller (2000). «Di solito si dice che i geni *fanno* le proteine e che i geni sono *autoreplicanti*» (Lewontin 1991:46). E spesso questo carattere attivo dei geni si estende: «...si tratta [...] dell'intero genoma e non di singoli geni. Quindi non riguarda più la costruzione di un enzima bensì quella di un organismo» (Fox Keller 2000:60.)

Quando però si combina questa immagine del DNA con l'idea di «progetto dell'organismo» si compie *un trasferimento della linearità, omogeneità e separabilità* del livello della sequenza dei nucleotidi (che, come abbiamo visto, funziona perfettamente in tratti di DNA che non codificano) a livello superiore del *significato* dei geni (delle “parole”)⁶⁶. Si veda il §2.8.2 per un'approfondimento di questo approccio, contro il quale tanto Richard Lewontin quanto Evelyn Fox Keller mettono in guardia:

Ma i geni non possono *fare* niente. (Lewontin 1991:46)

Mettiamo pure di accettare l'idea di una corrispondenza semplice tra un gene e una proteina, ancora non avremmo collegato proteine e organismo: come viene costruito un organismo a partire dalla mera accumulazione di proteine? (Fox Keller 2000:60).

Gradualità e anelli intermedi. Infine, vorremmo accennare al fatto (che riprenderemo nel §4.1) che lo sguardo genealogico tende a favorire il collegamento tra i gruppi di organismi, il loro mutamento graduale e l'onnipresenza di stadi intermedi. Anche quando tale gradualità non viene riscontrata, essa viene presupposta come principio ordinatore dei dati. Perché, ad esempio, questa gradualità non è completamente riflessa dalla documentazione fossile? Darwin aveva già una risposta per questo: essa è un campionamento estremamente incompleto dei biota anticamente esistenti, ed è questa incompletezza ad essere responsabile degli apparenti discontinuità in uno sviluppo che è in realtà continuo⁶⁷.

⁶⁶ Il gene è una sequenza di nucleotidi che si trova fra un simbolo di inizio e uno di fine e codifica per una proteina. Una unità così definita si chiama *cistron*. Alcuni usano gene e cistron in maniera intercambiabile, ma la parola gene ha oggi una grande densità semantica e una quantità di accezioni e sfumature. Si veda ad esempio il §2.8.2 (Dawkins 1979): «non esiste una definizione di gene su cui siano tutti d'accordo e, anche se ci fosse, le definizioni non sono sacre. Possiamo definire una parola nel modo che si adatta meglio ai nostri scopi, purché lo facciamo chiaramente e senza ambiguità» (Dawkins 1976:31-32).

⁶⁷ Vi sono molte altre sfumature di percezione che meriterebbero di essere approfondite. Prima di tutto *la maggiore enfasi posta sulla dinamica interna e genealogica del mutamento rispetto al rapporto tra i gruppi di organismi e l'ambiente*. La riconciliazione tra genealogia e rapporto organismo-ambiente avviene spesso con una riduzione dell'ambiente e dei suoi pattern a quelli della genealogia (§2.8). Altre differenze potrebbero riguardare la diversa enfasi: sulle popolazioni OPPURE sulle specie; sul mutamento diacronico OPPURE sul rapporto tra le popolazioni di specie diverse. costituzione della popolazione sincronica; sulla continuità OPPURE sulla discontinuità nel continuum dell'evoluzione;

2.7.1 Differenze di percezione tra filogenesi ed ecologia: gli Eretmodini del Tanganyika

Le specie appartenenti ad un genere sono geneticamente più strettamente imparentate delle specie che appartengono a generi differenti, o almeno questo è ciò che i tassonomi vogliono ottenere. Nei ciclidi questa meta è quasi irraggiungibile, specialmente per gli ammassi di specie nei laghi Malawi e Vittoria. In precedenza i tassonomi hanno dato grande valore alla struttura della bocca e alla forma del dente nel definire le loro classi generiche, ma è noto che, particolarmente nei ciclidi, questi caratteri variano in modo drammatico all'interno di un gruppo di specie strettamente imparentate e perfino in uno stesso individuo durante la crescita. Gli autori hanno dunque probabilmente deciso di dare maggior credito al pattern di colorazione di base che alla struttura del dente.

- Ad Konings, 1989

I caratteri importanti per la sopravvivenza – e per lo sguardo ecologico –, cioè quelli più strettamente relativi al recupero del cibo e all'alimentazione, sono spesso quelli meno significativi dal punto di vista filogenetico, perché maggiormente soggetti ad evoluzione convergente. Ricordiamo in particolare come nell'ambito dello sguardo ecologico la struttura dell'apparato boccale rivesta una grande importanza, perché è il carattere che più da vicino pone l'organismo in relazione col proprio ambiente, costituito da reti di circolazione di materia ed energia.

La scarsa rilevanza filogenetica di questi caratteri si deduce innanzitutto dalla presenza in taxa endemici dei diversi laghi – e quindi sviluppatasi indipendentemente in ambienti differenti – degli stessi gruppi trofici: «strutture boccali quasi identiche si trovano in specie di differenti laghi, e sono derivate da linee di discendenza decisamente differenti» (Konings 1989:11). D'altra parte, gli studiosi di ciclidi non si stancano mai di sottolineare il fatto che *i gruppi trofici non hanno implicazioni filogenetiche*. Seehausen, ad

sulla natura collettiva e popolazionale dei gruppi di organismi o sui caratteri del singolo individuo, sui caratteri inutili oppure su quelli riproduttivi...

esempio, lo precisa e lo ricorda in tutti e quattro gli articoli della sua serie sul lago Vittoria:

Ancora una volta voglio sottolineare che i gruppi trofici sono unità ecologiche prive di dirette implicazioni filogenetiche. Alcuni membri di un gruppo trofico potrebbero essere strettamente imparentati, ma altri potrebbero aver sviluppato caratteri ecologici e morfologici simili indipendentemente l'uno dall'altro, per evoluzione convergente. (Seehausen 1993:50)

Spesso i caratteri legati più direttamente alla sopravvivenza, come quelli trofici, sono quelli più soggetti a pressione selettiva e ad ottimizzazione, e quindi a convergenza tra discendenze diverse. In caso di brusche modificazioni dell'ambiente e delle risorse, i caratteri legati all'alimentazione potranno cambiare anche molto in fretta, probabilmente attraverso una fase di drastica riduzione del numero di organismi («collo di bottiglia»). D'altra parte un'altra condizione frequente è che questi caratteri siano spesso labili, dovuti a condizioni di vita differenti che interagiscono con genotipi simili⁶⁸. Alcuni autori ipotizzano invece, almeno nel caso dei ciclidi, che i caratteri trofici possano essere modificati facilmente perché riguardano una parte limitata del patrimonio genetico. Comunque sia *i caratteri trofici, fondamentali per uno sguardo ecologico, sono in genere poco utili e anzi fuorvianti quando si voglia ricostruire la storia evolutiva e la parentela tra taxa*, e gli eretmodini del lago Tanganyika sono un chiaro esempio di questo.

⁶⁸ Herbert Axelrod, studioso e allevatore di ciclidi, scriveva nel 1993: «Una delle caratteristiche primarie che gli ittiologi studiano nei ciclidi sono i loro denti faringeali. Ho trovato, durante la mia personale esperienza nei miei allevamenti di pesci in Florida, che quando gli mbuna vengono rimossi dagli habitat rocciosi per loro normali i loro piccoli perdono il numero, la forma e il pattern dei denti che sono definatori della loro specie, spesso nell'arco di una generazione. Se questo avviene anche nel lago Malawi stesso, probabilmente l'intera classificazione degli mbuna non è valida» (Axelrod 1993:332).

GENEALOGIE



Eretmodus cyanostictus



Spathodus erythrodon



Eretmodus cyanostictus (a sinistra) e *Tanganicodus irsacae* (a destra)



Eretmodus-like



Spathodus-like



Tanganicodus-like

Figura. La morfologia dei denti orali, tradizionalmente utilizzata per definire e riconoscere i generi eretmodini, si è dimostrata invece un cattivo indicatore della parentela tra le popolazioni. Le forme dei denti continuano ad essere definite con il nome dei genere che prima identificavano, preceduto da “tipo-” (in inglese seguito da “-like”).

La tribù degli Eretmodini, endemica del lago Tanganyika, comprende nominalmente quattro specie correntemente assegnate a tre generi: *Eretmodus cyanostictus*, *Spathodus erythrodon*, *Spathodus marlieri* e *Tanganicodus irsacae* (Figura 2.16). Essi sono pesci dalla stuttura molto particolare: non sono buoni nuotatori – vista la grande dimensione del corpo rispetto alle pinne – e si muovono «saltellando», mentre la bocca inclinata verso il basso e il grosso muso sono caratteristiche ideali per raschiare alghe o invertebrati dalle rocce senza doversi porre in verticale poggiando sulla testa. Nel suo atlante del 1993 Herbert Axelrod riteneva che né *E. cyanostictus* né *T. irsacae* fossero taxa unitari, ma che contenessero al loro interno più specie o almeno sottospecie, viste le variazioni presenti non solo nel colore ma anche nella dentatura. Inoltre Axelrod riteneva difficile differenziare i tre generi.

Mentre la colorazione poteva essere utilizzata solo come aiuto al riconoscimento⁶⁹, la forma dei denti orali era il carattere principale attraverso cui le specie venivano definite e diagnosticate: ognuno dei tre generi presentava una forma specifica di denti orali – si veda la Figura 2.16 – e l'ipotesi evolutiva era che ognuna di tali forme fosse derivata una volta sola, a partire dall'antenato comune ai tre generi (ogni forma del dente sarebbe quindi una autapomorfia caratterizzante quel particolare genere). Come abbiamo visto nel capitolo 1, la forma dei denti è strettamente correlata con la dieta e con la strategia di alimentazione del gruppo di organismi.

Prendendo l'avvio proprio dall'incerta situazione tassonomica degli eretmodini, nel 1999 Rüber, Verheyen e Meyer cercarono di verificare, attraverso comparazioni genetiche⁷⁰, le ipotesi evolutive su di essi, considerandoli inoltre come modello per fare considerazioni più generali sulla differenziazione morfologica tra specie strettamente imparentate. Ancora una

⁶⁹ *Eretmodus* presenta bande intere, *Spathodus* non ha bande, *Tanganicodus* ha bande interrotte e una macchia scura in mezzo alla pinna dorsale.

⁷⁰ Rüber, Verheyen e Meyer (1999) hanno dedotto la filogenesi attraverso metodi molecolari, comparando una parte del DNA mitocondriale (citocromo *b*) ed utilizzando altre sequenze come controllo. Sull'uso delle analisi genetiche si veda il §2.3.1.

volta i ciclidi presentano pattern sincronici utili per dedurre le regolarità proprie dei processi evolutivi:

Informazioni filogenetiche sulle specie che formano radiazioni adattative forniranno maggiori conoscenze sui pattern e sui processi che guidano la diversificazione morfologica e la speciazione. (Rüber et al. 1999:10230)

I diversi tratti trofici degli Eretmodini, come la forma dei denti, si sono evoluti una volta o molteplici volte nel corso della radiazione adattativa di questa tribù? Ebbene, i risultati delle analisi genetiche mostrano che le popolazioni «con simili morfologie trofiche *non* formano gruppi monofiletici ma sono tipicamente più imparentate con discendenze che presentano differenti fenotipi trofici, correntemente assegnate ad altri generi». Questo dimostrerebbe innanzitutto l'origine multipla di tratti trofici simili all'interno di linee di discendenza distinte, il che renderebbe naturalmente impossibile l'utilizzo di tali tratti come indizi della parentela.

Gli autori identificarono tra gli esemplari raccolti per tutto il lago sei distinti gruppi di discendenza comune (nominati dalla A alla F). Quattro (B, D-F) risultano omogenei per forma dei denti, ma gli altri due gruppi includono ciclidi di tutti e tre i tipi. Gli autori concludono dunque che «gli individui con forma del dente simile, e quindi identica designazione tassonomica, non costituiscono un gruppo monofiletico [...] e che almeno una, forse tutte e tre, le forme del dente si sono evolute più di una volta».

Sebbene vi siano altre ricostruzioni possibili oltre a quella scelta dagli autori, fra esse non è presente quella dell'origine singola della forma del dente. Inoltre, sebbene vi siano altre spiegazioni proposte della presenza di differenti forme di denti nella medesima discendenza – la plasticità fenotipica⁷¹ e l'ibridazione⁷² –, esse sono assai improbabili.

⁷¹ L'ipotesi della plasticità fenotipica è la seguente: la forma del dente non verrebbe ereditata rigidamente dai genitori, bensì sarebbe sviluppata dall'individuo nel corso della vita in base all'alimentazione. Il genoma di tutti gli eretmodini consentirebbe lo sviluppo di uno o dell'altro tipo di dente, in base alla vita dell'individuo. Il fatto che un carattere sia fenotipico e non determinato geneticamente lo rende non ereditario, e quindi non suscettibile di analisi evolutive: la domanda posta

I nostri risultati ci consentono di refutare statisticamente l'ipotesi tradizionale che esemplari con identiche specializzazioni trofiche, come la forma dei denti orali, debbano discendere da un singolo antenato comune. Nessuno dei tre tipi di morfologia del dente (tipo-*Eretmodus*, tipo-*Spathodus* e tipo-*Tanganicodus*) è risultato monofiletico, e sono avvenute almeno otto transizioni evolutive da una forma del dente ad un'altra (*Ivi*, 10233).

Il dente che prima indicava il genere *Eretmodus* ora viene indicato come dente tipo-*Eretmodus* (*Eretmodus*-like). Un esemplare verrà allora indicato come, ad esempio, «appartenente al gruppo di discendenza A, con dente tipo-*Tanganicodus*», quel dente che in precedenza identificava un genere il cui status tassonomico ora non è chiaro. Come conseguenza della negazione della monofilia, e in assenza di analisi sufficientemente complete da stabilire la tassonomia esatta, gli autori introducono dunque una terminologia che indichi sia la parentela che la forma del dente⁷³.

Il caso degli Eretmodini (insieme a molti altri casi) mette dunque in seria discussione l'intero apparato tassonomico, così confacente allo sguardo ecologico, che dispone i ciclidi in uno schema trofico:

L'evoluzione multipla indipendente di identiche forme del dente suggerisce la ricorrente evoluzione parallela di tratti morfologici ecologicamente importanti tra specie strettamente imparentate all'interno del medesimo bacino lacustre, e sfida l'approccio corrente alla tassonomia dei ciclidi che confida spesso, a volte esclusivamente, sui caratteri relativi all'alimentazione, come la dentizione e la forma del dente. (*Ivi*, 10234)

dagli autori sull'origine singola o multipla del carattere, ad esempio, perderebbe significato. Tuttavia, mentre tale plasticità è stata documentata nei ciclidi per quanto riguarda i denti faringeali, non è così per quelli orali. In più, pesci con differente forma dei denti differiscono in concomitanza anche nella forma del corpo, e individui cresciuti in vasca ma con dieta identica mantengono inalterata la forma dei denti, indicando che la forma dei denti orali negli eretmodini ha una forte componente genetica.

⁷² Sebbene sia improbabile che la presenza di diverse forme del dente nella medesima discendenza sia dovuta ad ibridazioni – che continuino nel presente o che si siano fissate nel passato – questa possibilità merita, secondo gli autori, ulteriori indagini.

⁷³ «Il riconoscimento di sei linee di discendenza geneticamente distinte indica che esemplari con identiche forme del dente provenienti da differenti discendenze potrebbero costituire specie distinte. Fino a quando questa idea non sarà messa alla prova, preferiamo usare per i ciclidi eretmodini una terminologia che fornisca informazioni sia sul fenotipo [sulla dentizione] che sul tipo di mtDNA» (*Ibidem*, 10232).

Mettendo in relazione le analisi di parentela con la distribuzione geografica dei campioni prelevati, gli autori si spingono ancora più oltre, formulando ipotesi sui pattern diacronici dell'evoluzione: non si limitano a negare che la somiglianza di tratti trofici sia un indizio della discendenza comune, bensì ipotizzano che la *divergenza* trofica fra i gruppi più strettamente imparentati sia una regolarità, un pattern. Non è un caso, secondo Rüber e colleghi, che i gruppi più vicini filogeneticamente differiscano dal punto di vista trofico: questa differenza è anzi un pattern sincronico che indica un meccanismo diacronico. Vediamo perché.

La distribuzione degli Eretmodini è limitata alle acque poco profonde dei tratti di costa rocciosi o ghiaiosi, ed essi non sono in grado di spostarsi attraversando acque profonde. In quasi tutti i tratti di costa si trovano, simpatici, due gruppi di Eretmodini con specializzazione trofica differente. La loro diffusione nell'intero lago può essere spiegata dalle fluttuazioni della profondità di quest'ultimo nel Pleistocene, ma come abbiamo visto la loro specializzazione trofica non può essere fatta risalire ad un unico gruppo antenato, bensì è avvenuta in modo simile diverse volte: secondo le analisi genetiche è altamente improbabile che la presenza di coppie di specialisti trofici sia evoluta una volta sola ed abbia in seguito colonizzato regolarmente le altre parti del lago. Ebbene, la distribuzione geografica dei gruppi di discendenza conferma le analisi genetiche sulle loro relazioni reciproche, e fornisce anche una interpretazione ecologica di tali relazioni. Lungo l'intera costa del lago Tanganyika, i ciclidi Eretmodini mostrano un pattern di distribuzione che combina due regolarità:

- 1) La distribuzione allopatrica di gruppi geneticamente distinti – per esempio la distribuzione del gruppo A non si sovrappone quasi mai a quella del gruppo C⁷⁴.

⁷⁴ Le analisi genetiche, questo sì riguarda uno sguardo ecologico, confermano l'endemismo: se le popolazioni restano sempre ferme nello stesso posto gli ecosistemi locali acquisiscono una coesione e una realtà decisamente maggiore.

- 2) La distribuzione simpatica di gruppi geneticamente molto vicini, con morfologia trofica differente – spesso si trovano un gruppo tipo-*Eretmodus* accoppiato con un tipo-*Spathodus* o tipo-*Tanganicodus*, con il quale è strettamente imparentato.

In altre parole, i gruppi più strettamente imparentati hanno più probabilità di vivere nello stesso luogo e di presentare morfologie dentarie simili. L'evoluzione parallela di caratteri trofici in discendenze diverse non è dunque il solo pattern riscontrabile. Nella storia evolutiva vi è una regolarità che riguarda coppie in interazione ecologica:

I nostri dati mostrano un consistente pattern *nella divergenza* della morfologia dei denti in *coppie* simpatiche di specie (*Ibidem*, corsivo nostro).

Perché? Secondo gli autori *ciò che è accaduto varie volte – il pattern diacronico – è che la diversificazione ecologica ha avuto un ruolo centrale nel momento della suddivisione di un gruppo in due specie distinte*, facilitando la coesistenza e l'isolamento tra di esse. La divergenza dei caratteri potrebbe essere stata una conseguenza della competizione per le risorse, o alternativamente potrebbe essere stata la divergenza stessa – in condizioni simpatiche oppure allopatriche – la condizione primaria. La comprensione di questo pattern richiede, secondo gli autori, una maggiore quantità di dati ecologici. In ogni caso, sembra che una netta differenziazione ecologica sia una condizione ricorrente, forse necessaria, nella formazione di una nuova specie separata:

La formazione ripetuta di coppie di specie morfologicamente distinte in differenti parti del lago Tanganyika suggerisce che la diversificazione ecologica potrebbe essere una delle forze più importanti che si trovano dietro alla differenziazione morfologica e alla divergenza evolutiva di questi pesci. (*Ibidem*)

Altri studi, relativi sia al Tanganyika che agli altri laghi⁷⁵, confermano la presenza di questo pattern diacronico. Se la differenziazione trofica fosse, come qui ipotizzato, un elemento fondamentale nel momento della speciazione e nel mantenimento di essa, vorrebbe dire che *le specie più strettamente imparentate dovrebbero essere necessariamente differenziate nei caratteri alimentari*. Così i caratteri ecologici verrebbero definitivamente esclusi da uno sguardo che mira a ricostruire la parentela e la discendenza tra gli organismi: molte delle specie che condividono lo stesso tipo di specializzazione trofica sono infatti più strettamente imparentate con altre che fra di esse. In uno sguardo volto a cogliere la discendenza comune acquistano maggiore importanza quei caratteri che non sono soggetti a convergenza: caratteri “neutri”, di poca importanza per l’organismo e quindi conservati nel mutamento, oppure particolari “scelte fondamentali”.

Da parte sua quindi, lo sguardo ecologico – l’ordinamento degli organismi sulla base della geografia, dell’habitat, della specializzazione trofica – oscura altri tipi di relazioni, come la parentela. Di più: *nel momento in cui i caratteri legati all’ecologia vengono fortemente integrati nella spiegazione evoluzionistica – del perché cioè nascano certe specie da altre – questo porta, a livello percettivo, ad escluderli dallo sguardo evoluzionista, in quanto non affidabili indizi della parentela tra i gruppi, della loro filogenesi*.

Una reintegrazione potrà avvenire solo con forzature e riduzioni di una gerarchia all’altra (§2.8).

2.8 – Organismo e ambiente: picchi adattativi e programma adattazionista

...che cosa guida l’evoluzione? Gli ultradarwinisti vanno a scrutare all’interno. Essi sostengono che la forza trainante sia la competizione per il successo riproduttivo tra

⁷⁵ Ad esempio Galis e Metz osservano, per il Vittoria: «La stupefacente diversità delle nicchie alimentari che caratterizza i ciclidi del lago Vittoria suggerisce che la radiazione adattativa sia avvenuta primariamente attraverso una rapida specializzazione per differenti nicchie alimentari. Questa implicazione è rafforzata dall’osservazione che le specie sorelle sono sempre caratterizzate da piccole differenze nel comportamento alimentare.» (Galis, Metz 97)

geni, o almeno tra organismi della stessa specie in popolazioni locali. Da questo punto di vista, il cambiamento ambientale segnala semplicemente uno slittamento delle condizioni di contorno, i dettagli del gioco del successo riproduttivo.

- Niles Eldredge, 1999

Nello sguardo evoluzionista che abbiamo presentato in questo capitolo il rapporto tra organismo e ambiente ha uno status molto particolare: nel momento stesso in cui esso viene messo al centro della teoria, viene marginalizzato, dato per scontato, e infine *ridotto ai pattern della genealogia* che acquisiscono la posizione preminente.

- 1) La selezione naturale, cioè la sopravvivenza differenziale degli organismi, è identificata con la continua esclusione competitiva intragenerazionale (C.E.C.I., §1.7), un significato molto più ristretto rispetto a quello di “filtrazione naturale” (§1.7.4);
- 2) attraverso questa identificazione, naturalmente, il processo di selezione naturale finisce per coincidere con l’adattamento all’ambiente. E l’approccio adattazionista – che spiega l’origine di ogni carattere attraverso la sua funzione attuale – viene ancor più legittimato dalla possibilità di scomporre l’organismo nei suoi singoli caratteri, un approccio favorito da una particolare visione della genetica;
- 3) è sempre la genetica a completare la saldatura tra ecologia e genealogia, assicurando la completa traducibilità dell’organismo in termini del suo patrimonio genetico. L’organismo è completamente definito e formato dai suoi geni, tanto negli aspetti legati alla sopravvivenza quanto in quelli legati alla riproduzione.

A questo punto, *i pattern e le regole dell’eredità sono tutto ciò che serve per esprimere l’evoluzione. La selezione viene trattata come un processo di trasferimento differenziale dell’informazione.* Tutto ciò che non è esprimibile in termini genetici viene tralasciato. Si passa così dalla coerenza con la

genetica al paradigma adattazionista⁷⁶. Questo sviluppo dell'evoluzionismo è caratterizzato da una fiducia incondizionata nell'adattamento, da un sentimento che la realtà sia stata scoperta, e che un resoconto completo dell'evoluzione sia solo questione di dettagli. L'adattamento funge da presupposto ordinatore, e quindi non è più verificabile o falsificabile. La saldatura tra ecologia ed evoluzione, la continuità regolare tra evoluzione su piccola scala ed evoluzione su larga scala, elimina tutti gli "spazi" fra variazione, selezione naturale, riproduzione, selezione sessuale ecc.

Per il pluralismo evolutivo – le cui proposte approfondiremo nel capitolo 4 – questo resoconto dell'evoluzione è dettato dalla volontà di mantenersi all'interno dei pattern genealogici ma cercando di estrapolarli a tutti i livelli e a tutte le gerarchie, con il risultato, in particolare, di:

- 1) isolare la genealogia – vista "dall'interno" – *dall'ecologia*, e ridurre la seconda alla prima.
- 2) cancellare *il livello dell'organismo* e i suoi pattern in favore del livello della popolazione e dei pattern del pool genico.

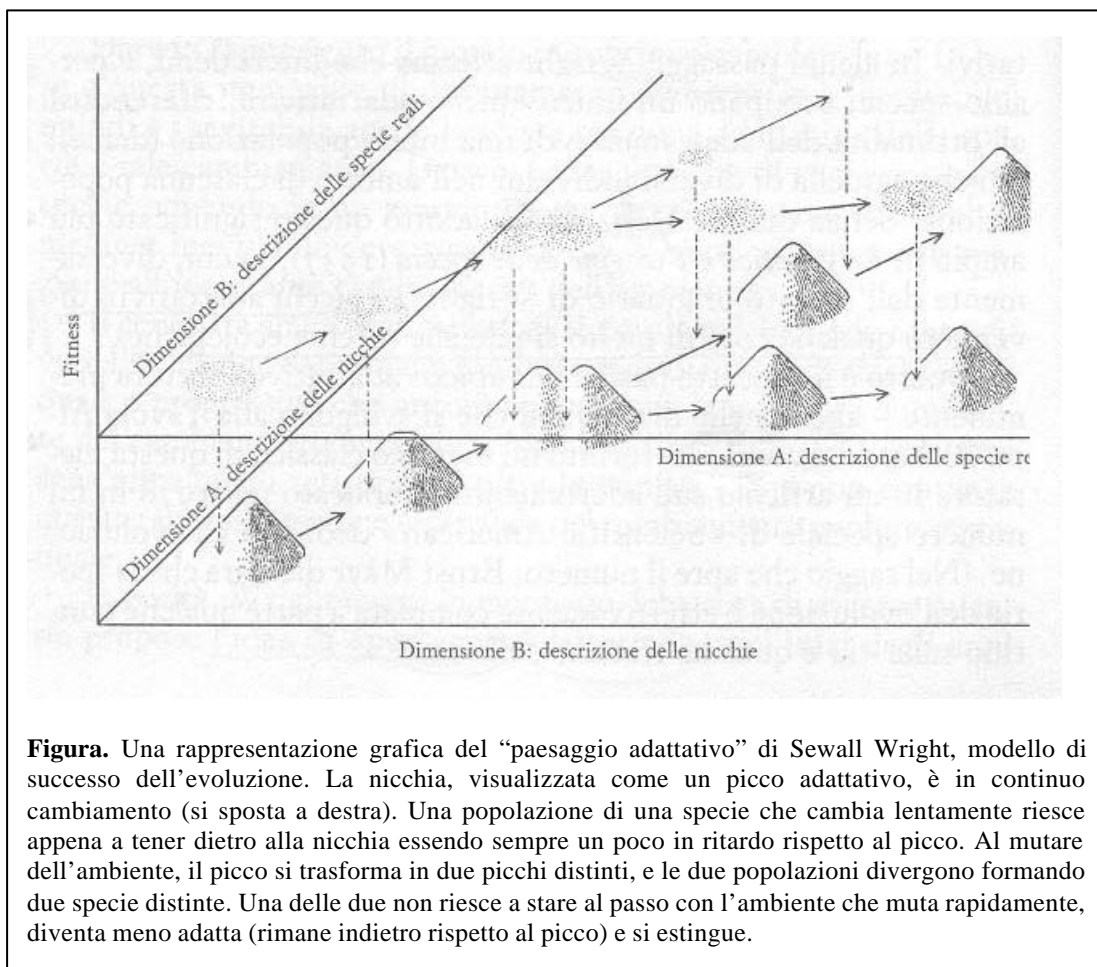
Ecco perché questo evoluzionismo si rivela gravemente insufficiente nel rendere conto del pattern complessivo dell'evoluzione. Il modello che risulta dalla considerazione separata delle genealogie non ha certo molto a che fare con il "barocco della vita" che abbiamo visto in §1.7.3.

2.8.1 L'ambiente visto dall'interno della genealogia

Darwin rappresentò il mondo in continuo cambiamento. In base a questa immagine, il cambiamento ambientale è inevitabile; quindi è inevitabile anche la stessa reazione adattativa delle specie a tale cambiamento. (Eldredge 1995:62)

Secondo Sewall Wright (1931) l'evoluzione è tutta nella massimizzazione delle combinazioni genetiche più armoniose entro una specie, quelle che

⁷⁶ Questo passaggio è riscontrato, ad esempio, da Stephen Gould (2002) tra due testi di Ernst Mayr (1942 e 1963): nel secondo, anche gli aspetti più apparentemente triviali sono probabilmente originati attraverso selezione diretta.



danno origine ad organismi migliori, più sani. Per rappresentare il processo, sviluppò una metafora visiva: il paesaggio adattativo (Figura), una mappa topografica tridimensionale dove i picchi sono le combinazioni geniche migliori e le valli le peggiori. L’idea di base è che gli organismi dalla configurazione adattativa ottimale per quella generazione si trovano vicini al picco della curva, mentre quelli con un adattamento meno ottimale stanno da qualche parte sulle pendici. Con il passare del tempo e il mutare degli ambienti, la configurazione ottimale si sposta, e si immagina che tale spostamento sia graduale.

Così al *pattern diacronico fondamentale dell’ecologia* (§§§ e Figura) viene sovrapposto un *pattern che assomiglia molto di più al gradualismo filetico* (§§§ e Figura): il mutamento graduale, lento, continuo, scandito solo da suddivisioni che non costituiscono reali discontinuità. Dalla Figura, che

rappresenta due pattern identici su due piani paralleli, questo risulta evidente. *Sembra* che i pattern della genealogia seguano e ricalchino quelli dell'ambiente, ma in realtà *l'operazione epistemologica è esattamente contraria: estrapolare i pattern della genealogia all'ambiente.*

La rappresentazione del modello di Wright come un vero e proprio paesaggio dà l'idea dell'ambiente concreto, vero e proprio, e facilita ancor più *la percezione dell'ambiente esclusivamente da un punto di vista interno alla genealogia*: le nicchie verranno ridotte alla genealogia, l'ambiente seguirà la previsione della genealogia, tutti gli aspetti spaziali non esprimibili in termini di eredità saranno considerati irrilevanti. La natura interattiva, anche intergenealogica, dell'ecologia viene perduta. La genealogia e l'ecologia coincidono.

Per completare la fusione tra genealogia ed ecologia, ai gruppi genealogici venne spesso assegnato un immaginario ruolo economico, *dimenticando che è la riproduzione l'unico filo relazionale che tiene uniti i gruppi evolutivi. Dimenticando che non solo i caratteri ecologici o "economici" non vengono considerati essenziali in uno sguardo genealogico, ma che spesso sono addirittura fuorvianti rispetto ad esso* (§2.7). Nello stesso articolo Wright estese la sua metafora: non più applicata alla bontà relativa delle combinazioni genetiche, ma a *specie* intere occupanti "picchi adattativi". Ma sarebbe stato Dobzhansky ad ampliare i picchi e le valli in una metafora universale dell'intero processo evolutivo, anche ai livelli superiori, e a trasformarli in qualche cosa di molto simile alle nicchie ecologiche:

Si può immaginare che l'enorme diversità degli organismi sia correlata all'immensa varietà di ambienti e nicchie ecologiche esistenti sulla Terra. Ma la varietà delle nicchie ecologiche non è soltanto immensa, è anche discontinua. Una specie di insetti si può nutrire di foglie di quercia, per esempio, e un'altra di aghi di pino; probabilmente un insetto che come cibo avesse bisogno di qualcosa di intermedio tra la quercia e il pino morirebbe di fame. Dunque il mondo vivente non è una massa informe di geni e tratti che si combinano in modo casuale, bensì una grande schiera di famiglie di combinazioni affini di geni raggruppate in un numero elevato ma finito di picchi

adattativi. Si può pensare che ogni specie vivente occupi uno dei picchi adattativi disponibili nel campo delle combinazioni dei geni. Le vallate adattative sono completamente vuote.

Inoltre, i picchi e le vallate del paesaggio adattativo non sono disseminate in maniera casuale. I picchi adattativi adiacenti sono disposti a gruppi, che si possono paragonare a catene montuose in cui le diverse vette sono separate da passi relativamente poco profondi. In tal modo, la nicchia ecologica occupata dalla specie «leone» è relativamente molto più vicina a quelle occupate dalla tigre, dal puma e dal leopardo che non a quelle occupate dal lupo, dal coyote e dallo sciacallo. I picchi adattativi felini formano un gruppo diverso dal gruppo dei «picchi» canini. Ma tutti insieme i picchi dei felidi, dei canidi, degli ursidi e dei mustelidi e di certi altri gruppi formano la «catena» adattativa dei carnivori, che è separata da profonde vallate adattative dalle «catene» dei roditori, dei pipistrelli, degli ungulati, dei primati e di altri ancora. A loro volta, anche queste «catene» fanno parte del sistema adattativo dei mammiferi, che, come gruppo, sono isolati ecologicamente e biologicamente dai sistemi adattativi degli uccelli, dei rettili ecc. La natura gerarchica della classificazione biologica riflette la discontinuità oggettivamente accertabile delle nicchie adattative, in altre parole la discontinuità con cui gli organismi che popolano il mondo traggono i modi e i mezzi di sostentamento dall'ambiente (Dobzhansky 1951 cit. in Eldredge 1995:190).

Il brano, secondo Niles Eldredge, è scritto molto bene ed ha un fascino quasi ipnotico. Sembra così *giusto*. Ma, alla fin fine, non ha molto senso, ed al termine di questo capitolo in cui abbiamo parlato di genealogie abbiamo gli strumenti per capirlo: Dobzhansky sta *riducendo la discendenza comune all'adattamento*. E questo ha tanto meno senso se pensiamo che gli adattamenti ecologici sono i caratteri meno indicativi della discendenza comune⁷⁷.

La Nuova Sistematica accoglierà pienamente questa confusione⁷⁸, ponendo l'accento sul fatto che la storia evolutiva di gruppi fratelli è spesso

⁷⁷ Gould (si vedano i §§3.4 e 4.3) tratterà in modo ancora diverso la questione della discontinuità: dal punto di vista formalista, secondo cui il morfospazio ha una struttura a grumi che dipende dai vincoli storici e strutturali che si realizzano al livello dell'organismo e del suo sviluppo.

⁷⁸ «Forse, lo straordinario sviluppo costruttivo di questo periodo fu nel *dare un significato ecologico ai taxa superiori*, riconoscendo che essi sono composti di specie che, nel loro complesso, occupano una nicchia o zona adattativa specifica» (Mayr 1982:169).

straordinariamente differente: uno può a malapena differire dal gruppo ancestrale, mentre l'altro può essere *entrato in una nuova zona adattativa* e lì essersi evoluto in un tipo radicalmente nuovo. Dovrà arrivare la cladistica a mettere ordine: *per uno sguardo genealogico, a costituire il mutamento decisivo non è l'entrata "in una nuova zona adattativa", ma la costruzione di meccanismi di isolamento riproduttivo*. Ecco perché a gruppi fratelli deve essere assegnato lo stesso rango indipendentemente dalla strada evolutiva poi percorsa.

La presenza di caratteri simili tra gruppi non imparentati è una delle migliori prove dell'evoluzione, ma spesso i caratteri più direttamente riguardanti l'adattamento alimentare sono quelli meno rivelatori della parentela. Dare un ruolo ecologico ai taxa è rischioso: la Sintesi Moderna cercò di saldare insieme questi due tipi di percezione, ma riuscì a farlo solo riducendo l'una all'altra. È stata proprio la cladistica a fornire una più solida base scientifica all'evoluzione, cioè a saldare più strettamente alcuni pattern a quello diacronico.

Vediamo qual è il motivo. Gli evoluzionisti hanno sempre saputo che la convergenza – lo sviluppo indipendente di strutture simili in ceppi diversi – è la miglior prova dell'adattamento evolutivo. Succede che alcuni organismi si assomiglino perché hanno ereditato le caratteristiche da qualche antenato comune; tale somiglianza evolutiva, tuttavia, non è una buona prova dell'adattamento di alcuna specie. Ma se si può dimostrare che si tratta di una somiglianza superficiale, non ereditata da un antenato comune, l'ipotesi di un adattamento evolutivo alla base della comparsa di una struttura o di una funzione è molto più credibile (Eldredge 1995:57).

Vi è poi il primo importantissimo problema che abbiamo nominato: la mancata coincidenza tra il pattern diacronico ipotizzato sulla base della genetica delle popolazioni e quello che si riscontra effettivamente nei sistemi ecologici concreti.

Alla fine della prima metà del secolo XIX, era ormai chiaro che i cambiamenti ambientali importanti sono la regola, e non l'eccezione, nella storia della Terra (Eldredge 1999:62).

Riprenderemo il problema di come integrare i pattern dell'ecologia con quelli genealogici nel §4.4.

2.8.2 Adattazionismo

Lo sguardo evoluzionista basato sulla genetica delle popolazioni facilitò l'affermarsi di una pratica scientifica, di un modo di raccontare le storie dell'evoluzione, che Stephen J. Gould e Richard C. Lewontin (1979) avrebbero chiamato programma adattazionista, o paradigma panglossiano.

Esso è radicato in una nozione diffusa già verso la fine dell'800, in particolare da Alfred R. Wallace e Auguste Weissman: la quasi onnipotenza della selezione naturale nel plasmare le forme organiche – e nel realizzare di conseguenza “il migliore dei mondi possibili”. Se la selezione naturale è così potente e i vincoli su di essa così pochi, l'adattamento attraverso di essa diventa la causa primaria delle forme, delle funzioni, dei comportamenti, e questo dà logicamente origine ad un approccio allo studio degli organismi che procede come segue:

- 1) L'organismo viene scomposto, “atomizzato” nei suoi caratteri, e questi caratteri vengono spiegati singolarmente come strutture progettate dalla selezione naturale per svolgere in modo ottimale la loro funzione.
- 2) Se – come spesso accade – l'ottimizzazione indipendente delle parti fallisce, si introduce l'interazione fra le parti dell'organismo attraverso la nozione di “compromesso” (*trade-off*): l'organismo è interpretato come il migliore compromesso possibile tra le spinte all'ottimizzazione delle varie parti.

Se c'è sufficiente tempo⁷⁹, gli organismi arriveranno all'adattamento ottimale, o comunque al migliore adattamento consentito dall'equilibrio tra pressioni selettive ottimizzanti le diverse parti per le diverse funzioni.

⁷⁹ Un'altra semplificazione dell'ambiente: il fatto che ci sia sufficiente tempo o no è considerato come un evento accidentale esterno alla teoria. Invece il mondo fisico, i suoi tempi e i suoi ritmi dovrebbero essere inclusi nella teoria evolutiva, sia perché presentano regolarità riconoscibili, sia perché essi sono

La genetica rese molto più concreta e pensabile la separazione dell'organismo in caratteri e parti differenti, "codificate" dai diversi geni isolabili e separabili l'uno dall'altro, specialmente quella visione della genetica "a sacco di fagioli" (*bean-bag genetics*, Mayr 1959), in cui i geni vengono visti come separabili e responsabili indipendentemente dei caratteri, con una corrispondenza puntuale *one-to-one*.

La genetica delle popolazioni accentuò questa "atomizzazione" dell'organismo, attraverso la "messa in circolo" dei suoi geni all'interno del pool genico – al livello della popolazione – in cui si giocano tutti i processi evolutivi. Certo, oltre all'adattamento vengono ammessi altri tipi di processi come la deriva genetica, l'allometria e una varietà di altri fattori non adattivi, ma

l'ammissione di principio di alternative non implica la loro seria considerazione nella pratica. Tutti diciamo che non tutto è adattativo; eppure, di fronte a un organismo, tendiamo a separarlo in parti e a raccontare storie adattative come se i compromessi di progetto tra le parti fossero l'unico vincolo alla perfezione di ogni carattere. (Gould e Lewontin 1979)

Il programma adattazionista può essere rintracciato, secondo Gould e Lewontin, in comuni stili di argomentazione che lo rendono, come ogni opzione epistemologica, non refutabile dai dati⁸⁰:

- 1) se un argomento adattativo fallisce, provane un altro;
- 2) se un argomento adattativo fallisce, assumi che ne debba esistere un altro;
- 3) in assenza di un buon argomento adattativo, attribuisce il fallimento ad una comprensione imperfetta del luogo in cui l'organismo vive e di come agisce;

necessari a rendere conto del pattern complessivo dell'evoluzione (non bastano i pattern intragenealogici). Si veda il §4.4.

⁸⁰ Come diremo più estesamente nel §4.1 lo sguardo epistemologico costruisce i pattern, e quindi non può essere falsificato da essi. Per modificarlo è necessario un impulso, consapevole oppure obbligato, alla riorganizzazione della propria percezione.

4) enfatizza l'utilità immediata ed escludi altri attributi della forma.

Inoltre, spesso i criteri per l'accettazione di una storia sono così lassi che molte vengono accettate senza un'appropriata conferma. Questo sguardo epistemologico risulta così in quello che Gould e Lewontin definiscono un modo panglossiano, o "proprio-così" (*just-so*) di spiegare la vita, riferendosi al dottor Pangloss di Voltaire:

...le cose non possono essere diversamente: [...] tutto è necessariamente per il fine migliore. Le nostre gambe sono visibilmente fatte per essere rivestite e perciò noi abbiamo i calzoni. (Voltaire 1759:14)

Non c'è traccia di questo modo di intendere il genoma e l'evoluzione nella letteratura sui cicliidi, almeno in quella recente. Può darsi che abbia ancora una scarsa applicazione per la mancanza di conoscenze genetiche approfondite. O forse il sistema dei cicliidi, con la sua sovrabbondanza di diversità, la rapidità di evoluzione, i parallelismi ecc. non è un buon campo di applicazione di questo tipo di scenario. E probabilmente questo mette in discussione la completezza e anche l'affidabilità di questo modo di vedere l'evoluzione.

La selezione non coincide con l'adattamento, ma ci sono altre possibilità. Ad esempio:

- Non c'è adattamento e non c'è selezione
- Il disaccoppiamento di selezione ed adattamento:
 - a) Selezione senza adattamento: cambiamenti che riguardano la riproduzione, come quelli di selezione sessuale che abbiamo visto
 - b) Adattamento senza selezione: l'adattamento avviene a livello fenotipico, gli organismi con il medesimo genoma sono differenti in microhabitat differenti, per via della loro plasticità fenotipica.

Spesso l'utilità immediata di una struttura non dice assolutamente nulla circa le ragioni della sua esistenza. (Gould e Lewontin, 1979)

E soprattutto, l'organismo non può essere cancellato, sostituendolo con le sue parti: l'indipendenza delle parti è un elemento di flessibilità evolutiva ma

come abbiamo visto nei ciclidi essa è un evento molto particolare (§1.5), non può essere certo preso come regola.

Nel §4.3 vedremo che la critica passa attraverso una rivalutazione del livello dell'organismo – e del genoma individuale – come sede di vincoli che limitano e danno una direzione al mutamento evolutivo. Vedremo che molti di questi pattern erano stati riconosciuti dal pensiero tipologico pre-darwiniano (§3.4) e poi eclissati dal funzionalismo darwiniano e da un evolucionismo basato esclusivamente sulla genetica delle popolazioni.

Accenniamo qui rapidamente ad un'ulteriore irrigidimento dell'identificazione tra genealogia ed ecologia, quello che porta alla visione dell'evoluzione «dal punto di vista del gene» (Dawkins 1979). Secondo Dawkins la visione dal punto di vista del gene del darwinismo è implicita negli scritti di R.A. Fisher e degli altri grandi pionieri del neodarwinismo dei primi anni Trenta, ma è stata resa esplicita da W.D. Hamilton e da G.C. Williams negli anni Sessanta. Questa versione:

- 1) porta all'estremo traducibilità dell'organismo in termini genetici, e la sua scomponibilità;
- 2) trasforma la «lotta per la sopravvivenza» in «lotta per il successo riproduttivo».

L'organismo è un semplice veicolo per i geni. Nella teoria di Dawkins esso può essere sostituito benissimo dalla collezione dei propri geni⁸¹. Perfino l'individualità stessa dell'organismo è considerata un semplice effetto della relazione tra geni:

Benché siano colonie di geni, i corpi, nel loro comportamento, hanno acquisito senza dubbio una loro individualità. [...] Ma è ovvio, perché la selezione naturale ha favorito i geni che sanno cooperare tra loro. (Dawkins 1979:51)

⁸¹ Ma al livello dell'organismo succede tutt'altro: ci sono processi di diverse gerarchie che interagiscono su cui l'informazione genetica non ha alcun potere causale, ma anzi si limita ad essere una registrazione imprecisa e passiva di ciò che è accaduto (§4.3).

I geni lottano per essere rappresentati nella generazione successiva, e vi è quindi tra loro una continua esclusione competitiva. Questo si traduce, a livello dell'organismo, ad una lotta per il successo riproduttivo – l'unico aspetto della vita dell'organismo che “interessa” ai geni⁸².

Un gene è definito come qualunque porzione di materiale cromosomico che potenzialmente dura per un numero di generazioni sufficiente a servire da unità di selezione naturale. (*Ivi*, 32)

Ciò che ho fatto è stato definire un gene come un'unità che si avvicina moltissimo all'ideale di particella indivisibile. (*Ivi*, 37)

È l'idea di genoma che abbiamo visto per l'orologio molecolare (§§2.31 e 2.7): non è definito dalla sua funzione ma dal meccanismo della riproduzione. Solo che qui gli viene dato un valore assolutamente diverso, attivo, funzionale. L'unità della selezione è il gene: esso deve essere sufficientemente piccolo da non essere facilmente spezzato da un crossing over, deve coesistere e cooperare facilmente con gli altri geni con cui dà origine all'organismo, e insieme a tali geni deve produrre un buon fenotipo.

...Ma può davvero esserci un gene che, *a parità di altre condizioni*, tende a rendere le gambe più lunghe di quanto sarebbero state sotto l'influenza del suo allele. (*Ivi*, 40)

Il meccanismo è unico: la selezione naturale tra geni. L'organismo non è neanche più unità di selezione («perché troppo grosso ed effimero»): lo sono i suoi caratteri, e quindi i geni che per essi codificano. Attraverso questo meccanismo, *per estensione ed estrapolazione di tempo*, si vuole esaurire l'evoluzione:

...il modo migliore di guardare all'evoluzione è in termini di una selezione che avviene al livello più basso possibile. (*Ivi*, 13)

⁸² Un gene vincente deve tendere a rimandare la morte della sua macchina da sopravvivenza almeno fino a dopo la riproduzione. È interessante la teoria secondo cui l'invecchiamento sarebbe un sottoprodotto dell'accumulo nel pool genico di geni letali e semiletali tardivi, che portano cioè l'organismo alla morte solo dopo aver consentito ad esso tempo in abbondanza per lasciare prole, e non contrastati quindi dalla selezione naturale che agisce solo sulla riproduzione.

Le teorie basate sulla selezione del gene sono, secondo Dawkins, pienamente in grado di spiegare «in che modo un'accozzaglia di entità egoiste indipendenti possa assomigliare a un insieme singolo e organizzato. Penso che ciò sia vero non solo per le organizzazioni sociali all'interno della specie, ma anche per 'ecosistemi' e 'comunità' che consistono di molte specie» (*Ivi*, 90). Anche l'ecologia va studiata «dal punto di vista del gene».

2.8.3 Un esempio: meccanismi isolanti o riconoscimento del partner?

La peculiarità di una specie è che i suoi membri si riproducono solo al suo interno. Due specie potrebbero, all'estremo, essere morfologicamente ed ecologicamente identiche, eppure i loro membri potrebbero non riconoscersi reciprocamente come potenziali partner (§2.4.2). Inizialmente questo fu indicato con il concetto di *meccanismi isolanti* (Dobzhansky 1937; Mayr 1941):

«la speciazione geografica è caratterizzata dalla graduale costruzione di *meccanismi isolanti* biologici durante l'isolamento geografico. (Mayr 1941:187).

Nel 1985 Hugh Paterson criticò la definizione “meccanismi isolanti”: il termine indicherebbe una selezione naturale diretta, i meccanismi isolanti sorgerebbero *per* una funzione (una spiegazione tipicamente adattazionista). Paterson ritiene al contrario che le barriere alla riproduzione tra specie molto affini sorgano come *effetto secondario*: se individui di diverse popolazioni di una stessa specie si differenziano per adattarsi alle caratteristiche del luogo in cui vivono, questo può riflettersi su determinati segnali che sono essenziali per riconoscere gli individui della propria specie. Paterson critica l'utilizzo del termine «meccanismo», solitamente riferito ai casi di selezione naturale diretta. Come potrebbero svilupparsi meccanismi isolanti in animali di popolazioni geograficamente isolate che si incontrano di rado o quasi mai? Certo, se l'ibridazione è dannosa ci sarà un premio da parte della selezione per chi riesce ad evitarla, ma solo nelle aree in cui la distribuzione di maschi e

femmine di specie strettamente imparentate coincide. Il pattern previsto in questi casi, detto spostamento dei caratteri della riproduzione, è però molto raro. La formazione delle specie non è un obiettivo in sé.

Paterson fornisce un'alternativa al sistema dell'isolamento: il sistema *di riconoscimento*, cioè il coordinamento del comportamento dei maschi e delle femmine di una stessa specie in modo che si riconoscano a vicenda come potenziali partner (si veda il §2.5 sui pattern riproduttivi dei ciclidi).

Inoltre questo permette di includere tutta una gamma di barriere anche non direttamente biologiche, che Mayr ha rappresentato con l'efficace metafora della corsa ad ostacoli. Per produrre una prole fertile, un maschio e una femmina devono superare una serie di ostacoli. Se il maschio e la femmina appartengono a specie differenti, è quasi certo che falliranno molto prima di arrivare all'ultimo stadio:

- non sopravvivono abbastanza a lungo;
- non sono in condizione di riprodursi;
- *do not meet*: maschio e femmina di due specie molto simili non si incontrano (aree diverse, habitat diversi, barriere ecologiche, stagioni riproduttive differenti);
- *do not mate*: si incontrano ma i pattern comportamentali e i segni di riconoscimento non sono compatibili (isolamento etologico, riconoscimento per colorazione);
- *do not match*: le cellule sessuali non si uniscono, oppure dopo unite non si sviluppa un embrione sano, o comunque si hanno ibridi meno vitali o sterili.

Il sottile filo relazionale che tiene unita e funzionante una specie o una popolazione è quello riproduttivo, cioè il fatto che gli individui si riconoscano reciprocamente come partner potenziali.

Negli animali con riproduzione sessuata gli individui della stessa specie riconoscono sempre qualcosa uno dell'altro, anche se tale riconoscimento a volte avviene a livello di cellule sessuali. (Goldschmidt 1994:128)

CAPITOLO 3

Tipi ed essenze

Lo sguardo ecologico e quello evoluzionista, come li abbiamo presentati, hanno aspetti di incompatibilità perché privilegiano caratteri, gerarchie, pattern sincronici e diacronici differenti (cfr. ultimo paragrafo del cap. 2). Ambedue però hanno in comune il fatto di non concepire come primario il pattern della *somiglianza* complessiva tra gli organismi. Tale pattern è certamente riconosciuto nella realtà – gli organismi si presentano suddivisi in tipi, a loro volta in relazione tra loro – ma considerato un effetto collaterale di processi (ecologici o evolutivi) e nella maggior parte dei casi dato per scontato oppure volutamente messo «tra parentesi» in quanto occulterebbe quei processi.

Lo sguardo ecologico si perdeva nelle relazioni tra gli organismi. I tipi erano oggetti di importanza secondaria rispetto alle caratteristiche trofiche che inserivano l'organismo nel flusso di materia ed energia. L'ecosistema, in equilibrio dinamico, dava automaticamente una cornice ed un senso ad ogni organismo o gruppo che ne faceva parte.

Lo sguardo evoluzionista privilegiava invece le relazioni di parentela o la riproduzione: superando la somiglianza come criterio evolutivo, isolava esclusivamente le somiglianze più utili a ricostruire la parentela, e introduceva la gradualità del mutamento.

La somiglianza tra gli organismi torna però in primissimo piano nel momento in cui l'ecosistema del Vittoria entra in crisi, e le specie di furu cominciano a scomparire ad una velocità impressionante, per di più a causa dell'intervento dell'uomo. E così lo *sguardo tipologico* prende bruscamente il sopravvento, e guida il tentativo di preservare per quanto possibile una

Figura 3.1. La Perca del Nilo (*Lates*), introdotta nel Lago Vittoria negli anni '50 e '60, si nutre principalmente di pesci e può raggiungere dimensioni enormi – alcuni esemplari pesano più di settanta chili.



ricchezza di biodiversità. Guardando più attentamente ci accorgeremo che tale sguardo non ha mai cessato di essere all'opera, specialmente in alcuni settori della rete degli osservatori, se non altro per una esigenza del pensiero.

La specie-tipo non ha diritto di cittadinanza in un ecosistema: casomai bisogna parlare di popolazioni, o ancora meglio di avatars, gruppi locali di organismi che partecipano attivamente ai processi di trasferimento di materia ed energia; e comunque ciò che importa non è tanto la totalità dei caratteri dell'organismo, quanto quelli (come la struttura della bocca) più rivelatori del ruolo ecologico, del gruppo trofico, che è trasversale a molte specie. Inoltre la diversificazione dei furu è tanta e tale da ostacolare una suddivisione in specie, assecondando la rinuncia alla tipologia.

Lo *switching* allo sguardo tipologico, indotto dalla catastrofe ecologica, non è semplice. «Concentrato com'ero a cercare di scoprire come si formavano e come convivevano le specie di furu, pensandoci a posteriori ci misi davvero troppo a capire che c'erano anche specie che scomparivano» (Goldschmidt 1994).

3.1. La strage dei furu e il pensiero tipologico

Ogni volta che ci penso, mi sorprende che per turbare l'ecosistema del più grande lago tropicale del mondo sia bastato un uomo con un secchio pieno di pesci (Goldschmidt 1994:214).

Nel §1.4 avevamo accennato a come le conoscenze ecologiche sul lago Vittoria, faticosamente elaborate dall'Haplochromis Survey Team a partire dal 1977, si rivelarono tragicamente inutili quando, a metà degli anni '80, esplose una catastrofe devastante per i furu, inaspettata sebbene latente nel lago da oltre vent'anni. Cominciò allora l'importante e netto *switching dalla percezione di un ecosistema in equilibrio a quella di un ecosistema in crisi*, che avrebbe portato di lì a poco ad un corrispondente mutamento nella percezione dei furu da parte degli osservatori scientifici. Dopo aver ascoltato Tijs Goldschmidt dipingere, nei primi sette capitoli de *Lo strano caso del Lago Vittoria*, le caratteristiche dell'ecosistema precedente all'esplosione della perca e le ipotesi evolutive sui furu, lo ritroveremo nel 1985 sul battello di un cercatore d'oro tedesco allestito appositamente per una massiccia operazione di salvataggio delle ultime specie di furu rimaste: un telo contro il sole, sedie e lunghi tavoli di legno cui sono fissati diversi microscopi, righelli, materiale per scrivere e strumenti anatomici come forbici, bisturi e pinzette. Il passaggio dallo sguardo ecologico a quello *tipologico* non sarà facile: richiederà di riuscire a slegare i furu dal loro ecosistema, di cui l'uomo ha provocato la distruzione. Restano dei tipi, tutti i tipi che si riescono a salvare, con il maggior numero di caratteri possibili.

3.1.1 Introduzione della perca, *lag effect* e mutamento improvviso dell'ecosistema

Ma cosa era successo? Negli anni Cinquanta alcuni impiegati inglesi al servizio delle colonie cui era stato affidato l'incarico di migliorare le condizioni della pesca in Uganda decisero di introdurre un grosso predatore

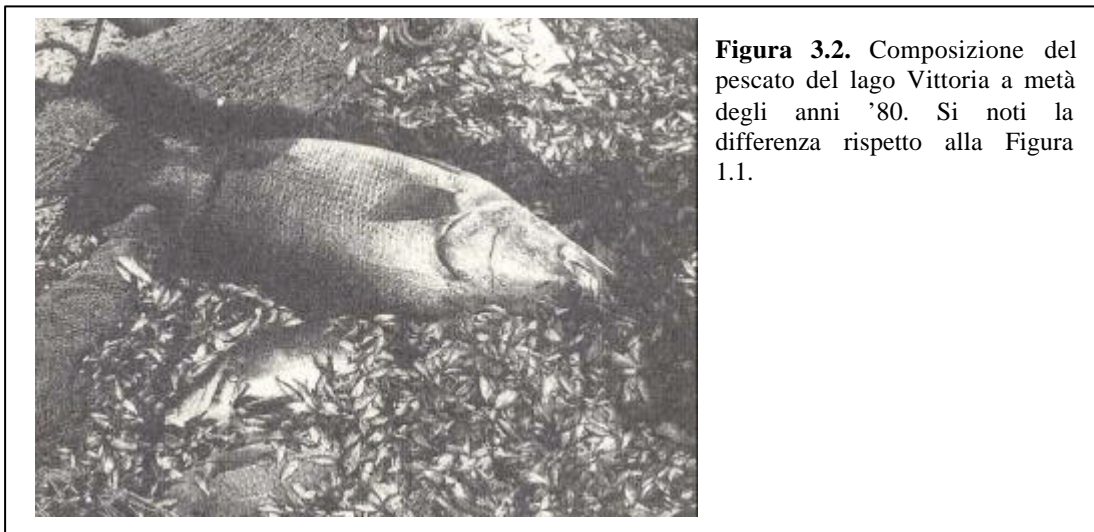


Figura 3.2. Composizione del pescato del lago Vittoria a metà degli anni '80. Si noti la differenza rispetto alla Figura 1.1.

nel Lago Vittoria. L'idea era quella che il predatore si nutrisse dei piccoli furu spinosi, comunque non molto amati dalla popolazione locale – la pesca nativa nel lago era sempre stata un'attività di poca importanza: si trattava soprattutto di pesca con la rete, destinata alla vendita dei pesci essiccati in altri mercati carenti di proteine. La Perca del Nilo (le specie del genere *Lates*, Figura 3.1), che in origine non viveva nel Lago Vittoria, era uno dei candidati possibili: un pesce di dimensioni colossali, e per giunta buono da mangiare¹.

Ecologi e conoscitori dei laghi dell'Africa orientale, si opposero strenuamente all'introduzione della perca analizzando a fondo le disastrose conseguenze che essa avrebbe potuto avere (Fryer 1960), ma non furono ascoltati²: nel 1962 ad Entebbe, in Uganda, vennero introdotte le prime perche, e nel 1963 ci fu un'altra introduzione a Kisumu in Kenia. Seguì una fase di latenza o *lag phase* (Mooney e Cleland 2001) durante la quale la perca si ambientò nel lago, senza turbare l'ecosistema complessivo. Tra il 1977 e il

¹ L'intenzione delle istituzioni è ben resa da questa citazione riportata da Goldschmidt (1994:212) sull'introduzione delle perche nel lago Kyoga, in Uganda, non molto distante dal Vittoria: «Quello che gli americani definiscono *trash fish*, pesce spazzatura (i pesci più piccoli e meno appetibili, che formano la gran parte dell'alimentazione della perca del Nilo) veniva così convertito in un pesce facile da pescare e da commercializzare».

² In realtà nessuno poteva dire con precisione quale fosse il rischio dell'introduzione della perca, e questo sembrò agli esperti di pesca un motivo valido per tentare l'esperimento. Inoltre, veniva portato come argomento il fatto che i pesci autoctoni di altri laghi fossero in grado di convivere con la perca del Nilo, dimenticando l'individualità di ogni ecosistema e il fatto che quei pesci erano co-evoluti insieme alle perche e a tutto il loro ecosistema.

1983 si catturava occasionalmente qualche grossa perca, ma non si vedeva motivo di allarmarsi finché non si cominciò a notare un radicale mutamento nella composizione del pescato nelle diverse zone: da una parte, tra i furu comparivano determinate specie in luoghi dove precedentemente non si trovavano e vice versa³, dall'altra però i furu stavano generalmente scomparendo dalle reti dei pescatori – e comparendo nello stomaco delle perche⁴. Tijs Golschmidt ricorda con precisione di aver cominciato a rendersene conto nell'aprile del 1985:

Una sensazione di stupore, di disorientamento. Un vago sospetto che potesse in qualche modo essere responsabile la perca. Lo spettro di un esercito di perche che fa strage della fauna autoctona. (Golschmidt 1994:221)

La presa di consapevolezza che l'ecosistema del Vittoria stava crollando continuò però in modo molto graduale e contraddittorio: in molte pubblicazioni scientifiche e sulla stampa comparivano notizie contrastanti⁵, spesso prive di dati numerici. Questi erano noti soltanto per il Golfo di Mwanza e le immediate vicinanze, in cui dal 1979 l'HESST effettuava un attento monitoraggio, e «il quadro che emerse una volta elaborati tutti i dati

³ «Abbiamo preso soprattutto furu, ma più guardo nel secchio, e meno capisco dove siamo. C'è qualcosa che non va. Conosco queste specie? [...] Ci troviamo effettivamente nel quadrante G, che di tutto il golfo di Mwanza è quello dove abbiamo prelevato il maggior numero di campioni, ma appena guardo dentro il secchio ho l'impressione di essere altrove. Più a nord? Conosco queste specie, ma non le ho mai pescate in questo punto. Le specie che invece ho sempre trovato qui, oggi non ci sono, per la prima volta da anni. Può in qualche modo essere responsabile del cambiamento la recente invasione di perche?» (Golschmidt 1994:13). E ancora: «Era uno strano insieme di specie. Mancavano specie che per anni erano sempre state presenti, mentre c'erano pesciolini di acque più profonde che qui non avevamo mai trovato così abbondanti» (*Ivi*, 221).

⁴ Nel golfo di Winam già nel 1978-79 si registrava un aumento esplosivo delle perche. I dati furono tuttavia pubblicati solo nel 1983. Al contempo i furu erano scomparsi dalle reti dei pescatori. Nel Golfo di Mwanza, racconta Golschmidt, le prime catture abbondanti di perche risalgono ad alcuni anni dopo, negli ultimi mesi del 1983. Anche qui il numero dei furu diminuiva a vista d'occhio. Il bottino di pesca, che precedentemente consisteva per lo più di furu, era formato da una montagna di grosse perche e qualche sparuto furu. «Lo stomaco delle perche era infatti pieno zeppo di furu che, spesso ancora interi e con l'aria sbigottita, stavano per essere digeriti» (Golschmidt 1994:222).

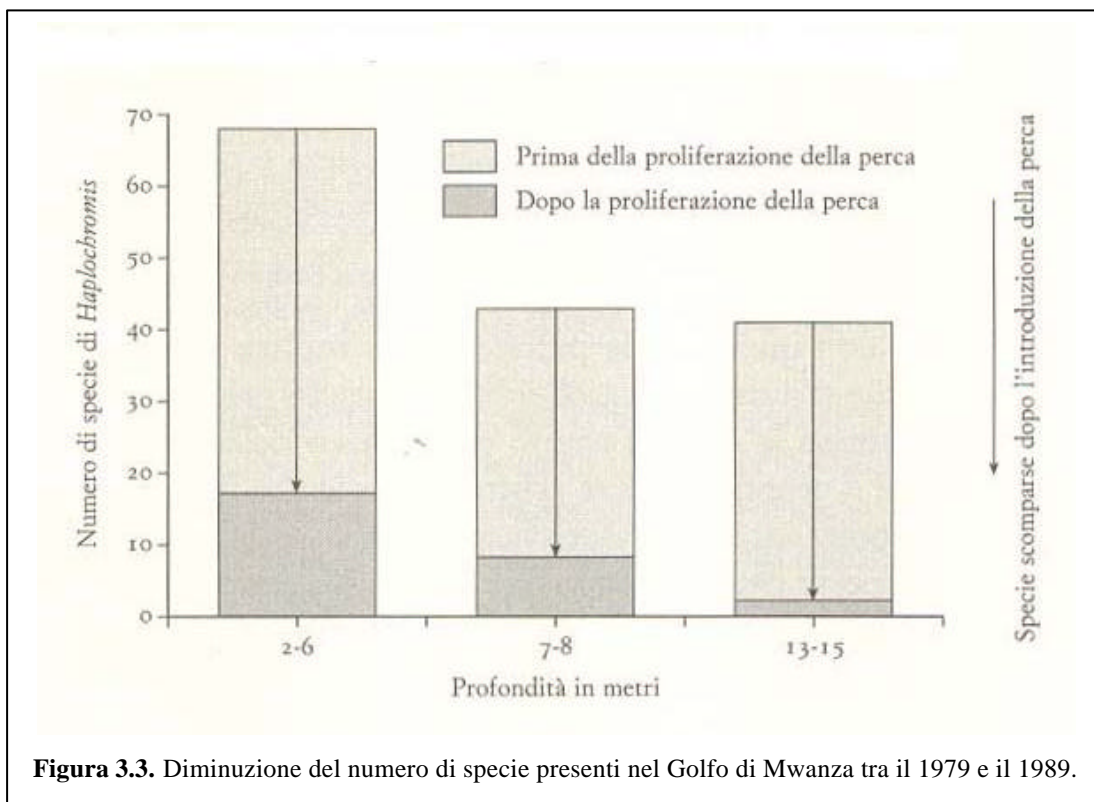
⁵ Alcuni biologi ritenevano che la perca dovesse essere ritenuta responsabile soltanto in parte della scomparsa dei furu, e che un effetto più importante l'avrebbe avuto il forte aumento della pesca (in effetti il numero dei furu diminuiva a causa della pesca già prima della comparsa della perca del Nilo, ma in nessuna zona del lago la scomparsa di popolazioni di furu può essere stata causata soltanto dalla pesca eccessiva). Ci furono anche profani e addirittura biologi che sostenevano che non ci fosse nessun problema, e che fosse ancora possibile pescare i furu come prima.

può essere descritto con una parola sola: una strage» (*Ibidem*, 225). Riportiamo integralmente una efficacissima pagina di Goldschmidt, che rende il quadro della situazione unendo ai dati numerici lo sgomento per la loro gravità:

I primi a scomparire furono chiaramente i pesci che si nutrivano di altri pesci. Soltanto in seguito scomparvero gli altri gruppi trofici [si parla ancora di gruppi trofici, i protagonisti dello sguardo ecologico, cap.1] che si nutrivano di molluschi o insetti o filtravano il fango del fondale. Per ultime rimasero le specie che si nutrivano di zooplancton, i cui numeri si erano tuttavia fortemente ridotti. Nel 1987-88 nella stazione G, la più studiata, vennero pescate ancora tre specie di furu, e tutte e tre si nutrivano di zooplancton. Prima dell'arrivo della perca, con una rete calata in questo punto si sarebbero pescati almeno novemila furu. In acqua fonda, eccetto quelle tre, tutte le specie (93 per cento) erano scomparse. Nelle acque meno fonde le specie rimaste erano invece di più (30 per cento), anche se il numero degli individui era fortemente ridotto. Soprattutto i furu della zona costiera che si nutrivano di molluschi, di insetti e di alghe epifite erano stati risparmiati. Lungo alcuni tratti di costa rocciosa e nei pressi delle isole rocciose vicino alla zona studiata in origine erano presenti almeno trentuno specie. Undici vivevano a stretto contatto con le rocce; per otto specie le rocce erano importanti ma non costituivano l'unico habitat; infine c'era un certo numero di specie che ogni tanto sceglieva l'habitat roccioso.

Di questi frequentatori occasionali, nel 1990 non se ne trovava più nemmeno uno. Anche una metà delle specie che soggiornavano regolarmente presso le rocce era scomparsa. Infine scomparvero addirittura alcune specie legate esclusivamente all'habitat roccioso. In totale nell'area campione e nei vicini habitat rocciosi scomparvero più di 80 delle 123 specie, pari a circa il 70 per cento. (*Ibidem*, 226)

Purtroppo questo risultato fu confermato in ognuna delle numerose stazioni disseminate nel Golfo di Mwanza nelle quali venivano prelevati campioni (Figura 3.3). Anche le campionature effettuate fuori dal golfo rafforzavano la convinzione che fosse lecito estrapolare tali risultati: ciò significa che nel 1988 circa duecento delle oltre trecento specie di ciclidi erano già estinte o correvano questo rischio – e che quindi almeno il 20% della totalità delle specie di questa famiglia presenti in tutto il mondo era sul punto

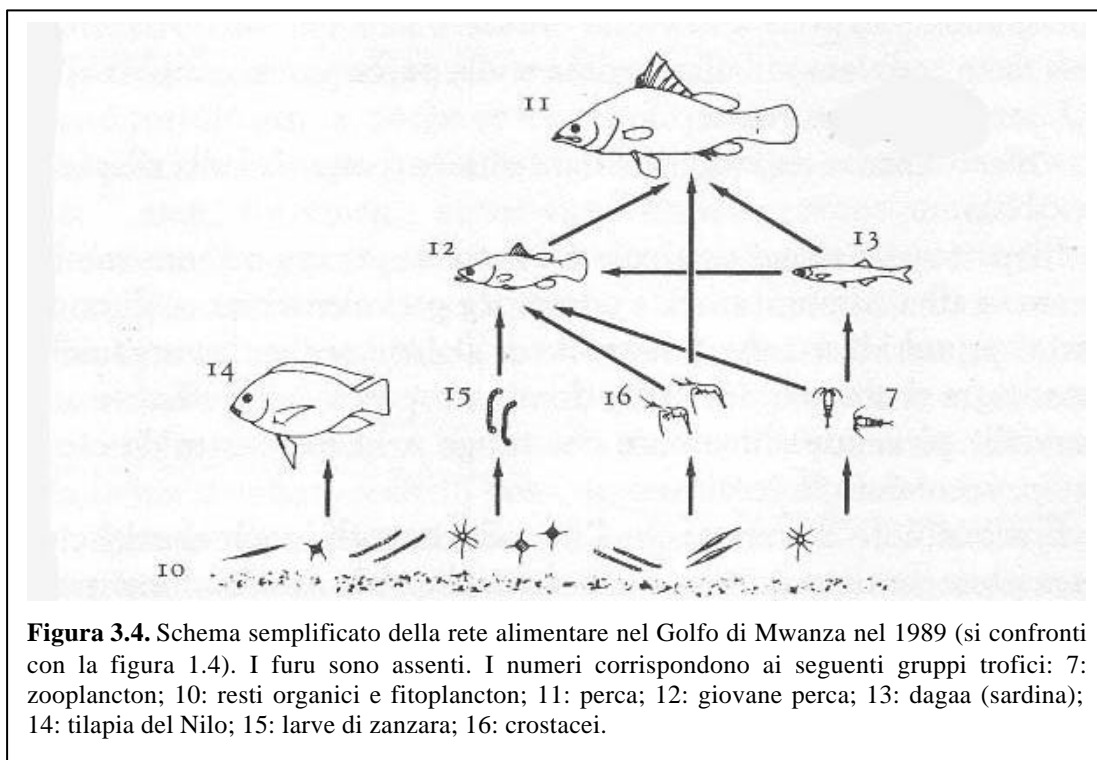


di scomparire. In tempi storici non c'è mai stata un'estinzione così ampia di vertebrati.

Nel 1989 l'ecosistema era ormai completamente alterato: in molte zone solo i furu che abitavano aree protette, come le rocce e le acque molto basse, erano riusciti a salvarsi, e venivano comunque predati dalle perche giovani. Sembra che la velocità e il grado del declino siano stati differenti in gruppi ecologici diversi – a causa di differenze di habitat, taglia dell'individuo adulto e l'abbondanza della specie (Seehausen 1992).

Molti prevedevano che le perche si sarebbero in breve tempo autodistrutte, continuando ad aumentare di numero ed estinguendo completamente i furu, loro unica fonte di sostentamento⁶ – e in effetti il cannibalismo era sempre più

⁶ Se questo dovesse avvenire, naturalmente, renderebbe vano tutto il progetto socio-economico di introduzione della Perca, e inutile la distruzione dell'ecosistema precedente. Questa eventualità si unisce agli effetti sicuri, ma non previsti, riscontrati sul mercato locale: secondo Walls (1993a), ad esempio, barche più grandi e più costose sono necessarie per catturare la perca in acqua più profonda e la pesca finisce così per consumare il carbone ottenuto dal taglio di un numero sempre maggiore di alberi. Il costo extra per catturare e processare la perca potrebbe solo essere coperto dalla vendita del pescato processato fuori dall'area locale, lasciando i residenti senza più i pesci che garantivano la maggior parte delle proteine nella loro dieta. L'intera operazione è caratterizzata, secondo molti



frequente⁷. Ma le perche avevano cambiato dieta, e avevano cominciato a nutrirsi delle prede prima cacciate in modo tanto specializzato dai furu. Certo, con meno efficienza: la proliferazione delle prede era aumentata esponenzialmente⁸.

In realtà, l'ecosistema aveva raggiunto un nuovo equilibrio, ma il numero complessivo delle specie rappresentate nell'ecosistema del lago si era drasticamente ridotto e le catene alimentari completamente alterate (Figura 3.4)⁹. Se un predatore al vertice della catena alimentare rappresenta la maggior parte della biomassa ciò è preoccupante perché la piramide alimentare risulta

studiosi, da una inerente stupidità e non lungimiranza, e dall'ignoranza delle conoscenze messe a punto dall'ecologia delle comunità naturali ed umane.

⁷ Ancora nel 1993 Walls scriveva: «La perca è quindi andata incontro ad una scarsità di cibo, e analisi del loro stomaco hanno rivelato che esse si cibano principalmente dei piccoli della propria specie, una situazione impossibile che non può andare avanti per molti anni» (Walls 1993a).

⁸ Le zanzare, ad esempio, le cui larve si nutrono sott'acqua di zooplancton e venivano mangiate dai furu insettivori, proliferavano incredibilmente non essendo più un anello intermedio bensì l'ultimo anello di una catena.

⁹ La tilapia del nilo (*Oreochromis niloticus*), come la perca, è stata introdotta nel lago negli anni cinquanta e ha preso il posto delle specie autoctone di tilapia (*O. esculentus* e *variabilis*).

capovolta¹⁰, e questa non è affatto una situazione stabile per un ecosistema, che rischia di collassare su se stesso. È un ecosistema sotto stress, con un pattern decisamente alterato: il numero delle specie è troppo ridotto per assicurare una flessibilità sufficiente, il cannibalismo è abituale, il sistema non è efficiente – non vengono utilizzate le risorse a sufficienza, principio di Lindeman (§1.2 note).

Così la conoscenza ecologica, elaborata dall’HEST per salvaguardare l’ecologia dei furu, si è drammaticamente dovuta accontentare di comprenderne e spiegarne la distruzione: un vero shock, emotivo ma anche cognitivo, che sfocia subito nella domanda «cosa possiamo fare?».

3.1.2 Dallo sguardo ecologico allo sguardo tipologico

Una prima risposta è certamente il monitoraggio del nuovo ecosistema... e i furu? I furu! Mentre il mutamento di pattern verso l’ecosistema era stato difficoltoso e lento, una volta realizzato esso è seguito da uno *switching* dello sguardo sui furu, questa volta repentino, immediato, guidato da un senso di colpa, di responsabilità, di urgenza:

Un ampio fronte di milioni di perche sta avanzando e tutti sono consapevoli del fatto che questa è l’ultima possibilità di farsi un’impressione della fauna originale. [...] Evitare a tutti i costi che la scomparsa in massa di queste specie possa passare inosservata. Registrare quello che accade e fungere da cassa di risonanza denunciandolo, è proprio il minimo che possiamo fare (Goldschmidt 1994:212).

I furu, di cui conoscevamo perfettamente l’ecologia e le nicchie trofiche, si stanno estinguendo. Forme e colori non si vedono più nei luoghi in cui erano familiari, quelle forme e quei colori che non conosciamo e non abbiamo compreso, in parte per la nostra attenzione ecologica che ci permetteva di considerare il problema delle specie come marginale, in parte perché la loro

¹⁰ Il pattern dell’ecosistema sano è caratterizzato da una forma piramidale (§1.2 e note). L’unico caso in cui le conseguenze non sono disastrose è quello in cui le prede hanno un periodo di riproduzione estremamente più breve rispetto ai loro predatori, e non è il caso dei furu.

complessità era veramente elevata. Prima ci si «perdeva» volentieri nelle dinamiche ecologiche, ora invece la consapevolezza che l'ecosistema vivente, che dava senso ai tipi trofici e che permetteva di dare fiducia al proliferare delle specie di furu, si stava dissolvendo (il primo *pattern switch*), dissolve anche lo sguardo attraverso il quale avevamo sempre compreso i furu... ma non è possibile che non rimanga niente di loro! Tanto più che le loro specie sicuramente esistono, anche se le abbiamo sempre prese “così come venivano”. «Concentrato com'ero a cercare di scoprire come si formavano e come convivevano le specie di furu, pensandoci a posteriori ci misi davvero troppo a capire che c'erano anche specie che scomparivano». Scompare un ecosistema, ma scompare anche una realtà pensabile indipendentemente da esso: la diversità delle forme, dei colori, delle varietà. È questa realtà che ora viene percepita come primaria, come un oggetto da salvare dall'oblio. Sullo sfondo di un ecosistema quasi dissolto, si stagliano le immagini dei *tipi* di ciclidi da conservare. Essi sono come figure incomplete, ritagliate in fretta da un giornale che è andato perduto e di cui non si riuscirà mai a ricostruire i contenuti e i contesti. Che fare? Conservare: salvare le parti, i «risultati» di quell'ecosistema che non c'è più e ciò che resta delle regolarità che in tali prodotti erano presenti. Il pattern-ecosistema, la gerarchia ecologica e tutti gli altri pattern ad essi correlati cessano improvvisamente di fare loro da contesto.

La necessaria metamorfosi da ecologo a paleontologo dei più giovani fossili della Terra fu dura (*Ivi*, 222).

Ma che cosa fare? Si può salvare qualcosa? E se sì, che cosa?

Pur sapendo che gran parte di queste specie è comunque condannata a morte, noi stessi catturiamo e uccidiamo animali che rischiano l'estinzione. Lo facciamo perché vorremmo che questi animali uscissero dall'anonimato. Vogliamo dare loro dei nomi, disegnarli, fotografarli e descriverli nel modo più accurato possibile. [...] Per alcune settimane raccogliamo tutti i dati possibili sulla distribuzione e la variazione geografica di forma e colore delle specie note. (*Ivi*, 212)

Forma e colore. Ecco i caratteri più importanti, che sono anche quelli più evidenti all'esame, perché non c'è tempo, ma soprattutto perché ha ormai poco senso qualsiasi pattern relativo ad un ecosistema che non c'è più. Si utilizza il ghiaccio: sotto ghiaccio i furu muoiono in fretta e senza perdere la forma né il colore, in barba a tutte le esigenze dell'ecologia, prima primarie e pressanti:

Non si insiste mai abbastanza sul fatto che una fotografia e una breve discussione della specie non possono essere usate per un'identificazione affidabile. (Seehausen 1993, 53)

Bisognava conoscere:

preferenza di tipo di fondale, distribuzione verticale lungo il profilo del fondo, distribuzione verticale nella colonna d'acqua, differenze quantitative nella composizione del cibo, inclusa la suddivisione del cibo in base alla dimensione, differenze nelle strategie per procurare il cibo, e suddivisione delle aree per la riproduzione. Vorrei aggiungere il comportamento. (Seehausen 1992, 57)

Certo, tutto questo è un'operazione molto triste, specialmente per un ecologo:

Continuiamo anche a trovare specie nuove. A queste diamo un nome provvisorio e le conserviamo nella formalina. Abbiamo come l'impressione di scrivere le lapidi da mettere su delle tombe: in questo barattolo riposa Codarossa Tuffatore, avido divoratore di gamberetti. È un lavoro deprimente. (Golschmidt 1994:212).

Alcuni furu sono destinati all'allevamento in acquario. Per fare ciò è necessario disporre di una coppia, ma molto meglio un buon gruppo di furu dello stesso tipo.

Cosa possiamo fare adesso? Sempre più biologi, limnologi e antropologi si impegnano per la conservazione del Lago Vittoria e della sua diversità biologica, riuniti nel Lake Victoria Research and Conservation Team cui appartiene anche il nostro gruppo. I furu intanto vengono iscritti nel libro delle specie in via di estinzione dell'International Union for the Conservation of Nature (IUCN), ed è stato avviato un programma di allevamento in cattività. Circa quaranta specie sono state inviate in Europa e America, ogni esemplare in un sacchetto di plastica pieno d'acqua con una bolla d'ossigeno. Grazie a un piccolo aereo della missione con cui in genere vengono trasportati soltanto malati, formaggio e grappa, i pesci sono stati trasferiti a Dar-es-Salaam e da qui con un

volo di linea in Europa. Gli animali ora si trovano in numerosi acquari europei e americani dove vengono fatti riprodurre in cattività (Ivi, 231).

Il ritorno dell'ecologia: da una parte si spera di reintrodurre i furu allevati nel loro ambiente¹¹, dall'altra si vuole continuare a controllare l'ecosistema che comunque, nonostante la sua apparente stabilità, si trova in uno stato continuo di «stress»¹². Secondo alcuni studiosi i ciclidi non potranno tornare, perché la maggior parte sono estinti. Ma si veda il §4.4 per una nota di speranza, e per una visione che vede le catastrofi ecologiche come eventi indispensabili per il processo evolutivo.

3.2 – Specie tipologica e acquariologia

Secondo quanto detto, si potrebbe pensare che il pensiero tipologico, scientificamente approssimativo e poco fondato, sia strettamente legato all'opera di devastazione della natura da parte dell'uomo, e al relativo vissuto di colpa e di urgenza. Al contrario, l'aspetto tipologico, che è probabilmente una caratteristica basilare del pensiero stesso, è sempre stato presente ed è anzi al centro di alcuni settori disciplinari, di alcune aree della rete degli osservatori. Ed è presente sullo sfondo, sia come tendenza ed esigenza fondamentale del pensiero sia come necessità comunicativa attraverso la rete degli osservatori.

3.2.1 La specie tipologica

È attraverso la somiglianza della forma delle loro parti, o del loro intero corpo, che i gruppi sono distinti l'uno dall'altro.

- Aristotele

¹¹ «Alcuni biologi sperano che parte della progenie prima o poi possa essere reintrodotta nel Lago Vittoria o in laghi più piccoli nelle sue vicinanze [...]. Sono stati messi a punto anche progetti per costituire alcune riserve nelle quali le specie di furu potrebbero vivere al riparo delle perche...» (Goldschmidt 1994:231-232).

¹² «...ma l'aspetto più urgente è quello di seguire attentamente i cambiamenti all'interno del lago ora che l'ecosistema si trova in una situazione di stress permanente» (Goldschmidt 1994:232).

Voler sapere quali siano i diversi tipi di cose che compongono l'ambiente è uno dei più elementari bisogni dell'uomo. «Tipi di cose» vuol dire determinati schemi di caratteristiche che si ripetono, ovvero pattern¹³. Questo particolare concetto di specie come tipo è, almeno etimologicamente, quello originario: il termine stesso «specie» deriva dalla logica, e venne applicato in origine non solo agli esseri viventi ma a tutto il mondo inanimato:

Tradizionalmente qualsiasi classe di oggetti, viventi o inanimati, in natura era chiamata specie se era considerata sufficientemente differente da ogni altra classe simile [...]. Questo concetto di specie, in cui la specie è considerata una classe ben circoscritta, è chiamato *concetto tipologico di specie* (Mayr 2002:165).

Non vi è niente di specificamente biologico in questo concetto. Gli individui della stessa specie non stanno in alcuna particolare relazione l'uno con l'altro, ma sono “collegati” esclusivamente dalla somiglianza: le specie sono semplicemente definite come gruppi di individui *simili* che sono *differenti* dagli individui appartenenti ad altre specie.

È evidente quanto questa idea di specie differisca da quella ecologica e da quella genealogica, nelle quali la somiglianza è considerata un sottoprodotto non essenziale della relazione riproduttiva, o di discendenza, o ancora di coesistenza economica. Eppure c'è un pattern assolutamente generalizzato in natura, quello dei «tipi naturali»: il mondo vivente è costituito quasi completamente da gruppi di organismi che si somigliano incredibilmente. In ognuno dei membri del gruppo si riscontra lo stesso schema di caratteri morfologici, comportamentali, di colorazione e molti altri ancora. Una specie così intesa è un pattern, una strutturazione coordinata ripetuta dei caratteri di un intero organismo. Abbiamo visto nel §1.1.1, mentre esploravamo il concetto di pattern, come l'insieme di tutti i caratteri che si presentano congiunti in tutti gli *Haplochromis nigricans* sia una struttura ricorrente in individui distinti, cioè un pattern. *Haplochromis nigricans* è il nome che viene

¹³ È il primo tipo di pattern che abbiamo incontrato nel §1.1.

dato allo schema di caratteri, e a ciascun individuo che li presenta e li esprime – ricordiamo che il concetto di schema permette che le numerose variazioni individuali non compromettano l'appartenenza al gruppo.

Sono questi tipi a cui da sempre l'uomo dà un nome, e che hanno per forza di cose occupato un posto centrale nella scienza biologica quanto nel pensiero ingenuo. *La riflessione sullo sguardo tipologico sarà condotta in questo capitolo su due binari paralleli: uno è costituito dall'atteggiamento conoscitivo tipologico come lo vediamo agire oggi; l'altro è rappresentato da biologi pre-evoluzionisti nei quali lo sguardo tipologico era prevalente ed anzi era forse l'unico concepibile.* Sotto certi aspetti l'evoluzionismo ha certamente superato questi modi di pensare tipologici, ma vedremo che essi restano diffusi e anzi necessari all'interno della rete degli osservatori, e inoltre focalizzano pattern importanti spesso trascurati dagli altri sguardi.

3.2.2 Caratteri dello sguardo tipologico pre-darwiniano

Vi sono tante specie quante ne formò originariamente il Creatore (l'“Essere Infinito”).

- Linneo

La tassonomia pre-evoluzionista era caratterizzata da un atteggiamento conoscitivo detto *essenzialismo* (si veda Miller e van Loon 1982), che mirava a “scoprire” dietro le molteplici e illusorie variazioni individuali le essenze degli organismi. Risale a Platone l'idea che il mondo fisico sia un miraggio dal quale si possono ricavare ben poche informazioni attendibili: le uniche cose realmente esistenti sono le idee o forme immutabili; e gli oggetti che esistono nel mondo fisico sono ombre distorte e mutevoli di queste essenze permanenti e inalterabili. I mutamenti e le variazioni sono mere illusioni, e la realtà autentica consiste di tipi fissi, permanentemente distinti l'uno dall'altro¹⁴. Il pattern, l'idea (*eidos*), l'insieme di caratteri che sottostà a tutti gli organismi di

¹⁴ Si veda anche la metafora del manoscritto nel §2.2.1. Nel pensiero pre-darwiniano la variazione è illusoria e i tipi sono reali.

quel gruppo e li accomuna è la loro essenza, o *specie*. La specie tipologica ha, secondo questa millenaria tradizione della biologia occidentale, i seguenti caratteri:

- 1) consiste di individui *simili*;
- 2) ogni specie è separata da tutte le altre da una netta *discontinuità*;
- 3) ogni specie è *costante* nel tempo;
- 4) ci sono severe limitazioni alla possibile variazione di qualunque specie.

Gli organismi sono incarnazioni materiali temporanee delle strutture mentali permanenti e trascendenti di una sovrastante forza creativa. Le specie, i tipi, le idee sono collocate in un universo altro, costante, maggiormente reale di quello materiale. Spesso questa concezione legò lo studio biologico delle essenze alla teologia e allo studio della divinità¹⁵. A noi interessano le caratteristiche epistemologiche di questo sguardo organizzatore:

- 1) Collocando le specie in uno spazio trascendente, l'essenzialismo esprime innanzitutto una *fiducia a priori* nell'esistenza di tipi oggettivi e conoscibili dietro l'apparente inesauribilità della varietà naturale¹⁶. Una mancanza di nettezza nelle delimitazioni è misura dell'ignoranza, del fatto che lo studioso non ha raggiunto la vera essenza, e anche quando non si è in grado, con studi più approfonditi, di distinguere con certezza i tipi, la loro esistenza e separatezza non viene messa in discussione.

¹⁵ La teologia naturale ha, come premessa centrale, che i pattern tipologici e le loro connessioni non solo dimostrino la presenza di Dio, ma possano anche rivelare il suo stesso carattere. La tassonomia diventa allora la più alta delle scienze. L'intero ordine tassonomico, una volta "scoperto", rivela la struttura dei pensieri di Dio. Classificazione e nomenclatura costituivano i pilastri della storia naturale di Linneo. L'ultimo grande teologo naturale fu Louis Agassiz (§3.4.2).

¹⁶ Linneo, il padre della sistematica moderna, convinto che ogni cosa avesse un posto nel mondo, non si fece spaventare nonostante il numero delle creature conosciute stesse aumentando esponenzialmente.

- 2) Inoltre, la somiglianza tra gli organismi non è certo un accidente o un effetto collaterale di altri meccanismi bensì, passando attraverso il tipo immateriale, è una reale forma di connessione e di relazione¹⁷.
- 3) Le differenze individuali non sono importanti.
- 4) *Il tipo diviene un “centro di gravità”*, un punto di attrazione per lo sguardo tipologico che mira ad individuarlo con certezza, arricchirlo di caratteri e contemplarlo. Questo finisce per porre in primo piano la *coesione e coerenza del tipo* – e dell'organismo nel quale esso si manifesta – con i suoi vincoli strutturali e i processi che avvengono al livello dell'organismo e del suo sviluppo (§3.4).
- 5) Il *pattern diacronico* dell'essenzialismo è naturalmente quello della stabilità, dell'assenza di mutamento dietro il “rumore superficiale” delle variazioni individuali. O al limite del mutamento improvviso per sostituzione (creazioni successive, §3.3).

Sosteniamo qui che uno sguardo tipologico per molti aspetti simile a quello pre-darwiniano sia presente anche oggi, soprattutto in una sottorete mondiale di osservatori: quella degli appassionati acquariofili.

3.2.3 La sotto-rete acquariofila

Sicuramente molti avranno avuto la possibilità di osservare un acquario in casa di un amico, in un negozio di animali, alla televisione. È difficile non restare estasiati di fronte allo spettacolo che esso ci offre! Ogni acquario inoltre è come un quadro d'autore: unico. (Aquarium2000)

L'hobby dell'acquariofilia ha oggi dimensioni enormi, anche se nessuno sa quante siano esattamente le persone che lo praticano¹⁸, e milioni di pesci

¹⁷ Louis Agassiz, ultimo grande teologo naturale: «La ripetizione di tipi simili nelle circostanze più diversificate rivela una connessione immateriale tra essi; mostra un pensiero, provando in modo diretto quanto completamente la Mente Creatrice sia indipendente dall'influenza di un mondo materiale» (Agassiz 1857:132).

¹⁸ Di quanti vi sono coinvolti una piccola parte è elencata nelle società legalmente costituite o è collegata a qualche associazione acquariofila. Nel 1997 in Germania esistevano circa 3 milioni di acquariofili con oltre 50 milioni di pesci, e in Italia si stimava che fossero in funzione circa 500.000

vengono allevati e venduti ogni anno da grossisti e negozi specializzati in tutto il mondo. *I nomi e i “tipi naturali” sono, pur con tutte le difficoltà che vedremo, il nucleo centrale della conoscenza acquariofila.*

Davanti ad un esemplare, l’esigenza per un acquariofilo è sapere “chi è quel pesce”, cioè:

- identificare l’esemplare, attribuendo ad esso il nome del tipo di cui è rappresentante;
- risalire, attraverso il nome, alle esigenze e alle caratteristiche di quell’individuo.

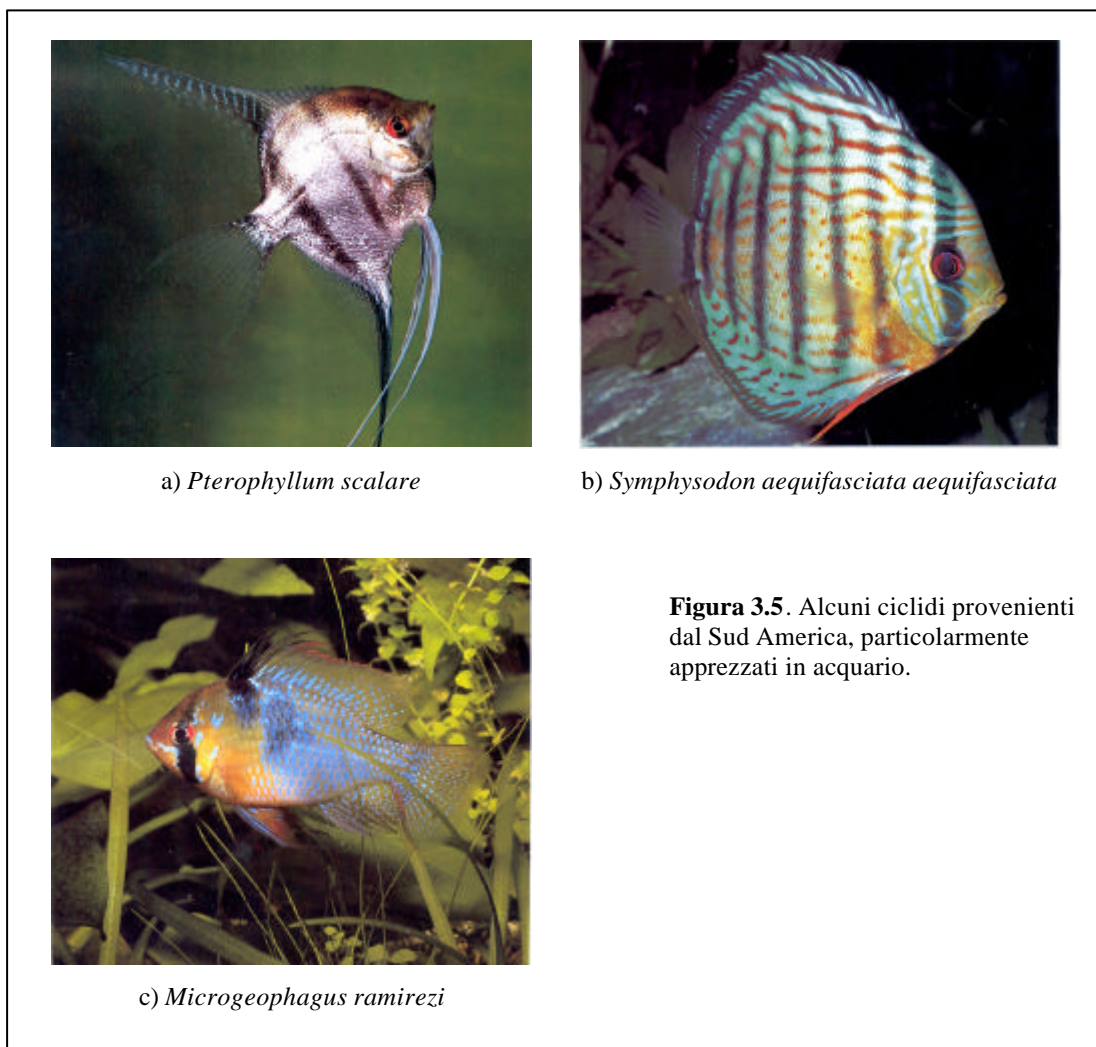
Quando si tratta di allestire una vasca, spesso il processo è inverso:

- si parte dalla conoscenza dei tipi, da un allestimento “virtuale” della vasca in base ai caratteri di quei tipi;
- si cercano e si acquistano gli individui di quei tipi.

In tutti e due i casi, il nome del pesce è un catalizzatore, un “centro di gravità” per tenere insieme i suoi caratteri. Altri osservatori (capitoli 1 e 2) mettono in evidenza che l’omogeneità delle caratteristiche degli organismi è soprattutto un prodotto dei processi in atto nelle loro popolazioni, ma qui questi processi vengono messi tra parentesi in favore del loro prodotto: il tipo, l’essenza.

Si osserva, nella percezione della maggior parte degli osservatori soprattutto “ingenui”, *una fiducia a priori nella presenza e nella delimitabilità dell’essenza*, simile a quella che abbiamo individuato nel pensiero pre-darwiniano. Forse nella vasca che osserviamo vi sono due o più individui che si somigliano al punto da essere considerati dello stesso tipo o specie, e questo immediatamente porta in primo piano i pattern tipologici. Ma anche se in un acquario ogni individuo fosse di specie diversa, comunque nella nostra percezione sarebbe sempre presente il fatto che con tutta probabilità quell’individuo è membro di un gruppo di individui che condividono gli stessi

acquari con circa 9 milioni di pesci. Almeno il 90% dei pesci proviene da allevamenti (Riehl e



caratteri, se non altro perché esso li ha ereditati dai suoi genitori. Infatti *ci aspettiamo che quel tipo abbia un nome*¹⁹.

Ma la semplicità delle tecnologie e delle attenzioni necessarie per allestire un acquario²⁰ apre la via di questo hobby ad *una gamma molto diversificata di*

Baensch 1982).

¹⁹ Questa fiducia è alla base ad esempio delle incomprensioni tra il biologo occidentale – giunto sul lago Vittoria con il *presupposto* che le realtà biologiche presentino pattern tipologici – e il pescatore sukuma, convinto della varietà irriducibile dei furu e dell'impossibilità e non-necessità (quale delle due è primaria?) di distinguerli attraverso nomi (si veda l'inizio del capitolo 1). Agli occhi di un osservatore "occidentale" il pattern dei tipi è presente ovunque in natura. Dalla sfiducia nella tipologia prese invece le mosse un altro osservatore occidentale: Charles Darwin, che dovette compiere ne *L'origine delle specie* un'operazione formativa consapevole per decostruire la primarietà dei pattern tipologici (§2.2.1).

²⁰ «In definitiva gestire il primo acquario non è difficile, basta un po' di pazienza e buon senso». «Tutto così semplice? In effetti sì anche se sicuramente qualche errore lo commettono tutti. Vediamo di prevenire quelli più frequenti: il classico problema del neofita è la fretta, introdurre moltissimi pesci quando l'acquario non è ancora maturo biologicamente è fonte di grandissimi problemi, mettere

appassionati con diversi sguardi e livelli di competenze: *la percezione dei tipi ha sfumature diverse*, che possiamo vedere in interazione nel momento in cui un aspirante acquariofilo entra in un negozio di acquariofilia.

Nel negozio acquaristico si trovano spesso vasche monospecie, con targhette che indicano il nome (e il prezzo) degli esemplari di quella specie. *Le vasche monospecie favoriscono certamente una percezione tipologica*, “ricordano” all’osservatore che ogni individuo condivide tutti i caratteri con gli altri organismi della propria specie.

Ma invece di sfruttare appieno la grande utilità conoscitiva della tipologia – la possibilità, cioè, di conoscere attraverso il nome una grande quantità di informazioni sulle esigenze e le caratteristiche comportamentali e fisiologiche del pesce – il principiante tende ad assumere un atteggiamento da “collezionista di figurine” – o in termini più moderni, di “Pokémon”: («questo ce l’ho già, questo no»):

Chi per la prima volta acquista un acquario è affascinato dalla moltitudine di pesci che trova nei negozi specializzati. La tentazione è quella di provare tutte le specie possibili magari acquistando un singolo esemplare per specie. Di solito quando un neofita entra in negozio cerchiamo di convincerlo a scegliere un limitato numero di specie, compatibili fra di loro, formando però gruppetti abbastanza numerosi. (Aquarium 2000)

La tentazione del neofita è quella di avere rappresentata nel proprio acquario ognuna delle essenze che egli vede. *L’estremizzazione del pensiero tipologico finisce per concentrarsi sugli individui* (per di più in modo superficiale, tenendo conto di caratteristiche appariscenti e non delle esigenze di quell’individuo stesso). *La presenza dei tipi è talmente presupposta da non essere più tematizzata*. Spesso non viene neanche chiesto il nome della specie: «vorrei uno di questi, due di questi, uno di quelli lì gialli».

pochissime piante, magari anche a lenta crescita, è il preludio ad invasioni di alghe, lo stesso dicasi per le eccessive somministrazioni di mangime, il cambio dell’acqua dimenticato o eternamente rimandato è un altro dei classici problemi del nuovo appassionato» (Aquarium 2000).

L'acquariofilo principiante, così come la persona comune che ammira un acquario, è affascinato dalla varietà e dai movimenti delle forme e dei colori. Ogni pesce appare nella sua singolarità, con quelle caratteristiche che lo rendono più o meno bello, appariscente, strano, elegante, desiderabile. *Le vasche con individui di molte specie diverse – acquari “di comunità” – possono favorire una percezione ingenua di questo tipo: le differenze sono tante e tali da stupire, ogni individuo sembra un “pezzo unico”.* Questo tipo di percezione è ancora più facilitato in acquari allestiti, appositamente o per inesperienza, come un “*fritto misto*” (Cesati 2003), cioè come una congerie di singoli individui, ognuno di una specie diversa, senza porre attenzione, ad esempio, alle esigenze di socialità e di riproduzione degli individui. Il “fritto misto” tende a perpetuare lo sguardo che lo produce: il “collezionismo ingenuo” che colleziona i tipi attraverso gli individui, senza prendere sul serio né gli uni né gli altri. Ma non è certo questo “fritto misto” che possiamo chiamare acquario di comunità.

Dunque, quando un acquarista neofita entra in un negozio spesso il negoziante deve fare verso di lui un lavoro formativo, un riorientamento percettivo che contiene due operazioni: *tematizzare la presenza dei tipi* – in modo che gli individui non prendano il sopravvento – e inoltre *espandere le caratteristiche considerate* in funzione della costruzione di un acquario funzionante, equilibrato e sano.

L'esistenza e l'importanza del tipo. Non è inutile far notare al neofita che ogni individuo è rappresentante di una specie, un'operazione simile a quella tentata da Goldschmidt con i sukuma (capitolo 1): è il tentativo di far comprendere che la diversità che si vede in una vasca è percorsa da regolarità – che vanno anche ben al di là di quella vasca e che derivano dall'osservazione di molti esemplari di molte specie differenti. L'osservatore occidentale è molto più disposto di un sukuma a seguire su questo terreno: fin da bambini siamo abituati a pensare a tutti gli animali come necessariamente

rappresentanti di una specie²¹. Il focus resta assolutamente l'individuo, ma la conoscenza dell'individuo passa necessariamente attraverso la specie, cioè all'insieme dei caratteri altamente standardizzati condivisi da quel pesce e dai suoi simili. Abbiamo visto con i sukuma che non è così automatico scorgere, in realtà particolarmente diversificate che per giunta non rivestono un particolare interesse, delle regolarità talmente stabili da meritare un nome²².

Dopo c'è il problema di quali e quanti caratteri del tipo considerare. La particolarità dello sguardo non sta nei caratteri considerati, bensì nel focus percettivo che è il tipo, che si manifesta al livello dell'organismo e che dà origine ai livelli ulteriori della gerarchia tipologica (§3.6)²³.

Arricchire e finalizzare i tipi. Oltre alla prima esigenza, quella di richiamare il pattern dell'onnipresenza di tipi in natura, in quel primo intervento del negoziante vi è l'esigenza di ampliare il tipo di informazioni a cui prestare attenzione nella scelta dei pesci. Per creare qualcosa di completamente nuovo ma che possa funzionare è necessario sapere che *nel pattern si ripete qualcosa di più che non solo gli aspetti più appariscenti e superficiali, e d'altra parte certe caratteristiche che sembrano maggiormente "solide" non lo sono*, e conoscere gli aspetti che possono entrare in gioco in un acquario.

Per rispettare le necessità della flora e della fauna bisogna conoscere:

- esigenze di temperatura dell'acqua;

²¹ Si pensi ai giocattoli che richiedono di associare le specie animali alle loro caratteristiche, ad esempio il verso. Si può ipotizzare che la tendenza tipologica occidentale sia dovuta anche al diverso ruolo degli animali nella vita dell'uomo, nonché al grado estremamente inferiore di varietà e diversificazione rispetto ai paesi tropicali (Eldredge 1995).

²² Secondo Gregory Bateson (1979) il dato primario della percezione è la differenza. Anche il concetto di carattere tassonomico (Mayr 1941) è definito per differenza. È lo sguardo organizzatore che costruisce la percezione, ed è difficile modificarlo anche quando le aspettative vengono deluse (si veda il §4.1).

²³ Spesso questo "focus percettivo" viene richiamato dalle raccomandazioni – frequenti nella letteratura e nelle conferenze – a non permettere ibridazioni negli acquari. L'ibridazione «è un triste risultato di molti errori, mancanza di conoscenza e molto spesso inesperienza dell'hobbista» (Kielan 2001). Bisognerebbe avere un numero limitato di specie in un acquario sufficientemente grande, e può essere utile tenere specie che vivono insieme anche in natura. «E se un giorno, a dispetto di queste protezioni, dovessero apparire dei bastardi, non lasciateli riprodurre e non dateli ad acquaristi inesperti» (*Ibidem*).

- esigenze di caratteristiche chimiche dell'acqua;
- alimentazione (questo problema è molto ridotto per la disponibilità di sofisticati mangimi industriali);
- carattere: «sarà impossibile tenere nello stesso acquario dei piccoli e pacifici Caracidi assieme a grandi Ciclidi predatori» (Riehl e Baensch 1982:178);
- regione acquatica: per evitare il sovrappopolamento di certe zone e il “vuoto” in altre si sceglie una specie per il fondo, un branco di pesci per la zona centrale, ed eventualmente alcuni pesci che prediligono la superficie; inoltre bisogna tenere conto delle esigenze di arredamento dell'acquario – molti ciclidi, ad esempio, hanno bisogno di nascondigli e grotte;
- lunghezza massima dei pesci adulti.

Notiamo che all'acquariofilo interessano solamente i caratteri che il pesce “porta con sé” nell'acquario. Ad esempio,

Dopo aver così deciso il popolamento della vasca, si potrà constatare che i vari pesci provengono da differenti regioni geografiche. Fin quando, però, la selezione sarà effettuata in base ai sei punti prima illustrati, la diversa provenienza non ha rilevanza pratica. (Riehl e Baensch 1982:179)

Anche il tipo di alimentazione in natura, come abbiamo accennato, in acquario perde molta della sua importanza, sia per la disponibilità di cibi industriali piuttosto standardizzati che per la flessibilità trofica di molti pesci – i ciclidi prima di tutto.

I caratteri interessanti per l'acquariofilo sono, naturalmente, caratteri che il pesce possiede “da vivo”. Molti caratteri tassonomici, ad esempio l'ossatura presente all'interno della testa, sono riconoscibili esclusivamente su esemplari morti. D'altra parte, molti caratteri hanno significato e sono presenti solo negli esemplari vivi.

Non tutte le caratteristiche di sono visibili “qui e ora”. Lo stadio di sviluppo, l'età, il sesso, la dimensione massima, il fatto che solo alcuni maschi

e solo in certi periodi assumono la colorazione completa (§2.5.2), anche in base all'umore, le caratteristiche riproduttive e sociali (proporzioni numeriche tra maschi e femmine ed equilibri numerici con gli individui di altre specie), la territorialità sono tutti esempi di caratteri non immediatamente visibili e piuttosto labili.

Nel §3.7 vedremo che molti caratteri, che potrebbero apparire definitivi dell'essenza del pesce – una sorta di “nocciolo duro” di caratteri evidenti e stabili che esso “si porta dietro” nell'acquario – sono in realtà molto legati tra loro ed estremamente influenzabili dall'ambiente: il sesso, la dimensione, la colorazione. Anche l'isolamento riproduttivo e la dentizione, caratteri principali rispettivamente dello sguardo genealogico e dello sguardo ecologico, tendono ad essere perduti in vasca. Comunque, come dice Axelrod:

Cosa significa questo per gli hobbisti? Non molto. Gli hobbisti vogliono pesci che siano colorati, che abbiano colori e pattern di colorazione interessanti, che possano essere mantenuti in un acquario chiuso e alimentati con cibi facilmente reperibili. Se i pesci sono facili da riprodurre e non troppo pugilistici ed aggressivi, tanto meglio. (Axelrod 1993:332).

La famiglia *Cichlidae* è ben documentata nella letteratura acquaristica. Secondo molti specialisti, Malawi²⁴ e Tanganyika²⁵ sono «i due laghi più conosciuti ed amati (oppure odiati?) dagli acquariofili». I ciclidi del lago Vittoria sono uno dei pochi gruppi che hanno avuto poca copertura²⁶. Il loro

²⁴ Il primo mbuna fu visto fuori dal Malawi nel 1961, e il primo articolo in una rivista di acquariofilia apparve nel 1939 per la firma di Ethelwynn Trewavas (Konings 1989). Secondo Herbert Axelrod «Ci sono tre aree fondamentali nel mondo dove i pesci sono interessanti per gli acquaristi e famosi per la ricchezza, la varietà e la complessità della fauna. La Grande Barriera Corallina in Australia è la Mecca per gli acquaristi marini. Il sistema fluviale amazzonico in Sud America produce un'enorme quantità di pesci d'acquario. E il Lago Malawi produce più meravigliosi ciclidi di tutte le altre aree del mondo messe insieme!» (Axelrod 1993:164)

²⁵ «La comunità dei ciclidi del lago Tanganica unisce alla varietà di comportamenti ed adattamenti alimentari una grande varietà di strategie riproduttive. La bellezza, la varietà, le caratteristiche comportamentali, la taglia relativamente piccola, non potevano certo lasciare indifferenti gli appassionati e così, in pochi anni, questi Ciclidi sono diventati fra i pesci più desiderati dagli acquariofili di tutto il mondo» (Melandri e Salvagiani 2001:52).

²⁶ Come dice Walls (1993b:393) «questo è un peccato, poiché oggi la maggior parte dei ciclidi nel lago Vittoria è estinta o minacciata di estinzione». Se i ciclidi fossero stati conosciuti attraverso uno

successo come pesci d'acquario dipende dai loro colori «che spesso ricordano le livree dei pesci marini delle barriere coralline» (Riehl e Baensch 1983:190), dalla possibilità di alimentarli con cibi facili da reperire, dall'efficacia del loro sistema riproduttivo (§2.5.3) che li rende facili da allevare, e da altri aspetti che li rendono idonei ad abitare un sistema chiuso. Secondo Axelrod (1993) però, i ciclidi non sono pesci adatti ad un acquarista principiante: spesso negli acquari si troveranno alcuni pesci comuni e pacifici come i «discus» (*Symphysodon*), i «pesci angelo» (*Pterophyllum*), o i «ram» (*Microgeophagus ramirezi*), che non a caso sono conosciuti con nomi comuni (Figura 3.5). Ma la maggior parte dei ciclidi tendono ad essere piuttosto battaglieri se non vengono allevati con le dovute attenzioni. È proprio la sfida di fornire questo trattamento specifico ad interessare gli hobbisti «avanzati». Anche secondo Ron Coleman:

L'allevatore principiante di ciclidi si trova spesso di fronte al fatto scoraggiante che ci sono così tante specie di ciclidi, eppure così tanto della loro cura e del loro comportamento dipende dal sapere più o meno quale specie di ciclide si possiede. (Coleman 2002)

La ricchezza delle conoscenze sui ciclidi hanno portato addirittura ad un cambiamento dello sguardo acquariofilo in gran parte della letteratura (§4.4).

Lo «sguardo», l'approccio, degli acquaristi principianti è molto simile al tipo di pensiero quotidiano senza particolari elaborazioni scientifiche. È il negoziante che, fornendo alcune informazioni sul comportamento e sulle esigenze dei pesci, aiuta il principiante ad assortire la nuova comunità biologica. Vi sono poi moltissime associazioni acquariofile, create allo scopo di mettere in comune conoscenze, esperienze, consigli fra gli hobbisti,

sguardo tipologico e allevati forse Goldschmidt non si sarebbe ridotto a fare tutto in fretta e in modo approssimativo (§3.1), e convertire lo sguardo in modo così traumatico.

attraverso incontri, conferenze, seminari, ma anche un gran numero di pubblicazioni²⁷.

Ecco che nella nostra analisi della conoscenza acquariologica abbiamo già scorto una complessa sotto-rete di osservatori, che ha i suoi punti focali nel negozio di acquari, nelle sedi delle associazioni, sulle riviste specializzate. Offre molti spunti di analisi, anche attraverso le osservazioni che una fascia di osservatori fa verso l'altra, nel costante sforzo di autodefinizione dell'acquariologia e dei suoi rapporti con la cultura scientifica (§4.4).

3.2.4 “Tutti” i caratteri dei ciclidi

Nell'*Atlante di Aquarium* (Riehl e Baensch 1982) si trovano 11 tavole che spiegano alcune delle caratteristiche importanti dei pesci (pp. 156-177), fra cui: “Caratteristiche morfologiche per la classificazione”, “Forme di denti e dentatura”, “Colori e pigmenti”, “Vescica natatoria”, “Forme di squame”, “Linea laterale”. Solo nella prima tavola sono rappresentate 12 misure importanti, 21 caratteri morfologici e altri caratteri come struttura dell'arco branchiale, posizione della bocca, forma della pinna caudale, raggi delle pinne, squame, posizione delle pinne ventrali.

Se è vero che, con Ernst Mayr «per carattere tassonomico intendiamo qualsiasi attributo di un organismo (o meglio di un gruppo di organismi) per il quale esso possa differire da altri organismi» (Mayr 1942:20) allora il numero di caratteri tassonomici è limitato solo dalla pazienza di colui che li analizza. Si richiede comunque una scelta nella definizione dei caratteri e nell'assegnazione ad essi di un valore in base all'utilizzo della classificazione (vedremo la libertà che l'osservatore gode nella costruzione della gerarchia tipologica a seconda degli utilizzi a cui essa è destinata nei §§3.6.1 e 3.6.2).

²⁷ Si veda la bibliografia internet in fondo al testo. In particolare segnaliamo l'associazione milanese GAEM e l'Associazione Italiana Ciclidofili. Per quanto riguarda le pubblicazioni di alta levatura scientifica segnaliamo in Italia la rivista *Hydra* (Sesto Continente Editore), e in Germania la Cichlid Press e la rivista web *The Cichlid Room Companion*.

In ogni caso, non solo una diagnosi completa della specie non è pratica, ma sarebbe anche non necessaria:

Ci vorrebbe più di una vita per preparare la descrizione esaustiva di una specie che contenga riferimenti a tutti quei caratteri. E poi sarebbe tanto voluminosa che nessuno sarebbe disposto a pubblicarla (Mayr 1942: 18).

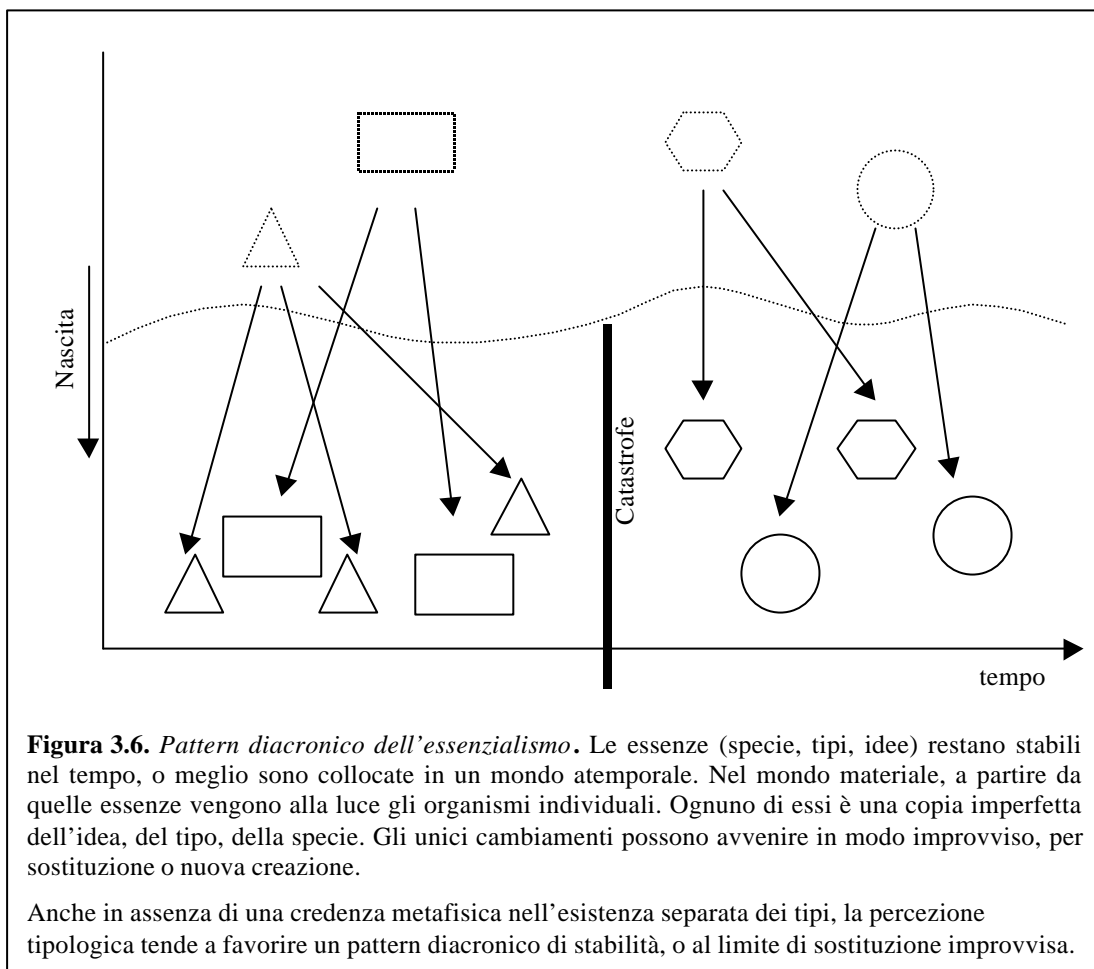
Un ciclide appare come un pesce abbastanza tipico (Nieddu 1995):

corpo simmetrico generalmente fusiforme, depresso latero-lateralmente (il che significa che i lati sono più vicini tra loro che il dorso e la pancia); scaglie cutanee generalmente presenti, frequentemente di tipo ctenoide, a volte di tipo cicloide; pinne di norma provviste di raggi spinosi; pinna dorsale semplice o multipla, provvista di raggi spinosi nella sua parte anteriore; pinna anale con raggi spinosi; pinna caudale dotata di un numero massimo di 17 raggi spinosi principali; pinne pettorali alte sui fianchi; pinne pelviche di norma collocate in sede toracica, o giugulare o addirittura mentoniera, dotate di un numero massimo di 6 raggi; vescica natatoria di tipo fisoclisto.

Dei vari sottordini attuali appartenenti ai Perciformi, quello dei Percoidei, considerato il più primitivo, comprende numerose famiglie, tra cui quella dei Ciclidi, vasta famiglia comprendente circa 900 specie, attualmente descritte, raggruppate in 160 generi. I suoi rappresentanti, esclusivamente dulciacquicoli, si distinguono dalle famiglie affini (Percidi e Centrarchidi) per una serie di caratteristiche anatomiche tipiche, tra le quali:

un singolo paio di narici; palato senza denti; ossa faringee inferiori fuse a formare una struttura che supporta un solo dente; muscoli della guancia suddivisi per permettere movimenti precisi della mandibola; presenza di una lunga e profonda scanalatura sulla faccia laterale degli otoliti; inizio dell'intestino e suo primo tratto sempre situati alla sinistra dello stomaco; linea laterale interrotta; presenza di tre o più spine nella pinna anale.

Che significato hanno questi caratteri? Come viene costruita una gerarchia tipologica? Sono temi che riprenderemo nel §3.6. Ora continuiamo con l'analisi delle caratteristiche dello sguardo tipologico (pre-darwiniano e del nostro pensiero comune).



3.3 – *Essenzialismo e tipologia: il pattern (non) diacronico*

Il pattern diacronico peculiare dello sguardo tipologico è molto semplice da spiegare: non c'è (Figura 3.6). Gli oggetti che contano, le essenze, vengono concepite come stabili, immutabili, separate l'una dall'altra ed organizzate in un "sistema naturale" che si nasconde sotto la diversità della vita (o da essa viene rivelato). Gli individui vengono continuamente prodotti a partire dalle medesime essenze immutabili, e la variazione individuale risulta dall'imperfezione intrinseca del modo, dalla contingenza, dal caso – ma tutto questo non altera l'essenza²⁸.

Quand'anche venga concepito un cambiamento, esso non può che essere la sostituzione improvvisa di un ordine con un altro completamente nuovo e

²⁸ Si veda la metafora del manoscritto nei §§2.2.1 e 3.2.2.

indipendente dal precedente (Figura 3.6). È questo il pattern diacronico del *catastrofismo*: l'apparizione immediata in uno stato completamente formato è l'unica alternativa alla storia²⁹.

Sosteniamo che, anche in mancanza di una credenza metafisica nell'esistenza separata e indipendente delle essenze, il pensiero tipologico tenda a favorire un pattern diacronico di questo tipo, fondato ancora una volta sulla fiducia, sull'indipendenza e sulla stabilità dei tipi.

Inoltre la coerenza interna dei tipi e del sistema tipologico complessivo tende a rendere difficilmente pensabile un qualche tipo di mutamento parziale o graduale. La semplice descrizione di un tipo ha spesso un "effetto-coerenza", in cui viene messa in luce l'integrazione del pattern, la coerenza interna. Mentre nell'evoluzionismo il tipo veniva spezzettato nei geni della popolazione, e il livello dell'organismo perdeva rilevanza, nell'ecologia il tipo veniva dissolto nelle dinamiche dell'ecosistema. Qui il tipo viene considerato per se stesso. Il nome diventa il nucleo, il centro di attrazione delle caratteristiche coerenti e coese dell'organismo. Si pone l'attenzione alla stabilità e ai vincoli che agiscono al livello dell'organismo.

3.4 – I pattern della forma

Lo sguardo tipologico si concentra sulle caratteristiche tipiche di ogni organismo della specie. Nell'organismo, queste caratteristiche non sono riunite in modo disorganico, ma sono interdipendenti e armoniche, si richiamano l'una con l'altra: «ogni essere organizzato forma un insieme, un sistema unico e chiuso, in cui tutte le parti si rispondono reciprocamente» (Cuvier 1812). Il pattern del "tipo" ha quindi una coerenza, una coesione, e secondo noi questo aspetto del pensiero tipologico riporta in essere sguardi pre-darwiniani, che si focalizzano sul livello dell'organismo. Questi sguardi organizzatori, che in questo paragrafo cerchiamo di caratterizzare, saranno riportati in primo piano

²⁹ La teoria del catastrofismo fu sostenuta con forza da Georges Cuvier (1769-1832), si veda il §3.4.2.

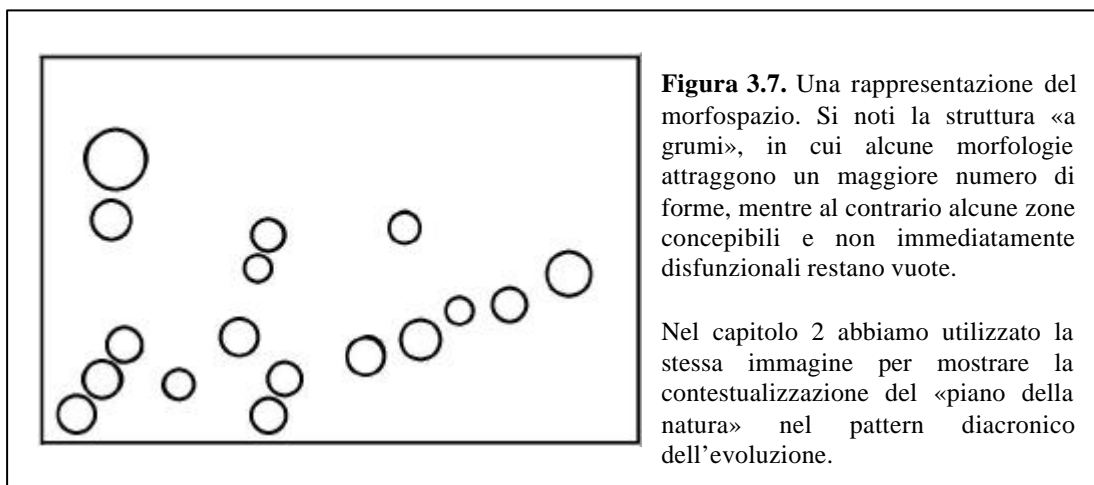


Figura 3.7. Una rappresentazione del morfospazio. Si noti la struttura «a grumi», in cui alcune morfologie attraggono un maggiore numero di forme, mentre al contrario alcune zone concepibili e non immediatamente disfunzionali restano vuote.

Nel capitolo 2 abbiamo utilizzato la stessa immagine per mostrare la contestualizzazione del «piano della natura» nel pattern diacronico dell'evoluzione.

da alcune delle critiche più costruttive al pensiero evolutivista contemporaneo (§4.3).

3.4.1 Discontinuità del morfospazio e pattern al livello dell'organismo

Il *morfospazio* è un'astrazione, è l'insieme ideale di tutte le morfologie concepibili degli esseri viventi. Considerandolo ci si accorge che il “sistema naturale” (Figura 3.7) non esaurisce affatto tutte le possibilità vivibili³⁰: ci sono zone di attrazione del morfospazio in cui si “raggrumano” maggiori quantità di organismi, specie, popolazioni, ed altre zone che al contrario restano interamente vuote. Come mai? Si consideri questo suggestivo brano di S.J. Gould:

La non-omogeneità del morfospazio sembra così “ovviamente” intrinseca alla natura (leoni simili alle tigri, con un grande salto che separa tutti i gatti dai cani e dai lupi), che raramente consideriamo gli interrogativi che essa solleva. Una volta che l'evoluzione diventa essa stessa paradigmatica, la semplice eredità e discendenza diviene la ragione ovvia, di primo livello, per ordinare le somiglianze ritratte nelle nostre gerarchie tassonomiche. Ma la semplice discendenza non risolve tutti i problemi del “clumping” [struttura a grumi] dello spazio fenotipico; vogliamo ancora sapere perché certe forme “attraggono” grumi di diversità tanto grandi, e perché esistono spazi vuoti tanto grandi in regioni di potenziale morfospazio concepibili, e non ovviamente disfunzionali. La

³⁰ Questa affermazione è qualcosa di più rispetto alla semplice discontinuità tra i tipi: essi potrebbero infatti, ipoteticamente, essere tutti perfettamente contigui e così esaurire tutto il morfospazio concepibile.

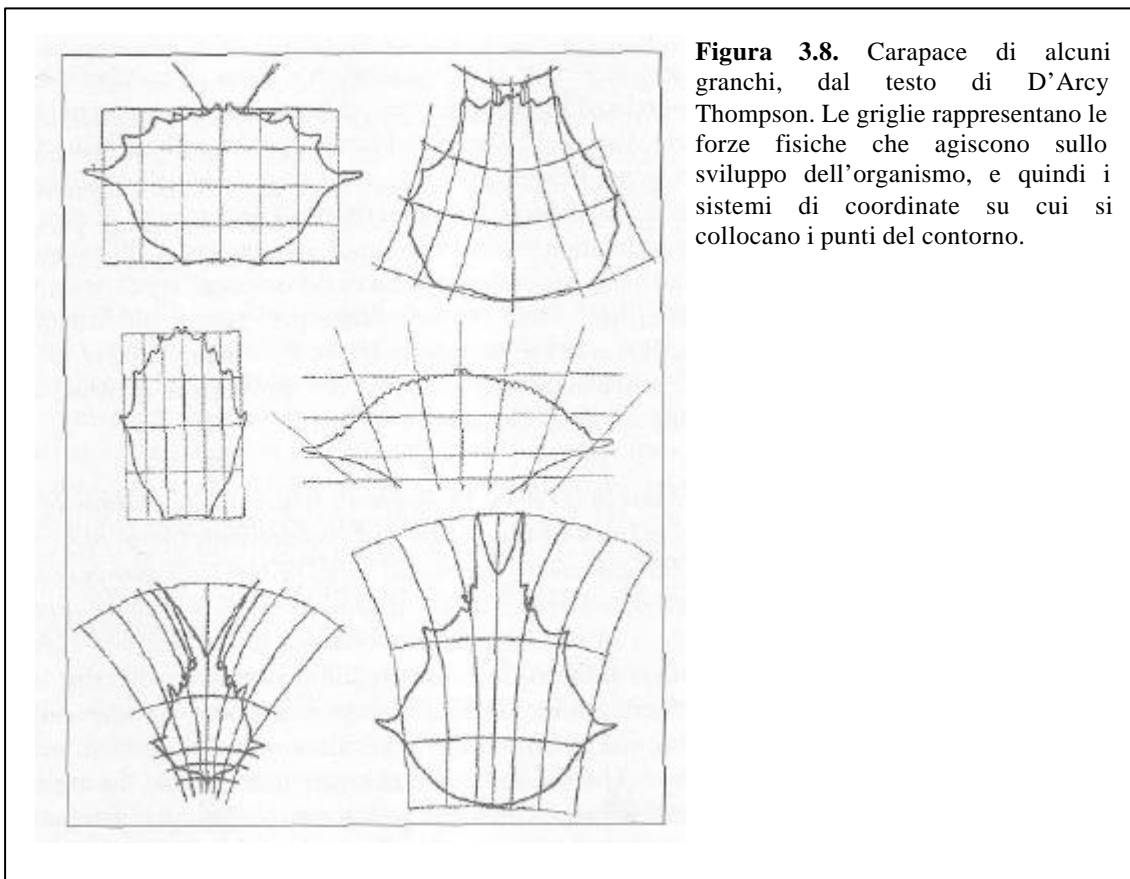


Figura 3.8. Carapace di alcuni granchi, dal testo di D’Arcy Thompson. Le griglie rappresentano le forze fisiche che agiscono sullo sviluppo dell’organismo, e quindi i sistemi di coordinate su cui si collocano i punti del contorno.

prospettiva funzionalista e adattazionista lega questa struttura a grumi agli ambienti disponibili, e all’azione di modellamento da parte della selezione naturale. Strutturalisti e formalisti si domandano se alcuni grumi non possano registrare principi più ampi, almeno parzialmente separati da una semplice storia di discendenza con adattamento – principi di genetica, di sviluppo, o leggi fisiche che trascendono l’organizzazione biologica. (Gould 2002a:347)

L’evoluzionismo presentato nel capitolo 2 non considerava il livello dell’organismo come portatore di pattern importanti: il livello privilegiato era la popolazione, con i pattern del pool genico. Al livello dell’organismo non succede niente di rilevante.

Molti pensatori pre-darwiniani – ed anche in seguito alcuni anti-darwiniani – erano invece studiosi molto attenti ai vincoli e ai pattern che si trovano al livello dell’organismo. D’Arcy Thompson, ad esempio, dedicò la sua monumentale opera *On Growth and Form* al modellamento diretto dell’organismo da parte delle leggi e forze che agiscono fisicamente su di esso

nel corso dello sviluppo e che quindi sono indipendenti dal pool genico (Thompson 1917, Figura 3.8). Thompson stesso era arrivato alla conclusione che questo tipo di vincoli ha una validità limitata³¹, ma l'operazione importante che egli fece fu quella di *analizzare ciò che avviene a livello dell'organismo e dello sviluppo, e trovare a quel livello pattern importanti. Ci sono* vincoli e forze che agiscono al livello dell'organismo, sul suo sviluppo e attraverso il suo sviluppo, che non possono essere espressi nei pattern della genetica delle popolazioni, semplicemente perché a quel livello non sono visibili.

3.4.2 Formalismo e funzionalismo prima di Darwin

Secondo l'impostazione di D'Arcy Thompson, dunque, la discontinuità del morfospazio sarebbe dovuta alle forze fisiche, al fatto che esse *costringono* lo sviluppo degli organismi solo in determinati canali.

Vi sono altri modi di leggere la discontinuità del morfospazio al livello dell'organismo. Uno, quello *funzionalista*, l'abbiamo visto, criticato da Gould, nel brano poco sopra: la discontinuità tra i tipi sarebbe legata al rapporto tra l'organismo e l'ambiente, le parti dell'organismo vengono lette *in funzione* del loro ruolo nella sua sopravvivenza. L'altro modo, quello *formalista*, pone l'attenzione ai vincoli interni, alla struttura interna del tipo (o archetipo), che non può essere più di tanto modificato dalle condizioni di vita.

Gli adattazionisti [funzionalisti] sostengono che le strutture debbano evolvere o essere formate per utilità: i bisogno funzionali vengono prima, e la forma segue. I formalisti

³¹ «Oso dire che sarebbe una grossolana esagerazione il vedere in ogni osso niente più che una risultante di immediate e dirette condizioni fisiche o meccaniche; poiché fare questo vorrebbe dire negare l'esistenza, in questa connessione, di un principio di eredità. E sebbene io abbia cercato nel corso di questo libro di enfatizzare l'azione diretta di cause altre dall'eredità, in breve di circoscrivere l'impiego di quest'ultima come ipotesi di lavoro in morfologia, non c'è alcun dubbio che l'eredità sia un elemento enormemente importante quanto misterioso; essa è *uno* dei grandi fattori in biologia [...]. Ma io continuo a sostenere che non è un'esagerazione minore cercare di liquidare in blocco questi modi di causalità direttamente fisici e meccanici, e di vedere nei caratteri di un osso meramente i risultati della variazione e dell'eredità, e di prestare fede, di conseguenza, a quei caratteri come guide sicure e certe e indubitabili all'affinità e alla filogenesi» (Thompson 1917:715, cit. in Gould 2002:1198).

credono, d'altra parte, che la morfologia possa sorgere per ragioni altre rispetto all'uso, con la successiva "assunzione" di funzione come sussidiaria: la forma, cioè, viene prima e gli organismi possono poi scoprirne gli usi. (Gould 2002a:268)

Ambedue queste posizioni erano presenti, secondo Gould (2002a), ben prima che Darwin introducesse la dimensione diacronica nello studio della vita, e compisse una scelta nei confronti del funzionalismo³².

Secondo noi l'opzione formalista tende ad essere favorita e a favorire uno sguardo organizzatore tipologico, che tende a collocarsi da un punto di vista "interno al tipo", separandolo inoltre dall'ambiente.

Opponendosi al funzionalismo le teorie formaliste, focalizzate sul livello dell'organismo, assegnano un valore causale a fattori interni: l'ordine risiederebbe "all'interno" dell'organismo nella forma di "correlazioni della crescita", di omologie vincolanti genetiche e di sviluppo, di leggi e vincoli relativi alla connessione e correlazione del tipo (il che apre anche la strada a considerare la natura storica dello stabilirsi delle regole, in contrasto con la natura immutabile delle forze fisiche di Thompson).

Louis Agassiz (1807-1873), l'ultimo grande teologo naturale, non negava che gli organismi tendono ad essere ben adattati, ma sosteneva che l'adattamento – che egli chiamava «cause fisiche» – esprime solo un movimento minore e secondario, che spesso ha l'effetto di confondere la ricerca:

Quando i naturalisti hanno investigato l'influenza delle cause fisiche sugli esseri naturali, hanno costantemente tralasciato il fatto che le caratteristiche che sono modificate in quel modo sono solo di secondaria importanza nella loro vita di animali e

³² Darwin aveva assunto che la variazione è abbondante, piccola e non diretta (§2.3). Questo aveva permesso di focalizzarsi sul livello della popolazione e del pool genico, vedendoli come luoghi dell'evoluzione, e vedendo il risultato dell'evoluzione come interamente *funzionale* all'ambiente (§2.8.2). In effetti le due maggiori teorie formaliste *negavano* il funzionalismo darwiniano, ponendosi come alternative alla selezione naturale: secondo l'*ortogenesi* le tendenze evolutive seguono guide interne della variazione, e la selezione può solo ritardare o accelerare questi percorsi inerenti e inevitabili; il *saltazionismo* teorizza invece che discontinuità fortuite e occasionali nella variazione creino nuove specie "tutte in una volta", e che la selezione possa solo intensificare questo processo conservando le novità. Tuttavia il superamento di queste teorie da parte del darwinismo implicò spesso la "rimozione" *in toto* dei vincoli che agiscono a livello dell'organismo e del suo sviluppo.

piante, e che né il piano della loro struttura né le varie complicazioni di quella struttura sono mai affette da tali influenze (Agassiz 1857:17).

Bisogna quindi concentrarsi su caratteri non immediatamente legati alle condizioni di vita: ciò che conta è il tipo visto “dall’interno”.

Anche Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) fu un formalista risoluto, con una teoria di robusta generazione e trasformazione lungo linee stabilite dalle leggi sovrastanti della struttura e della *forma archetipica*³³: le parti degli organismi sono rappresentanti specializzati di un elemento astratto nell’archetipo. *Non è la funzione che crea la forma, bensì “la forma trova una funzione”*. Nessun nuovo elemento ha origine per una funzione specifica. Il dilemma che non sempre gli elementi archetipici possono essere riconosciuti dalla forma o dalla separatezza – poiché la caratteristica dell’archetipo è proprio di potersi presentare sotto forme diverse – fu risolto da Geoffroy tramite il “principio delle connessioni”: l’omologia può essere riconosciuta dalle posizioni relative e dalle interrelazioni spaziali tra gli elementi, piuttosto che primariamente dalla forma. Nulla si fa e nulla si distugge in base ad alcuna esigenza funzionale: il tipo di base non cambia.

Anche Richard Owen³⁴ (1804-1892) era un teorico formalista. L’archetipo denota una formula generativa astratta, un progetto, una causa formale. Owen tentò addirittura di ridurre l’intero scheletro dei vertebrati ad un unico elemento archetipico, la vertebra. Sono le “modificazioni teleologiche”, cioè le specializzazioni in base all’utilità, ad imporre una “maschera adattativa” all’archetipo generatore, una sovrapposizione secondaria, superficiale e confusiva sull’essenza sottostante.

Per questi formalisti l’adattamento funzionale diventa un impedimento alla ricerca delle leggi della forma. Per trovarle ci si focalizza sull’embriologia e le anatomie semplici, per estrapolare poi il principio generale che anche

³³ Abbiamo parlato di Geoffroy a proposito dell’omologia (§2.2.4), che egli vedeva come trasformazione, vincolata e perciò riconoscibile attraverso il “principio di correlazione”, dell’archetipo.

³⁴ Anche di Owen, inventore del termine “omologia”, abbiamo parlato nel §2.2.4.

forme ed anatomie complesse, sviluppatesi secondo regole formali della trasformazione strutturale, possono trovare utilità *dopo* essere sorte per ragioni non adattative.

I *funzionalisti* predarwiniani, al contrario, sottolineavano come il singolo organismo sembri “progettato per”. Per William Paley (1743-1805), ad esempio, la presenza e la mente di Dio si inferiscono dall’onnipresenza dell’adattamento: gli esseri viventi sembrano progettati per le loro condizioni di vita³⁵. Il fatto che ci sia un processo di formazione che porta il singolo organismo ad essere ben adattato non è, per Paley, rilevante:

Gli avversari che volessero vedere la “legge fisica” come sorgente della forma potrebbero citare la generazione sessuale e l’embriologia come esempi elettivi. Ma questi processi forniscono solo la continuità fisica immediata della causalità efficiente: “La verità è che la generazione non è un principio, bensì un processo”. Abbiamo bisogno di una ragione più profonda, un vero principio, per l’evidente adattamento della forma alla funzione – in breve, una causa finale. (Gould 2002:266)

Vogliamo qui però notare come anche le teorie funzionaliste sottolineino, in alcuni punti in modo molto efficace, l’importanza dei pattern di coerenza e correlazione tra le parti dell’organismo. Ad esempio Georges Cuvier (1769-1832) vedeva gli organismi come entità discrete, non trasformabili, progettate per specifiche condizioni di vita e non per altre. Cuvier credeva che le caratteristiche degli organismi registrassero regole *funzionali immediate* di correlazione:

Cominciate con l’artiglio di un carnivoro (o un dente canino, o qualsiasi altro arnese di questo tipo), e tutti gli altri elementi dell’anatomia seguiranno per necessità meccanica. Una parte implica la successiva, e in ultima analisi l’intero scheletro, secondo correlazioni stabilite dalle sole regole funzionali. [...] Nessuna parte esiste “in vano” o semplicemente per indicare conformità al piano (organi vestigiali, sequenze di sviluppo). L’evoluzione diviene letteralmente inconcepibile poiché un cambiamento in una parte richiede il cambiamento corrispondente in ogni altro intimo dettaglio – e non

³⁵ «I segni di un progetto sono troppo forti per essere ignorati. Il progetto implica avere un progettista. Quel progettista deve essere una persona. Quella persona è Dio» (Paley 1803:473).

si può immaginare un meccanismo che realizzi un'alterazione così globalmente coordinata. (Gould 2002:293)

Anche secondo un funzionalista come Cuvier, dunque, l'organismo è un tutto funzionante e non una somma di caratteri: resiste al cambiamento – è resiliente – e comunque nessun cambiamento può avvenire isolatamente:

ogni essere organizzato forma un insieme, un sistema unico e chiuso, in cui tutte le parti si rispondono reciprocamente, e concorrono alla medesima azione definitiva tramite una reazione reciproca. Nessuna di queste parti può cambiare senza che le altre cambino anche loro; e di conseguenza ciascuna di esse, presa separatamente, indica e fornisce tutte le altre. [...] Così, non soltanto la classe, ma l'ordine, il genere, fino alla specie, si trovano espresse in ciascuna parte (*Recherches sur les ossements fossiles* 1812, cfr. Duris 77).

Ecco perché non è pensabile, agli occhi di Cuvier, un mutamento graduale e parziale dei tipi. Secondo il *catastrofismo* di Cuvier non c'è evoluzione darwiniana: tutte le specie che popolavano la Terra in altri tempi oggi vanno considerate perdute in catastrofi o «rivoluzioni». C'è solo da scoprire se sono andate completamente distrutte, radicalmente modificate, o semplicemente trasportate da un clima all'altro (1801).

3.4.3 Darwinismo e palle da biliardo

Per Darwin la discontinuità si origina per contingenza storica (a seguito dell'estinzione delle forme intermedie) in un morfospazio completamente accessibile e isotropico. *Natura non facit saltum*. Ma l'universo del formalismo – nelle idee e nella morfologia – vede la discontinuità come inerente alla struttura dello spazio abitabile. (Gould 2002:291)

In una metafora per illustrare il darwinismo “ortodosso”, gli organismi possono essere rappresentati come palle da biliardo, con la selezione naturale come stecca, che dà la direzione e la velocità di cambiamento. Una palla perfettamente sferica denota la variazione isotropica darwiniana: l'organismo fornisce solo materiale grezzo, abbondante e diretto in ogni direzione, e non può stabilire la propria direzione di cambiamento. La traiettoria della palla

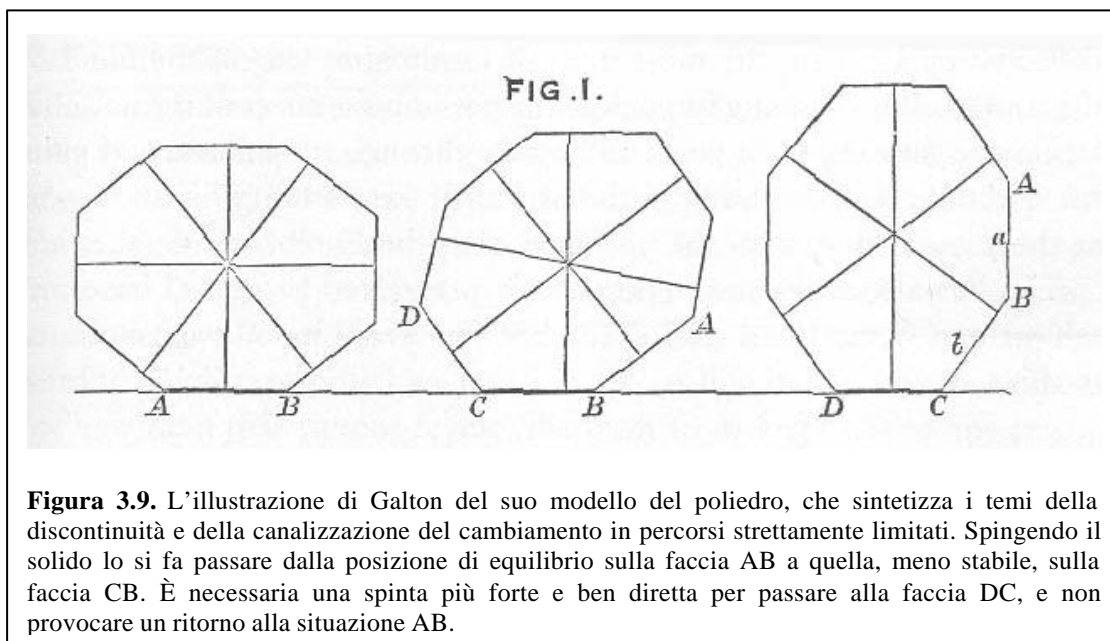


Figura 3.9. L'illustrazione di Galton del suo modello del poliedro, che sintetizza i temi della discontinuità e della canalizzazione del cambiamento in percorsi strettamente limitati. Spingendo il solido lo si fa passare dalla posizione di equilibrio sulla faccia AB a quella, meno stabile, sulla faccia CB. È necessaria una spinta più forte e ben diretta per passare alla faccia DC, e non provocare un ritorno alla situazione AB.

dipende dalla stecca della selezione naturale e dalla forma della superficie (ambiente locale).

Il modello del “Poliedro di Galton” (Figura 3.9), elaborato dal cugino di Darwin Francis Galton (1869, 1889), riassume i temi formalisti della discontinuità nella variazione e delle canalizzazioni del cambiamento internamente generate (Gould e Lewontin 1979). Secondo Galton la variazione continua non può produrre cambiamento evolutivo progressivo, perché tutti gli estremi favorevoli regrediranno, nelle generazioni seguenti, verso la media. Nessuna modificazione permanente o direzionale può quindi verificarsi. Cambiamenti sostanziali verso nuovi “tipi” devono avvenire attraverso la produzione occasionale di individui anomali capaci di riprodursi senza che le nuove caratteristiche si intermedino, e quindi non soggetti a regressione³⁶.

Gli organismi variano quindi necessariamente in modo discontinuo secondo percorsi vincolati alla loro struttura interna (direzionalità), e non tutti gli stati sono ugualmente equilibrati.

Il poliedro costruito da Galton ha in comune con la struttura organica questo fatto cardinale: «che se disturbato senza che sia superato il suo *range* di

stabilità esso tenderà a ristabilirsi, ma se il *range* è oltrepassato esso rotolerà in una nuova posizione» (1889:18-34). Ci sono posizioni più equilibrate, da cui è più difficile “schiodare” il poliedro e l’organismo, e altre meno (Figura 3.9).

Con la metafora del poliedro Galton voleva sottolineare il potere del vincolo formalista come agente evolutivo di *cambiamento* (non solo come impedimento): la semplice variabilità darwiniana, continua e su piccola scala, sebbene onnipresente, non può essere sufficiente per il cambiamento perché la regressione verso la media preclude l’accumulazione in direzioni privilegiate³⁷; fattori *interni* stabiliscono una gerarchia di situazioni stabili, quindi sia la discontinuità che la direzionalità del cambiamento, e la selezione fornisce solo un impetus. Le soluzioni vivibili possono essere viste come isole stabili in un morfospazio largamente vuoto; le posizioni di stabilità dei tipi e dei sottotipi non si devono alla selezione naturale, ma sono predeterminate internamente come configurazioni rare di coerenza tra le parti.

Il poliedro di Galton non può rotolare senza un impetus, ma la forza che spinge (la stecca) non stabilisce la direzione di movimento, o almeno può spingere efficacemente solo in un numero strettamente limitato di traiettorie stabilite dalla configurazione delle facce sulla “palla da biliardo” morfologicamente complessa.

L’ipotesi della variazione isotropica di Darwin costuì allora «un vigoroso livellamento di tutte le rimanenti escrescenze (bumps), facce e canalizzazioni del poliedro di Galton, poiché gli organismi diventavano levigate palle da biliardo, che rotolano sul tavolo affollato dell’ecologia ovunque la stecca della selezione naturale decida» (Gould 2002a:505).

³⁶ La posizione di Galton diventò congeniale ai primi mendeliani, William Bateson e Hugo de Vries, e al loro concetto non darwiniano di origine saltazionale attraverso macromutazioni (§2.4.2).

³⁷ La selezione stabilizzante (§1.7.1) favorisce i tratti maggiormente comuni, penalizzando le deviazioni dalla norma: l’esclusione competitiva può essere un agente di equilibrio e non di mutamento.

3.5 – *Evoluzione e tipologia*

Il concetto biologico di specie³⁸ richiede un radicale abbandono del criterio delle somiglianze (§2.2.3): le specie non sono tipi ma popolazioni (o gruppi di popolazioni), definite *non attraverso proprietà intrinseche* ma attraverso le relazioni riproduttive al loro interno e, attraverso il salto riproduttivo, con altre specie coesistenti. La genealogia è *un'altra* forma di relazione, parzialmente sovrapposta a quella della somiglianza, ma da essa chiaramente distinta, e non c'è alcun modo di determinare l'essenza di una specie, quindi di usarla come unità di misura.

3.5.1 Eclissi e rinascita dello sguardo tipologico

Un passaggio graduale dalla tipologia alla genealogia non è possibile, richiede un rifiuto consapevole del concetto essenzialistico: abbandonare il criterio della coincidenza dei caratteri, e cercare tra di essi *solo* quel sottinsieme più informativo – in merito alla discendenza comune o alla relazione riproduttiva. Sui caratteri degli organismi non si può dire nient'altro di significativo.

La strategia di Darwin era stata quella di *negare la peculiarità della specie*, definendola semplicemente tramite il grado di differenza piuttosto che tramite l'isolamento riproduttivo, e non facendo alcuna distinzione tra «varietà» geografiche e intrapopolazionali (§2.2). Abbiamo visto estesamente il metodo cladistico nel §2.3.2, ma ciò che non abbiamo detto è che

³⁸ Alcuni dei primi autori si avvicinarono molto al concetto biologico di specie, ma furono incapaci di spogliarsi dell'impalcatura essenzialista, di una definizione basata sul *solo* concetto di comunità riproduttive. Linneo, convinto dell'universalità della riproduzione, divise spesso le essenze in base al «sistema sessuale»: l'essenza della pianta risiede nei suoi organi riproduttivi. Nel 1749 Buffon, considerando in modo rivoluzionario gli aspetti etologici e fisiologici come parti dell'essenza, considerò tra di essi il criterio riproduttivo come più importante: «Si deve considerare come la stessa specie quella che, per mezzo della copulazione, si perpetua e conserva la somiglianza di questa specie; e come specie diverse quelle che, con gli stessi mezzi, non possono produrre nulla insieme» (Duris e Gohau, 1997:51). Si riprende così anche la sottolineatura di Aristotele riguardante la «identità di forma tra genitori e discendenti» – anche se egli ammetteva la trasformazione di una specie in un'altra e l'ibridazione interspecifica. Eppure i caratteri rimanevano parte – pur importante – *dell'essenza* dell'organismo.

nell'introdurlo Willi Hennig propose anche un ideale di *classificazione* basata sulla genealogia: non importa ciò che è accaduto ai gruppi, quanto si somiglino o perché; l'importante, per una sistematica puramente filogenetica, è disporre gli organismi in modo che risulti evidente la gerarchia genealogica, cioè chi è derivato da chi e in quale ordine. Il principio base della cladistica (che utilizza alcune tecniche già consolidate in un metodo molto ben organizzato) è che *la classificazione dovrebbe riflettere SOLO la storia evolutiva* e ignorare la somiglianza complessiva, a meno che quella somiglianza rifletta effettivamente una stretta relazione di parentela.

Un cladista ritiene di aver portato a termine il proprio compito con l'analisi cladistica: la genealogia da lui ricostruita, rappresentata nel diagramma ramificato (cladogramma), *gli dà direttamente* la classificazione (Mayr 1982:178, corsivo nostro).

Se la sola informazione che si vuole recuperare da una classificazione è la sequenza dei punti di ramificazione della filogenesi, allora una classificazione cladistica è la risposta. Ma la maggior parte degli utilizzatori di una classificazione necessita di ben altre informazioni che riguardano le caratteristiche attuali dei taxa³⁹. Per fare un esempio su grande scala, tutti i tetrapodi farebbero parte, secondo una classificazione cladistica, dei pesci ossei, nonostante le differenze estremamente evidenti di ambiente, morfologia, fisiologia che esistono all'interno del raggruppamento. Mentre questo raggruppamento è perfettamente coerente con una gerarchia puramente genealogica, esso è quantomeno poco utile nel momento dell'utilizzo della classificazione: *oggi* un uomo non è un pesce, e *oggi* un uccello non è un dinosauro. I cladisti combinano semplicemente tutti i presunti discendenti di una data specie in un taxon «monofiletico», anche se essi sono tanto diversi quanto gli uccelli e i coccodrilli.

³⁹ Nelle analisi cladistiche i caratteri non utilizzati per la ricostruzione della filogenesi non vengono neanche menzionati. È il caso di Oliver (1998), che abbiamo trattato precedentemente (§2.3.2 e nota).

Oggi secondo un approccio «sintetico» alla classificazione⁴⁰ è importante considerare la discendenza comune come un vincolo ma è necessario suddividere ulteriormente gli organismi in base a caratteri che sono utili qui e ora per gestire le informazioni, in altre parole è indispensabile tenere conto del grado di divergenza. Questo però obbliga chi classifica ad entrare nel merito delle ipotesi evolutive e biologiche da cui la cladistica permetteva di prescindere: ad esempio l'importanza relativa dei caratteri o le relazioni attuali e passate tra i gruppi di organismi.

La tassonomia non ha mai smesso di occuparsi soprattutto del presente, delle esigenze conoscitive correnti. I metodi cladistici servono a *controllare* di non aver raggruppato gli organismi in modo incompatibile con la genealogia. La gerarchia tipologica è in uso tuttora nel senso comune e in interi settori del sapere (la classificazione di alcuni gruppi o l'acquariofilia ad esempio).

L'ordinamento degli esemplari in gruppi sulla base della somiglianza è parte di quasi ogni metodo di classificazione (Mayr 1982:179).

Certo, persino i primi botanici e zoologi sapevano che alcuni tratti sono più informativi di altri. Tuttavia c'è un pattern di inclusione di tipi “a scatole cinesi”, e la gerarchia tipologica lo va a formalizzare. La gerarchia tipologica funziona, cioè la realtà mostra in effetti un pattern di questo tipo, anche se esso non è causato direttamente né è traccia fedele del processo evolutivo:

Assegnare un nome ai tipi è possibile poiché la diversità della natura non è continua ma consiste di entità discrete, separate l'una dall'altra da discontinuità. In natura si trovano non semplicemente individui ma anche «specie», cioè gruppi di individui che condividono certe caratteristiche comuni (Mayr 1982, 199).

Inoltre, come vedremo nel §4.3, la gerarchia tipologica viene oggi riabilitata dal punto di vista scientifico.

⁴⁰ Nelson (1984).

3.5.2 Prima della strage: Goldschmidt e le «specie sotto spirito»

Sotto sotto, non siamo tutti tipologisti?

- Gregory Bateson, 1979

Nel §3.1 abbiamo assistito alle difficoltà e alle sofferenze di Tijs Goldschmidt nel passare dallo sguardo ecologico a quello tipologico sulle specie dei furu. Certo, la specie tipologica non aveva cittadinanza nello sguardo ecologico⁴¹, ma non è del tutto vero che l'istanza tipologica è assente tra gli osservatori ecologici o genealogici: ha un'utilità pratica, per riconoscere e contare, e ci sembra anzi un'esigenza tanto della comunicazione quanto del pensiero stesso.

L'individuazione di tipi è uno strumento per non naufragare nella complessità delle relazioni. Se è vero che le relazioni hanno uno status primario, il pensiero umano agisce costruendo tipi. Prima della strage dei furu, Goldschmidt raccontava:

Per non naufragare nella complessità dell'ecosistema decisi di indagare cosa accadesse a partire dal momento in cui il pesce restava impigliato nelle nostre reti. Poche ore dopo nella formalina insieme al suo cadavere galleggiava un'etichetta con un breve commento: un nome provvisorio, la data, l'ora e il luogo di cattura (Goldschmidt 1994:24).

Così nascevano le «specie sotto spirito», le specie tassonomiche. Sotto spirito vuol dire slegate dal sistema di relazioni, il quale pure resta al centro dell'interesse. «L'esistenza della specie tassonomica è dovuta alla *necessità pratica* di classificare un animale. I biologi non saprebbero che farsene di un mucchio di pesci alla rinfusa» (Ivi, 25). E ancora:

I biologi sperimentali troppo spesso dimenticano che non andrebbero da nessuna parte senza l'esperienza dei tassonomi. Ciò nonostante ci si dà molto da fare per eliminare la

⁴¹ La specie è un pattern difficilmente gestibile nello studio di un ecosistema, specialmente nel caso di enormi diversificazioni come quella dei furu (§1.3.2). Ciò nondimeno, è un pattern che esiste nella realtà, e che per di più sembra particolarmente congeniale al pensiero umano, che lo assume come tendenza non solo in queste situazioni estreme.

figura del tassonomo, l'unico che conosca i nomi delle specie minacciate. Tra non molto avremo tutti questi fanatici dei numeri e della genetica, ma non esisteranno più biologi che siano in grado di determinare e studiare le piante e gli animali. (*Ibidem*)

La tendenza a dare nomi diventa una necessità quando si tratta di comunicare con altri osservatori. Il più delle volte Goldschmidt si trova a dover inviare esemplari agli anatomisti di Leida, specializzati nel misurare le somiglianze, dopo aver dato loro un nome provvisorio – e dare un nome provvisorio richiede già di posizionare e condiziona le costruzioni successive. Il sistema di denominazione si basa soprattutto sulla somiglianza, poi bisogna verificare la parentela. Sfortunatamente l'ecologia si disinteressa della prima, e non dice assolutamente niente della seconda.

Inoltre, le difficoltà si presentano già nella delimitazione dei gruppi in un ecosistema dinamico nel quale continuano ad evolversi nuove specie:

Nel corso degli anni furono scoperte un'infinità di specie ancora senza nome. In totale i tassonomi dell'Haplochromis Ecology Survey Team (HEST) [...] descrissero circa centocinquanta nuove specie: nei primi anni con grande entusiasmo, in seguito con grande disperazione, perché a lungo andare non c'è niente di più frustrante che scoprire ogni settimana qualcosa di nuovo. Io stesso una volta trovai un maschio senza nome particolarmente arrabbiato e vitale con i fianchi color porpora e una maschera nerissima, e devo ammettere che lo liberai, perché in quel momento non avevo proprio voglia di descrivere una specie nuova. Non credo che sia mai più stato catturato. (*Ivi*, 7)

Davanti a queste difficoltà insormontabili Goldschmidt arrivò ad ipotizzare che i ciclidi del Vittoria costituiscono un'unica specie polimorfica⁴², e al sospetto che la costituzione di questo gruppo non fosse ancora ben definita ma dinamica: probabilmente continuavano ad aggiungersi nuove specie a grande velocità. Il sistema "sfugge via" continuamente al tentativo di delimitare tipi, e queste difficoltà ci raccontano la necessità tipologica del pensiero.

⁴² «Centinaia di specie strettamente imparentate. Ma poi, erano vere specie biologiche? Non poteva magari essere un nuovo fenomeno, una specie gigantesca con centinaia di maschere dietro cui si nascondeva uno stesso genoma? Ero sempre meno sicuro del concetto di specie» (*Ivi*, 24).

3.6 – *La gerarchia tipologica*

La classificazione oggi utilizzata è prevalentemente genealogica (§2.6). Ciò nondimeno molti osservatori tendono a leggerla come tipologica – perché più utile ai loro scopi. In un certo senso sono anche autorizzati a considerare la tipologia come uno strumento di conoscenza non solo legittimo, ma fondamentale. Inoltre la classificazione gerarchica è nata, con Linneo, proprio come tipologica.

La relazione di somiglianza non è dicotomica, del tipo sì/no: vi sono *gradi diversi* di somiglianza. Un organismo sarà certamente “identico” ad un altro della stessa specie, ma dopodiché non ugualmente differente dagli individui di qualsiasi altra specie. Qui nasce la *gerarchia* tipologica, storicamente chiamata gerarchia linneana, dal nome del naturalista Carlo Linneo che per primo *formalizzò*, attraverso un sistema di nomenclatura, l’ordinamento degli esseri viventi attraverso una gerarchia tipologica inclusiva⁴³. Il primo compito del naturalista era sempre stato di descrivere gli oggetti naturali, classificarli in base ai loro attributi, e dare loro un nome. A questo scopo la gerarchia linneana dispone le somiglianze su più livelli, o *ranghi*: da quelle più “generiche” e inclusive a quelle più “specifiche”. I tipi o pattern che si collocano ai vari ranghi sono schemi di caratteri – dal basso all’alto – via via più generali e inclusivi. Gli organismi assommeranno, con un «effetto a cascata», tutte le caratteristiche di tutti i tipi a cui appartengono.

Abbiamo detto (§3.2.1) che il concetto tipologico di specie non ha nulla di specificamente biologico, e infatti è facilmente comprensibile attraverso un esempio tratto dal mondo inanimato:

⁴³ Già Aristotele (384-322 a.C.), fondatore della zoologia moderna, utilizzava i concetti di “genere” e “specie” come regolatori del processo di inclusione successiva: partendo dal *summum genus* si procede per suddivisioni binarie successive. Ogni volta il gruppo che viene diviso viene detto genere (*genos*) e i due risultanti (*tertium non datur*) sono detti specie (*eidōs*). Linneo invece *fissò i livelli* della gerarchia, i ranghi: genere, specie, ordine e regno (*Systema naturae*, 1735).

<i>RANGO</i>	<i>TIPO</i>	
Regno	FIGURE PIANE	→ esclusi ad es. i solidi
Ordine	FIGURE PIANE CON LATI	→ esclusi ad es. cerchi ed ellissi
Genere	FIGURE CON QUATTRO LATI	→ esclusi ad es. ottagoni, esagoni
Specie	RETTANGOLI	→ esclusi quadrati, trapezi, rombi
Organismo	Rettangolo concreto	

Se si parte dall'alto, la classificazione consiste in una serie gerarchica di dicotomie in cui viene esclusa una parte del gruppo di rango superiore sulla base di un carattere distintivo. Mentre però questa procedura può funzionare in modo perfetto e necessario con le figure geometriche, con gli organismi la questione si fa estremamente più complicata: i caratteri di un organismo sono infatti molto più numerosi e molto meno definiti e isolabili (§3.2.4).

La sensazione che il pattern di inclusione dei caratteri esista si è sempre accompagnata alla sensazione che alcuni caratteri siano più informativi di altri. Ma si deve assegnare un valore ai caratteri oppure no – e, in caso affermativo, con quali criteri? È possibile individuarne soltanto uno per ciascun rango? O, al contrario, vanno considerati “tutti”? Si devono ammettere soltanto caratteri morfologici – più “concreti” e misurabili – o anche caratteri ecologici, fisiologici e comportamentali?

3.6.1 Il problema dei caratteri: tre punti di vista

Sulla base di uno studio condotto sulla storia della biologia e sulla letteratura acquariofila, e con l'aiuto di Ernst Mayr (1982), riteniamo che prima di affrontare il “problema dei caratteri” sia necessario collocare l'ottica conoscitiva con cui si guarda la gerarchia, rispetto alle seguenti possibilità:

- A) *Costruzione*: come è stata costruita, come la costruisco? Quali gruppi? Quali nomi? Quali ranghi? «È un ciclode se...»
- B) *Identificazione*: come posso assegnare gli esemplari ai tipi (identificare)?
- C) *Reperimento di informazioni*: quali informazioni che mi servono posso ricavarne. «Un ciclode ha...»

Parliamo in questo paragrafo soprattutto degli antichi botanici, poiché le loro esigenze conoscitive erano più simili a quelle degli acquariofili di oggi che non a quelle degli zoologi di allora.

Molti sistemi di classificazione fino al Rinascimento avevano al centro una procedura simile a quella che abbiamo appena visto per le figure geometriche, risalente ad Aristotele, chiamata *suddivisione logica*, una rigida sequenza di dicotomie basate su uno – o comunque pochi – caratteri identificativi:

Regno	VIVO	→ esclusi i non viventi
Ordine	CON SANGUE	→ esclusi i “senza sangue” (invertebrati)
Genere	CON PELO, VIVIPARO	→ esclusi uccelli e pesci
Specie	CANE	
Organismo		

In un sistema come questo la scelta dei caratteri che guidano i primi passi della suddivisione dà luogo a classificazioni del tutto differenti⁴⁴ – e questo è il motivo per cui i sistemi dei grandi botanici dei secoli XVII e XVIII erano così radicalmente diversi l’uno dall’altro. Perciò, non c’è nulla di più importante che la scelta dei caratteri distintivi: la dipendenza da caratteri singoli richiede un’attenta ponderazione dei caratteri.

Ma questo sistema ha un’altra caratteristica molto importante: chi lo utilizza può essere un “profano”, non ha bisogno di nessuna conoscenza preliminare delle specie. Proprio come un acquariofilo principiante. La necessità di identificare in modo inequivocabile era la stessa tra gli erboristi: l’utilizzo delle piante medicinali rendeva assolutamente prioritaria la loro certa identificazione, attraverso una sequenza di istruzioni seguibili da chiunque. Proprio questo era l’ideale di classificazione di Andrea Cesalpino (1519-1603), che iniziava con un certo numero di classi facilmente riconoscibili e le suddivideva con l’aiuto di caratteri distintivi appropriati. Anche per Joseph

⁴⁴ «Nella classificazione degli animali, il fatto che si scegliesse come *differentia* iniziale l’essere con sangue o senza, l’essere provvisti di pelo oppure no, l’averne due zampe o quattro, conduceva a classificazioni completamente differenti» (Mayr 1982:111).

Pitton de Tournefort (1656-1708) conoscere le piante voleva dire conoscere i nomi esatti dati ad esse sulla base della struttura di alcune delle loro parti. E poiché i fiori e i frutti offrono il più alto numero di caratteri *facilmente evidenziabili*, queste furono le parti delle piante su cui egli basò la maggior parte delle sue descrizioni.

I loro sistemi non specificano però che la facilità e la certezza nell'identificazione non hanno necessariamente a che fare con la correttezza e la naturalità della classificazione, con le cause o la reale natura delle differenze (né immediatamente con la quantità di informazioni di cui abbisogna un utente della classificazione). Anche nel caso dell'acquariofilia: *non è detto che un sistema di caratteri particolarmente adatto ed efficace per identificare le specie coincida con quello che determina i caratteri importanti per la classificazione.*

Nell'essenzialismo, invece, la fiducia nell'essenza di cui abbiamo parlato (§3.2.2) permetteva di fondere insieme (A) e (B): l'essenza era ad un tempo il criterio con cui costruire la classificazione (A) e la chiave che permetteva di assegnare ogni organismo al suo tipo (B). Se trovo i caratteri che costituiscono la vera essenza dell'organismo (la sua specie, il suo *eidos*), quelli mi permetteranno anche di identificarlo con certezza.

In realtà – e anche gli stessi sistematici essenzialisti ne erano consapevoli – non avveniva affatto così. È evidente, ad esempio, che Cesalpino «partì da certi gruppi naturali a lui noti intuitivamente o attraverso la tradizione, ed aggiunse in un secondo tempo la sovrastruttura, piuttosto irrilevante e certamente priva di importanza» (Stafleu, cit. in Mayr 1982:110). Considerando infatti la frequenza della convergenza, del parallelismo, della perdita di caratteri e di altre irregolarità nell'evoluzione dei caratteri, ci si aspetterebbe che il metodo della suddivisione logica basato su caratteri singoli conduca a un caos totale, e invece il risultato è rimarchevolmente naturale. Cesalpino *dapprima* classificò le piante in gruppi più o meno naturali attraverso l'osservazione, e *poi* cercò caratteri chiave adatti, che gli

permettessero di sistemare questi gruppi in accordo con i principi della suddivisione logica. E non sempre ebbe successo nella ricerca di un compromesso tra le esigenze contrastanti dei due metodi (fornire una chiave di identificazione conveniente e raggruppare secondo la somiglianza). Anche lo stesso Aristotele, dopo aver proposto la suddivisione logica come ideale di classificazione, si adoperò per spiegare che essa non può funzionare, e anch'egli scelse i caratteri più utili *solo dopo* aver formato i gruppi. Per John Ray (1627-1705) la prima condizione di un metodo naturale deve essere che esso non separi gruppi di piante tra cui esistono somiglianze naturali evidenti, né unisca in un sol blocco quelle specie tra cui esistono distinzioni naturali. Secondo tutti questi autori, quindi, *prima* viene il gruppo naturale, *poi* la classificazione – che secondo le loro affermazioni esplicite dovrebbe invece stabilirlo.

*In questo modo si pratica la classificazione (A) come individuazione intuitiva dei gruppi naturali, si dà la priorità all'identificazione (B), dopodiché si postula che classificazione e identificazione vanno di pari passo perché riguardano tutte e due l'essenza (A=B). Inoltre i caratteri sono volontariamente ridotti all'essenziale (nel senso forte della parola) e quindi nella classificazione non si trovano molte informazioni (C)*⁴⁵.

C'è invece chi vuole basare la classificazione su un gran numero di caratteri, o ancora meglio su tutti. L'ordinamento (A) non avviene più secondo differenze in caratteri speciali, bensì secondo la somiglianza complessiva. Così la costruzione dei gruppi (A) finisce per coincidere con la descrizione dei caratteri del tipo (C). L'identificazione (B) richiede quindi uno studio ampio e approfondito dell'organismo, e viene formalizzata tanto quanto la classificazione (A).

Michel Adanson (1727-1806) lavorò con altri a sviluppare un metodo di classificazione delle piante che si fondasse sull'esame di un gran numero

(meglio: sul maggior numero possibile) di caratteri più o meno subordinati l'uno all'altro. Questo metodo, detto «naturale» perché puntava a dar conto dell'affinità rispettiva dei vari vegetali, si opponeva ad esempio al sistema linneiano che, fondandosi sull'esame dei soli organi destinati alla produzione dei frutti, riuniva arbitrariamente piante che spesso non si assomigliavano affatto: motivo per cui veniva chiamato «artificiale».

Cercare di codificare analiticamente i processi secondo i quali viene riconosciuta una specie significa togliere alla tassonomia i suoi caratteri peculiari: l'intuitività e l'esperienza. Come dice Goldschmidt:

La determinazione degli animali ha senza dubbio un lato artistico in cui contano l'esperienza e l'intuizione del tassonomo. Il tassonomo ritiene di riuscire a valutare l'importanza relativa di un gran numero di caratteri che non si lasciano facilmente indicare sotto forma di cifre. Così giunge a definire una specie animale. Purtroppo però molti tassonomi rinnegano questo lato intuitivo del loro lavoro (1994:24-25).

L'operazione di descrivere i caratteri di una specie o tipo (C) avviene solo dopo il suo riconoscimento (A). Tale riconoscimento opera simultaneamente su un gran numero di caratteri, e si basa spesso sull'intuizione e sull'esperienza del tassonomo. C'è un'inversione tra indizi-gruppi (i caratteri vengono valutati per costruire il gruppo) e gruppi-caratteri (viene delimitato il gruppo e poi se ne descrivono i caratteri).

Spesso, la descrizione dei caratteri (C) viene fatta coincidere con la costruzione di raggruppamenti nuovi (A). Invece quest'ultima è un'operazione a se stante, che ha i suoi tempi e i suoi modi, e che va condotta solo quando vi siano ragioni fondate per riorganizzare la classificazione. Axelrod descrive così questi due atteggiamenti:

Filosoficamente, gli studiosi di pesci si suddivisero in due gruppi. I *lumpers* [raggruppatori] andavano in cerca di similarità tra i pesci. Gli *splitters* [divisori] cercavano differenze. Sfortunatamente, gli *splitters* sembrano aver preso il sopravvento

⁴⁵ Come avveniva nelle analisi cladistiche, che menzionavano solo i caratteri utili per la ricostruzione della filogenesi (§2.3.2).

nello studio dei ciclidi, ma è comprensibile [...]: specie o sottospecie differenti significano nuovi *tipi* di pesci da vendere, fotografare, collezionare e di cui scrivere. (Axelrod 1993:12-13)

Axelrod biasima il comportamento conoscitivo degli *splitters*, legato a ragioni economiche:

Oggi, molte *nuove* specie vengono descritte sulla base di piccole differenze nel numero dei raggi delle pinne, di differenze nei denti e in ogni altra condizione fisica suscettibile di essere contata, misurata o accuratamente descritta. Se le differenze presentano a loro volta differenze e non sono uniformi, allora attraverso di esse si definiscono diverse *sottospecie*. Penso che si possa dire con sicurezza che ogni popolazione di pesci differirà in modo significativo da ogni altra popolazione e può dunque essere distinta definendola specie o sottospecie (Axelrod 1993:12).

Uno degli innumerevoli punti in cui egli riprende questo argomento esprimendo la sua posizione di *lumper* è nella trattazione della specie – unitaria secondo lui – *Cynotilapia afra* del lago Malawi, molto variabile specialmente nel colore del corpo e della pinna dorsale:

Ho raccolto centinaia di questi pesci. In ogni locazione nel lago Malawi ho trovato un morfo differente. I *lumpers* li hanno collocati tutti nella stessa specie. Gli *splitters* descriveranno sette o più nuove specie quando saranno a corto di lavoro reale. (Ivi, 212)

In breve, quando ci si chiede quali caratteri siano i più importanti, bisogna chiarire in base a quale domanda: A) “che cos’è un ciclide”, B) “come riconosco un ciclide”, C) “che caratteri ha un ciclide”. In tutte e tre le operazioni bisogna ancora una volta sottolineare la libertà dell’osservatore, nella costruzione della gerarchia tipologica⁴⁶. L’osservatore va incluso nella conoscenza.

I caratteri diagnostici per l’identificazione (B) vengono scelti in base alla comodità per il tassonomo. Spesso sono quelli morfologici che si conservano

⁴⁶ «Bisogna notare che con i ciclidi del lago Malawi che si sono sviluppati da quello che sembra essere un singolo ciclido [...] è molto facile trovare similarità che dipendono dal proprio punto di vista. Discussioni sulle varie relazioni (= nomi) di questi pesci continueranno per molti anni a venire» (Axelrod 1993:174, cors. nostro).

anche negli esemplari morti. I caratteri superficiali sono poi *correlati* con un buon numero di caratteri fisiologici e biologici, spesso esclusi perché troppo “fragili” e flessibili – riguardanti soprattutto nutrizione e generazione. Per quanto riguarda l’acquariofilo, egli ha bisogno soprattutto di reperire certe di informazioni (C), per studiare un ambiente nel quale i pesci possano comportarsi in modo naturale e riprodursi regalando piacevolissime ore di osservazione (§§3.2.3 e 3.2.4).

Naturalmente, anche i caratteri più tipici degli altri sguardi possono essere scelti in base all’utilità e nell’ottica tipologica. In particolare, i tipi trofici (come già abbiamo detto nel §1.3.1) *possono* essere usati in chiave tipologica, ed anzi sono tra i caratteri più utili in questo senso:

Credo che l’identificazione trofica/ecologica dei ciclidi del Vittoria fornisca all’acquarista informazioni più valide sui suoi pesci di quelle che possono essere ricavate da inaffidabili (pseudo)identificazioni tassonomiche che sono spesso il risultato di semplici congetture. A questo punto credo sia necessario sottolineare il fatto che l’identificazione dei ciclidi del lago Vittoria sulla base della sola colorazione è impossibile se non si è molto familiari con la specie in questione, ed anche così gli errori sono difficili da evitare se non vengono considerati altri caratteri (Seehausen 1992, 56).

3.6.2 Pubblicazioni per acquariofili: tre esempi differenti

Prenderemo ora in rapida considerazione tre pubblicazioni acquariofile: *Atlante di Aquarium* di Riehl e Baensch (1982), *Lexicon of Cichlids* di Herbert Axelrod (1993) e *Identify your Cichlid* di Ron Coleman (2002). Dei primi due considereremo la trattazione di due specie che abbiamo incontrato in precedenza: *Nimbochromis polystigma* (si veda l’analisi cladistica nel §2.3.2) e *Eretmodus cyanosticus* (si veda il confronto tra genealogia ed ecologia nel §2.7.1). Considereremo invece il breve *Identify your Cichlid* in modo complessivo.

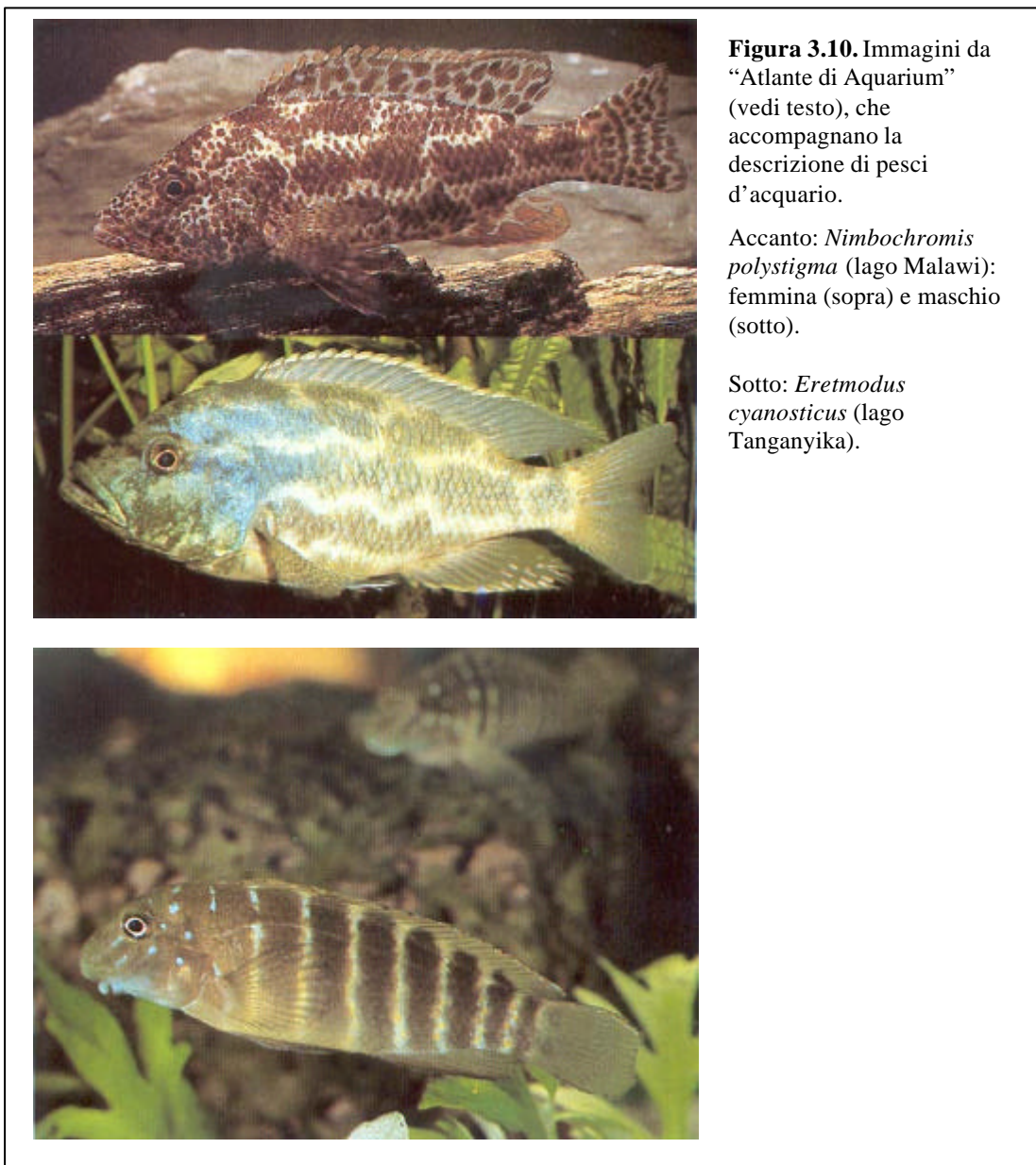


Figura 3.10. Immagini da “Atlante di Aquarium” (vedi testo), che accompagnano la descrizione di pesci d’acquario.

Accanto: *Nimbochromis polystigma* (lago Malawi): femmina (sopra) e maschio (sotto).

Sotto: *Eretmodus cyanosticus* (lago Tanganyika).

Nell’analisi porremo particolare attenzione al criterio del paragrafo precedente: le esigenze conoscitive, l’ottica con cui viene guardata e presentata la classificazione.

ATLANTE DI AQUARIUM (Riehl e Baensch 1982) contiene «una grande quantità di informazioni generiche, utili sia all’acquariofilo principiante che all’esperto [...]»; il suo contenuto, pur condensato, contiene in pratica circa il 95% delle nozioni di cui un normale acquariofilo ha bisogno» (*Ivi*, 6). Le indicazioni fornite non aiutano solo ad avere un acquario colorato e interessante, ma sottolineano le attenzioni da avere perché l’acquario sia

equilibrato e i pesci siano in buona salute (§3.2.3). Alle pagine 205-871 si trovano le «schede illustrative delle oltre 600 specie di pesci d'acquario più diffuse», variamente suddivise per ordini e famiglie. La Famiglia *Cichlidae* occupa 134 pagine, e la rassegna delle specie (una per pagina, con una piccola fotografia e una descrizione completa) non sembra seguire un ordine particolare di provenienza o di altro tipo. *Ciò che interessa agli autori è fornire – utilizzando le specie come singoli “centri di gravità” di caratteri, astratti da qualsiasi contesto più ampio – tutte e sole le informazioni di cui un acquariofilo ha bisogno. In particolare vogliamo sottolineare come non si abbia alcun interesse a fornire al lettore gli strumenti per identificare gli esemplari, o per collocarli rispetto alle altre specie dello stesso Genere, alla Famiglia, al luogo di provenienza. Il lettore è l'utente di una essenza che trova “già fatta”, e ne può ricavare una grande quantità di informazioni. Non si entra – come invece farà Axelrod – nella problematicità dei nomi, delle difficoltà e delle alternative della classificazione.*

Nimbochromis polystigma (REGAN, 1922)

Sinonimi: *Cyrtocara polystigma*, *Haplochromis polystigma*.

Origine: lago Malawi (specie endemica), litorale roccioso. In commercio si trovano pesci catturati in natura, ma oggi spesso anche esemplari di allevamento.

Importazione: sconosciuta.

Dimorfismo sessuale: maschio con “macchie d'uova” ben evidenti sulla pinna anale; nella femmina non esistono o si notano a malapena. Maschi con colori più vistosi.

Comportamento: territoriale; non scava e non danneggia le piante. Il maschio è molto aggressivo nei confronti delle femmine, ma pacifico verso pesci di altre specie, a patto che questi abbiano dimensioni uguali o maggiori. I maschi sono poligami, un maschio va sempre abbinato a più femmine. Incubazione orale solo da parte della femmina, famiglia materna.

Allevamento: acquario con rocce che offrano nascondigli, fitta vegetazione lungo le pareti e spazio libero per nuotare (importante!).

Riproduzione: 20-28 °C; acqua con durezza da media a elevata (10-18° dGH) e moderatamente alcalina (pH 7,5-8,5). Le uova (fino a 20) vengono prese in bocca dalla femmina. La loro fecondazione avviene col metodo delle “macchie d'uova”. Nelle prime

settimane dopo la nascita i piccoli vengono curati intensamente dalla madre e trascorrono la notte sempre nella sua bocca.

Mangime : C; cibo vivo (Tubifex, lombrichi), cuore di bue, carne di pesce, mangime in scaglie.

Particolarità: è un grosso predatore molto vorace, non va quindi mai tenuto assieme a pesci più piccoli.

T: 23-25 °C, **L**: fino a 23 cm, **V**: 100 cm, **R**: centrale, fondo, **D**: 2-3 (*Ivi*, 718).

Eretmodus cyanostictus (BOULENGER, 1898)

Sinonimi: nessuno.

Origine : lago Tanganica (specie endemica); vive a profondità basse, nella zona litorale detritica superiore. In commercio si trovano soprattutto esemplari catturati in natura; la riproduzione in acquario è finora avvenuta solo in casi eccezionali.

Importazione : 1958.

Dimorfismo sessuale : sessi molto difficili da distinguere; unica differenza sono le pinne ventrali della femmina un po' più lunghe di quelle del maschio.

Comportamento: territoriale; vive in coppie ed è scontroso nei confronti dei conspecifici. Incubatore orale monogamo, con intenso legame tra i due partner. Famiglia genitori, forma rara tra gli incubatori orali. Sia il maschio che la femmina tengono le uova e gli embrioni in bocca. Maschio senza "macchie d'uova".

Allevamento: acquario con strutture rocciose che offrano cavità e fessure dove i pesci si possano nascondere. Le radici non sono adatte perché acidificano l'acqua.

Riproduzione: molto difficile; 26-28 °C; acqua con durezza da media a elevata (15-20° dGH) e alcalina (pH 9). La femmina depone le uova (20-25) su un sasso precedentemente pulito e le prende in bocca dopo che il maschio le ha fecondate. Le cure parentali sono a carico di entrambi i riproduttori.

Mangime : cibo vivo di ogni genere,

Particolarità: tra tutte le specie di Ciclidi del lago Tanganica è quella il cui allevamento presenta i maggiori problemi. È molto esigente riguardo alla purezza dell'acqua, che pertanto deve essere necessariamente cambiata con frequenza (ogni settimana un terzo del totale). Richiede anche una buona aerazione e un potente filtraggio. La specie ha una bocca estremamente ventrale.

T: 24-26 °C, **L**: 8 cm, **V**: 80 cm, **R**: fondo, **D**: 3. (*Ivi*, 702)

LEXICON OF CICHLIDS (Axelrod 1993) è una monumentale panoramica fotografica e descrittiva di tutti i ciclidi conosciuti nel mondo. La

suddivisione principale è la provenienza. Per ogni luogo – ad esempio per ogni lago africano – c'è un elenco alfabetico completo di tutti i generi presenti, e all'interno di ogni genere tutte le specie conosciute, con almeno una illustrazione e una descrizione. Già questa struttura dell'opera mostra la differenza rispetto a Riehl e Baensch (1982), dato che rende disponibile al lettore l'intera classificazione dei ciclidi, non selezionata e “ragionata” per un acquariofilo. Inoltre, nelle sue descrizioni Axelrod è molto attento ai problemi, ai motivi, alla storia della classificazione, e dell'identificazione degli esemplari. In un certo senso “*responsabilizza*” *maggiormente il lettore (acquariofilo) per quanto riguarda il processo di conoscenza di questi pesci.*

Il genere *Nimbochromis*:

...fu costruito da David Eccles ed Ethelwynn Trewavas nel 1989 per contenere sette specie di pesci del lago Malawi, predatrici e con un pattern di colorazione a chiazze. Due di questi pesci, cioè *N. maculimanus* e *N. pardalis*, sono state rese sinonimi di *N. polystigma*. Questo pattern di colorazione è molto tipico di questo gruppo di ciclidi, e li rende istantaneamente identificabili... vivi o conservati. Il nome è derivato dal latino *nimbus*, che indica una formazione nuvolosa associata con i temporali. [...]

Ci sono altri pesci che potrebbero essere collocati in questo genere, ma gli autori (Eccles e Trawavas) preferirono ignorarli. Io accetto questo genere per l'uso degli acquaristi perché le caratteristiche di colorazione sono tanto ovvie sia che il pesce sia vivo o preservato. (Axelrod 1993:283)

Come molti predatori nel lago Malawi, i *Nimbochromis* possono «fare il morto» sdraiandosi sul fondo attendendo un pesce a cui tendere un agguato. Vivono in acque poco profonde e si cibano di pesci più piccoli, sono incubatori orali materni, e si prendono cura dei piccoli per un periodo esteso. La colorazione in questi pesci – spesso meno evidente nei maschi durante la stagione riproduttiva, quando assumono una colorazione tendente al blu o al rosso che fra l'altro rende loro estremamente difficile la caccia – è così particolare che anche molti dei nomi delle specie derivano da essa. La specie *polystigma*:

Questo pesce fu descritto originalmente da Regan come *Haplochromis polystigma* nel 1922. Il nome *polystigma* deriva dal greco e significa “molte macchie”.

Come tutti i membri del genere *Nimbochromis*, si osserva questo pesce “fare il morto” per catturare pesci ignari, specialmente piccoli. [...]

Questa specie è diffusa in ogni parte del lago [Malawi]. Eccles trovò differenze fra i pesci del nord e quelli del sud, ma tali differenze sfumano quando si considera che le caratteristiche cambiano gradualmente con le varianti geografiche.

I maschi raggiungono i 22 cm e le femmine 17 cm. Le femmine sono buone madri e si prendono cura della prole per un periodo esteso. In fase riproduttiva i maschi hanno una tipica colorazione blu, e non si cibano attraverso agguati ma inseguono piccoli pesci. In piena colorazione essi sono solitamente più interessati a riprodursi che a mangiare. (*Ivi*, 289)

Per quanto riguarda il genere *Eretmodus*:

...fu costruito da Boulenger nel 1898 per contenere la singola specie *E. cyanosticus*. Ci sono senza dubbio altre specie o almeno sottospecie di questo pesce nel lago Tanganyika perché ho esaminato almeno quattro pesci che sono molto simili, eppure abbastanza differenti nelle caratteristiche di colore e meristiche da separarli. [...] Non solo i pesci chiamati *E. cyanosticus* hanno colori differenti, hanno anche denti differenti. [...]

Questo piccolo pesce, lungo appena 7 cm, non è un buon nuotatore, come si può capire guardando la grandezza relativa del corpo rispetto alle pinne. È più che altro un saltellatore. La bocca in posizione ventrale e il grosso muso sono ideali per brucare le alghe senza dover stare dritto sulla testa.

Questi pesci si stabiliscono bene in acquario. Apprezzano uno spazio ampio, e sono territoriali se non hanno abbastanza spazio per brucare. Io prendo alcune rocce e le metto all'aperto sotto il sole (sott'acqua, naturalmente) in modo che su di esse crescano alghe. Poi le metto nell'acquario degli *Eretmodus* e guardo i pesci mangiare le alghe. Accettano anche *Daphnia* e cibo secco.

Non sono difficili da riprodurre se si prendono pesci giovani e li si cresce insieme. La loro vasca richiede costante aerazione prima che il pesce consideri anche solo la possibilità di riprodursi. [...]

Questi pesci sono difficili da differenziare da *Spathodus* e *Tanganicodus*. A parte le differenze dei denti, *Eretmodus* ha bande complete. Se non ha bande chiare è

Spathodus. Se ha bande interrotte a metà e macchie scure a metà della pinna dorsale è *Tanganicodus*. (52-53)

IDENTIFY YOUR CICHLID (Coleman 2002) è un breve articolo che mira ad «aiutare il principiante ad *identificare* il tipo di ciclode che possiede o che lo interessa. Questa non è una chiave “strettamente scientifica” in cui seguire le istruzioni porterà inevitabilmente ad una determinazione corretta. Tale chiave richiede che si conoscano un po' di informazioni, e sono quelle informazioni ad essere così spesso mancanti» (*Ivi*, cors. nostro). Secondo Coleman, infatti, «L'allevatore principiante di ciclidi si trova spesso di fronte al fatto scoraggiante che ci sono così tante specie di ciclidi, eppure così tanto della loro cura e del loro comportamento dipende dal sapere più o meno quale specie di ciclode si possiede» (*Ivi*). L'articolo divide i pesci in alcuni ampi gruppi, basati sull'esperienza di Coleman sul trattamento di questi pesci in acquario. «Questi gruppi – sottolinea l'autore – NON riflettono dunque le vere relazioni biologiche tra questi pesci (le relazioni filogenetiche), né dicono alcunché sull'allevamento del pesce. Si riferiscono semplicemente all'aspetto fisico approssimativo del pesce e servono come aiuto per identificarlo. Si possono cercare informazioni addizionali una volta che si conosca più o meno a quale gruppo appartiene il vostro pesce» (*Ivi*). *L'articolo di Coleman rende così evidente la netta indipendenza e differenza tra l'identificazione (B), la classificazione (A) e il reperimento di informazioni (C)*. Come dice Mayr:

Gli schemi di identificazione *non* sono classificazioni. Il processo di identificazione è basato sul ragionamento deduttivo e ha lo scopo di collocare un individuo accuratamente esaminato in una delle categorie di una classificazione preesistente. Se ci si riesce, si è identificato l'esemplare. (Mayr 1982:97)

Riportiamo solo alcuni stralci dell'articolo:

Il primo passo nell'identificazione di un ciclode è l'assegnazione ad uno dei quattro gruppi: 1) Neotropicali (Nuovo Mondo); 2) Africani; 3) Madagascar; 4) Asiatici (Coleman 2002).

Si può cominciare con l'eliminazione degli ultimi due: i ciclidi del Madagascar, rari e dispendiosi⁴⁷, e quelli asiatici, che consistono in poche specie⁴⁸.

I ciclidi neotropicali possono essere suddivisi in molti tipi: ciclidi tipo-Cichlasoma; ciclidi "Pike"; ciclidi tipo-Apistogramma; ciclidi geofagini.

Quelli africani possono essere suddivisi in: ciclidi nani dell'Africa occidentale; ciclidi del lago Malawi; ciclidi del lago Tanganyika; ciclidi del lago Vittoria; altri ciclidi. (*Ivi*)

Vi è poi un elenco di domande a cui rispondere. Ne riportiamo solo una:

Il tuo pesce è piccolo (meno di 5 cm), medio (5-25 cm) o grande (più di 25 cm)?

Se è piccolo, spesso detto "ciclido nano", probabilmente è un ciclido tipo-Apistogramma (dal Sud America, include il genere *Apistogramma*), un nano dell'Africa Occidentale, o uno dei conchigliofili del Tanganyika. I ciclidi del Malawi sono di taglia media, con alcune eccezioni molto notevoli. Quelli del Tanganyika sono altamente variabili in dimensioni. (*Ivi*)

3.7 – Organismo e ambiente: un acquario non è un ecosistema

Un acquario è un aggregato di specie differenti di pesci, piante, microorganismi che convivono in un unico luogo. In esso si verifica tutta una gamma di fenomeni intraspecifici e interspecifici, tipici delle comunità biologiche naturali. Ma può essere considerato un ecosistema? Cioè, si realizza in questa comunità biologica lo schema di caratteristiche che chiamiamo ecosistema (§1.2), e che si ripete nelle comunità biologiche andando a costituire un pattern?

Non c'è dubbio che un acquario sia una comunità di organismi, che comprende anche il loro ambiente fisico, legati in un tutto funzionante dalle

⁴⁷ I pesci in questo gruppo includono, tra gli altri, i generi *Petroplus* e *Paratilapia*. Gli unici che è possibile incontrare in acquario sono *Paratilapia polleni* (con piccole macchie) e *Paratilapia bleekeri* (con macchie più grandi).

⁴⁸ In India e Sri Lanka ci sono solo tre specie, tutte nel genere *Etroplus*. *Etroplus maculatus* è relativamente comune, lungo solitamente 2,5 cm e venduto con il nome di "orange chromide", facile da allevare e da riprodurre. *Etroplus suratensis*, che diventa molto più lungo (almeno 15-20 cm), è a volte chiamato "green chromide" e occasionalmente disponibile nell'hobby acquariofilo. La terza specie, *Etroplus canarensis*, è molto rara nell'hobby.

loro relazioni reciproche. La convivenza produce fenomeni intraspecifici come lo stabilirsi di gerarchie o la conquista di territori, e anche interspecifici come lo stabilirsi di ruoli alimentari. Tutti questi fenomeni e comportamenti sono fortemente alterati rispetto alla condizione naturale, ma non è questo che impedisce di chiamare «ecosistema» un acquario.

Il flusso di energia è certamente aperto: la luce elettrica e quella solare forniscono continuamente energia alle piante eventualmente presenti. Ma non è solo l'energia ad essere continuamente reimmessa, il che soddisferebbe una delle caratteristiche dell'ecosistema: attraverso la periodica immissione di cibo e i cambi dell'acqua l'acquario si ritrova a non essere un sistema chiuso rispetto alla materia. La condizione più importante, quella che costituisce la natura e il principio organizzatore di un ecosistema, viene a mancare: si tratta delle *relazioni di alimentazione*, che danno una forma e rendono interdependente il sistema. Non c'è, in un acquario, una gerarchia di livelli trofici. E anzi questo va assolutamente evitato: che alcuni pesci si nutrano dei loro compagni di vasca, piuttosto che altri mangino le piante, distruggerebbe in poco tempo l'acquario, che *non ha una resilienza* poiché i suoi meccanismi non hanno natura circolare. Necessiterebbe la reimmissione di materia (ed energia) sottoforma dell'acquisto di nuovi pesci. Anche i batteri, per essere conservati, vanno racchiusi in una zona protetta, all'interno del filtro biologico. Ciò che tiene unito e organizza ogni ecosistema, le relazioni di alimentazione, va assolutamente evitato in un acquario, e questo è ciò che distanzia maggiormente questi due «oggetti».

Tutto ciò non significa che nell'acquario siano presenti “pesci allo stato puro”, slegati dal proprio ambiente e quindi esclusivamente con i caratteri propri dell'essenza. Tutt'altro: *l'esperienza dell'acquariofilo rivela che anche quei caratteri che più sembrano un “nocciolo duro”, la “vera essenza” dell'organismo, indipendente dall'ambiente, hanno uno sviluppo relazionale che è pesantemente influenzato dall'ambiente e dallo spazio* (si veda anche §1.7.3).

Come esempio portiamo, attraverso tre articoli sperimentali, l'interdipendenza fra sesso del pesce, dimensione e posizione nella gerarchia sociale. Caratteri che – come questi – sembrerebbero propri dell'organismo e del tipo, emergono in realtà dalle interazioni concrete che avvengono nell'acquario.

La determinazione del sesso in base a segnali sociali è il tema del paper *Social control of primary sex differentiation in the Midas cichlid*, di Richard C. Francis e George W. Barlow:

La differenziazione sessuale nei pesci teleostei è caratteristicamente labile. La forma più drammatica di labilità sessuale è il cambiamento di sesso postmaturazionale, che è comune fra i teleostei mentre è raro o assente in altri taxa di vertebrati. In molti casi questo processo è regolato da segnali sociali, in particolare dalle interazioni di dominanza. [...] nel ciclode Midas, *Cichlasoma citrinellum*, questo stesso genere di interazioni influenza stadi molto più precoci di differenziazione. In questa specie i maschi sono più grandi delle femmine. Manipolando la dimensione relativa negli esemplari più giovani mostriamo che queste differenze di dimensione basate sul sesso non sorgono da fattori endogeni associati al sesso. Piuttosto, il sesso è determinato dalla dimensione relativa dell'individuo giovane. Ne concludiamo che questa modalità di determinazione del sesso, che potrebbe essere comune tra i teleostei, è una variante eterocrona del cambiamento di sesso postmaturazionale, nel quale alcuni individui vengono deviati da una traiettoria femminile prima della maturazione, come risultato di segnali sociali. Il “modello del vantaggio di dimensione”, che specifica la dimensione ottimale per il cambiamento di sesso nelle specie ermafrodite, può essere esteso per spiegare la decisione se maturare come maschio o come femmina nel ciclode Midas. (Francis e Barlow 1993:10673)

Per quanto riguarda il controllo degli individui sulla propria crescita, Hans A. Hoffmann, Mark E. Benson e Russel D. Fernald se ne occupano in *Social status regulates growth rate: Consequences for life-history strategies* (1999), stabilendo che la crescita differenziale, in interazione con le condizioni ambientali, è un meccanismo centrale che interagisce con i cambiamenti nello status sociale:

Lo sgretolamento dell'habitat di una colonia di *Haplochromis burtoni* provocò l'aumento della frequenza con cui i maschi cambiano status sociale rispetto a quelli tenuti in un ambiente stabile. I maschi di *H. burtoni* possono essere o riproduttivamente attivi, difendendo il territorio, oppure riproduttivamente inattivi (non territoriali). Sorprendentemente, i cambiamenti indotti nello status sociale causavano cambiamenti nella crescita somatica. I maschi non territoriali e gli animali che salivano nella scala sociale mostravano un tasso di crescita aumentato, mentre i maschi territoriali e gli animali che discendevano la scala sociale rallentavano il loro tasso di crescita o addirittura si rimpicciolivano. (Hoffmann et al. 1999)

Bisogna tenere presente che i pesci sono in grado di regolare la propria crescita in base a fattori come lo spazio disponibile, la densità di popolazione, la quantità di cibo. La gerarchia sociale è predeterminata dalle differenze negli attributi degli organismi o è prodotta dalle dinamiche di interazione sociale (cioè si auto-organizzano)? Secondo Chase et al. (2002) l'ipotesi della "priorità degli attributi" è stata elaborata per prima, ed è quella più spesso considerata. Ma nel loro articolo *Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies* gli autori trovano che l'interazione sociale⁴⁹ è necessaria in gran parte dei gruppi per organizzare le gerarchie lineari.

Nonostante non sia un ecosistema, l'acquario è un sistema complesso in equilibrio, che agisce sui caratteri dei propri componenti.

Anche i pattern fondamentali per altri sguardi vengono messi in discussione dall'allevamento dei pesci in acquario. Ad esempio, Herbert Axelrod racconta:

Una delle caratteristiche primarie che gli ittiologi studiano nei ciclidi sono i denti faringeali. Ho trovato, per mia esperienza personale [...], che quando gli mbuna vengono rimossi dall'habitat roccioso per essi normale i loro cuccioli perdono i numeri definitivi, le forme e i pattern di distribuzione dei loro denti, spesso in una singola

⁴⁹ Le possibili dinamiche sociali sono molte, e non ancora sufficientemente studiate. Alcuni esempi: 1) effetto vincitore: gli individui che vincono i primi scontri aumentano la probabilità di vincere i successivi; 2) effetto perdente: gli individui che perdono i primi scontri aumentano la probabilità di

generazione. Se ciò avviene nel lago Malawi stesso, l'intera classificazione degli mbuna è probabilmente non valida.

Cosa significa questo per gli hobbisti? Non molto. Gli hobbisti vogliono pesci che siano colorati, che abbiano colori e pattern di colorazione interessanti, che possano essere mantenuti in un acquario chiuso e alimentati con cibi facilmente reperibili. Se i pesci sono facili da riprodurre e non troppo pugilistici ed aggressivi, tanto meglio. (Axelrod 1993:332).

Infine, oltre a tipi trofici anche l'isolamento riproduttivo cambia luce all'interno di un sistema chiuso e piccolo come un acquario⁵⁰:

Li ho riprodotti molte volte ma la prole è sempre ibrida. È molto probabile che le femmine che ho usato fossero di una specie, razza o morfo differente. Questo è SEMPRE il problema quando si riproduce la maggior parte dei ciclidi del Malawi, poiché quasi sempre le femmine appaiono identiche alla vista. Naturalmente le loro caratteristiche interne potrebbero renderle facilmente distinguibili. (Axelrod 1993:212)

perdere i successivi; 3) effetto spettatore: gli individui aggiustano il proprio comportamento osservando gli incontri tra gli altri.

⁵⁰ Come già abbiamo accennato nel §3.2.3 a proposito delle raccomandazioni ad impedire l'ibridazione.

SECONDA PARTE
CONOSCERE (NEL) LA RETE DELLA VITA

CAPITOLO 4

Evoluzione e conoscenza secondo il pluralismo evolutivo

4.1 – *La proposta epistemologica del pluralismo evolutivo*

Prima della sintesi moderna, molti biologi manifestarono la loro confusione e la loro depressione di fronte al fatto che i meccanismi proposti per spiegare un'evoluzione a diversi livelli erano così contraddittori da impedire una scienza unificata. Dopo la sintesi moderna, si diffuse la concezione che tutta l'evoluzione fosse riducibile al darwinismo di base che sosteneva il concetto del cambiamento adattativo graduale all'interno di singole popolazioni.

- Stephen Jay Gould, 1980

Nel §2.4 (e ancor più nel §2.8) abbiamo visto come l'evoluzione abbia teso ad *identificarsi* con il mutamento continuo e graduale delle frequenze geniche all'interno delle popolazioni. Nella pratica scientifica e nella teoria evoluzionista:

L'evoluzione è meglio compresa come l'alternanza genetica degli individui di ogni popolazione di generazione in generazione.

Sono parole di Ernst Mayr (2002:76). Non c'era altro di importante per una teoria dell'evoluzione. Le estensioni teoriche, come quella della *teoria speciazione* dello stesso Mayr (§2.4.2), erano considerate semplici rifiniture dei dettagli dell'unico modello necessario e sufficiente a rendere conto dell'evoluzione: la speciazione era una conseguenza della suddivisione allopatrica di una popolazione e non costituiva altro che due casi di gradualismo filetico (§2.3). Descrivere le modalità concrete con cui essa

avveniva voleva dire entrare nei dettagli idiografici del singolo episodio, non aggiungendo niente all'apparato teorico di riferimento.

La messa in discussione dell'adeguatezza di questo modello nel rendere conto della complessità del pattern dell'evoluzione venne da una disciplina che l'evoluzionismo stesso aveva relegato ad un ruolo puramente descrittivo e probativo delle "leggi" della genetica delle popolazioni: la paleontologia.

4.1.1 I pattern nell'occhio dell'osservatore

Se hai bisogno di una linea retta, trova solo due punti.

- Arthur Bloch, 1980:50

Quando Darwin nel 1859 propose la propria teoria di come l'evoluzione fosse avvenuta, respinse proprio i pattern presenti nella documentazione più diretta allora disponibile, quella fossile, adducendo come motivazione principale la sua inevitabile e cronica incompletezza. Per lungo tempo nessuno, nemmeno gli stessi paleontologi, mise in discussione questo *assunto epistemologico*: poiché il pattern dell'evoluzione agisce attraverso mutamenti graduali e continui, e poiché la documentazione fossile esibisce al contrario un pattern discontinuo, ne consegue che tale documentazione debba essere perlopiù incompleta.

Lo sguardo evoluzionista indicava come casi degni di studio solo quelli (davvero pochi) che presentavano una sequenza graduale, escludendo gli altri in quanto ritenuti semplicemente esempi di incompletezza. D'altra parte nella documentazione fossile – l'unica traccia diretta della storia evolutiva – il "gradualismo" è nella maggior parte dei casi rappresentato da linee tratteggiate che connettono i campioni noti.

Si capisce allora come il gradualismo filetico, fin quando adottato, sia un pattern praticamente infalsificabile. Nella scienza questa non è una situazione eccezionale: la maggior parte del serio lavoro scientifico quotidiano consiste

nella ricerca di raffigurazioni, spiegazioni più accurate, esemplificazioni di fenomeni *già* percepiti e utilizzati come presupposto. Come riflette Eldredge:

Per vedere qualcosa nel mondo naturale, non solo è d'aiuto, ma sembra imperativo, avere un quadro mentale di quel "qualcosa" già nell'occhio della mente. [...] Se abbiamo bisogno di una raffigurazione mentale prima di vedere qualcosa, è lecito domandarsi: qual è l'origine di tali raffigurazioni? (Eldredge 1999:21)

In altre parole, se è vero che i pattern orientano la percezione dell'osservatore tendendo a "conservarsi", come è possibile che nascano nuovi modi di vedere la realtà, nuovi sguardi? Se è lo sguardo a "costruire" i dati, non ci si può aspettare che siano quei dati a modificare lo sguardo, non ne hanno il potere. È necessario uno sforzo creativo, decisionale, epistemologico consapevole per cambiare sguardo e costruire il mondo in maniera differente. La realtà è un vincolo posto alla percezione dell'osservatore, ma lascia ad essa diversi gradi di libertà:

...i pattern stessi possono infatti suggerire la verità di una proposizione, ma di rado ammettono un'interpretazione unica e definitiva. Forse è questo il principio più importante della scienza moderna: *se una proposizione sull'universo materiale è vera, allora dovremmo osservare un insieme specificabile di conseguenze.* (Eldredge 1999:87)

Da dove arriva l'impulso a modificare lo sguardo? Nel 1972 i due paleontologi Niles Eldredge e Stephen Jay Gould scrissero un articolo fondamentale per l'evoluzionismo contemporaneo: *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*. Nella loro produzione successiva i due autori hanno più volte sottolineato il "desiderio" che li spinse a intraprendere una riorganizzazione epistemologica: quello di restituire dignità alla professione paleontologica, relegata a "supportare" con i fossili le previsioni dell'evoluzionismo della genetica della popolazioni – cosa che non accadeva mai¹. La discontinuità e la stasi erano state per decenni il "segreto del

¹ «...avevamo imparato a vergognarci di questo segnale forte e letterale, poiché la teoria dominante nella nostra cultura scientifica ci diceva di andare in cerca del risultato opposto, il gradualismo, come

mestiere” dei paleontologi, un pattern negato: sulla scala temporale geologica, la grande maggioranza delle specie appare all'improvviso nella stratigrafia, e poi persiste *in stasi* fino all'estinzione. L'anatomia può subire fluttuazioni nel tempo, ma solitamente gli ultimi sopravvissuti di una specie assomigliano moltissimo ai primi rappresentanti di essa.

Nel loro articolo del 1972 Eldredge e Gould *cercarono consapevolmente* di ipotizzare una nuova immagine del processo evolutivo, di dedurre i pattern e di verificare se essi non corrispondessero *meglio* delle previsioni della genetica delle popolazioni alla documentazione disponibile²:

Se abbiamo dei dubbi sul gradualismo filetico, non dovremmo cercare di “confutarlo” “con le rocce”. Dovremmo invece introdurre una nuova immagine tratta da un altro contesto, e vedere se questa fornisce un'interpretazione più adeguata delle testimonianze fossili. (Eldredge e Gould 1972:230)

Gli autori presero in considerazione un modello alternativo al gradualismo filetico, basato sulla *teoria speciazioneale*, vista nel §2.4.2, che sorge dal comportamento, dall'ecologia e dalla distribuzione delle specie biologiche *dei nostri giorni*:

Nessuna teoria dei meccanismi evolutivi può essere generata direttamente a partire dai dati paleontologici. Al contrario, le teorie sviluppate dagli studiosi del mondo vivente contemporaneo generano previsioni che si riferiscono all'itinerario temporale dell'evoluzione. Con queste previsioni in mano, i paleontologi possono accostarsi alle testimonianze fossili e porre la seguente domanda: i modelli di distribuzione geografica e stratigrafica che si osservano, e i tassi e le direzioni di cambiamento morfologico che si manifestano, sono in accordo con una particolare teoria della speciazione? (*Ivi*, 234)

I pattern stanno prima di tutto nell'occhio dell'osservatore, ed orientano la percezione. Per modificarli non ci si può affidare alla “realtà”, ai “dati”, ai “fatti” ma è necessaria una consapevole riorganizzazione percettiva ed

espressione empirica primaria dell'argomento preferito di ogni biologo – l'evoluzione stessa» (Gould 2002a:749). Nel 1944 George Gaylord Simpson aveva già compiuto un primo tentativo di portare alla luce la discrepanza tra le attese dell'evoluzionismo e la documentazione fossile (Simpson 1944). Per questo Eldredge e Gould lo indicano come proprio predecessore.

epistemologica. A sua volta la spinta a questa riorganizzazione può provenire da settori disciplinari prima esclusi dalla teorizzazione, dalla volontà degli scienziati di legittimare la propria attività, da una catastrofe ecologica come quella del lago Vittoria (§3.1) oppure da nuove esigenze conoscitive che emergono – o da moltissime altre dinamiche della rete degli osservatori che non è possibile discutere qui esaustivamente.

Convinti da una parte della validità e della coerenza dei modelli elaborati dalla genetica delle popolazioni, e dall'altra della loro insufficienza, Eldredge e Gould dovettero subito affrontare problemi di tipo epistemologico (che li avrebbero impegnati per tutto il resto della loro carriera scientifica): non semplicemente sostituire ad una teoria “sbagliata” una teoria più “giusta”, bensì interrogarsi sulle relazioni tra differenti sguardi e sulla loro collocazione rispetto alla realtà.

4.1.2 Non solo nuovi pattern: una diversa strategia conoscitiva

L'extrapolazione da piccole scale temporali al tempo evolutivo non è l'unico modo di procedere. Ed è ora di capire come se la cava male la tradizionale extrapolazione darwiniana alla luce delle testimonianze fossili. (Eldredge 1995:61)

La riflessione epistemologica di Eldredge e Gould è da subito strettamente legata ad una concezione *gerarchica* della realtà. Abbiamo nominato le gerarchie all'inizio di questo testo, e nel corso di tutta la prima parte abbiamo imparato a conoscerle, riconoscerle, “districarle”. Sappiamo che il termine gerarchia non indica una scala di importanza, bensì rimanda all'autonomia ed alla specificità di ogni livello, pur nell'inestricabile interdipendenza che lo lega agli altri.

Com'è possibile che una teoria tanto solida e accettata come quella della Sintesi Moderna (§2.4) porti a previsioni così differenti dal pattern complessivo dell'evoluzione? Essa prende in considerazione una sola rete di

² Un'operazione analoga a quella compiuta da Darwin nel 1859 (§2.1.2 e §2.2)

relazioni, un solo livello (la popolazione) di una sola gerarchia (quella genealogica). Questo, l'abbiamo visto, non è un "errore", ma è anzi una caratteristica percettiva di tutti gli sguardi attraverso cui abbiamo visto i cicli, e probabilmente anche di altri. Dopo tutto, anche gli equilibri punteggiati si focalizzano sul livello delle specie (§4.2), legato a una particolare cornice temporale: i due concetti di stasi e punteggiatura descrivono la *storia di specie individuali scalate nel tempo geologico* e a quel livello si percepiscono e stabiliscono pattern come l'individualità o la selezione di specie.

L'errore epistemologico, secondo Eldredge e Gould, è invece quello di considerare come luogo fondamentale di studio un certo livello di una certa gerarchia e di liquidare ogni altro tipo di processo o come riducibile a quel livello oppure come puramente accidentale, privo di regolarità reali, esterno alla teoria; tentare, cioè, di ricondurre (e ridurre) *tutti* i pattern, tutti livelli, tutte le gerarchie ai pattern che si verificano in un solo livello particolare, considerato come luogo privilegiato di osservazione. I due autori *contestano la strategia conoscitiva dell'estrapolazione* per accostarsi alla complessità:

Entrambe le parti concordano che la complessità esiste. Le differenze stanno nel modo di impostare il problema della complessità. (Eldredge 1995:178)

Così, il pluralismo evolutivo non è una semplice opzione di politica scientifica, del tipo «bisogna accettare che le proposte che riguardano le teorie evolutive possano arrivare da settori disciplinari diversi», bensì è *una concezione della realtà che sottolinea la coerenza interna dei differenti sguardi e nello stesso tempo la loro autonomia dalla realtà e la loro insufficienza a rendere singolarmente conto della complessità dei pattern*. La conoscenza è parzialmente autonoma dalla realtà, ha le proprie regole e la propria coerenza. Ma proprio per questo non si può "ridurre il territorio alla mappa" che l'osservatore se ne fa. La proposta scientifica ed epistemologica del pluralismo evolutivo è basata sull'impossibilità di *estrapolare o ridurre*, sulla necessità di mantenere autonomi i diversi livelli, le diverse gerarchie, le

diverse scale temporali – anche quando le loro previsioni sembrano coincidere.

Vorremmo interpretare il pluralismo evolutivo come una proposta epistemologica di metodo: *è necessario che la scienza e gli scienziati – pur ottenendo risultati importanti attraverso la concentrazione dei propri sforzi su una gerarchia, su un livello – si esercitino a riorganizzare la percezione (switching) da uno sguardo all’altro, per evitare il rischio di ridurre la realtà ad un solo sguardo, e per poter sperare di arrivare a rendere conto dei pattern presenti in una realtà complessa.*

Nello specifico, vorremmo in questo capitolo soffermarci sui tre temi principali portati avanti con decisione dagli autori del pluralismo evolutivo, che corrispondono ad altrettanti switching percettivi che contestualizzano, arricchiscono, collocano i modelli e i pattern della genetica delle popolazioni nella complessità di reti di relazioni dell’evoluzione:

- 1) tra il livello della popolazione e il livello della specie (§4.2);
- 2) tra il livello della popolazione e il livello dell’organismo (§4.3);
- 3) tra la gerarchia genealogica e la gerarchia economica (§4.4).

Pattern utili provengono da altri sguardi, altre gerarchie, altri livelli. Spesso da suggestioni presenti nella storia della biologia, da opzioni percorse da autori del passato ma cancellate dalle scelte dell’evoluzionismo darwiniano, oppure da strade solo intraviste e mai percorse. Molti aspetti della gerarchia tipologica, ad esempio, liquidati dal pensiero darwiniano come semplici “effetti collaterali” della continuità genealogica, tornano ad assumere un significato e un ruolo importante nell’evoluzione.

Sono tutti switching che richiedono il continuo esercizio, l’allenamento percettivo che costituisce secondo noi il cuore della proposta epistemologica del pluralismo evolutivo. Un esercizio che non è mai finito, se è vero che lo stesso Niles Eldredge, dopo una vita di lavoro sui mutamenti della percezione evoluzionistica, continua a sorprendersene:

Camminare dieci minuti attraverso i boschi di Humacao, ripagato con più di una commutazione di Gestalt (*Gestalt switch*, riorientamento gestaltico) – per non parlare della rivelazione finale – disvela non solo la natura dei processi evolutivi, ma anche la logica profonda del nostro modo di pensare: ci imbattiamo per caso in un pattern; il pattern ha su di noi un profondo effetto, talvolta subliminale; con esso ci misuriamo; e talvolta arriviamo a guardare la natura con occhi diversi. (Eldredge 1999:8)

E anche in questo caso i ciclidi, con la straordinaria miniera delle loro particolarità biologiche, ci verranno in aiuto.

4.2 – Tra popolazione e specie

...gli equilibri punteggiati hanno suscitato l'interpretazione delle specie non solo come collettivi di organismi simili, ma come entità reali in sé, entità storiche vincolate nello spazio e nel tempo. Cose reali. (Eldredge 1999:33)

Il primo tema del pluralismo evolutivo è la legittimazione del livello della specie, che presenta pattern, tempi e ritmi distinti e autonomi da quelli del livello della popolazione, e interagenti con questi ultimi nel produrre il pattern complessivo dell'evoluzione:

→ SPECIE

Popolazione (pool genico)

Per la genetica delle popolazioni, come abbiamo visto nel §2.4.1, l'evoluzione coincide con il mutamento, generazione dopo generazione, della composizione genetica dei gruppi riproduttivi. Secondo la «previsione classica» questo meccanismo, *estrapolato* al tempo geologico, dovrebbe portare ad un pattern complessivo dell'evoluzione detto *gradualismo filetico*, che vede le discendenze mutare continuamente e suddividersi, con un ritmo graduale ed uniforme (Figura 2.5). Fin dai tempi di Darwin era noto che la documentazione fossile non presentava questo pattern diacronico, e la causa di questa mancata coincidenza veniva spiegata con l'incompletezza connaturata a quella fonte di dati (§4.1.1).

I paleontologi Niles Eldredge e Stephen Jay Gould diedero inizio al pluralismo evolutivo con una critica al gradualismo filetico: secondo i due autori bisognava cominciare a prendere sul serio la *stasi delle specie* e i *mutamenti improvvisi* registrati nella gran parte della documentazione fossile. *Alcune istanze a lungo trascurate dall'evoluzionismo, che riguardavano la realtà e la peculiarità del livello delle specie, avrebbero consentito di spiegare la molteplicità dei ritmi dell'evoluzione attraverso l'interazione tra i processi al livello della specie e al livello della popolazione.*

4.2.1 Le implicazioni della teoria speciazione: equilibri punteggiati (1972)

Nell'articolo *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism* (1972) Eldredge e Gould sostennero, come abbiamo anticipato, che la *stasi* e la *discontinuità* riscontrabili nella documentazione fossile sono una registrazione attendibile del pattern diacronico dell'evoluzione. La loro proposta è una ristrutturazione percettiva che le veda come informative e non come assenza di dati. Tantopiù che, secondo i due autori, gli elementi per compiere una simile ristrutturazione erano già presenti da almeno trent'anni nel pensiero biologico, ma non erano mai stati portati alle loro conseguenze sul processo evolutivo:

- l'idea di specie di Wright e Dobzhansky (§2.4.1), che aveva restituito realtà e pattern al livello della specie caratterizzandolo con la distribuzione geografica, il flusso genico, la deriva genetica;
- la teoria speciazione di Mayr (§2.4.2), che vedeva come preponderante la modalità peripatrica di speciazione rispetto a quella dicopatrica;

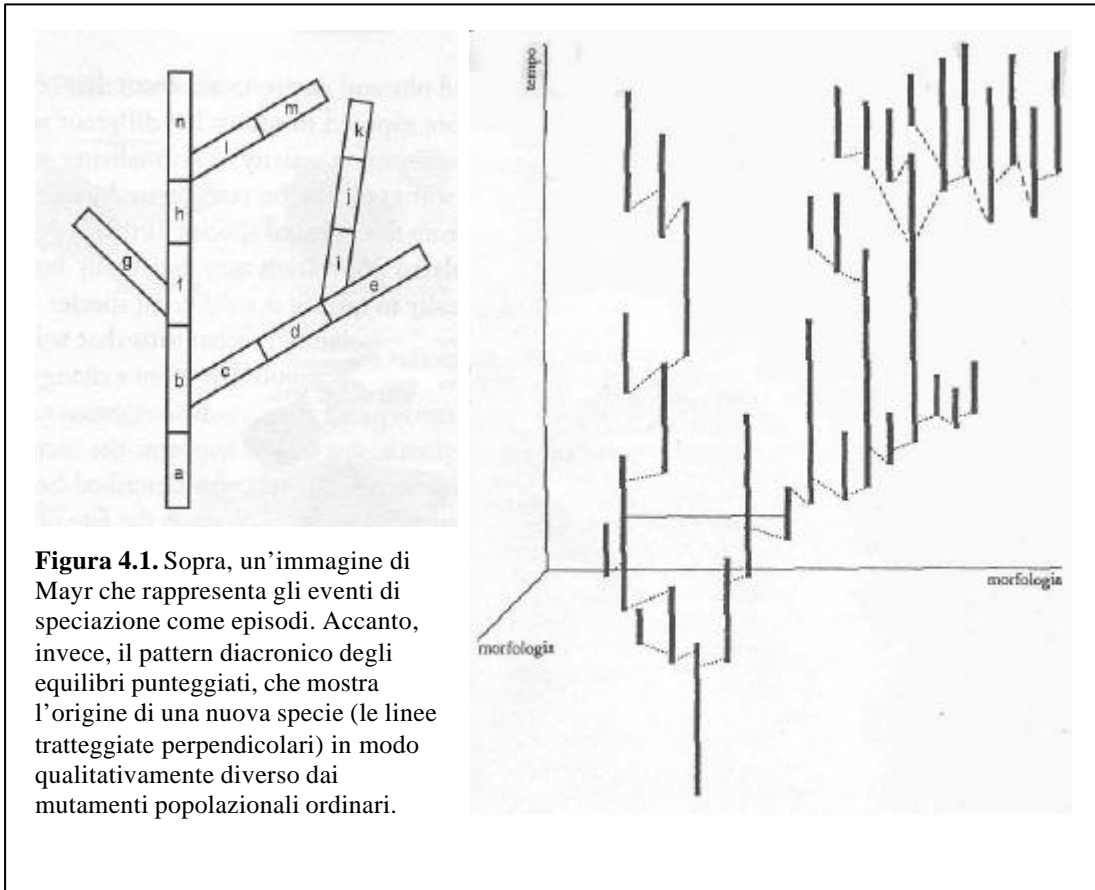
Il concetto fondamentale della teoria speciazione è che le nuove specie possono sorgere *soltanto* quando una piccola popolazione locale rimane isolata al margine dell'ambito di distribuzione geografica della sua specie genitrice, se si sviluppano dei meccanismi di isolamento – capaci di impedire

la riapertura del flusso genico nel caso in cui la nuova forma incontri ancora la sua forma genitrice in qualche momento futuro.

Una conseguenza della teoria è che le nuove specie fossili non si originano nel luogo in cui vivevano i loro antenati: è estremamente improbabile che si possa ricostruire la graduale divisione di una linea di discendenza seguendo semplicemente le vicende di una determinata specie attraverso i vari stadi di una colonna locale. Inoltre, poiché nelle piccole popolazioni il mutamento è rapido, i tratti morfologici che distinguono la specie discendente dalla specie antenata sono presenti poco tempo dopo, se non addirittura prima dell'isolamento genetico. Spesso queste differenze si accentuano se in un secondo momento le due specie diventano simpatiche (spostamento dei caratteri) ma *la maggior parte della divergenza morfologica che caratterizza una specie discendente si produce nelle primissime fasi del suo processo di differenziazione*, quando la popolazione è piccola e quindi ancora in grado di accomodarsi in maniera precisa alle condizioni locali. Dopo essere diventata una specie a pieno titolo, è improbabile che una specie discendente mostri un cambiamento graduale e progressivo, come del resto avviene anche per la specie genitrice:

La maggior parte dei cambiamenti evolutivi di tipo morfologico ha luogo in un periodo di tempo che è breve se paragonato alla durata totale della vita della specie. Dopo che la specie discendente è diventata una specie a pieno titolo, il cambiamento evolutivo futuro sarà minimo, se si eccettua quello che si produrrà quando le due specie diventeranno simpatiche per la prima volta. (Eldredge e Gould, 1972:236).

È fondamentale notare come la teoria degli equilibri punteggiati *non* metta in questione l'operare della selezione naturale e degli altri processi al livello della popolazione. La validità del modello della genetica delle popolazioni non viene messa in discussione, ma esso non è sufficiente: quei meccanismi vanno *contestualizzati*, avvengono in quel modo in certi momenti, e questo perché avviene, al livello superiore della specie, qualcosa che interagisce con il livello



della popolazione. Il problema è il *contesto*, cioè ciò che accade *a livello* superiore e inferiore contribuendo al pattern macroevolutivo.

La specie è un insieme di popolazioni. Il suo pattern diacronico si sviluppa su scala geologica e presenta lunghi periodi di stasi punteggiati da cambiamenti che sono, a quel livello, improvvisi. Al livello della popolazione, ad una scala temporale generazionale, agiscono i pattern della genetica delle popolazioni e del pool genico. Vi sono però momenti qualitativamente diversi, in cui i processi popolazionali producono una nuova specie, e la diversità qualitativa è data da ciò che accade al livello della specie: dalla distribuzione geografica e dal flusso genico che sono proprietà della specie.

Gli equilibri punteggiati non asseriscono semplicemente l'esistenza di un fenomeno, ma si arrischiano alla più forte rivendicazione di un ruolo *dominante* come pattern macroevolutivo nel tempo geologico. Ma Eldredge e Gould non dubitano che nella storia di ogni gruppo possano essere trovati esempi *sia* di gradualismo *che* di puntuazione. Il dibattito sull'equilibrio

punteggiato si attesta sulla loro rivendicazione di *frequenza relativa*, non della semplice presenza.

Dopo il 1972 si discusse molto sulle cause della stasi, sulla natura delle specie, sui processi specifici del livello di specie (accenneremo a questi sviluppi nel §4.2.3). Comunque, attraverso la “riabilitazione” del livello di specie Eldredge e Gould cominciarono ad elaborare una teoria gerarchica dell'evoluzione che rendeva meglio conto dei pattern presenti nei fossili:

L'immaginazione appartiene al nucleo centrale dell'iniziativa scientifica – così come di ogni altra impresa creativa dell'uomo. Dunque non è un peccato immaginare come potrebbe procedere l'evoluzione nel corso di periodi smisurati basandosi sul cambiamento che si osserva tra una generazione e l'altra. La parte che è mancata è la seconda metà dell'equazione: il confronto tra queste immagini del cambiamento e le osservazioni effettivamente fatte relative al tempo geologico, basate in gran parte, se non esclusivamente, sui reperti fossili. (Eldredge 1995:61)

Se è vero che le scelte epistemologiche scaturiscono da un atto di riorganizzazione consapevole del mondo, è anche vero che compiendole non ci si esime dal riscontro empirico. Una volta riconosciuta come dato, la stasi appare come una regola nella storia della vita, e i ciclidi forniscono un esempio anche di questo pattern.

4.2.2 Speciazione *step-wise* nei ciclidi

Nel 1992 Ad Konings e Martin Geerts, in una spedizione su un tratto della costa settentrionale del lago Tanganyika poco conosciuto (in Zaire), osservarono popolazioni geograficamente isolate di specie la cui colorazione somigliava notevolmente con quelle presenti lungo la costa opposta del lago, (quella tanzaniana). In altre parole, diverse specie presentano popolazioni molto simili, in alcuni casi addirittura identiche³, su ambedue le coste del lago

³ *Ophthalmotilapia ventralis*, ad esempio, una specie caratterizzata da una dozzina di varietà di colore distinte, è presente con due popolazioni identiche sulle due coste. *Cyatopharynx furcifer*, molto diffuso all'interno del lago con sei razze note, è presente con la medesima razza sulle due coste.

(Konings 1992). Abbiamo già visto (§2.5.1) quanto la colorazione sia importante nella formazione e nel mantenimento dell'isolamento riproduttivo nei ciclidi. Come mai queste popolazioni isolate da molte decine di chilometri di acqua libera si somigliano così tanto, quando è noto che esse possono sviluppare molti altri pattern di colorazione?

Conoscendo le attuali teorie sulle fluttuazioni del livello del lago avvenute fin dalla sua origine⁴, si può facilmente immaginare un periodo in cui l'acqua sia stata sufficientemente bassa da connettere parte delle coste opposte. In tali piccoli paleo-laghi le specie potevano essere presenti come una singola popolazione geografica. L'aumento del livello dell'acqua causò poi una "migrazione verticale" dei pesci, cioè un inseguimento della costa (il loro habitat favorevole), e questo risultò presto nell'isolamento geografico fra le popolazioni delle due rive. Ma come mai non ci sono stati cambiamenti significativi nelle popolazioni dopo la loro separazione?

Un'altra osservazione importante è che le popolazioni che abitano la costa meridionale del lago (quella dello Zambia), che in un certo senso «collegherebbe» i due tratti di costa in questione, sono *differenti* da quelle settentrionali. Durante il periodo di basso livello del lago la regione meridionale era asciutta, perciò tutte le popolazioni che oggi la abitano devono essersi sviluppate a partire da individui provenienti dalle parti più a nord – "migrazione orizzontale". Mentre il livello dell'acqua saliva le vecchie popolazioni migrando verticalmente non cambiavano affatto, ma le nuove popolazioni – che andavano ad occupare le aree dello Zambia che divenivano colonizzabili – si differenziavano dalle genitrici.

Complessivamente, nel lago Tanganyika sembra essere avvenuta una speciazione «a gradini» (*step-wise speciation*). Siamo davanti a *due avvenimenti differenti della storia della vita*. In un caso le popolazioni, pur

Anche *Tropheus moorii*, *Tropheus polli*, *Neolamprologus leleupi* e *Neolamprologus caudopunctatus* presentano popolazioni identiche in luoghi delle due coste.

⁴ Si veda il §3.6 dell'introduzione.

separandosi, non danno origine a nuove varietà (specie?) e rimangono stabili per un lungo periodo. Mentre nel secondo caso la migrazione orizzontale dà origine molto velocemente ad una effettiva divergenza, fino a raggiungere probabilmente una nuova stabilità. Ma se questa è l'unica spiegazione possibile, riflette Konings, le sue implicazioni sono importanti.

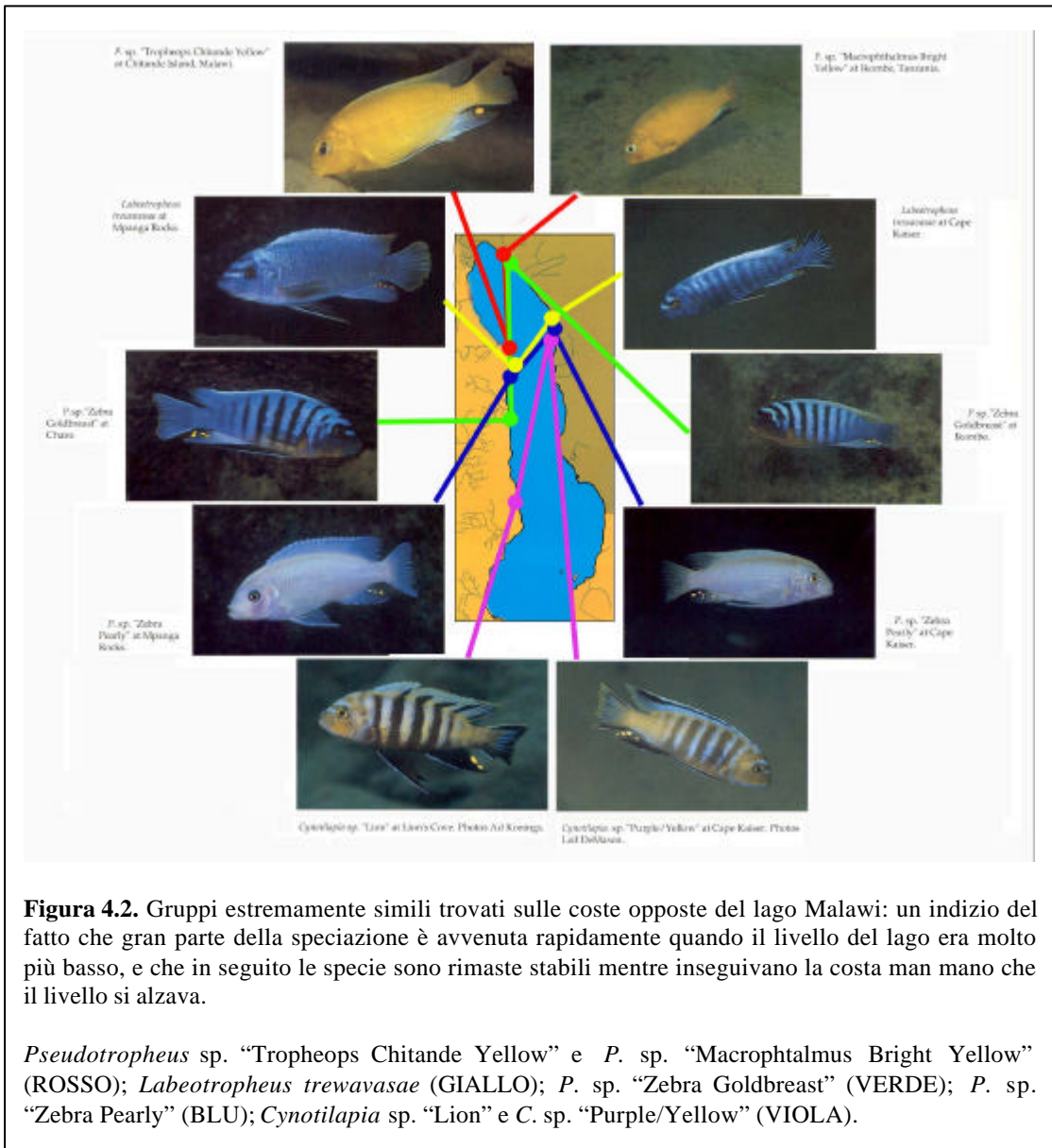
Possiamo quindi concludere che *la speciazione avviene principalmente durante lo sviluppo iniziale di una nuova popolazione*. Questa, tuttavia, è una variazione rispetto alla teoria di Darwin secondo cui l'evoluzione è un processo continuo in cui le nuove specie si generano lentamente. (Konings 1992:9, corsivo nostro)

Konings conclude che quando la gran parte degli individui di una popolazione rimane insieme in un unico gruppo riproduttivo i ciclidi di quel gruppo non cambieranno, probabilmente neanche in un milione di anni. Ma quando avviene un cambiamento drastico e nuove popolazioni vengono fondate, può avere origine una nuova specie quasi nell'arco di una notte.

Quando l'alzarsi del livello delle acque apre un nuovo habitat, può succedere che alcuni membri di una popolazione vicina, attraversando tratti non abitabili, si stabiliscano nella nuova locazione (migrazione orizzontale). Naturalmente non solo una specie giungerà in questo nuovo sito, ma molte specie differenti fonderanno nuove popolazioni. Quando tali nuove popolazioni sono fondate da un *piccolo numero* di individui allora c'è la possibilità statistica che si sviluppi una nuova variante di colore. Fattori importanti nello sviluppo di una nuova razza sono prima di tutto il numero di fondatori, in secondo luogo la costituzione della fauna locale e le circostanze locali possono grandemente influenzare il successo di una specie particolare.

Quando viene raggiunto un *equilibrio* tra le specie disponibili, il numero di individui e le nicchie disponibili l'"evoluzione" è sospesa fino a quando non avviene un nuovo cambiamento importante in questo habitat. (Konings 1992:9)

Casi molto simili di «speciazione a gradini» in relazione alle fluttuazioni di profondità dell'acqua si trovano anche nel lago Malawi (DeMason 1993, Figura 4.2).



4.2.3 I pattern al livello della specie: la macroevoluzione

[...] il rifiuto dell’extrapolazione attraverso gli equilibri punteggiati supporta il trattamento delle specie come individui evolutivi, e stabilisce il livello della selezione di specie come contributore potenzialmente importante al pattern macroevolutivo. (Gould 2002:756)

Specie come individuo. Nel 1972 Eldredge e Gould avevano solo confusamente colto il fatto che gli equilibri punteggiati avrebbero conferito alla specie sufficiente stabilità e coerenza da renderla un individuo evolutivo.

Dopo il loro articolo molti paleontologi si mossero verso questa generalizzazione⁵. Secondo Stephen Gould (2002a:602), per essere chiamata individuo un'entità materiale deve avere le seguenti caratteristiche:

- 1) un *inizio* discreto e definibile, una nascita;
- 2) una *fine* altrettanto discreta e definibile, una morte;
- 3) sufficiente *stabilità* (definita come coerenza di sostanza e costanza di forma) durante il suo periodo di vita da meritare un riconoscimento continuo come la medesima “cosa”. In particolare:
 - *Cambiamento*: un individuo può andare incontro a cambiamenti anche sostanziali, ma non tanto da divenire irriconoscibile o da incoraggiare la ridefinizione come un'altra cosa. In particolare, per quanto riguarda le sequenze temporali di individui, nel corso della sua vita non deve subire cambiamenti che negli stadi avanzati lo facciano somigliare all'individuo seguente più che negli stadi iniziali.
 - *Carattere discreto e coesione*: un individuo deve mantenere chiari e coerenti confini nell'arco della sua vita. Le parti non devono “scappare fuori” in altri individui, e componenti di altri individui non devono entrare e venire incorporati.
 - *Continuità*: non essendo definito dalle sue caratteristiche, non può scomparire lasciando un posto vuoto e poi riapparire più tardi al proprio posto – sarebbe un altro individuo.
 - *Funzionalità o organizzazione*: ci si aspetta che, almeno in alcuni modi cruciali, le parti di un individuo funzionino insieme in modo

⁵ Nella tradizione biologica ci si è spesso chiesti se le popolazioni possano “tenere” abbastanza discretamente e a lungo da costituire individui ed essere quindi soggette a selezione differenziale. Ma i biologi non avevano mai cercato di conferire *alle specie* lo status di individuo, considerandole come puri nomi di convenienza assegnati ad un continuum privo di reali discontinuità. Michael T. Ghiselin (1974) riconcettualizzò le specie come individui (o cose particolari), definiti da un'unica genesi storica e da una particolare coesione corrente. La riflessione su cosa sia un individuo e quali caratteristiche debba avere per avere un ruolo nell'evoluzione continuò (Hull 1976, 1980), e portò molti studiosi a pensare che la selezione debba operare anche tra gli individui-specie – e, per

che l'individuo funzioni in un modo distintivo e coeso. (Questo criterio potrebbe essere il meno importante, forse anche non indispensabile se sono presenti gli altri).

Agli occhi del gradualismo filetico la specie non poteva assolutamente essere considerata un individuo: una specie vicina alla fine della propria esistenza arbitraria è fenotipicamente più simile ad un futuro discendente che all'antenato iniziale; inoltre le specie non hanno punti di nascita discreti: il ritmo con cui si ramificano non è differente da quello di trasformazione anagenetica durante il successivo periodo di vita.

Tuttavia, già la cladistica dava alla specie un inizio e una fine, delimitandola con i punti di ramificazione (§2.3.2): una specie cessa di esistere nel momento in cui si ramifica, e ne nascono due nuove.

Gli equilibri punteggiati aggiungono *la stasi* alle caratteristiche della specie. Le specie sono individui oppure no? Secondo Gould, questo problema può essere risolto empiricamente:

supponiamo che, come Eldredge ed io abbiamo a lungo sostenuto con la nostra teoria degli equilibri punteggiati, l'anagenesi gradualistica occorra solo raramente in natura, e che la grande maggioranza delle specie rimanga essenzialmente stabile lungo il periodo geologico della loro vita. [...] Se le specie tendono ad originarsi in centinaia o decine di centinaia di anni – cioè con lentezza glaciale secondo l'inappropriato criterio di osservazione di una vita umana – e a persistere in seguito in stasi per milioni di anni, la loro origine diviene istantanea nel tempo geologico, e le specie sorgono come individui discreti a questa appropriata scala macroevolutiva. [...] quando la “sfilacciatura” occupa solo cento anni in un milione – cioè un decimo dell'un per cento della successiva esistenza in stasi – allora l'indefinitezza geologica di sicuro non supera la relativa durata della “sfilacciatura” (nove mesi su ottant'anni) che caratterizza l'inizio embriologico di una persona umana. (Gould 2002a:606)

Inoltre, anche il criterio della morte discreta acquisisce, attraverso la teoria degli equilibri punteggiati, una definizione ancora più chiara: quasi tutte le

estensione, potenzialmente a diversi livelli in una gerarchia di unità, ognuna propriamente costituita come “individuo”.

specie infatti scompaiono per estinzione e non per trasformazione graduale in qualcosa d'altro.

Il pattern individuo si ritrova dunque a diversi livelli della gerarchia biologica⁶. Ci sono però altri pattern che sono specifici di un livello, o che si presentano con variazioni da un livello all'altro. Questa è la proprietà *allometrica* delle gerarchie del vivente.

Le cause della stasi. I meccanismi attraverso cui le specie mantengono la stabilità furono oggetto di studi successivi alla proposta degli equilibri punteggiati (ad esempio Stanley 1975, 1979). Le possibilità erano due: la prima era di vedere la stabilità come un effetto semplice dei noti pattern della genetica delle popolazioni. Eldredge e Gould, però, avevano proposto di considerare «che le specie e gli individui come sistemi omeostatici, come sistemi incredibilmente ben equipaggiati per mantenere la stabilità al cospetto di influenze perturbatrici». Questa affermazione, un po' vaga nei dettagli, conteneva un'intuizione e un presupposto fondamentale: se la stasi è la *norma* evolutiva, essa deve essere una proprietà mantenuta *attivamente* dalla specie, una proprietà del livello della specie, mantenuta attraverso meccanismi specifici di quel livello.

Nel 2002 Gould tentò un sommario delle spiegazioni che si collocano a livelli differenti:

- 1) *Livello della popolazione*: i fenomeni di più piccola scala – come il flusso genico o la selezione stabilizzante – sebbene affascinanti e

⁶ Vi sono poi differenze (allometrie) nel modo di mantenere l'individualità. Gli organismi sacrificano i benefici di includere più effetti verso l'alto, lavorando duramente per preservare il loro stile distintivo di individualità con la soppressione del disordine nei livelli inferiori di selezione all'interno del loro corpo. Le specie, invece, con il loro ciclo di vita molto più lungo, rimangono aperte ad un ampio spettro di variazione immessa come conseguenza della selezione che agisce su individui di livello inferiore (primariamente organismi) all'interno dei propri confini. Le specie guadagnano enorme flessibilità, rimanendo aperte ad "aiuti dal basso". Invece di vedere questa non-soppressione di aiuto da altri livelli, con il conseguente fallimento nel costruire molti adattamenti attivi al proprio livello, come un segno di debolezza della specie – costruita come un "organismo povero" nelle implicazioni del pensiero più tradizionale – dovremmo piuttosto interpretare queste *proprietà allometricamente dirette* come punti di forza, e riconoscere la specie come individuo darwiniano "ricco-ma-differente" (Gould 2002a:1293).

importanti non hanno molta rilevanza per le cause della stasi delle specie su scala temporale geologica:

a) *Flusso genico*: le specie sono stabili perché le popolazioni che le compongono si scambiano i geni⁷. Nella maggior parte dei casi però esso è troppo ristretto per esercitare una funzione omogeneizzatrice e per impedire la differenziazione. Inoltre, l'ambiente è solo uno di diversi fattori. Alcuni gruppi di organismi, come i cosiddetti fossili viventi, speciano raramente o molto lentamente, mentre all'estremo opposto troviamo, anche secondo Mayr (2002:186), i ciclidi. Le ragioni della stabilità non si possono perciò ridurre al flusso genico.

b) *Selezione stabilizzante*: per molti evolucionisti che hanno scelto di non vedere niente di nuovo nella teoria degli equilibri punteggiati la «scoperta» della stasi indica unicamente un ruolo più forte di questo meccanismo darwiniano convenzionale (§1.7.1). Ma questa spiegazione ha a che fare con popolazioni discrete su picchi adattativi, non con la *totalità* della specie: se la stasi riflette semplicemente un eccellente adattamento all'ambiente come mai la osserviamo attraversare tanto frequentemente spostamenti climatici rilevanti?

2) *Livello dell'organismo*: incontreremo questo tipo di pattern nel §4.3; sono fattori importanti nel limitare e dare una direzione al cambiamento, ma non appartengono al livello della specie.

a) *Plasticità di sviluppo e plasticità ecologica*: le specie non cambiano perché possono solitamente accomodarsi alle alterazioni dell'ambiente attraverso la plasticità (comportamentale e di

⁷ Il tasso di speciazione è apparentemente guidato primariamente da fattori ecologici: quando l'area di diffusione di una specie è sezionata da barriere geografiche ed ecologiche e c'è un flusso genico molto ristretto la speciazione sarà rapida e frequente; in grandi continenti uniformi ci sarà invece poca speciazione. La più ovvia generalizzazione che si possa fare è che, a parità di condizioni, minore è il flusso genico tra le popolazioni, più rapidamente avverrà la speciazione.

sviluppo) permessa dal loro sistema genetico e ontogenetico esistente.

b) *Vincoli di sviluppo (developmental constraints)*: ovvero un'incapacità "interna" di cambiare. Nel loro articolo del 1972 Eldredge e Gould indicarono questi vincoli come ragione primaria della stasi (Mayr 1954, 1963; Lerner 1954). La stabilità ("omeostasi" sarebbe una proprietà inerente dello sviluppo e della struttura delle popolazioni⁸. Questo è stato uno degli aspetti più controversi della teoria degli equilibri punteggiati, e oggi quasi tutti gli evoluzionisti – fra cui lo stesso Gould⁹ – negano che questo tipo di vincoli possa funzionare da impedimento al cambiamento in popolazioni ampie. Questi vincoli si applicano però a livelli superiori a quello della specie, e hanno un ruolo estremamente rilevante nel canalizzare i mutamenti verso direzioni permesse (§4.3).

3) *Livello della specie*: vi sono poi le spiegazioni che considerano le proprietà del livello-specie, cioè quelle che non si manifestano ad altri livelli, ma "emergono" quando si considera una specie, la sua distribuzione geografica, la sua individualità:

a) *L'ecologia dell'inseguimento dell'habitat (habitat tracking)*: la spiegazione della stasi di gran lunga favorita da Niles Eldredge offre una prima alternativa basata sulla strutturazione della specie-individuo come entità ecologica, invece che sugli adattamenti o sulle capacità degli organismi componenti. «Se gli organismi "riconoscono" un habitat idoneo – ovvero condizioni in cui i loro adattamenti evolutivi sono già idonei – e qualora riescano a

⁸ Qui avanti (§4.3.2) approfondiremo questo tipo di vincoli al livello dell'organismo per quanto riguarda la stasi nei dipnoi.

⁹ «Ora credo che queste critiche [...] fossero largamente giustificate – e che il tema dei vincoli (*constraint*), nonostante non irrilevante tra le cause della stasi negli equilibri punteggiati, non svolga il forte ruolo che gli avevo inizialmente attribuito» (Gould 2002a:880).

raggiungerlo, le specie sopravviveranno e lo faranno praticamente senza modificarsi» (Eldredge 1999:213-214). Il cambiamento evolutivo rappresenta l'ultima risorsa, e non la norma, come risposta di una popolazione ai cambiamenti del suo ambiente. L'habitat tracking enfatizza la coesione e la realtà evolutiva degli individui supraorganici.

- b) *La natura della suddivisione in popolazioni*: entriamo finalmente nel regno delle spiegazioni realmente – cioè causalmente – macroevolutive. Lieberman e Dungeon (1996) hanno spiegato la stasi come risposta attesa all'azione della selezione naturale su specie suddivise (come quasi sempre sono) in popolazioni semi-autonome, ognuna adattata ad una particolare relazione con un habitat, o casualmente differenziata, in una sottosezione dell'intero areale geografico della specie. Una popolazione temporanea coerente può adattarsi gradualmente e continuamente mentre insegue uno degli svariati paleoambienti abitati a una specie. Ma come potrebbero questi cambiamenti anagenetici diffondersi attraverso un'intera specie composta di diverse altre sottopopolazioni, ognuna delle quali è adattata a – ed insegue nel tempo – il suo proprio paleoambiente? Nessuna singola morfologia può rappresentare un optimum funzionale per tutti gli habitat. In questa comune situazione delle specie in natura, la stabilità emerge come una forma di compromesso tra cambiamenti minori in “competizione” tra loro, più o meno distribuiti attorno a una configurazione standard. Inoltre, poiché la struttura demica renderebbe le specie meno vulnerabili all'estinzione in regimi ecologici caotici, la selezione di specie favorirebbe questa struttura della specie.
- c) *Selezione normalizzante di cladi*: (Williams 1992:132) all'interno della maggior parte delle specie, gli ambienti di molte popolazioni

tendono ad essere molto transitori in termini geologici, mentre un ambiente primario (spesso il contesto originale di adattamento della specie) spesso tende ad essere altamente persistente. Così mentre le forme vanno e vengono in rapida successione, il complesso della specie dura invariato per lunghi periodi di tempo.

Per esistere, gli organismi mantengono la propria individualità biologica come entità discrete attraverso strategie di intricate e precise interrelazioni funzionali tra le parti costituenti e attraverso il mantenimento di confini interni ed esterni per escludere le sottoparti di altri individui dal loro spazio “geografico”. Le specie mantengono invece i loro confini primariamente attraverso l’isolamento riproduttivo delle proprie sottoparti (gli organismi che costituiscono le loro popolazioni) dalle sottoparti di altri individui-specie. Questa modalità differente, ma ugualmente efficiente, delle specie non include come conseguenza la soppressione della selezione a livelli inferiori.

Come può una specie diffusa in un ambito estesissimo, con tutti gli eventi che si realizzano in ognuno dei suoi demi, presentare un solo schema di cambiamento lineare, unificato e in un’unica direzione? [...] L’implacabile stabilità delle specie nonostante tutto il fermento genetico è una meravigliosa dimostrazione che i sistemi su larga scala manifestano un comportamento che non rispecchia esattamente gli eventi e i processi che hanno luogo nelle parti che le compongono. (Eldredge 1995:174)

Specie come unità di selezione. Se le specie agiscono come individui stabili su scala temporale geologica, le tendenze (i fenomeni fondamentali della macroevoluzione) potrebbero essere riconcettualizzate come risultati di una selezione “di ordine superiore” su un pool di eventi speciazionali che potrebbero avvenire casualmente rispetto alla direzione di una tendenza.

Ecco quindi il messaggio fondamentale degli equilibri punteggiati. Possiamo comprendere gli schemi di stasi e di cambiamento utilizzando concetti biologici familiari, tra i quali senz’altro la selezione naturale nell’ambito delle popolazioni, ma anche i concetti moderni di specie e di speciazione. E constatiamo, di conseguenza, che le specie sono entità reali, storicamente limitate – entità che possono subire una cernita e una selezione. (Eldredge 1995:125)

...la cernita delle specie non è una teoria nuova, o antagonista, della stasi e del cambiamento evolutivo adattativo. È un'altra parte della teoria che ci aiuta a capire perché il cambiamento adattativo sembra seguire dappresso l'origine di nuove comunità riproduttive: nuove specie. (*Ivi*, 129)

Era generalmente riconosciuto che l'evoluzione variazionale ordinaria nel senso darwiniano ha luogo al livello dell'individuo e della popolazione, ma che una simile evoluzione variazionale avvenga al livello della specie era generalmente ignorato. Si può quasi dire che l'evoluzione trasformazionale della specie (gradualismo filetico) non è importante quanto la produzione di una ricca diversità di specie e dello stabilirsi di avanzamenti evolutivi per selezione tra queste specie. In altre parole, l'evoluzione speciazione è l'evoluzione darwiniana ad un livello gerarchico superiore. L'importanza di questa intuizione può difficilmente essere esagerata. (Mayr 1992:48, cit. in Gould 2002a:893-894)

Il pattern complessivo dell'evoluzione comprende anche la macroevoluzione, che non è un semplice effetto dei livelli inferiori e che con essi interagisce: essa riguarda processi distinti, a volte simili a quelli di livello inferiore, ma che non possono in nessun caso essere ridotti a questi ultimi.

4.3 – Tra popolazione e organismo

Troppo spesso il programma adattazionista ci ha dato una biologia evolutiva delle parti e dei geni, ma non degli organismi. Esso ha assunto che tutte le transizioni possono avvenire per gradi, e ha sottovalutato l'importanza dei blocchi integrati di sviluppo e dei vincoli pervasivi della storia e dell'architettura. Una visione pluralistica potrebbe riportare gli organismi, con tutta la loro recalcitrante eppure intelligibile complessità, nella teoria evolutivista.

- Stephen J. Gould e Richard C. Lewontin, 1979

Il secondo tema centrale per il pluralismo evolutivo è il ripristino del livello genealogico dell'organismo, dei suoi pattern che vincolano – nel duplice senso di limitare e canalizzare – la variazione e quindi il mutamento evolutivo.

Specie
Popolazione (pool genico)
→ ORGANISMO
Geni

La genetica delle popolazioni lavora sul pool genico, cioè sui caratteri degli organismi “messi in circolo” all’interno di un gruppo riproduttivo (§2.4.1). Abbiamo visto (§2.8) che una delle tendenze dell’evoluzionismo basato sulla genetica delle popolazioni porta davvero a presupporre la scomponibilità dell’organismo nei suoi caratteri costituenti. Questa tendenza – unita a quella che porta ad ipotizzare che la selezione naturale coincida con una C.E.C.I. (§§2.8.1, 1.7.3) – risulterebbe nell’approccio adattazionista: poiché la selezione naturale plasma ogni singolo carattere dell’organismo per una funzione, la domanda da porsi per spiegare ogni carattere sarebbe «quale vantaggio porta alla sopravvivenza dell’organismo? A che cosa serve?». Anche quando l’ottimizzazione delle singole parti fallisce, questo viene spiegato attraverso un compromesso tra concorrenti pressioni selettive su parti diverse e/o per diverse funzioni.

Dunque, non ci sarebbero pattern significativi al livello dell’organismo. Esso sarebbe un semplice prodotto di ciò che avviene al livello della popolazione.

L’obiezione del pluralismo evolutivo, che raccoglie anche temi tipici dello sguardo tipologico, è che *considerando il livello dell’organismo si trovano proprietà e pattern che non sono visibili al livello del pool genico e che tuttavia possono essere determinanti per la direzione dell’evoluzione.*

4.3.1 Le uova finte sulla pinna anale delle femmine, gli *spandrel* di San Marco (1979) e l’*exaptation* (1982)

Nei §§2.5.2 e 2.5.5 abbiamo visto lo stupefacente ruolo delle macchie uovo sulla pinna anale del maschio di molti ciclidi: esse servirebbero, nelle specie ad incubazione orale, ad attrarre la femmina che ha già preso le uova in

bocca. Essa, cercando di prendere le “uova finte”, abbocherebbe la pinna anale del maschio mentre esso libera il seme e in questo modo la fecondazione delle uova che si trovano già nella bocca risulterebbe assicurata. Le macchie uovo sarebbero dunque un *adattamento* all’incubazione orale. *La loro funzione sarebbe la spiegazione della loro esistenza.*

Ma c’è una stranezza: in alcune specie di ciclidi *anche le femmine presentano le uova finte sulla pinna anale*. Come spiegare biologicamente la presenza di queste macchie che sembrano non servire a nulla?

Costante, per esempio, è la presenza, sulla pinna anale del maschio, di macchie rotondeggianti che, nella fase riproduttiva, simulano le uova; inducendo la femmina ad abboccarle, il maschio libera lo sperma che feconda le uova già contenute nella cavità orale della femmina. *Queste macchie possono essere presenti sulla pinna anale di alcune femmine (per esempio nel genere Pseudotropheus), questo non ha, a mio avviso, alcuna spiegazione logica.* (Nieddu 1995:48, cors. nostro)

“Spiegare logicamente” la presenza delle macchie coincide con il trovarne una funzione e un vantaggio per l’organismo? Nel 1979 Stephen Jay Gould e Richard Lewontin scrissero il paper *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme*, in cui criticavano proprio il tipo di spiegazione biologica dell’adattazionismo. Uno dei motivi per cui essa non è adeguata è che *l’organismo non è scomponibile nei singoli caratteri: cambia in modo vincolato, coordinato, integrato*. Vi sono dei pattern molto significativi al livello dell’organismo: proprio come in una struttura architettonica, ogni scelta e ogni piccolo mutamento determinano una serie di effetti collaterali, di sottoprodotti strutturali. Si ripercuotono insomma sull’intera struttura, che deve continuare a “stare in piedi”.

L’esempio architettonico portato dai due autori è quello degli *spandrel*, «...un adorabile termine che deriva dallo strumento umano primordiale di misurazione, la spanna della nostra mano...» (Gould 2002a:1250). Gli *spandrel* classici sono spazi bidimensionali che “avanzano”, come le superfici verticali tra gli scalini di una scalinata, o gli spazi triangolari tra una serie di

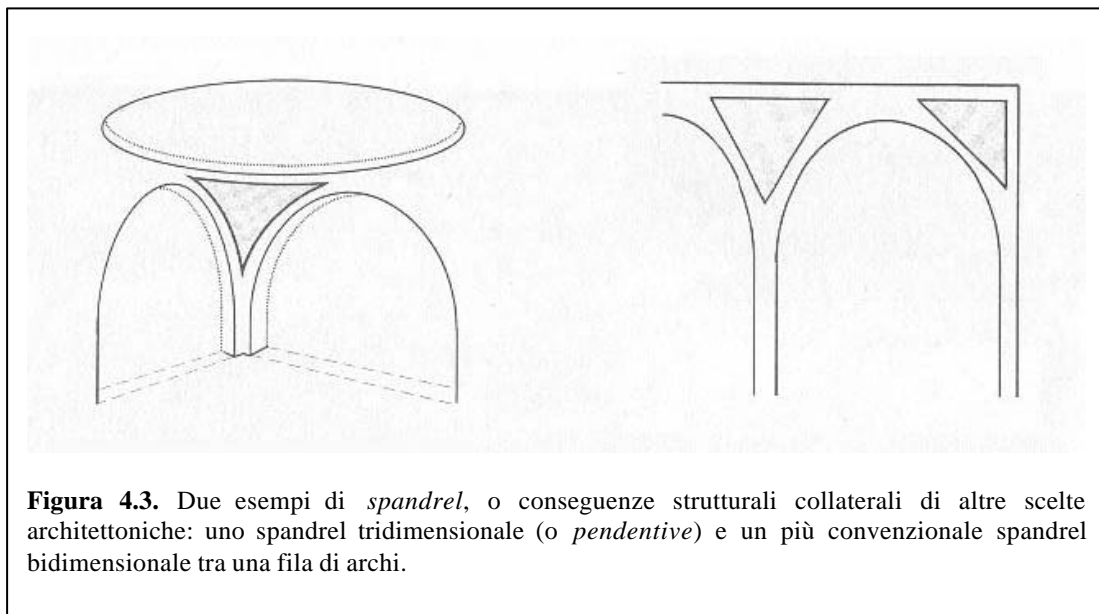


Figura 4.3. Due esempi di *spandrel*, o conseguenze strutturali collaterali di altre scelte architettoniche: uno spandrel tridimensionale (o *pendentive*) e un più convenzionale spandrel bidimensionale tra una fila di archi.

archi (Figura 4.3 a destra). Spesso tali spazi vengono abilmente utilizzati da artisti e architetti¹⁰ – tanto da farli sembrare “lì apposta per quello” – ma ciò non toglie il loro carattere di *effetto collaterale di una scelta architettonica*:

anche se gli spandrel devono avere origine come effetti collaterali di una scelta architettonica, e non come forme esplicitamente scelte per uno scopo, essi esistono in innegabile abbondanza, e possono dunque essere secondariamente usati in importanti e interessanti modi da intelligenti architetti, artisti e patroni di edifici. (Gould 2002a:1252)

Gli organismi sono entità estremamente integrate. Ogni scelta evolutiva, ogni pressione selettiva ha una miriade di effetti collaterali, porta ad una serie di aggiustamenti complessivi. Il livello dell'organismo, con il suo sviluppo e le sue proprietà strutturali, è pieno di *spandrel*:

Gli organismi sono strutture integrate e costrette, che “spingono” contro la forza della selezione per incanalare mutamenti lungo vie permesse; gli animali complessi non sono una collezione dissociabile di parti indipendenti, ottimali. (Gould 1991b:128)

¹⁰ La cupola centrale della cattedrale di San Marco a Venezia è coperta di mosaici. I quattro spandrel che la supportano (Figura 4.3 a sinistra) sono stati utilizzati nel contesto del mosaico complessivo per ospitare i quattro evangelisti, e i disegni su di essi appaiono sorprendentemente “adatti” sia allo spazio disponibile *che* al significato simbolico del mosaico. Ma il fatto che ora abbiano una funzione non toglie che la loro origine vada spiegata semplicemente come una conseguenza strutturale della scelta di montare una cupola rotonda su una base quadrata.

Una classe particolare di spandrel è quella che deriva dal fatto che il medesimo genoma e gran parte del medesimo sviluppo embriologico devono dare origine a due sessi separati: le differenze fra maschio e femmina hanno origine da un embrione così generalizzato che in esso non è affatto facile determinare il sesso. Maschi e femmine non sono entità separate, formate indipendentemente dalla selezione naturale. I due sessi sono variazioni di un singolo piano fondamentale, che si differenziano nella parte posteriore dello sviluppo embrionale. *Questo implica che un mutamento nei membri di uno dei sessi – dovuto per ipotesi a selezione naturale o sessuale – spesso avrà effetti collaterali non adattativi sui membri dell'altro sesso.*

Come spiegare allora le macchie sulla pinna anale delle femmine? Possiamo ipotizzare che (come accade in modo inverso per i capezzoli maschili nell'uomo¹¹) *le femmine dei ciclidi abbiano le macchie perché esse servono al maschio.* Le macchie uovo sulla pinna delle femmine sarebbero spandrel (effetti collaterali strutturali) dell'adattamento dei maschi, effetti collaterali che passano attraverso il comune genoma ed il comune sviluppo embriologico dei due sessi. Succedono cose interessanti al livello dell'organismo: la manifestazione dei caratteri ereditari deve passare attraverso un processo di sviluppo – anch'esso, certo, regolato dai geni ma autonomo, con regole proprie che sono in gran parte autonome dal potere della selezione naturale, e quindi da dinamiche adattative.

Secondo Gould e Lewontin, dunque, è evidentemente sbagliato spiegare l'origine di un carattere isolandolo dal contesto degli altri caratteri e trovando per esso una funzione e un vantaggio: esso potrebbe essere una conseguenza

¹¹ Nel saggio "Capezzoli maschili e glande clitorideo" (in Gould 1991b) Stephen Gould mostra come gli organi omologhi nel maschio e nella femmina dipendano dagli stessi fattori genetici, e non possano quindi mutare indipendentemente. La sensibilità delle mammelle femminili è un adattamento dei mammiferi, ma i mammiferi maschi hanno capezzoli semplicemente perché le femmine ne hanno bisogno. Allo stesso modo, l'orgasmo femminile è localizzato nella clitoride perché essa è un omologo del pene, e non perché questo sia direttamente collegato all'atto riproduttivo. La correlazione tra organi maschili e femminili è un caso particolare del fatto che non tutte le parti degli organismi possono obbedire ad un principio di utilità.

collaterale della selezione diretta altrove, propagata attraverso la struttura del genoma, lo sviluppo embrionale o le correlazioni fisiche.

Quando si analizzano adattamenti perfetti è facile dimenticare che l'evoluzione lavora con quello che trova al livello dell'organismo, dare alla selezione naturale un carattere attivo ed una potenza quasi illimitata. Ecco perché, secondo Gould, *le stranezze* della natura sono proprio quelle che, assai meglio dei casi di perfetto adattamento, ci aiutano a comprendere la natura del processo evolutivo, che “trova” un certo tipo di variazione, e con essa si deve arrangiare¹². La regola generale proposta da Gould è la seguente:

L'utilità attuale non può essere messa sullo stesso piano con l'origine storica, ovvero, quando si dimostra che una cosa funziona bene, non si è ancora risolto il problema di come, quando o perché quella tal cosa abbia avuto origine. (Gould 1991b:114)

La spiegazione della funzione è concettualmente diversa dalla spiegazione dell'origine. Tra le stranezze non vi sono solo i caratteri inutili, ma anche le strutture visibilmente “riciclate” o co-optate per altre funzioni rispetto a quelle che le hanno plasmate¹³.

Nel 1982 Gould ed Elizabeth Vrba ritennero necessario dare un contributo linguistico alla distinzione tra funzione attuale ed origine. Nell'articolo *Exaptation – a missing term in the science of form* essi proposero di chiamare

¹² «I testi didattici amano illustrare l'evoluzione con esempi tratti da risultati ottimali: l'imitazione quasi perfetta di una foglia morta in una farfalla o di una specie velenosa in una commestibile. Tuttavia un progetto ideale è una prova inefficace della teoria dell'evoluzione [...]. Sono dunque gli strani espedienti e le soluzioni buffe quelli più adatti ad illustrare la teoria dell'evoluzione, poiché sono alternative [...] che un processo naturale limitato dalla storia doveva scegliere per forza (1980:12-13).

¹³ L'esempio principe di Gould (1980) è il pollice del panda. I panda, sedendo sulle zampe posteriori, manipolano le canne di bambù togliendo le foglie e nutrendosi dei soli germogli, utilizzando quello che sembra un pollice flessibile. In realtà il “pollice” del panda, dal punto di vista anatomico, «non è per nulla un dito. Esso si è sviluppato da un osso detto sesamoide radiale che negli altri animali è una piccola parte del polso» (Gould 1980:14). Questo carattere è una soluzione bizzarra, non certo ottimale come il nostro pollice opponibile, ma funziona. Inoltre, secondo Davis, l'intero apparato muscolare che garantisce l'agilità di questo “dito” è emerso come risposta meccanica alla crescita del sesamoide radiale (i muscoli si sono spostati perché l'osso ingrandito li bloccava fuori dalle loro posizioni originarie), crescita che sembra determinata da una semplice trasformazione genetica, forse da un'unica mutazione dei tempi e dei ritmi di crescita (nel piede del panda il corrispettivo del sesamoide radiale è anch'esso ingrandito). «Lo sviluppo delle parti anatomiche avviene in maniera coordinata, la selezione che determina la trasformazione di un singolo elemento determina una trasformazione corrispondente negli altri» (*Ivi*, 15-16).

semplicemente *aptation* ogni carattere che appaia svolgere una funzione per la sopravvivenza dell'organismo – ciò che era sempre stato chiamato “adattamento”. Gli *aptation* possono essere poi distinti, a seconda del meccanismo della loro genesi, in:

- 1) *ad-aptation*: il carattere si è originato per selezione naturale per la funzione che svolge oggi;
- 2) *ex-aptation*:
 - a) il carattere, plasmato in precedenza dalla selezione naturale per una funzione particolare, è co-optato per un nuovo uso;
 - b) il carattere si è originato per ragioni di architettura, di sviluppo o storiche ed è stato in seguito co-optato per la funzione che svolge oggi¹⁴.

Molte volte i caratteri hanno una funzione, ma non sempre la funzione attuale è il motivo per cui quel carattere si è sviluppato. Spiegare la funzione attuale e spiegare l'origine sono due questioni distinte, che a volte possono coincidere. Anche nei casi in cui esse coincidono, però, l'approccio adattazionista alla spiegazione è sbagliato: ciò che va spiegato è *l'origine*, e questa origine avviene *al livello dell'organismo*, nel contesto dell'organismo.

L'evoluzione *trova* una variazione che non è isotropica, ma che è già diretta dai pattern della forma e della correlazione tra parti a livello dell'organismo. Tornano dunque ad avere una grande rilevanza nella teoria evoluzionista quei “pattern della forma”, precedenti alla rappresentazione dell'organismo come palla da biliardo che non oppone alcuna resistenza all'onnipotenza della selezione naturale (§3.4.3), e che abbiamo incontrato nel capitolo 3 nel contesto del pensiero tipologico:

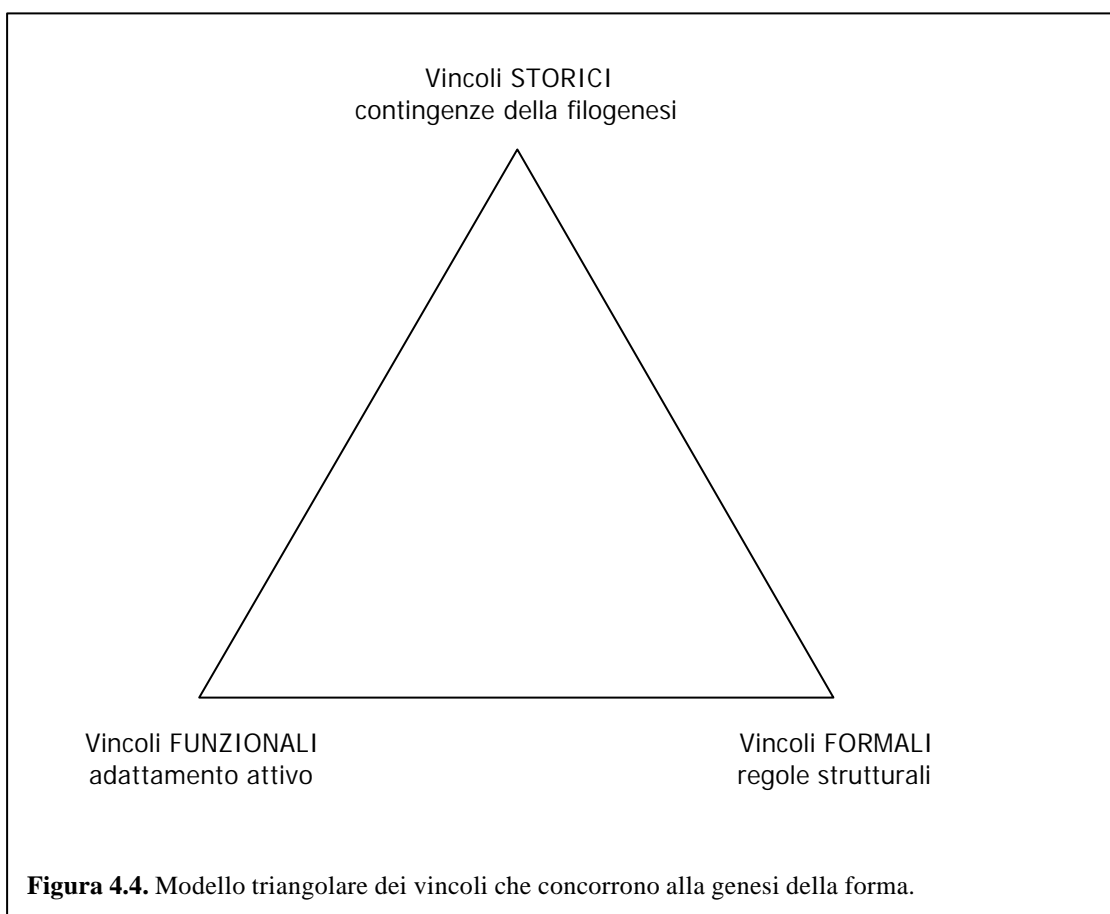
¹⁴ Il tema dello «spostamento di funzione» (1218-1246) e del «non confondere l'utilità presente con l'origine passata» non minaccia l'impianto darwiniano, se supponiamo che comunque il carattere si è originato *per* una funzione. Ma implica un'estensione che invece mette in discussione la regola funzionalista di Darwin: «se l'*utilità* corrente non rivela le ragioni storiche dell'origine, allora queste ragioni iniziali *non sono necessariamente adattative o funzionali* – poiché le caratteristiche che hanno correntemente uno status adattativo potrebbero essersi originate per ragioni non-adattative nella forma ancestrale» (1247).

- poiché l'organismo si sviluppa in un mondo di forze ed interazioni fisiche, non tutto ciò che avviene al suo peculiare livello può essere espresso nei termini del livello della popolazione e del pool genico – in questa linea troviamo ad esempio la proposta di D'Arcy Thompson di considerare il ruolo delle forze fisiche nel modellare l'organismo (§3.4.1);
- le cause principali dell'organismo, e del suo mutamento, vanno riconosciute «nel piano della sua struttura» e nelle sue «complicazioni» (Agassiz): non è la funzione che crea la forma, bensì «la forma trova una funzione», e l'adattamento è solo una «maschera» di poca importanza sull'archetipo sottostante (Geoffroy, Owen, §3.4.2);
- anche quando l'organismo sembra progettato per il suo ambiente, esso segue «regole di correlazione» tanto precise che «non soltanto la classe, ma l'ordine, il genere, fino alla specie, si trovano espresse in ciascuna parte» (Cuvier, §3.4.2).

L'organismo diviene più simile al poliedro di Galton che ad una sfera: attraverso la sua struttura esso influisce fortemente sulle direzioni possibili per il cambiamento. Il pluralismo evolutivo riabilita il livello di organismo, combatte la sua scomponibilità, la sua riducibilità e la sua completa traducibilità in termini di genetica delle popolazioni. Facendo questo arriva a mettere in discussione radicale l'onnipresenza dell'adattamento, e quindi le spiegazioni adattazioniste.

4.3.2 Il peso della storia: quantità e direzione della variazione

Distinguere lo studio della situazione adattiva attuale dalla ricostruzione della storia evolutiva conferisce a quest'ultima un'apertura molto maggiore: la libera dal rigido modello dell'ottimizzazione attraverso la continua esclusione competitiva, rende possibile pensare che “le cose potevano andare diversamente”. Con una parola, questa distinzione apre lo spazio alla *contingenza*. Non ci sono basi selettive per le differenze tra gli adattamenti: le



differenti soluzioni sono dovute a *storie differenti*: «i primi passi sono andati in una direzione, sebbene altri avrebbero portato altrettanto bene ad una prosperità adeguata». La domanda «perché?» va posta nel senso della contingenza storica e non del disegno ottimale (Figura 4.4).

Oltre al maggior “gioco”, però, la storia acquisisce anche maggior *peso* nell’evoluzione: gli organismi portano i segni della loro storia. Ciò che viene sviluppato fa poi da vincolo storico (*channeling*): apre alcune possibilità e ne chiude altre. Molti vincoli – come le omologie genetiche e dello sviluppo, le regole allometriche e consequenziali che Darwin chiamò “correlazione di crescita” – possono essere considerati come esclusivamente storici: le cose potevano andare diversamente¹⁵.

¹⁵ Altre teorie (“order for free”, Kauffmann 1993) tendono ad ignorare l’analisi della storia che ha posto i vincoli, focalizzando l’attenzione su *leggi* di organizzazione che agiscono in ogni momento – continuando quindi la tradizione (ad esempio D’Arcy Thompson) che ritiene che gli organismi siano

La possibilità di produrre variazione, e la direzione di questa, dipendono in gran parte dalla storia evolutiva. Un esempio può essere utile:

È strano che proprio i furu abbiano questa facilità a formare nuove specie. Il numero di specie di altri vertebrati, rispetto a quelle dei furu, è davvero irrisorio. Nemmeno altri gruppi di ciclidi, per esempio le tilapie, sono altrettanto ricchi di specie. Un fossile vivente come il dipnoo *Protopterus aethiopicus* probabilmente è cambiato poco da quando il Lago Vittoria si è formato e non si è differenziato – nemmeno in due specie diverse – pur avendo trascorso un periodo identico nelle stesse pozze e negli stessi laghi dei ciclidi. La formazione delle specie non può quindi essere spiegata solo dai cambiamenti di carattere ambientale. Evidentemente devono avere svolto un ruolo importante anche alcuni caratteri degli animali stessi. (Goldschmidt 1994:140)

Cosa manca al dipnoo (Figura 4.5)? Se i furu sono cambiati in risposta all'ambiente, perché un organismo che l'ha condiviso con loro non l'ha fatto? Una spiegazione adattazionista attribuirebbe il mancato mutamento del dipnoo alla sua *ottimalità*, mantenuta dalla selezione stabilizzante: il dipnoo non è migliorabile. Ma il pluralismo evolutivo risponderebbe che il dipnoo non ha vinto in un processo di esclusione competitiva: semplicemente, al contrario dei furu, esso *non si è diversificato*, non ha neanche dato alla selezione naturale il materiale grezzo da selezionare.

Evidentemente *la storia evolutiva dei dipnoi li ha portati oggi ad essere organismi in cui è molto difficile che si produca variazione*. Com'è fatto un sistema che produce variazione solo molto raramente? Per comprenderlo inseriamo nella nostra gerarchia genealogica (§2.6) un livello in più: il genoma.

Specie
Popolazione (pool genico)
Organismo
→ GENOMA
Geni

plasmati direttamente da forze fisiche, ma rinnovandola con leggi fisiche di un nuovo tipo (si veda Gould 2002a:1209-1214).

Se il genoma fosse un sistema di codificazione lineare, con una corrispondenza *one-to-one* tra geni e caratteri¹⁶, esso non sarebbe un livello significativo per quanto riguarda il mutamento evolutivo: non aggiungerebbe nulla all'effetto sommatorio e alla possibilità di cambiamento dei singoli geni. Al contrario, il genoma dell'organismo è un sistema esso stesso complesso e stratificato su più livelli (Figura 4.6), e con le sue caratteristiche può facilitare il cambiamento, ostacolarlo, o anche incanalarlo in determinate direzioni. In un genoma particolarmente complesso e plastico, poche mutazioni potrebbero portare a grandi cambiamenti fenotipici – come dice Telmo Pievani «solo un sistema molto complesso può realizzare una grande differenza macroscopica a partire da poche variazioni microscopiche» (Pievani 2003). Ma d'altra parte sistemi con caratteristiche differenti possono essere molto resistenti al cambiamento, o non essere in grado di produrre variazione. L'evoluzione del genoma non è solo una serie di mutazioni, ma una serie di riorganizzazioni che possono lasciare plastico il sistema, oppure chiudere possibilità di cambiamento ulteriore.

Un ruolo importante nelle dinamiche del genoma è svolto dai *geni regolatori*, geni “di secondo livello” che regolano l'attivazione di geni di livello inferiore. Barrier et al. (2001) hanno ipotizzato che la grande variazione presente in una radiazione adattativa come quella dei ciclidi possa essere legata al mutamento di alcuni di questi geni regolatori:

La disparità tra i tassi di evoluzione morfologica e molecolare rimane un paradosso chiave nella genetica evolutiva. Una proposta di soluzione a questo paradosso è stata la congettura che l'evoluzione morfologica proceda attraverso una diversificazione nei loci regolatori, e che l'evoluzione fenotipica possa essere meglio correlata con la divergenza dei geni regolatori. (Barrier et al. 2001:10208)

¹⁶ Con questo influente modello, da cui i concetti come “grammatica” e “alfabeto” della vita tanto diffusi nel senso comune, cominciò il Progetto Genoma, sebbene i meccanismi regolatori del genoma fossero già ben noti dalla fine degli anni '60 (Pievani 2003).

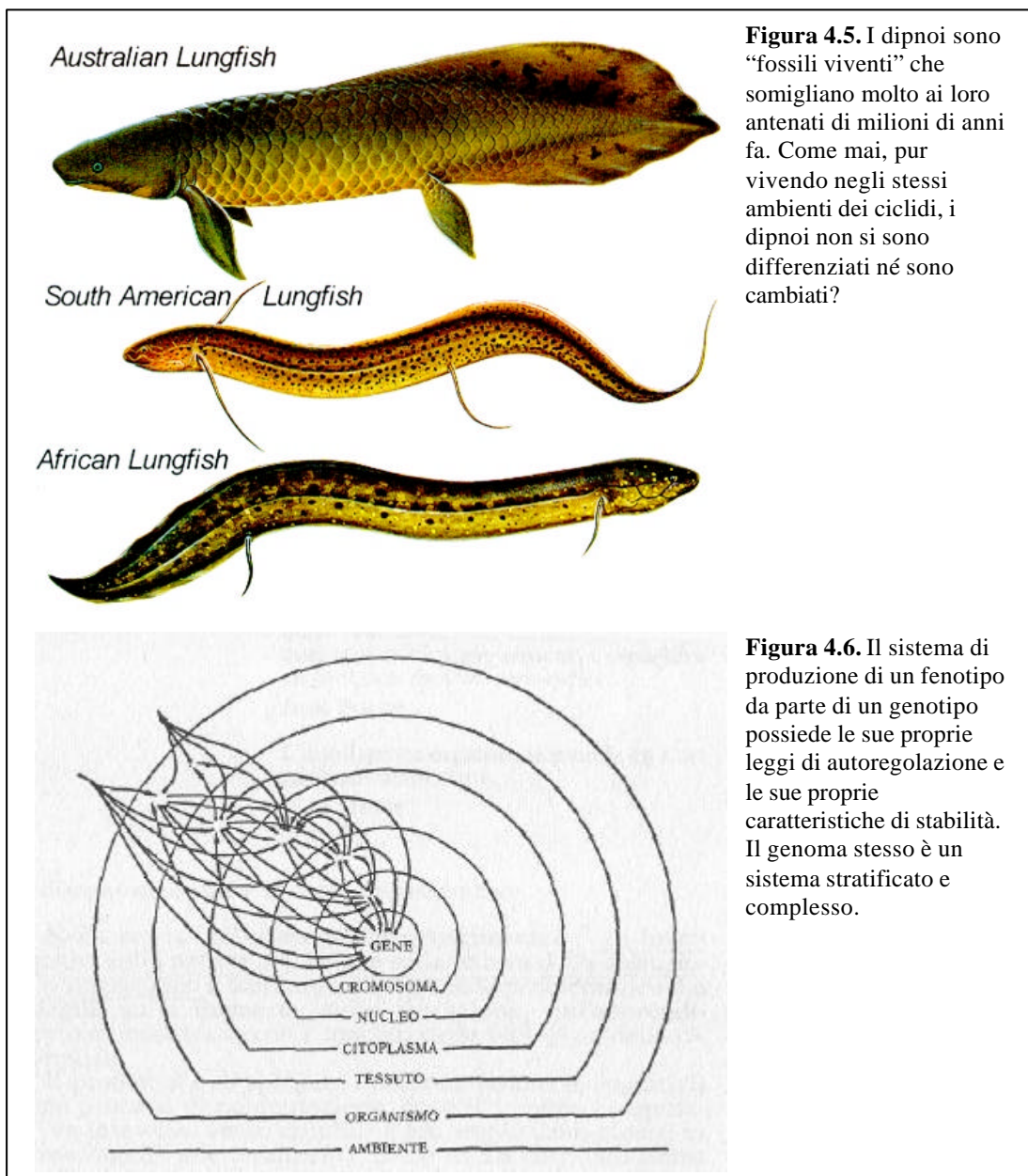


Figura 4.5. I dipnoi sono “fossili viventi” che somigliano molto ai loro antenati di milioni di anni fa. Come mai, pur vivendo negli stessi ambienti dei ciclidi, i dipnoi non si sono differenziati né sono cambiati?

Figura 4.6. Il sistema di produzione di un fenotipo da parte di un genotipo possiede le sue proprie leggi di autoregolazione e le sue proprie caratteristiche di stabilità. Il genoma stesso è un sistema stratificato e complesso.

Quantità, configurazione e disposizione dei geni regolatori potrebbero fornire – oppure ostacolare – la “plasticità genomica” necessaria per realizzare una radiazione adattativa. A parità di tempo trascorso e di numero di mutazioni, due sistemi genetici diversamente plastici potrebbero avere effetti fenotipici estremamente differenti. Le analisi di Barrier «suggeriscono che i tassi accelerati nell’evoluzione del gene regolatore possono accompagnare una rapida diversificazione morfologica nelle radiazioni adattative» (*Ibidem*).

Oltre ad ipotizzare una maggiore plasticità genomica, abbiamo già visto le caratteristiche che permettono ai ciclidi di avere un altissimo tasso di speciazione e diversificazione. Le più importanti riguardano:

- l'apparato boccale (§1.5), con un alto numero di elementi indipendenti che consente da una parte una forte specializzazione e dall'altra una capacità di cambiare alimentazione in caso di penuria;
- la riproduzione (§2.5), che agevola il rapido raggiungimento dell'isolamento riproduttivo, forse perfino in simpatria, e quindi una conservazione delle variazioni.

Il segreto dell'apparato boccale è la maggiore quantità di elementi indipendenti, che è considerato uno dei pattern che incrementano l'evolubilità, e che è risultato da alcuni disaccoppiamenti avvenuti nella storia evolutiva dei ciclidi (§1.5.1).

È notevole come cambiamenti così apparentemente insignificanti possano *aprire la possibilità* di attingere a risorse trofiche del tutto diverse e svolgere di conseguenza ruoli molto differenti dal punto di vista ecologico. (Goldschmidt 1994:141, cors. nostro)

Perché saranno avvenuti questi disaccoppiamenti? L'evoluzione dell'evolubilità è un problema per gli adattazionisti, che cercano di spiegare l'origine dei caratteri attraverso l'esclusione competitiva tra gli individui: che vantaggio potrebbe avere un singolo individuo che come caratteristica abbia una maggiore evolubilità? *La selezione «non si intende di futuro»: un individuo non può essere selezionato per la sua capacità di produrre discendenti che saranno maggiormente in grado di evolvere.* Un carattere che garantisca maggiore evolubilità ma che non dia un vantaggio immediato all'individuo è un problema per un adattazionista¹⁷.

Se, invece, si considera che un carattere può avere un'origine *non adattativa* (effetto correlato ad altri mutamenti) oppure *ex-attativa* (cioè essere

¹⁷ Tralasciamo qui volutamente – per far meglio capire il concetto di evolubilità – che l'apparato boccale dei ciclidi *ha davvero* un vantaggio per la sopravvivenza dell'individuo, poiché fornisce come

co-optato per la funzione attuale dopo essere sorto per altre funzioni) il paradosso scompare, e la storia si arricchisce di possibilità alternative.

Comunque si siano originati, quei disaccoppiamenti nell'apparato boccale sono scelte storiche che ora *danno una direzione* al mutamento evolutivo dei ciclidi, facilitando l'adattamento trofico, che sarà la risposta più frequente di questi pesci al mutamento ambientale. I ciclidi sono in una "area di squilibrio" per quanto riguarda la specializzazione trofica.

I vincoli della forma presenti al livello dell'organismo, a livello fenotipico, certamente *limitano* la variazione possibile e quindi il potere della selezione naturale. Non sappiamo se i disaccoppiamenti nell'apparato boccale hanno chiuso, a livello genetico o fenotipico, altre direzioni di variazione. Il vincolo è sempre stato considerato come mancanza di variazione, limitazione al potere della selezione naturale, ma Gould sottolinea invece il ruolo del vincolo come canalizzazione, facilitazione del cambiamento in alcune direzioni piuttosto che in altre. Lo *sviluppo* impedisce semplicemente all'evoluzione di seguire particolari percorsi o serve anche da forza direttiva, rendendo parzialmente conto di aspetti orientati di varie tendenze e pattern? L'ontogenesi genera già una serie di stadi ben adattati, poiché ogni parte del ciclo vitale deve "funzionare" nel mondo darwiniano dell'interazione ambientale, o altrimenti l'organismo non esisterebbe. Allometria: più o meno possibilità di differenti combinazioni di caratteri raggiungibili attraverso la risintonizzazione dei ritmi di sviluppo dei differenti aspetti (eterocronia = accelerazione o ritardo selettivo di singoli tratti, complessi più o meno grandi di caratteri o anche interi stadi fenotipici).

Messo da parte il presupposto che la variazione è isotropica, ci si focalizza dunque sull'origine della variazione, attraverso spiegazioni formaliste che non cercano di rimpiazzare la selezione naturale ma piuttosto lavorano di concerto con i noti meccanismi darwiniani, canalizzando "dall'interno" le possibili abbiamo detto anche plasticità fenotipica, cioè la capacità individuale di cambiare risorsa trofica in

direzioni del cambiamento evolutivo. Per il pluralismo evolutivo i pattern al livello dell'organismo – non “visibili” al livello della popolazione – hanno un ruolo determinare nel limitare o facilitare il mutamento, ma anche nel dirigerlo in direzioni privilegiate e nel fermarlo in punti di equilibrio.

4.3.3 Teoria gerarchica e *cross-level spandrel*

...nel contesto della teoria gerarchica revisionata ed espansa, dove la selezione lavora simultaneamente su una gerarchia annidata di individui biologici (geni, stirpi di cellule, organismi, demi, specie, cladi) il dominio degli *spandrel* diventa molto più ampio, e la loro importanza per la teoria evuzionista cresce di conseguenza. (Gould 2002a:1267)

Concludiamo con un ultimo spunto, introdotto da Gould nel 2002, che consiste nell'espansione del concetto di *spandrel* agli effetti dei processi peculiari di ogni livello su tutti gli altri livelli. I meccanismi all'opera nell'evoluzione portano *continuamente* a «sottoprodotti» a tutti i livelli. Gli individui a tutti i livelli «hanno gioco», attraverso i giochi interattivi che si stabiliscono fra i livelli.

Tornando ai disaccoppiamenti nell'apparato boccale dei ciclidi, e ponendo che essi non possano essere avvenuti per selezione naturale sugli individui, si potrebbe invece ipotizzare che quei caratteri – e in generale quelli che forniscono plasticità evolutiva – abbiano avuto origine attraverso un processo di selezione *al livello della specie*. Questo processo, chiamato *cernita di specie (species sorting)*¹⁸, è secondo Eldredge e Gould una conseguenza della considerazione delle specie come individui, e sarebbe la spiegazione delle “tendenze evolutive complessive” della vita. *Se un apparato boccale particolarmente evolvibile non reca vantaggio all'organismo, può invece recare vantaggio alla specie, che sarà in grado di sopravvivere meglio delle altre ai mutamenti ambientali*. Dunque, un carattere originato per ragioni adattative al livello della specie, sarebbe poi co-optato al livello

caso di mancanza di cibo.

dell'organismo che “se lo troverebbe” e potrebbe utilizzarlo per altre funzioni, o non utilizzarlo affatto. La flessibilità per il cambiamento futuro – o *evolubilità* – esiste, e contribuisce al successo macroevolutivo a lungo termine dei lignaggi, ma non può essere costruita o mantenuta direttamente dalla selezione naturale ordinaria sugli organismi: quest'ultima adatta le creature al loro ambiente immediato, e *riduce* la flessibilità organismica per l'evoluzione futura. Qualcosa che garantisce evolubilità non può essere altro che – al livello dell'organismo – un'exaptation, visto che «la selezione non se ne intende di futuro».

La teoria gerarchica moltiplica a dismisura la presenza di *spandrel*: *qualsiasi* novità introdotta per *qualsiasi* ragione (usualmente adattiva) a *qualsiasi* livello, deve propagare una serie di effetti agli individui biologici di altri livelli della gerarchia.

Una delle implicazioni più interessanti e potenzialmente riformiste dell'espansione gerarchica della teoria della selezione è l'introduzione di un'ampia serie di caratteristiche nel pool esattativo (e nella coscienza dei biologi evuzionisti) come effetti propagati ad altri livelli da caratteristiche che emergono per ragioni causali dirette ad un livello focale. (Gould 2002a:1286)

Come “iniezioni” da un altro livello (dove il cambiamento iniziale probabilmente aveva avuto una base adattativa o fisicamente automatica) questi effetti propagati non possono essere visti come adattamenti al livello in considerazione. (*Ivi*, 1267)

La selezione richiede carburante “casuale” non diretto verso stati adattivi. I cross-level spandrel manifestano la proprietà richiesta di non correlazione – il carburante fornito dagli effetti fenotipici delle mutazioni si esprime esso stesso come un cross-level spandrel. Gli stessi caratteri possono essere utilizzati negli altri livelli *simultaneamente* alla primaria funzione adattativa della caratteristica generatrice al livello focale. I cross-level spandrel hanno “più posti dove andare” e, se presentassero una frequenza relativa importante,

¹⁸ Sul processo della cernita di specie si veda anche la conclusione del §4.2.3.

essi potrebbero largamente controllare le possibilità e le direzioni dell'evoluzione da un "interno" strutturale, invece che semplicemente dall'"esterno" funzionale della selezione naturale.

4.4 – *Tra genealogia ed ecologia*

Il mondo fisico non è un mero fondale dell'evoluzione della vita. Esso muta in modo regolare, comprensibile. Sono cambiamenti che hanno profondi effetti sull'evoluzione della vita: effetti evolutivi regolari e simili a leggi. (Eldredge 1999:240)

Il terzo tema del pluralismo evolutivo, portato avanti in particolare da Niles Eldredge, consiste nella legittima ed esplicita introduzione dei pattern dell'ecologia nella teoria evoluzionista, pur nel mantenimento della loro specificità e autonomia dai pattern genealogici.

Ecosistemi regionali	Taxa monofiletici
Ecosistemi locali	Specie
Avatar	Popolazioni
Organismi	Organismi
	Linea germinativa, genoma

Secondo Eldredge «la biologia evolutiva si è stranamente disinteressata della natura dei legami che pure devono esistere tra evoluzione e universo fisico» (1999:202). Il rapporto dell'organismo e della popolazione con il proprio ambiente è inevitabilmente sempre stato incorporato nelle teorie dell'evoluzione, a partire dalla teoria della selezione naturale (§1.7). Ma la concentrazione sui pattern intragenealogici (§2.8) ha portato spesso ad una separazione del mondo biologico dai processi fisici e geologici, a vedere questi ultimi come "esterni" al pattern dell'evoluzione, come sfondo, o addirittura a ridurli inconsapevolmente ai tempi e ai modi del mutamento genealogico¹⁹. L'unione con un ambiente semplificato non funziona: l'ambiente ha le caratteristiche che abbiamo visto ampiamente nel primo

¹⁹ Addirittura l'ecosistema sarebbe una *conseguenza* della lotta per il successo riproduttivo (§2.8.2).

capitolo, non è riducibile ai fenomeni genealogici, bensì dà origine a schemi, regolarità, tempi e ritmi completamente autonomi e complessi.

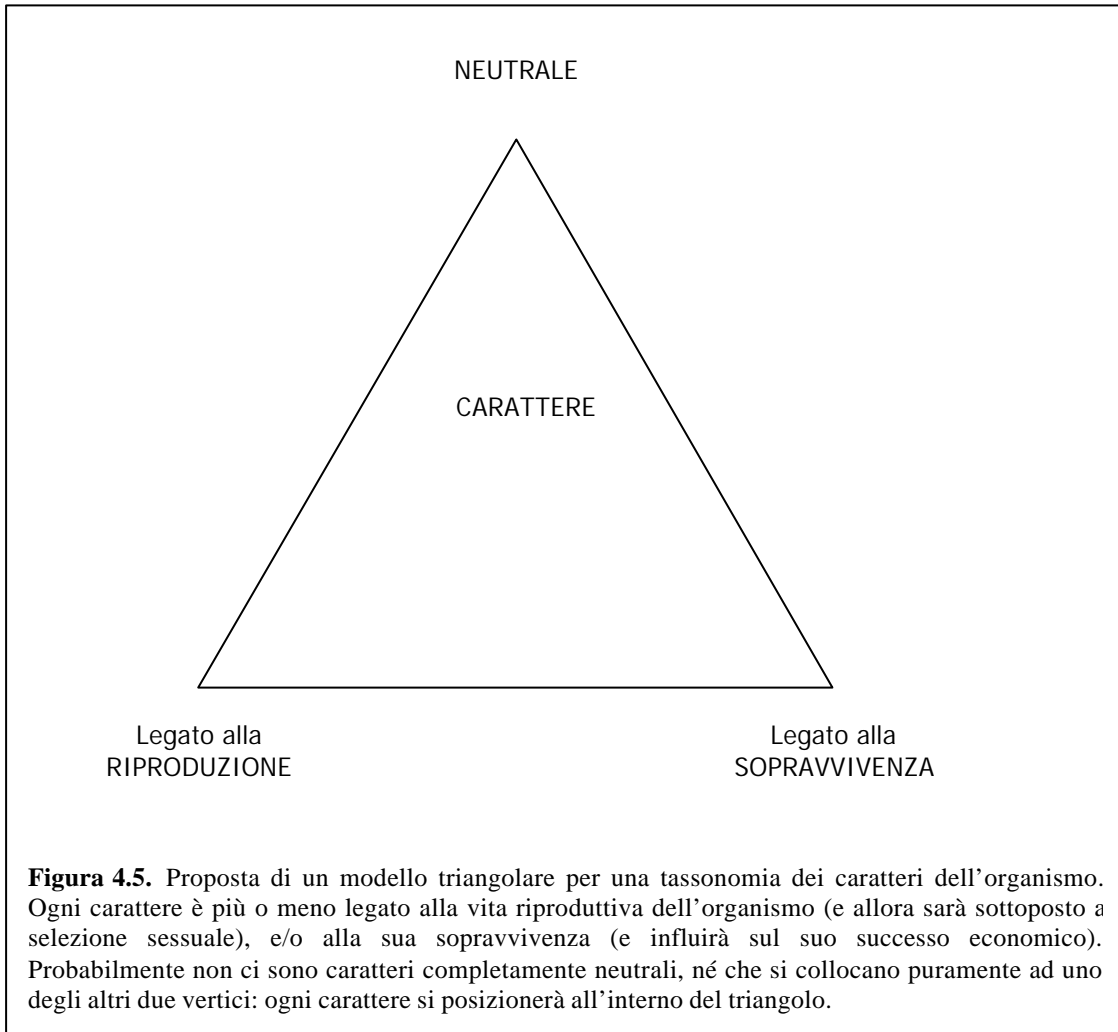
- la selezione naturale non è solo mutamento (§1.7.1);
- le interazioni economiche non avvengono solo tra conspecifici (§1.7.2);
- negli ecosistemi non avviene solo esclusione competitiva (§1.7.4).

Questi “scollamenti” tra ciò che avviene nell’ambiente ecologico e la sua registrazione nel patrimonio genetico ci avevano portato ad adottare il termine di «filtrazione naturale» (§1.7.4). Il primo passo per integrare l’ecologia nella teoria evoluzionista è, secondo Eldredge²⁰,

[...] capire che i due sistemi esistono realmente e sono in gran parte indipendenti. Non formano un unico sistema integrato senza soluzione di continuità [...]. Indipendenza: questa era la chiave. (1995:177)

Dopo aver raggiunto questa consapevolezza, nel 1984 Eldredge e Stanley Salthe descrissero nei dettagli le due gerarchie: la gerarchia *economica* (o ecologica, §1.3) e la gerarchia *genealogica* (§2.6). Gli organismi fanno parte di ambedue i sistemi: «fanno essenzialmente due (e solo due) tipi di cose: partecipano a processi di trasferimento di materia ed energia e si riproducono» (Eldredge 1995:184). Nel corso della loro vita economica succedono cose che non hanno nulla a che vedere con gli interessi riproduttivi degli individui sessualmente maturi, che danno luogo a fenomeni completamente diversi e autonomi²¹. Come abbiamo visto nel §2.5.5 ci sono alcuni caratteri dell’organismo che hanno poco a che vedere con la sua sopravvivenza, ma che lo rendono particolarmente abile a trovare un partner – vorremmo a questo

²⁰ Confronto tra due osservatori: Stan Salthe (1975) si interessava più che altro di sistemi funzionali in cui l’energia fluisce da una parte all’altra, non dicendo quasi nulla delle entità che comparivano tradizionalmente nelle discussioni sull’evoluzione da Darwin in poi. Eldredge racconta (1995:176-77) di aver compiuto un tentativo di riunire a forza i due sistemi: geni, organismi, popolazioni, specie, ecosistemi, taxa superiori. Ma gli ecosistemi sono composti di parti formate da molte specie diverse, non imparentate fra loro, mentre i taxa superiori sono composti esclusivamente di specie strettamente affini. Inoltre le specie non fanno parte degli ecosistemi, casomai le popolazioni sì, ma è una pura coincidenza con gli avatara.



proposito proporre lo schema triangolare in Figura 4.5, come aiuto a ricordare l'inserimento dell'organismo e dei suoi caratteri nelle due gerarchie.

Se i sistemi ecologici devono essere integrati nella teoria evuzionistica, essi devono essere mantenuti nella loro specificità, e non possono essere ridotti a quelli genealogici²².

Se la semplice “aggiunta di informazioni” ecologiche non funziona in uno sguardo genealogico, essa è sempre meno applicata anche nello sguardo

²¹ Abbiamo visto ad esempio come già avatara e demi siano entità concettualmente diverse, e come spesso anche la loro composizione sia differente (§§§).

²² «Una volta capito che esistono due distinte gerarchie nei sistemi biologici del mondo reale, eravamo liberi di cercare le connessioni tra i due sistemi» (1999:177). «Era necessario che collegassimo i due sistemi in qualche modo soddisfacente, che li integrassimo in una descrizione gerarchica coerente dei sistemi naturali di grandi dimensioni che abbracciasse *sia* i tradizionali elementi di interesse evolutivo (geni, organismi, popolazioni, specie, taxa superiori) *sia* quelli messi in risalto da Salthe (le proteine, gli organismi e gli ecosistemi)» (Eldredge 1995:176).

tipologico tipico dell'acquariofilia. La grande novità dell'acquariofilia a partire dagli anni '80 è stata la disponibilità di informazioni sui pesci e sugli ambienti raccolte direttamente in natura. Il lago Malawi, con le sue acque limpidissime, è stato uno dei biotopi naturali che ha innescato e favorito questa piccola rivoluzione. In questo periodo i ciclidi del lago hanno conosciuto un momento di grande popolarità e gli acquariofili soprattutto tedeschi hanno cominciato a visitare il lago per vedere ed osservare i loro ospiti in natura. La letteratura acquariofila è stata toccata da tali esperienze pubblicando articoli che invece di rifarsi alle esperienze in acquario utilizzavano dati e osservazioni raccolte direttamente in natura. Pian piano questo stile si è affermato tanto da diventare comune per tutta la letteratura acquariofila. Questo nuovo atteggiamento ha spinto gli acquariofili ad interessarsi anche a lavori scientifici ed oggi essi dispongono di tantissime informazioni che hanno chiarito come allevare i ciclidi in modo corretto.

I ciclidi sono pesci che non lasciano l'appassionato indifferente: o si amano o si odiano. Perché questi pesci attirano su di loro tanta attenzione? È vero, sono molto colorati. Ma non basta. Sono pesci che praticano sempre cure parentali. Ma non basta. Forse il segreto del loro successo tra gli appassionati sta nella straordinaria abbondanza di forme e di specie. In particolare nei grandi laghi africani (Malawi, Tanganica e Vittoria) i Ciclidi hanno occupato in modo unico tutte le nicchie trofiche, tutti gli ambienti disponibili, giungendo così a sviluppare centinaia di specie e migliaia di popolazioni anche molto diversificate tra loro [...]. Parallelamente alla diffusione che questi pesci stanno vivendo tra gli acquariofili, sul piano scientifico i Ciclidi stanno diventando uno dei gruppi di vertebrati più studiati. Tassonomisti, ecologi, biologi, naturalisti si recano sempre più frequentemente negli ambienti d'origine, rendendo disponibili una mole di informazioni, anche al di fuori dell'ambito puramente accademico, che fino a pochi anni fa era assolutamente impensabile avere. Tutti questi dati, notizie, curiosità [...] hanno avuto notevoli ricadute sull'allevamento che si sta sforzando di diventare sempre più "naturale". [...]

La "lezione" dei Ciclidi va oltre i Ciclidi, è l'opportunità di affermare uno stile che rompe tutti gli schemi classici della letteratura acquariofila: viene scardinato l'impianto "tassonomia, livrea, riproduzione e allevamento", viene messo in discussione l'articolo

che riporta come caso generale una singola esperienza, viene modificato il linguaggio e la piacevolezza nell'esposizione diventa necessità. La letteratura acquariofila sta cambiando, diventa più rigorosa, attinge da fonti scientifiche, da foto e osservazioni fatte in natura e propone per l'acquario canoni di imitazione della natura e canoni estetici. (Leoni 2001a)

Ancora una volta, la novità non è tanto la proposta di nuovi caratteri, quanto la riorganizzazione dello sguardo, e l'allenamento a passare dall'uno all'altro. L'ecologia ha una propria autonomia tanto dallo sguardo genealogico quanto da quello tipologico.

4.4.1 Strage e radiazione dei furu. Nulla di sostanziale senza eventi ecologici

12,400 anni fa il Lago Vittoria era completamente prosciugato. Lo dimostrarono Johnson et al. (1996) localizzando la regione più profonda del lago, e stabilendo che essa non è separata dalle altre parti del lago, e trovando prove che queste aree erano asciutte e ospitavano prati terrestri (Coleman 1997). Ciò significa che, in un tempo quasi istantaneo alla scala geologica, l'ecosistema si è dovuto ricostituire completamente. *Come bisogna considerare l'evento della dissecazione del lago rispetto alla teoria evolutiva? È un evento esterno, fortuito, terminato il quale comincia l'evoluzione? O è un evento che è possibile esprimere all'interno della teoria evoluzionista?*

Secondo Niles Eldredge ci sono almeno due ragioni per cui gli eventi geologici ed ecologici su larga scala *devono* essere inseriti nella teoria evoluzionista:

- 1) senza di essi, nella storia della vita non succede nulla;
- 2) essi non possono essere considerati casuali, ma presentano pattern riconoscibili e studiabili²³.

²³ In questa sede è possibile solo accennare ad alcuni "cercatori di pattern" della geologia: James Hutton (1726-1797), Charles Lyell (1797-1875), ma anche Georges Cuvier (1769-1832). Oggi

La prima affermazione è molto forte, ma per i paleontologi è sempre più evidente che «nulla di sostanziale avviene nell'evoluzione fino a quando eventi fisici distruggono ecosistemi, a livello locale, regionale oppure planetario» (Eldredge 1999:208). Quando le specie si estinguono e vanno incontro a speciazione, *lo fanno di regola in perfetta sincronia, e non tanto con altre specie della propria discendenza quanto con altre specie i cui avatar condividono con esse lo spazio.*

I paleobiologi [...] sono sempre più convinti che i pattern fondamentali della storia della vita siano a un tempo episodici e tipicamente intergenealogici, a significare che di regola le ondate evolutive hanno effetto simultaneamente su molte linee di discendenza di una regione. In qualche modo, il regno ecologico deve essere legato più esplicitamente al processo evolutivo di quanto i biologi evolutivi abbiano voluto ammettere – o quantomeno specificare. (1999:202)

L'evoluzione va a braccetto con la degradazione e la ricostruzione degli ecosistemi e l'origine di nuove specie dipende perlopiù dall'estinzione di quelle vecchie. (Eldredge 1999:216)

Il *pattern dominante dell'evoluzione* che i paleontologi vedono nella documentazione fossile è questo: virtualmente tutti i membri di un biota (le piante e gli animali di un particolare intervallo geologico comunemente preservatisi, che occupano grandi regioni) rimangono sostanzialmente stabili, con scarse fluttuazioni, per tutta la loro durata. E quando questi sistemi si trasformano – quando le vecchie specie scompaiono e di nuove ne subentrano – il cambiamento si verifica in modo repentino e stereotipato. Esso agisce sulla maggior parte delle specie di una regione più o meno simultaneamente. In seguito allo sconvolgimento, l'equilibrio viene raggiunto molto in fretta e da quel momento non permette più grandi innovazioni.

disponiamo di una teoria evolutiva della Terra: ogni evento geologico è connesso con gli altri fino ai grandi movimenti geologici della tettonica a placche con i loro effetti sulla circolazione oceanica e sul clima mondiale che sono, secondo Eldredge, il “motore ultimo” dell'evoluzione della vita sulla Terra. I pattern evolutivi, episodici e intergenealogici, stabiliscono oltre ogni dubbio che è giusto vedere negli eventi *fisici* la grande spinta alla stasi e al cambiamento evolutivi degli ultimi 3,5 milioni di anni.

Un modo di considerare questo pattern è vederlo come una generalizzazione degli equilibri punteggiati, quindi con le spiegazioni che rimangono all'interno della genealogia. Ma la spiegazione deve divenire invece, secondo Eldredge, ecologica e intergenealogica. I pattern ecologici potrebbero avere un ruolo causale nella stasi dei biota (si veda la nota 44 al capitolo 1 sulla *stasi coordinata* di Brett e Baird).

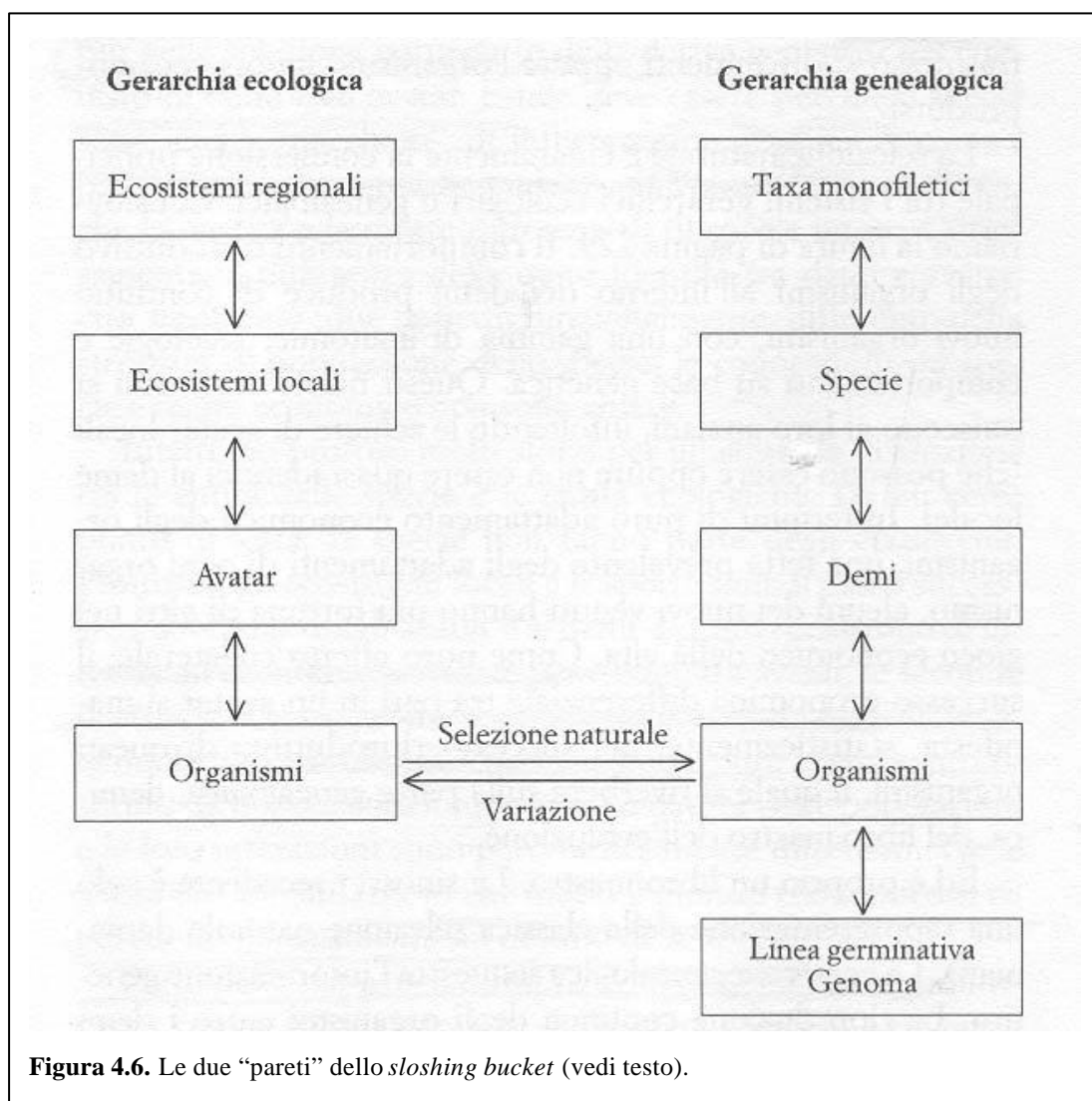
Da dove vengono gli individui che vengono a comporre il nuovo ecosistema dopo una catastrofe? Dalle aree vicine. È possibile che questi spostamenti siano per queste popolazioni un'occasione di mutamento evolutivo e dell'origine di nuove specie (si veda la nota 37 al capitolo 1 sull'impulso di avvicendamento e sull'ipotesi del rifugio).

Secondo Eldredge, le popolazioni che accorrono a formare il nuovo ecosistema sono quasi sempre all'inseguimento del proprio habitat (*habitat tracking*, si veda nel §4.2.3 il punto 3c delle cause della stasi), e quindi per esse anche il mutamento ecosistemico è occasione di stasi.

L'ecologia va compresa esplicitamente nella teoria dell'evoluzione: essa *presenta* dei pattern ed essi sono *necessari* a rendere conto del pattern complessivo dell'evoluzione.

4.4.2 Come funziona l'evoluzione? Il modello dello *sloshing bucket*

Secondo Eldredge (1999; 2000) l'evoluzione funziona come il movimento dell'acqua in un secchio (*sloshing bucket*), le cui pareti sono la gerarchia economica e la gerarchia genealogica (Figura 4.6): più in alto arriva l'acqua sulle pendici di una gerarchia, più è probabile che sia maggiore l'effetto risultante sull'altra gerarchia. «Si produce, in altre parole, una simmetria tra il grado di perdita e il grado in cui i sistemi devono spingersi per assumere una parvenza di normalità» (Eldredge 1999:232). «Più forte è il trauma, più devastante è la distruzione dell'ecosistema. Più devastante è la distruzione, più in alto nella scala tassonomica è la rimozione di pacchetti di informazione genetica. Più alto è il livello della rimozione, più differente è l'informazione



genetica superstita per ridare forma alla diversità della vita [...]» (*Ivi*, 233-234).

Con questo non intendo affermare che non possa verificarsi evoluzione alcuna fino a quando non sia innescata da cause climatiche o di altra natura tettonica. [...] Non sto nemmeno suggerendo che i biologi concentrati sul paradigma neodarwiniano siano fuori strada [...]. La meccanica della deriva genetica e del cambiamento per selezione delle frequenze geniche nelle popolazioni rimane centrale come sempre nel pensiero evolucionistico.

Quello che però intendo dire senza titubanze è che la semplice estrapolazione verso l'alto di un modello competitivo della trasmissione dell'informazione genetica da una generazione alla successiva è sufficiente a spiegare solamente una frazione dei pattern che comunemente incontriamo nella storia evolutiva della vita. [...] Indicare gli eventi

fisici come incidenti isolati che avviano la selezione in una direzione piuttosto che in un'altra [...] non collega esplicitamente, in una cornice teorica generale, i sistemi biologici evolutivi con il resto del mondo fisico. (*Ivi*, 239)

Così, anche la catastrofe del lago Vittoria (§3.1) – di entità molto modesta, fra l'altro, rispetto agli sconvolgimenti ecosistemici dei grandi episodi della storia della vita – è un'occasione di mutamento evolutivo per tutti gli organismi, le popolazioni, le specie (forse anche i gruppi di livello più elevato – quanto in alto arriverà l'“onda” nel secchio?) che lo abitano. Anzi, catastrofi di questo tipo sono, per Eldredge, il motore ultimo del cambiamento nell'evoluzione.

Sulla soglia compare l'omino del registratore. Sorride e si inchina. Insiste per farmi entrare. Nella stanza è buio. Su una parete bianca è proiettata una diapositiva. L'omino me la indica e dice: «Furu». Richiude la porta.

Mi siedo sul pavimento contro voglia, appoggio la schiena alla sponda del letto e cerco di concentrarmi. È inequivocabilmente un furu. Ha ragione. Un furu del Lago Vittoria. Ma di una specie che non conosco. Strano. Visto mille volte eppure nuovo. Da un lato mi sembra di riconoscerlo, ma al contempo mi sorprende. Non starò sognando?

«Mai visto», dico stringendomi nelle spalle.

L'uomo sogghigna e proietta la diapositiva seguente. Ho di nuovo quella strana sensazione di riconoscerlo ma senza riuscire ad associare un nome.

A ogni immagine l'omino fa un cenno con il mento e appena gli dico di non avere mai visto prima quella specie di furu sogghigna. Magari un tempo conoscevo quegli animali e li ho dimenticati? Mi sento confuso.

La diapositiva seguente. «Ma quello è... è il Golfo di Mwanza!» esclamo scattando in piedi.

L'omino prende un foglietto e scrive: «*I catch these furu in Mwanzagulf*».

«È questo che cercava di dire stamane?» chiedo.

L'uomo annuisce con foga, farfuglia, deglutisce, gorgheggia. Per un momento tace, come per raccogliere le forze, poi annuncia: «*Furu come back*». (Goldschmidt 1994:261-262)

CONCLUSIONE

Per un'ecologia dell'evoluzione

5.1 – Sintesi del lavoro

Come abbiamo detto nell'introduzione l'interesse dei ciclidi va oltre le loro eccezionali particolarità biologiche. Ai fini di una ricerca sulla conoscenza, la realtà biologica di questi pesci acquista un'importanza fondamentale perché è al centro di una molteplicità di osservatori, che interagiscono in vari modi – per forza o per curiosità reciproca.

Nella prima parte, *La rete degli osservatori*, abbiamo presentato tre sguardi organizzatori riconoscibili all'interno della letteratura sui ciclidi:

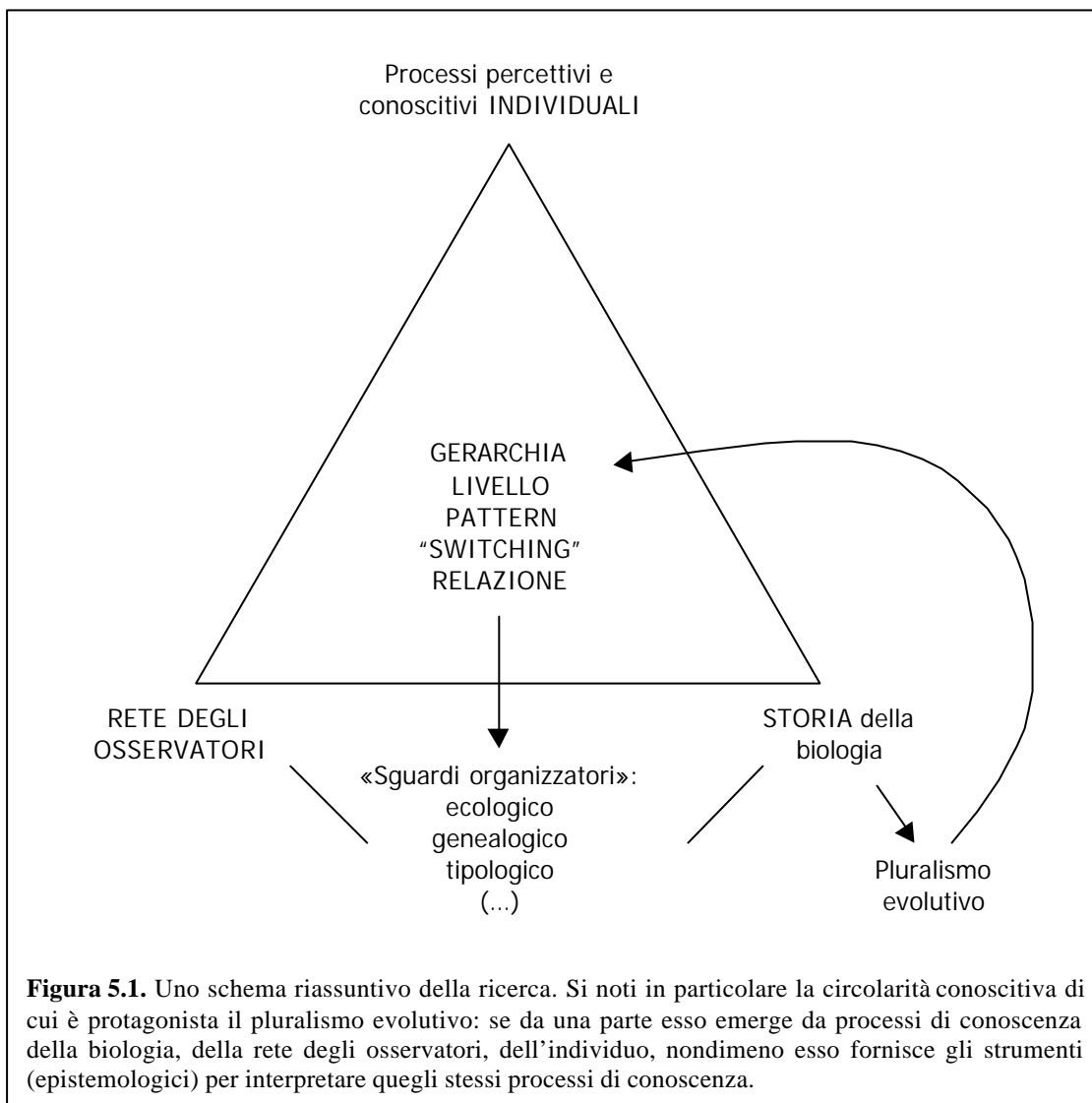
- 1) lo sguardo ecologico;
- 2) lo sguardo evoluzionista;
- 3) lo sguardo tipologico.

Abbiamo anche visto come tali sguardi siano spesso ulteriormente differenziati al loro interno, con sfumature e sottolineature diverse.

Per orientarci nella rete attuale degli osservatori abbiamo ritenuto utile ed indispensabile servirci della *storia* della scienza biologica – sulla concezione della quale diremo nel §5.2 – ritrovando in essa la genesi di quegli sguardi e le scelte fondamentali che hanno costruito gli sguardi organizzatori.

Abbiamo ritenuto utile, fin dall'inizio, esprimere caratteri e differenze tanto nella storia della biologia quanto nella rete degli osservatori attraverso i concetti di pattern¹, livello e gerarchia messi al centro ed elaborati dal pluralismo evolutivo di Niles Eldredge.

¹ Nel §1.1 abbiamo introdotto, attraverso una serie di esempi, il concetto di pattern e quelli di schema, livello, gerarchia e sguardo organizzatore. Nel §2.1 abbiamo approfondito il complesso rapporto tra



Ogni sguardo organizzatore si occupa di una determinata rete di relazioni, che dà vita ad una corrispondente gerarchia².

Chi adotta uno sguardo di solito si focalizza su un particolare livello, o su pochi livelli, e deve porre soprattutto attenzione a non confondere le gerarchie, a non ridurre l'una all'altra reti di relazioni effettivamente distinte³.

pattern sincronici e diacronici. Nel §3.1 abbiamo mostrato uno *switching* di sguardo: quello indotto dalla catastrofe ecologica del lago Vittoria. Nel §4.1 abbiamo invece visto la proposta di praticare questi *switching* come esercizio utile e necessario per affrontare la complessità.

² Abbiamo visto la gerarchia ecologica o «economica» (§1.3), quella genealogica (§2.6), quella tipologica (§3.6).

³ Si veda ad esempio la confusione tra popolazione e avatar nel §1.3.3, tra taxa e tipi nel §2.6.1, tra relazioni filogenetiche ed ecologiche nel §2.7.1.

Ogni sguardo ha poi un peculiare pattern diacronico, un tempo ed un ritmo di cambiamento che derivano dai propri pattern⁴.

Lo sguardo organizzatore orienta la percezione: favorisce una particolare rappresentazione degli individui attraverso la selezione dei caratteri importanti e una visione determinata di settori della realtà. A sua volta, il tipo di rappresentazione che deriva dallo sguardo organizzatore tende a favorire la formazione di quello stesso sguardo in coloro che ne usufruiscono⁵. La realtà stessa favorisce o scoraggia l'adozione di determinati sguardi⁶.

Infine, ogni sguardo organizzatore favorisce una certa concezione del rapporto tra organismo e ambiente (§§1.7, 2.8, 3.7).

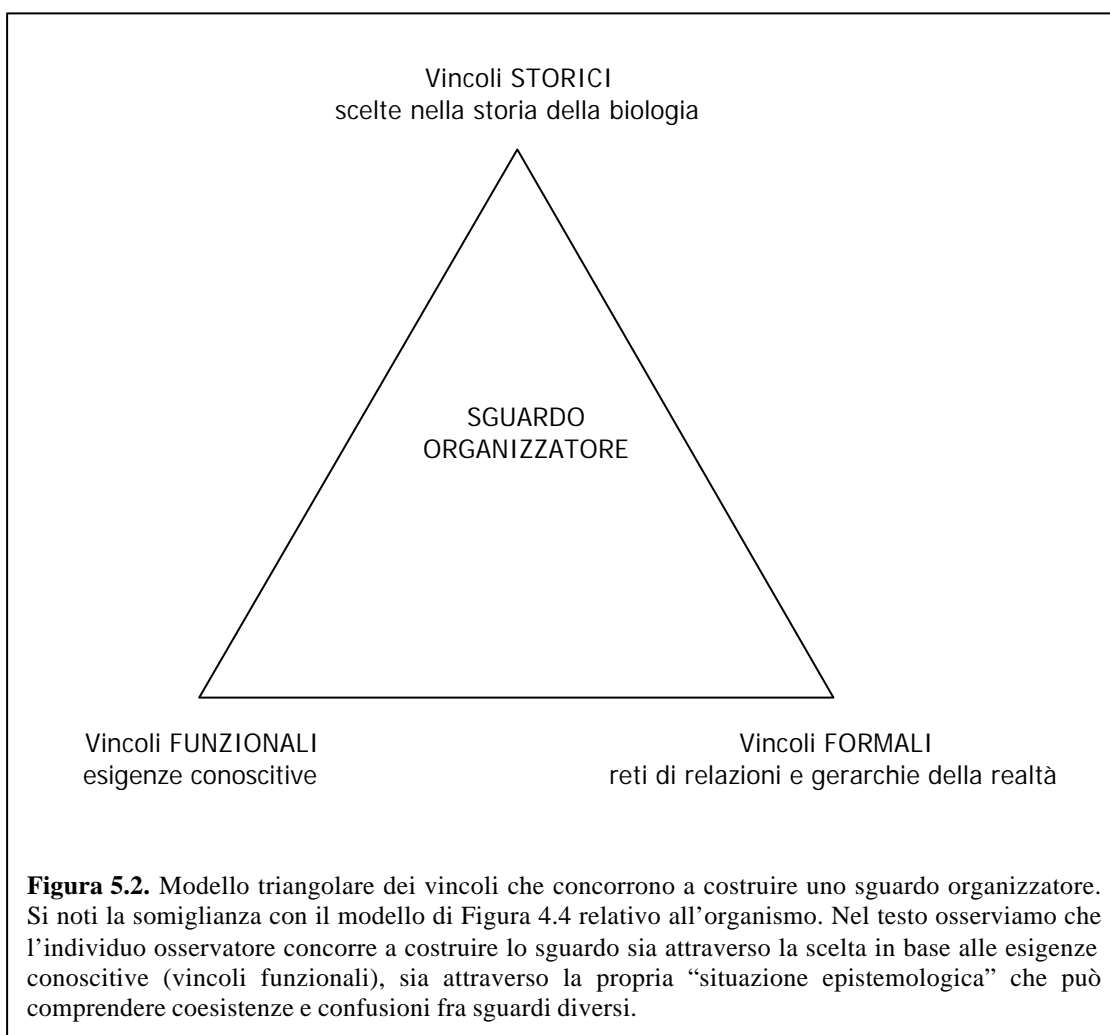
Nella seconda parte, *Conoscere (nel)la rete della vita*, abbiamo visto come il pluralismo evolutivo si renda conto che ogni sguardo organizzatore, pur mantenendo una coerenza e una realtà, sia allo stesso tempo insufficiente a rendere conto del pattern complessivo dell'evoluzione. La spiegazione e la soluzione stanno nella inerente molteplicità dei livelli, delle gerarchie, dei tempi e dei ritmi di cui è composta la realtà, e nella necessità di compiere una corrispondente integrazione dei differenti sguardi che, come abbiamo detto più e più volte, si occupano giustamente di livelli e gerarchie differenti.

Per evitare l'errore epistemologico della riduzione di tutti i livelli, le gerarchie, le reti di relazioni ad un unico livello e ad un unico tempo, il pluralismo evolutivo propone secondo noi l'esercizio del *pattern switching*, della riorganizzazione percettiva da uno sguardo all'altro che "percorra" i moti complessi della realtà (§4.1).

⁴ Il pattern diacronico dell'ecologia (§1.4, Figura 1.5) è caratterizzato da lunghe fasi di equilibrio interrotte da sconvolgimenti improvvisi e rapidi. Lo sguardo genealogico è caratterizzato invece dal gradualismo filetico (§2.3, Figura 2.5), e l'essentialismo favorisce un pattern non diacronico (§3.3, Figura 3.6).

⁵ Abbiamo introdotto il rapporto tra sguardo e rappresentazione nel §1.6, e abbiamo cercato di applicarlo nello stesso §1.6, e poi nei §§2.7 e 3.6.2.

⁶ Si pensi ad esempio alla qualità e alla quantità dei pattern trofici nei cicli di vita (§1.5), e delle loro strategie riproduttive (§2.5) o, al contrario, alla loro carenza di caratteri utili per un'analisi cladistica (§2.7).



5.2 – Vincoli allo «sguardo organizzatore»: realtà, storia, individuo

Abbiamo detto che ogni sguardo è coerente con determinate esigenze conoscitive, e che inoltre deriva da una particolare serie di scelte culturali. Possiamo forse dire che lo sguardo organizzatore risulta da un modello triangolare di vincoli (Figura 5.2) simile a quello che abbiamo visto per l'organismo (Figura 4.4):

- 1) La realtà è una rete di reti di relazioni. Esse sono fitte ed intricate tra di loro, ma nondimeno distinte: ognuna di esse dà origine ad una precisa gerarchia, e ai pattern che ad essa si correlano. Una realtà concepita in questo modo lascia molta più libertà organizzativa all'osservatore rispetto ad una realtà composta di "oggetti" (5.3), mentre gli pone comunque *vincoli strutturali o formali*.

- 2) L'individuo è dunque libero di influire sulla costruzione del proprio sguardo organizzatore, in base alle proprie esigenze conoscitive, ponendo quindi *vincoli funzionali* – pur nel rispetto dei vincoli strutturali della realtà e avvalendosi di strumenti culturali che derivano da scelte storiche. Probabilmente l'individuo influisce sulla costruzione dello sguardo anche attraverso coesistenze, confusioni, contrasti tra esigenze conoscitive incompatibili – su cui auspichiamo, nel §5.2.2, la possibilità di una ricerca che si basi sull'analisi che abbiamo condotto in questo testo.
- 3) La *storia* ha uno statuto a parte rispetto ai vincoli strutturali e funzionali, poiché essa non è un progressivo avvicinamento strutturale alla realtà, né una successione di sguardi funzionali ad esigenze conoscitive. La storia è un «laboratorio epistemologico»⁷, un luogo di scelte fondamentali, in parte contingenti, che si trasmettono attraverso l'insegnamento diretto e – più sottilmente – nella costruzione delle rappresentazioni⁸, e che condizionano così tutti gli stadi di conoscenza successivi:

[...] se gli stadi successivi della costruzione delle differenti forme del sapere sono fortemente sequenziali – e cioè se ognuno di essi è al tempo stesso il risultato delle possibilità aperte dal precedente e la condizione necessaria del seguente – ogni stadio in realtà inizia con una riorganizzazione, su un nuovo piano, delle acquisizioni principali accumulate nei precedenti... (Piaget e Garcia 1983:25)

⁷ (Piaget e Garcia 1983). L'opinione più diffusa, tra gli scienziati e gli storici delle scienze, è che non esista nessun rapporto tra la formazione delle nozioni e delle operazioni agli stadi più elementari e la loro evoluzione a livelli superiori. A ciò si aggiunge la convinzione frequente, anche se meno generale, che il significato epistemologico di uno strumento di conoscenza sia indipendente dal modo in cui è costruito, dato che questo rientra nell'ambito della storia, ed eventualmente della psicogenesi, mentre quello dipenderebbe dal funzionamento di tale strumento in un sistema sincronico e attuale di considerazioni cognitive, irriducibili, secondo questa ipotesi, alle considerazioni diacroniche, e quindi alle loro tappe anteriori. (Piaget e Garcia, 1983:25) Che lo sviluppo delle conoscenze sia lineare, che ogni tappa sostituisca la precedente conservando abitualmente alcuni rapporti con quest'ultima, ma non con le tappe anteriori.

⁸ Nel §1.2, ad esempio, abbiamo detto che la presenza stessa di una scienza contribuisce a generare la domanda di conoscenza. La scienza non è solo risposta a domande: costruisce domande. Il fatto che ci sia l'ecologia, e che essa sia diffusa, fa sì che il lago Vittoria venga "visto" e studiato da quel punto di vista.

In ogni momento, lo sguardo organizzatore porterà in sé i segni delle scelte storiche fatte per ragioni funzionali, strutturali o contingenti. E poiché questi *vincoli storici* sono ora presentati come principi organizzatori *a priori*, è facile che ci si dimentichi della loro origine storica e che li si veda come strutturali.

Inoltre, la storia della conoscenza è vista come continua coesistenza di sguardi diversi:

...ogni momento storico appare caratterizzato non solo e non esclusivamente dall'omogeneità implicita nella nozione di paradigma, ma anche e forse meglio dall'eterogeneità di molteplici presupposti, coesistenti nella pratica concreta della ricerca anche se spesso in conflitto tra di loro. (Ceruti 1985:12)

È proprio questo che rende non solo possibile ma anche necessario lo studio delle reti di osservatori: bisogna passare «da un'analisi in cui grandi paradigmi appaiono come vicendevolmente esclusivi, a un'analisi in cui oggetto sono le diverse forme di interazione dei paradigmi (o dei programmi di ricerca, delle tradizioni scientifiche, ecc.» (Ivi, 13).

Nello sviluppo della conoscenza, come in quello della vita, la continuità e la discontinuità non si contraddicono, ma si riferiscono ad aspetti differenti (e a osservatori «differenti») dei processi evolutivi, complementari e irriducibili:

...ogni processo evolutivo è considerato la risultante composita e complessa delle interazioni di una molteplicità irriducibile di livelli (dipendenti da una molteplicità irriducibile di osservatori), dotati di ritmi evolutivi differenti e talvolta contrastanti. Ciò è vero per quanto riguarda la teoria dell'evoluzione biologica, i cui sviluppi sono oggi caratterizzati dal fallimento di una lettura dei processi evolutivi nei termini del genotipo inteso come luogo fondamentale di osservazione, e tendono invece verso il riconoscimento del carattere irriducibile e costruttivo delle interazioni fra i molteplici livelli del genoma, dell'individuo, del deme, della specie. Ed è vero nel caso della ricerca storica, che costruisce il suo universo di discorso

all'intreccio fra storia delle grandi formazioni sociali e culturali e storia degli eventi, fra ritmi quasi immobili, ritmi lenti, ritmi veloci, cicli, discontinuità (*Ivi*, 15-16)

5.2.1 Una circolarità ineliminabile: epistemologia naturale

Nel modello triangolare delle influenze, nella concezione del processo storico, nei concetti stessi attraverso cui abbiamo espresso gli sguardi, troviamo applicate alla conoscenza le suggestioni che il pluralismo evolutivo ha messo a punto per l'evoluzione biologica.

Ma come mai il pluralismo evolutivo, che emerge dalla biologia, si permette di analizzare con i propri strumenti la propria storia? Non sarebbe preferibile un punto di vista "esterno", che spiegasse la genesi e il funzionamento della conoscenza prescindendo dalle teorie che esso presenta? Ebbene, secondo la nostra impostazione⁹ tutti i tentativi di eliminare la circolarità e analizzare la conoscenza "dall'esterno" sono falliti «nel riconoscimento dell'irriducibile molteplicità dei luoghi di osservazione e di spiegazione, quale strategia costruttiva dei sistemi cognitivi e degli oggetti di conoscenza, e non quale limitazione contingente dovuta all'inattingibilità di un luogo fondamentale di osservazione» (Ceruti 1985:17).

Abbiamo accolto qui la proposta di passare da un'epistemologia *normativa* – che cerca di stabilire le regole della conoscenza "dall'esterno" – ad un'epistemologia «che è ormai in uso definire come *naturale*, un'epistemologia che mette in relazione e utilizza i risultati delle scienze cognitive e biologiche per porre i problemi dei meccanismi, degli strumenti e delle strategie del mutamento delle conoscenze, della relazione e del passaggio fra stati e stadi differenti del sapere» (*Ivi*, 13-14).

La biologia evoluzionista non è un modello tratto dall'esterno, ma l'epistemologia non può essere altro che "epistemologia naturale", ovvero

⁹ Si vedano soprattutto Ceruti (1989, 1992), Bocchi e Ceruti (1981), Ceruti e Preta (1990). Inoltre Piaget (1937, 1950, 1967 a e b, 1970b, 1975).

l'applicazione della conoscenza a se stessa, che a volte porta al raggiungimento di nuove forme di equilibrio:

Il problema dell'epistemologia diventa così quello di far comunicare e di mettere in relazione i diversi luoghi e livelli in cui si articola il sapere, e il discorso sul sapere, in una sorta di autoriflessività del sapere su se stesso che rimane sempre interna (cioè non normativa) agli sviluppi locali e storici dei punti di vista, delle teorie, delle discipline. (Ivi, 17-18)

Questa circolarità è ineliminabile, ed è alla base delle singole circolarità tra sguardo e realtà costruita, tra pattern presupposti e pattern ritrovati, tra modelli ipotizzati e risultati ottenuti. L'unica cosa che possiamo sperare e monitorare "dall'interno" la coerenza di ciò che coevolve.

Ecco perché conoscere *la* rete della vita significa conoscere *nella* rete della vita. Ecco la ragione profonda per cui l'ecologia dell'evoluzione coinvolge gli osservatori.

5.2.2 Prospettive di ricerca sull'epistemologia individuale

Una falsità facile da capire e su cui si possa lavorare val di più di una verità complessa e incomprensibile.

- Arthur Bloch 1980:51

Vogliamo ora brevemente accennare alle possibilità future che vediamo aprirsi sulla base di questa ricerca – o di ricerche come questa.

Nel modello della Figura 5.1 sono presenti come oggetto di analisi epistemologica – oltre alla rete degli osservatori e alla storia della biologia – i "processi percettivi e conoscitivi individuali". Nel corso del testo, tuttavia, non abbiamo parlato direttamente dei processi individuali: l'abbiamo fatto solo indirettamente, accompagnando *il lettore* – in ciascuno dei primi tre capitoli – ad immergersi in ognuno degli sguardi per sperimentarne la coerenza interna, il particolare tipo di percezione, l'utilità conoscitiva. Facendo appello, quindi, alla percezione del lettore.

La nostra ricerca fornisce solo *alcune intuizioni* sui processi di conoscenza individuali. Si può ipotizzare, ad esempio:

- che le regole di coerenza strutturale di uno sguardo che si ritrovano nella rete degli osservatori e nella storia della biologia siano simili a quelle che vincolano la percezione individuale;
- che, poiché i diversi sguardi producono rappresentazioni visive che sottolineano determinati pattern, l'individuo che usufruisce di tali rappresentazioni si abitui ad utilizzare quegli sguardi – e produca a sua volta rappresentazioni simili a quelle cui è abituato;
- che l'individuo possa consapevolmente scegliere uno sguardo organizzatore in base alle proprie esigenze conoscitive;
- che, al contrario, l'individuo possa non avere chiare le distinzioni tra gli sguardi e le reti di relazioni, rischiando così di conoscere in modo poco efficace o di ridurre una rete di relazione all'altra;

Su queste ipotesi e su tante altre è necessaria una ricerca sui modi di organizzare la realtà di soggetti concreti. All'inizio (§1.1.9) abbiamo sostenuto che gli osservatori concreti non coincidono mai con sguardi puri, ma presentano varie configurazioni di maggiore o minore accessibilità dei pattern. Ebbene, *crediamo che una analisi dei pattern come quella che abbiamo condotto in questa ricerca possa orientare nell'analisi e nell'interpretazione di ciò che osservatori concreti fanno per organizzare la realtà. In particolare, le conseguenze percettive che abbiamo individuato in ogni sguardo (l'importanza dei caratteri, il modo di rappresentazione, la costruzione di schemi visivi, i punti nodali di passaggio da uno sguardo all'altro) possono servire da segnale, da sintomo, della presenza e dell'accessibilità di quello sguardo stesso.*

Il collegamento tra tipo di percezione ed epistemologia offre secondo noi la possibilità di fare ricerca epistemologica sul campo. La sfida di una ricerca epistemologica è quella di far emergere *le domande* che il soggetto pone alla realtà, *le azioni* attraverso cui l'osservatore organizza il mondo. Questo,

naturalmente, non può essere fatto attraverso domande: facendo domande si ottengono solo risposte. La nostra *proposta operativa* è quella di:

- ideare esperienze in cui il soggetto abbia la possibilità di agire su una realtà organizzandola;
- fornire, durante l'esperienza stessa, indizi mirati che consentano al soggetto di effettuare *switching* di sguardo, e sondare così l'accessibilità di altri sguardi rispetto a quello "in primo piano";
- riflettere con il soggetto sull'esperienza fatta, consentendo al ricercatore di "testare" ed eventualmente mettere in discussione le proprie ipotesi epistemologiche, e dando al soggetto una preziosa possibilità di consapevolizzazione dei propri processi percettivi e conoscitivi.

L'ipotesi psicologica alla base di una proposta di questo tipo è che *le azioni del soggetto sono un prolungamento della sua percezione, e vice versa*. Quando Goldschmidt metteva le mani nel mucchio dei furu (capitolo 1), egli concretizzava attraverso l'azione un proprio modo di organizzare la realtà. Non è un caso che i sukuma non mettessero le mani nel mucchio né riconoscessero la presenza di regolarità tra i furu: azione e percezione sono in continuità. E non è un caso che neanche di fronte all'azione ordinatrice compiuta da Goldschmidt i sukuma fossero in grado di percepire un ordine: la percezione di un ordine richiede l'allenamento della *propria* azione nell'introdurre quell'ordine nella realtà. Nessuno può percepire "al mio posto". La differenza tra gli osservatori non è il "punto di vista", ma lo sguardo organizzatore. Percepire è agire. *Questo dà la possibilità, nell'indagine epistemologica, di non affidarsi all'introspezione ma di formulare delle ipotesi e "testarle" sulle azioni organizzatrici compiute dagli osservatori:*

...non ricorremo naturalmente a dichiarazioni verbali, e nemmeno a un'analisi delle prese di coscienza, ma essenzialmente all'esame di ciò che il soggetto «fa» (in

opposizione a ciò che ne pensa) per acquisire e utilizzare una conoscenza, un'abilità o per accertarne la fondatezza. (Piaget e Garcia 1993:29)

Dopodiché ci si potrà chiedere – un'altra direzione interessante di ricerca – *come e dove* il soggetto impara ad organizzare la realtà in quel modo. Abbiamo già detto (§1.6) come le rappresentazioni grafiche sintetizzino e trasmettano modalità di conoscenza. Anche i libri di testo scolastici potrebbero essere un buon campo di applicazione dell'analisi dei pattern:

Sì, i libri di testo semplificano eccessivamente il proprio oggetto, ma i libri di testo presentano anche i presupposti centrali di un campo senza sottigliezze o apologie – e li possiamo cogliere che cosa ogni generazione di neofiti assorbe prima di tutto, come essenza di un campo del sapere. (Gould 2002a:576).

5.3 – Un'ultima suggestione: l'organismo come «grumo di relazioni»

Il pluralismo evolutivo fa parte, secondo molti autori, di una sorta di “arcipelago di teorie” provenienti delle più varie discipline – biologia, fisica, matematica, cibernetica, psicologia, medicina – che studiano i propri sistemi con «un medesimo modo nuovo di pensare in termini di connessioni, relazioni e contesto». Secondo Fritjof Capra uno dei punti essenziali di questo modo di pensare è proprio una concezione gerarchica della realtà:

è dato dalla capacità di spostare l'attenzione tra i vari livelli di sistema. In tutto il mondo vivente troviamo sistemi inseriti dentro altri sistemi, e applicando gli stessi concetti a diversi livelli di sistema [...] spesso riusciamo a raggiungere importanti intuizioni. D'altra parte, dobbiamo anche renderci conto del fatto che, in generale, livelli differenti di sistema rappresentano livelli di complessità variabile. A ciascun livello i fenomeni osservati mostrano proprietà che non esistono a livelli inferiori. Le proprietà sistemiche di un particolare livello sono dette proprietà «emergenti», dato che emergono a quel particolare livello. (Capra 1994:48-49)

Cercare di estrapolare ciò che si impara ad un livello per spiegare tutti gli altri è una strategia conoscitiva il più delle volte errata:

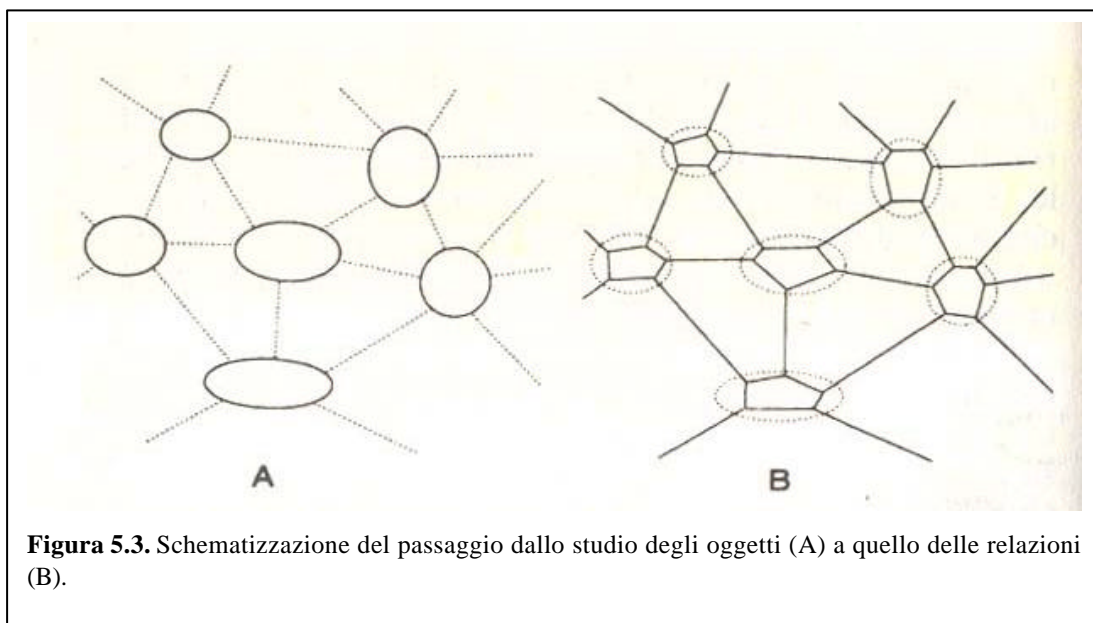


Figura 5.3. Schematizzazione del passaggio dallo studio degli oggetti (A) a quello delle relazioni (B).

I sistemi viventi non possono essere compresi per mezzo dell'analisi. Le proprietà delle parti non sono proprietà intrinseche, ma si possono comprendere solo *nel contesto* di un insieme più ampio. (*Ivi*, 49, corsivo nostro)

Il pattern complessivo dell'evoluzione emerge dalla totalità del sistema, con tutte le sue parti, tutti i suoi livelli, tutte le sue gerarchie:

I sistemi viventi sono totalità integrate le cui proprietà non possono essere ricondotte a quelle di parti più piccole. Le loro proprietà essenziali, o «sistemiche», sono proprietà del tutto, che nessuna delle parti possiede. Esse traggono origine dalle «relazioni organizzanti» delle parti, cioè da una configurazione di relazioni ordinate che è tipica di quella particolare classe di organismi o di sistemi. Le proprietà di un sistema vengono distrutte quando un sistema è sezionato in elementi isolati. (*Ivi*, 48)

La caratteristica di questo pensiero che in particolare vogliamo qui sottolineare è *lo spostamento dell'attenzione dagli oggetti alle relazioni* (Figura 5.3):

La Natura è vista come una trama interconnessa di relazioni, in cui l'identificazione di configurazioni (*patterns*) specifiche con degli «oggetti» dipende dall'osservatore e dal processo di conoscenza. Questa trama di relazioni viene descritta in termini di una rete corrispondente di concetti e modelli, nessuno dei quali è più fondamentale degli altri. (*Ivi*, 53)

E ancora:

Non esistono affatto delle parti. Ciò che chiamiamo una parte non è altro che uno schema in una trama inscindibile di relazioni. [...] Per i sistemici le relazioni hanno un'importanza primaria, mentre i confini degli schemi visibili («oggetti») diventano secondari [...]. (*Ivi*, 49)

L'osservatore riceve così una grande libertà nella delimitazione degli oggetti. Nello stesso tempo, l'oggetto ha confini sfumati e “sfilacciati” sembra sempre “sfuggire”, dissolversi nella trama di relazioni da cui deriva. L'osservatore è costantemente posto davanti alla scelta e all'arbitrarietà della delimitazione dell'oggetto, del “taglio” delle relazioni che permette di focalizzarsi su di esso:

[...] possiamo renderci facilmente conto che isolare una configurazione (*pattern*) in una tale rete complessa tracciando un confine attorno a essa e definendola un «oggetto» sarebbe un procedimento alquanto arbitrario. (*Ivi*, 52)

Ecco perché «Il nuovo paradigma implica che l'epistemologia – la comprensione del processo di conoscenza – debba essere inclusa in modo esplicito nella descrizione dei fenomeni naturali» (*Ibidem*).

Cosa sono gli esseri viventi, se non “oggetti” di conoscenza? La geometria frattale, anch'essa nata nel contesto del pensiero sistemico (Mandelbrot 1983), può darci una suggestione.

Le simulazioni frattali sono figure geometriche che mostrano un'autosomiglianza perfetta, che vengono cioè costruite tramite l'iterazione di una stessa operazione geometrica infinite volte. Nel «fiocco di neve di Koch», ad esempio (Figura 5.4), l'operazione geometrica consiste nel dividere una linea in tre parti uguali e sostituire la sezione centrale con due lati di un triangolo equilatero. Ripetendo l'operazione su ognuno dei segmenti ottenuti, e così via infinite volte, si ottiene una figura simile ad un fiocco di neve.

Ma il frattale da cui vorremmo prendere spunto è quello della «felce» (Figura 5.5). L'immagine della felce ci sembra chiaramente un oggetto bidimensionale, che si sviluppa su un piano, eppure le operazioni con cui l'abbiamo composto utilizzava esclusivamente segmenti, a una dimensione.

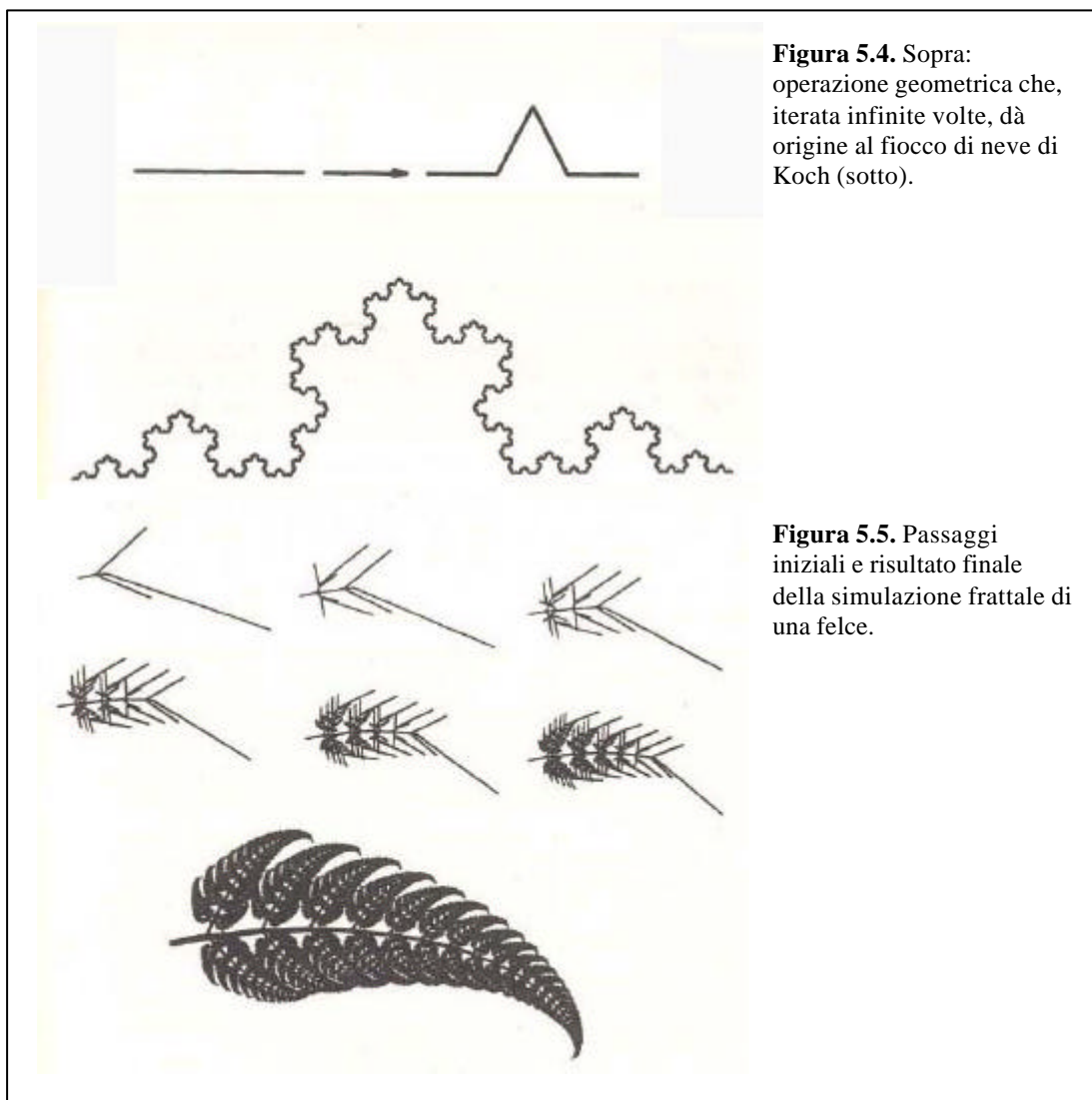


Figura 5.4. Sopra: operazione geometrica che, iterata infinite volte, dà origine al fiocco di neve di Koch (sotto).

Figura 5.5. Passaggi iniziali e risultato finale della simulazione frattale di una felce.

Com'è possibile che un oggetto a due dimensioni emerga da una serie, pur infinita, di elementi unidimensionali?

In effetti la geometria frattale ci dice che quella felce, che ci sembra così bidimensionale, in realtà ha una dimensione compresa tra 1 e 2. Se si ingrandisce l'immagine, il "livello" precedente perde di consistenza, concretezza, realtà, mentre sembra che il livello ulteriore sia finalmente concreto e realmente bidimensionale. Ma ripetendo l'ingrandimento si fa sempre la stessa esperienza: una figura che ha un proprio livello di realtà e riconoscibilità bidimensionale si dissolve nelle immagini di livello inferiore, e alla base di tutto questo ci sono elementi unidimensionali.

Vorremmo fare un'analogia: i segmenti rappresentano le relazioni e una parte della figura “apparentemente bidimensionale” (per esempio una delle “foglie”) costituisce un oggetto, ad esempio un organismo. Organismo e relazione sono entità che appartengono a dimensioni diverse, eppure dal “raggrumarsi” di relazioni unidimensionali può emergere un organismo che si sviluppa su due dimensioni. Esso può sembrare tanto bidimensionale da far dimenticare che la sua esistenza dipende dalle relazioni unidimensionali. La natura relazionale dell'organismo diviene evidente però nel momento in cui si considerino livelli inferiori – dove va a finire l'organismo, con le sue proprietà bidimensionali? – oppure si tenti di delimitarlo rispetto a livelli superiori – dove “tagliare” le connessioni con il tutto?

Il mondo è una rete di reti di relazioni. In alcuni punti c'è maggiore “densità” e in altri quasi il vuoto. Gli oggetti, gli organismi che ci sembrano così reali, non esistono per se stessi: sono semplicemente luoghi in cui si raggruma un numero di fili relazionali sufficiente da permettere ad un osservatore di circoscrivere uno schema, un pattern. L'organismo è il punto in cui la rete di relazioni economiche ed ecologiche, la rete di relazioni riproduttive e genealogiche, la rete di relazioni tipologiche e strutturali e tante altre reti sono maggiormente aggrovigliate. Sono quelle relazioni che agendo contemporaneamente danno forma e fisicità all'organismo, lo fanno sembrare un “centro di gravità”. Ma quel centro non ha una gravità di realtà per sé, come le monadi della materia di Leibniz: l'esistenza di un oggetto è un effetto emergente dell'interazione tra un sufficiente numero di reti di relazioni.

La libertà dell'osservatore, e contemporaneamente la sua eterna difficoltà nel delimitare gli oggetti, ci parlano di questa struttura profonda, ecologica, della realtà, in cui dominano le relazioni ed emergono gli oggetti.

Ringraziamenti

Non ci sono parole per ringraziare Gianpiero Nieddu della sua presenza, competenza, disponibilità e amicizia. Senza di lui questo lavoro non sarebbe esistito. A noi due – e a Cristina Sardano – un augurio di tante e fruttuose collaborazioni future!

Grazie alla mia amica Daniela Suman, che vive questa avventura ogni giorno con me, ed è una persona davvero speciale! Grazie anche a Luca e Gipsy.

Grazie a Telmo Pievani, che in alcuni momenti è stato proprio uno di quei maestri che fanno venire la nostalgia del mare..., per avermi sopportato e supportato con i suoi «bravissimo, bellissima idea!», e per alcune intuizioni come il titolo la “nota sul colore”, il termine “sguardo organizzatore”.

Grazie ai colleghi del GRICO – in particolare Luisa Damiano (la mia preferita... ☺), Eloisa Cianci, Elisa Faravelli e Michele Capararo.

Grazie a tutti gli amici che mi hanno chiesto «su cosa fai la tesi?». E grazie a tutti quelli che non si sono accontentati, e hanno avuto la malaugurata idea di chiedermi «ma cosa c'entra una tesi sui pesci...?» rimanendo poi per ore ad ascoltarmi e pentendosi di averlo fatto. Grazie davvero! Grazie in particolare a Letizia Truppi – per avermi regalato un panda –, Andrea Maricelli – per la sua domanda –, a Valeria Menabue, Laura Beltrami, Elena Albertini – per la loro idea del costume da panda..., ai miei fratelli Chicco e Claudio. A tutti i miei compagni di università e ai miei «compagni acquisiti»: Sara Labella, Annachiara Dall'Aglio, Ilaria Ponte, Francesco Noè, Daniele Guzzetti, Valentina Raimondi.

Grazie al mio nonno – «quand'è che metti la parola FINE?» – e ai miei genitori Carlo e Andreina. Pinuccia e Luigi Cajro, Emanuela e Marco Del Negro, Francesca e Nino Di Lauro, Paola Bolondi per il loro sostegno.

Fonti delle illustrazioni

Le foto del collage nell'introduzione sono tratte dal CD-ROM *AQUALEX* (Echte Software), tranne: al centro *Eretmodus cyanosticus* da Axelrod (1993), p. 52; in basso a sinistra *Cynotilapia afra* da Axelrod (1993), p. 212; in basso a destra *Astatotilapia nubila* da DeMason (1991), p. 56; a destra, giallo, *Labidochromis caeruleus yellow* da Axelrod (1993), p. 232.

- 1.1 Foto della rete da Goldschmidt (1994), fig. 8.1 a p. 223, parte.
Pesci: a) da Seehausen (1992), p. 55; b) e c) da Seehausen (1992), p. 57; d) da DeMason (1991), p. 54.
- 1.2 Da Seehausen (1994): a) p. 42; b) p. 47.
- 1.3 Da Goldschmidt (1994), p. 2.
- 1.4 Da Goldschmidt (1994), fig. 9.1 a p. 251, parte.
- 1.5 Originale.
- 1.6 Da Stiassny (1994), p. 93.
- 1.7 Da Barlow (2000), rist. in Spreinat (2001), p. 42.
- 1.8 Da Goldschmidt (1994): a) fig. 2.2 a p. 31; b) fig. 2.3 a p. 32; c) fig. 2.4 a p. 33; d) fig. 2.7 a p. 35; e) fig. 2.6 a p. 35; f) fig. 2.8 a p. 36.
- 1.9 Da Schraml (1998).
- 1.10 Da Solé e Goodwin (2000), fig. 7.4 a p. 185, parte.
 - 2.1 Da Danley e Kocher (2001), fig. 1 a p. 1077.
 - 2.2 Riadattato da Eldredge e Gould (1972), fig. 10 a p. 258.
 - 2.3 Da Danley e Kocher (2001), fig. 2 a p. 1080.
 - 2.4 [Fonte internet].
 - 2.5 Riadattato da Gould (2002a), fig. 7-2 a p. 562.
 - 2.6 Da Meyer et al. (1990), fig. 1 a p. 552, parte.
 - 2.7 Da Coleman (1999).
 - 2.8 Da Oliver (1998).
 - 2.9 Da Mayr (2002), p. 177.
- 2.10 Da Mayr (2002), p. 179.
- 2.11 Da Axelrod (1993), p. 66.
- 2.12 Da Konings (1993), p. 26.
- 2.13 Da Axelrod (1993), pp. 373 e 371.
- 2.14 Da Axelrod (1993), pp. 49 e 215, parti.
- 2.15 Da Axelrod (1993), p. 366.
- 2.16 Pesci: da Axelrod (1993), pp. 53 e 142, parti. Denti: da Rüber et al., fig. 2 a p. 10232, parte.
- 2.17 Da Lewontin (1978), p. 216, rist. in Eldredge (1995), fig. 2 a p. 64.
 - 3.1 Sito ufficiale dell'Associazione Ichthyos (Arezzo):
<http://www.ittiofauna.org/webmuseum/pesciossei/perciformes/centropomidae/centropomidae.htm>
 - 3.2 Da Goldschmidt (1994), fig. 8.2 a p. 224.
 - 3.3 Da Goldschmidt (1994), fig. 8.3 a p. 228.
 - 3.4 Da Goldschmidt (1994), fig. 9.1 a p. 224, parte.

- 3.5 Da Axelrod (1993): a) p. 772, parte; b) p. 775; c) p. 762.
- 3.6 Originale.
- 3.7 Originale.
- 3.8 Da Thompson (1917), rist. in Gould (2002a), fig. 11-06 a p. 1199.
- 3.9 Da Galton (1889), rist. in Gould (2002a), fig. 5-1 a p. 345.
- 3.10 Da Riehl e Baensch (1982), pp. 719 e 703.
- 4.1 Da Mayr (2002), p. 177, e da Eldredge e Gould (1972), p. 258.
- 4.2 Ridisegnato da DeMason (1993), pp. 38-39.
- 4.3 Da *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 94 (1997), fig. 1 a p. 1075; rist. in Gould (2002a), fig. 11-09 a p. 1252.
- 4.4 Ridisegnato da Gould (2002a), fig. 4-06 a p. 259.
- 4.5 Da http://zivly.koniklec.cz/kon_luft/hlavsoul.htm
- 4.6 Da Ceruti (1989), p. 47.
- 4.7 Originale.
- 4.8 Da Eldredge (1999), p. 229.
- 5.1 Originale.
- 5.2 Originale.
- 5.3 Da Capra (1994), fig. 3-1 a p. 50.
- 5.4 Da Capra (1994), figg. 6-12 e 6-14 a pp. 160-161.
- 5.5 Da Garcia (1991), rist. in Capra (1994), fig. 6-15 a p. 161.

Bibliografia

- Ahl, V., T.F.H. Allen, 1996, *Hierarchy Theory. A Vision, Vocabulary, and Epistemology*, Columbia University Press, New York.
- Agassiz, L., 1857, "Essay on Classification", in *Contributions to the Natural History of the United States*, Vol. 1, Little Brown & Co., Boston MA.
- Albertson, R.C., J.A. Markert, P.D. Danley, T.D. Kocher, 1999, "Phylogeny of a rapidly evolving clade: The cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa", *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 96:5107-5110.
- Allen, T.F.H., T. Hoekstra, 1992, *Toward a Unified Ecology*, Columbia University Press, New York.
- Allen, T.F.H., T. Starr, 1982, *Hierarchy. Perspectives for Ecological Complexity*, University of Chicago, Chicago.
- Amundsen, T., E. Forsgren, 2001, "Male mate choice selects for female coloration in a fish", *Proc. Natl. Acad. Sci, USA*, 98:13155-13160.
- Aquarium2000, sito del negozio d'acquari AQUARIUM 2000 di Roncadelle (BS), www.aquarium2000.it.
- Avise, J., 1994, *Molecular markers: natural history and evolution*, Chapman & Hall, London.
- Axelrod, H.R., 1993, *Lexicon of Cichlids*, T.F.H. Publications, New Jersey.
- Bailey, M., 1992, "Cichlid classics", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, pp. 90-92.
- Barlow, G., 2002, *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment in Evolution*, Perseus Publishing; trad. it. *Maestri dell'evoluzione*, Hydra Biblioteca, Sesto Continente Editore, 2003.
- Barrier, M., R.H. Robichaux, M.D. Purugganan, 2001, "Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98:10208-10213.
- Bateson, G., 1979, *Mind and Nature. A Necessary Unity*, Bantam Books; trad. it. *Mente e Natura*, Adelphi, Milano, 1984.
- Bateson, G., 1972, *Steps to an Ecology of Mind*, Paladin Books; trad. it. *Verso un'ecologia della mente*, Adelphi, Milano, 1976.
- Bertalanffy, L. von, 1968, *General System Theory*, Braziller, New York; trad. it. *Teoria generale dei sistemi*, Mondadori, 1971.
- Bloch, A., 1977, *Murphy's Law and Other Reasons Why Things Go Wrong*, Price Stern Sloan Pub.; trad. it. *La legge di Murphy – e altri motivi per cui le cose vanno a rovescio!*, Longanesi, Milano, 2002.

- Bloch, A., 1980, *Murphy's Law Book Two: More Reasons Why Things Go Wrong!*, Price Stern Sloan Pub.; trad. it. *Il secondo libro di Murphy – Nuovi motivi per cui le cose vanno storte!*, Longanesi, Milano, 1989.
- Bloch, A., 1988, *Murphy's Law Book Three: Wrong Reasons Why Things Go More*, Price Stern Sloan Pub.; trad. it. *Il terzo libro di Murphy – Altre pessime ragioni per cui il mondo va comunque avanti!*, Longanesi, Milano, 1990.
- Bocchi, G., M. Ceruti, 1993, *Origini di storie*, Feltrinelli, Milano.
- Bocchi, G., M. Ceruti (a cura di), 1985, *La sfida della complessità*, Feltrinelli, Milano.
- Bocchi, G., M. Ceruti, 1984, *Modi di pensare postdarwiniani. Saggio sul pluralismo evolutivo*, Dedalo, Bari.
- Bocchi, G., M. Ceruti, 1981, *Disordine e costruzione. Un'interpretazione epistemologica dell'opera di Jean Piaget*, Feltrinelli, Milano.
- Bouton, N., O. Seehausen, J.J.M. van Alphen, 1997, "Resource partitioning among rock-dwelling haplochromines (Pisces: Cichlidae)", *Lake Victoria. Ecol. Freshw. Fish*, 6:225-40.
- Brett, C.E., G. Baird, 1996, "Coordinated stasis ad evolutionary ecology of Silurian and Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin", in D.H. Erwin e E.L. Anstey (ed.), *New approaches to speciation in the fossil record*, Columbia University Press, New York.
- Brett, C.E., G. Baird, 1995, "Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian to Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin", in R. Anstey, D.H. Erwin (eds.), *Speciation in the fossil record*, Columbia University Press, New York, pp. 285-315.
- Brichard, P., 1989, *Pierre Brichard's Book of Cichlids and All the Other Fishes of Lake Tanganyika*, TFH Publications.
- Brichard, P., 1980, *Fishes of Lake Tanganyika*, TFH Publications.
- Ceruti, M., 1995, *Evoluzione senza fondamenti*, Laterza, Bari.
- Ceruti, M. (a cura di), 1992, *Evoluzione e Conoscenza. L'epistemologia genetica di Jean Piaget e le prospettive del costruttivismo*, Lubrina, Bergamo.
- Ceruti, M., 1989, *La danza che crea. Evoluzione e cognizione nell'epistemologia genetica*, Feltrinelli, Milano.
- Ceruti, M., 1986, *Il vincolo e la possibilità*, Feltrinelli, Milano.
- Ceruti, M., 1985, "Epistemologia genetica ed epistemologia naturale", presentazione a J. Piaget, R. Garcia, *Psicogenesi e storia delle scienze*, trad. it. Garzanti, pp. 7-18.
- Ceruti, M., E. Laszlo (a cura di), 1988, *Physis: abitare la terra*, Feltrinelli, Milano.
- Ceruti, M., L. Preta (a cura di), 1990, *Che cos'è la conoscenza?*, Laterza, Roma-Bari.
- Ceruti, M., P. Fabbri, G. Giorello, L. Preta (a cura di), 1994, *Il caso e la libertà*, Laterza, Roma-Bari.
- Chase, I.D., C. Tovey, D. Spangler-Martin, M. Manfredonia, 2002, "Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies", *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 99:5744-5749.
- Cesati, S., 2003, "Il «Fritto misto»", *GAEM notiziario mensile, febbraio 2003*, www.gaem.it

BIBLIOGRAFIA

- Cohen, A.S., M.J. Soreghan, C.A. Scholz, 1993, "Estimating the age of formation of lakes, an example from Lake Tanganyika, East African Rift system", *Geology*, 21:511-514.
- Coleman, R., 2002, "Identify your cichlid", cichlidresearch.com
- Coleman, R., 2000, "Revealing relationships", *Cichlid News Magazine*, January 2000, Aquatic promotions, pp. 32-34.
- Coleman, R., 1997, "How Old is Lake Victoria?", *Cichlid News Magazine*, January 1997, Aquatic promotions, pp. 14-15.
- Continenza, B., R. Cordeschi, E. Gagliasso, A. Ludovico e M. Stanzione (1984), *Evoluzione e modelli*, Editori Riuniti, Roma.
- Continenza, B. e E. Gagliasso (1996), *Giochi aperti in biologia*, FrancoAngeli, Milano.
- Cuvier, G., 1812, *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*, 4 voll., Déterville, Parise.
- Damuth, J., 1985, "Selection among 'species': A formulation in terms of natural function units", *Evolution*, 39:1132-1146.
- Danley, P.D., T.D. Kocher, 2001, "Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi", *Molecular Ecology*, 10:1075-1086.
- Darwin, C.R., 1877, *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilised by Insects*, seconda edizione, Murray, London; trad. it. *I diversi apparecchi per mezzo dei quali le orchidee vengono fecondate dagli insetti*, Utet, Torino, 1883.
- Darwin, C.R., 1872, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, John Murray, London; trad. it. *L'espressione delle emozioni nell'uomo e negli animali*, Boringhieri, Torino, 1982.
- Darwin, C.R., 1871, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2 voll., John Murray, London; trad. it. *L'origine dell'uomo*, in *Scritti antropologici*, Longanesi, Milano, 1971.
- Darwin, C.R., 1859, *On the origin of species by means of natural selection*, John Murray, London, sesta edizione 1872; trad. it. *L'origine delle specie*, Newton Compton, Roma, 2000.
- Darwin, C.R., 1842, *The Voyage of Beagle*, Ed. Henry Colburn, London; trad. it. *Viaggio di un naturalista intorno al mondo*, Einaudi, Torino, 1989.
- Darwin, F. (a cura di), 1899, *The Life and Letters of Charles Darwin*, vol. II, New York.
- Darwin, F. (a cura di), 1902, *More letters of Charles Darwin*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Dawkins, R., 1996, *Climbing Mount Improbable*, W.W. Norton & Company; trad. it. *Alla conquista del Monte Improbabile*, Mondadori, Milano, 1997.
- Dawkins, R., 1986, *The Blind Watchmaker*, Longman, London; trad. it. *L'orologiaio cieco*, Rizzoli, Milano, 1990.
- Dawkins, R., 1982, "Universal Darwinism", in D.S. Bendall (ed.), *Evolution from Molecules to Man*, Cambridge University Press, rep. in D. Hull, M. Ruse, *The Philosophy of Biology*, Oxford University Press, New York, 1998 pp. 15-37.

- Dawkins, R., 1982, *The Extended Phenotype. The Gene as the Unit of Selection*, W. H. Freeman, Oxford-San Francisco; trad. it. *Il fenotipo esteso. Il gene come unità di selezione*, Zanichelli, Bologna, 1986.
- Dawkins, R., 1980, "Good strategy or evolutionarily stable strategy?", in G.W. Barlow, J. Silverberg, *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture*, Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 331-367.
- Dawkins, R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford University Press, New York; trad. it. *Il gene egoista*, Mondadori, Milano, 1992.
- DeMason, L., 1993, "Similar species found on opposite coastlines in northern Lake Malawi – more clues to a step-wise speciation?" in A. Konings (a cura di) *The Cichlids Yearbook 3*, Cichlid Press, pp. 37-40.
- DeMason, L., 1991, "Victorian cichlids: exciting new discoveries", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 1*, Cichlid Press, pp. 54-56.
- Deutsch, J.C., 1997, "Colour diversification in Lake Malawi cichlids, evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection", *Biological Journal of the Linnean Society*, 62:1-14.
- Dobzhansky, T., 1937, *Genetics and the Origin of Species*, Columbia University Press, New York.
- Duris, P., G. Gohau, 1997, *Histoire des sciences de la vie*, Nathan Université, Paris; trad. it. *Storia della biologia*, Einaudi, Torino, 1999.
- Eccles, D.H., E. Trewavas, 1989, *Malawian cichlid fishes. The classification of some Haplochromine genera*, Lake Fish Movies, Herten, Germany.
- Eldredge, N., 2000, "The sloshing bucket: How the physical realm controls evolution", in J.P. Crutchfield e P. Schuster (a cura di), *Evolutionary dynamics: Exploring the interplay of selection, neutrality, accident and function*, Santa Fe.
- Eldredge, N., 1999, *The Pattern of Evolution*, Freeman & Co., New York; tr. it. *Le trame dell'evoluzione*, Cortina, Milano, 2002.
- Eldredge, N., 1995, *Reinventing Darwin*, tr. it. *Ripensare Darwin. Il dibattito alla Tavola Alta dell'evoluzione*, Einaudi, Torino, 1999.
- Eldredge, N., 1995, *Dominion*, Fitzhenry & Whiteside Ltd., Markham, Canada.
- Eldredge, N., 1992, "Guardare l'organizzazione del vivente con gli occhi del gene: un altro sguardo", in M. Ceruti (a cura di), *Evoluzione e conoscenza*, Lubrina, Bergamo, pp. 89-105.
- Eldredge, N., 1991, *The Miner's Canary. Unraveling the Mysteries of Extinction*, Prentice Hall, New York; trad. it. *Il canarino del minatore*, Sperling & Kupfer, Milano, 1995.
- Eldredge, N., 1989, *Macroevolutionary Patterns and Evolutionary Dynamics: Species, Niches, and Adaptive Peaks*, McGraw-Hill, New York.
- Eldredge, N., 1989, "Punctuated equilibria, rates of change and large-scale entities in evolutionary systems", *J. Social. Biol. Struct.* 12:173-84.
- Eldredge, N., 1987, *Life Pulse. Episodes from the Story of the Fossil Record*, Facts On File Publication, New York.

BIBLIOGRAFIA

- Eldredge, N., 1987, "Progress in evolution?", *New Scientist*; trad. it. "Progresso nell'evoluzione?", in M. Ceruti, E. Laszlo (a cura di), 1988, *Physis: abitare la Terra*, Feltrinelli, Milano, pp. 103-112.
- Eldredge, N., 1986, "Information, Economics and Evolution", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:351-69.
- Eldredge, N., 1985a, *Time Frames: The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*, Simon and Schuster, New York; trad. it. *Strutture del tempo*, Hopefulmonster, Firenze, 1991.
- Eldredge, N., 1985b, *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, Columbia University Press, New York.
- Eldredge, N., 1972, "Systematics and Evolution in *Phacops rana* and *Phacops iowensis* in the Middle Devonian of North America", *Bulletin of The American Museum of Natural History*, 47:45-114.
- Eldredge, N., 1971, "The Allopatric Model and Phylogeny in Paleozoic Invertebrates", *Evolution*, 25:156-167.
- Eldredge, N., S. J. Gould, 1972, "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism", in T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, Freeman, San Francisco; trad. it. "Gli equilibri punteggiati: un'alternativa al gradualismo filetico", in N. Eldredge, *Strutture del tempo*, Hopefulmonster, Firenze, 1991, pp. 221-260.
- Eldredge, N., M. Grene, 1992, *Interactions: The Biological Context of Social Systems*, Columbia University Press.
- Eldredge, N., S.N. Salthe, 1984, "Hierarchy and evolution", in Dawkins, Ridley (ed.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 1:182-206.
- Eldredge, N., S. Stanley (ed.), 1984, *Living Fossils*, Springer-Verlag, New York.
- Evans, R.I., 1973, *Jean Piaget. The Man and His Ideas*, Dutton, New York; trad. it. *Jean Piaget. Cos'è la psicologia*, Newton & Compton, Roma, 2000.
- Farias, I.P., G. Ortì, A. Meyer, 2000, "Total evidence: molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes", *Journal of Experimental Zoology (Mol. and Dev. Evol.)*, 288:76-92.
- Farias, I.P., G. Ortì, I. Sampaio, H. Schneider, A. Meyer, 1999, "Mitochondrial DNA Phylogeny of the family Cichlidae: Monophyly and Fast Molecular Evolution of the Neotropical Assemblage", *Journal of Molecular Evolution*, 48:703-711.
- Finley, L., 1991, "Eggspots and Ocelli", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 1*, Cichlid Press, 96-97.
- Fisher, R., 1930, *The genetical theory of natural selection*, Clarendon Press, Oxford.
- Foerster, H. von, G.W. Zopf (a cura di), 1962, *Principles of Self-Organization*, Pergamon, New York.
- Fontana, W., P. Schuster, 1998, "Continuity in evolution: on the nature of transitions", *International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA)*, Austria, Interim report, IR-98-039.
- Fox Keller, E., 2000, *The Century of the Gene*, Harvard Univ. Press; trad. it. *Il secolo del gene*, Garzanti, 2001.

- Francis, R.C., G.W. Barlow, 1993, "Social control of primary sex differentiation in the Midas cichlid", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90:10673-10675.
- Fryer, G., 1977, "Biological implications of a suggested Late Pleistocene dessication of Lake Victoria", *Hydrobiologia*, 354:177-82.
- Fryer, G., 1960, "Concerning the proposed introduction of Nile Perch into Lake Victoria", *E. Afr. Agric. J.*, 25:267-270.
- Fryer, G., T.D. Iles, 1972, *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*, Oliver & Boyd, London.
- Galis, F., J.A.J. Metz, 1997, "Why there are so many cichlid species? On the interplay of speciation and adaptive radiation", *International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA)*, Austria, Interim report, IR-97-072.
- Galis, F., E.G. Drucker, 1996, "Pharyngeal biting mechanics in centrarchids and cichlids: Insights into a key evolutionary innovation", *J. Evol. Biol.*, 9: 641-670.
- Galton, F., 1889, *Natural Inheritance*, Macmillan, London.
- Galton, F., 1869, *Hereditary Genius*, Macmillan, London.
- Garcia, L., 1991, *The Fractal Explorer*, Synamic Press, Santa Cruz, California.
- Geerts, M., 1996, "The age of cichlid fishes", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 6*, Cichlid Press, pp. 92-95
- Geerts, M., 1995, "Malawi cichlids: a different perspective", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 5*, Cichlid Press, pp. 92-95
- Geerts, M., 1993, "Livebearing cichlids?", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 3*, Cichlid Press, pp. 92-93
- Geerts, M., 1992, "The cichlid bible", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, pp. 88-89
- Geerts, M., 1991, "The last minutes of speciation", in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 1*, Cichlid Press, pp. 94-95.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E., 1818, *Philosophie anatomique*, J.-P. Baillière, Paris.
- Ghiselin, M.T., 1974, "A radical solution to the species problem", in *Syst. Zool.*, 23:536-544.
- Ghiselin, M.T., 1969, *The Triumph of the Darwinian Method*, Univ. of Chicago Press, Chicago; trad. it. *Il trionfo del metodo darwiniano*, Il Mulino, Bologna, 1981.
- Godin, J.-G.J., L.A. Dugatkin, 1996, "Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93:10262-10267.
- Goldschmidt, R., 1940, *The Material Basis of Evolution*, Yale University Press, New Haven (Conn.).
- Goldschmidt, T., 1994, *Darwin's Dream Pond: Drama in Lake Victoria*, MIT Press, Cambridge, Mass., 1998; trad. it. *Lo strano caso del Lago Vittoria. Storia naturale di un microcosmo in bilico*, Einaudi, Torino, 1999.
- Goldschmidt, T., 1991, "Egg mimics in haplochromine cichlids from Lake Victoria", *Ethology*, 88:177-190.

BIBLIOGRAFIA

- Goldschmidt, T., J. De Visser, 1990, "On the possible role of eggs mimics in speciation", *Acta Biotheoretica*, 38:125-134.
- Goldschmidt, T., F. Witte, 1992, "Explosive speciation and adaptive radiation of haplochromine cichlids from Lake Victoria: an illustration of the scientific values of a lost species flock", in *Mitteilungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 13:101-7.
- Gould, S.J., 2002a, *The Structure of Evolutionary Theory*, Belknap Harvard, New York; trad. it. *La struttura della teoria evuzionista*, Codice Edizioni, 2003.
- Gould, S.J., 2002b, *I Have Landed: The End of a Beginning in Natural History*, Three Rivers Press.
- Gould, S.J., 1996, *Full House: the Spread of Excellence from Plato to Darwin*, Harmony, New York; trad. it. *Gli alberi non crescono fino al cielo*, Mondadori, Milano, 1997.
- Gould, S.J., 1995, *Dinosaurs in a Haystack*, Harmony, New York.
- Gould, S. J., 1993, *Eight Little Piggies*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Otto piccoli porcellini*, Bompiani, Milano, 1994.
- Gould, S. J., 1992, "La ruota della fortuna e il cuneo del progresso", in L. Preta (a cura di), *Immagini e metafore della scienza*, Laterza, Roma-Bari, pp. 39-73.
- Gould, S. J., 1991a, *Bully for Brontosaurus*, W. W. Norton, New York (parti 6-10); trad. it. *Risplendi grande lucciola*, Feltrinelli, Milano, 1994.
- Gould, S. J., 1991b, *Bully for Brontosaurus*, W. W. Norton, New York (parti 1-5); trad. it. *Bravo Brontosauo*, Feltrinelli, Milano, 1992.
- Gould, S. J., 1991c, "Foreword" a D. Raup, *Extinction. Bad Gene or Bad Luck?*; trad. it. *L'estinzione. Cattivi geni o cattiva sorte?*, introduzione, Einaudi, Torino, 1994.
- Gould, S. J., 1989, *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*, W. W. Norton, New York; trad. it. *La vita meravigliosa*, Feltrinelli, Milano, 1990.
- Gould, S. J., 1988, "On Replacing the Idea of Progress with an Operational Notion of Directionality", in M. H. Nitecki (ed.), *Evolutionary Progress*, Chicago University Press, Chicago, pp. 319-338; rep. in D.L. Hull e M. Ruse, 1988, *The Philosophy of Biology*, Oxford University Press, New York, pp. 650-668.
- Gould, S. J., 1987a, *An Urchin in the Storm. Essays about Books and Ideas*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Un riccio nella tempesta*, Feltrinelli, Milano, 1991.
- Gould, S. J., 1987b, *Time's Arrow, Time's Cycle. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.); trad. it. *La freccia del tempo, il ciclo del tempo*, Feltrinelli, Milano, 1989.
- Gould, S. J., 1986, "Darwinism Defined: the difference between fact and theory", in *Discover*, New York.
- Gould, S. J., 1985a, *The Flamingo's Smile*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Il sorriso del fenicottero*, Feltrinelli, Milano, 1987.
- Gould, S.J., 1985b, "The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology", *Paleobiology* 11:2-12.

- Gould, S. J., 1983a, "Irrelevance, submission, and partnership: the changing role of palaeontology in Darwin's three centennials, and a modest proposal for macroevolution", in D. S. Bendall (ed.), *Evolution from molecules to men*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 347-66.
- Gould, S. J., 1983b, *Hen's Teeth and Horse's Toes*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Quando i cavalli avevano le dita*, Feltrinelli, Milano, 2000.
- Gould, S. J., 1983c, "The hardening of the modern synthesis", in M. Grene (ed.), *Dimensions of Darwinism*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 71-93.
- Gould, S. J., 1982a, "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory", *Science*, 216:380-87; trad. it. "Il darwinismo e l'ampliamento della teoria evoluzionista", in G. Bocchi e M. Ceruti (a cura di), *La sfida della complessità*, Feltrinelli, Milano, 1985, pp. 227-45.
- Gould, S. J., 1982b, "The Meaning of Punctuated equilibrium and Its Role in Validating a Hierarchical Approach to Macroevolution", in R. Milkman (ed.), *Perspectives on Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland (Ma.); trad. it. "Gli equilibri punteggiati convalidano un approccio gerarchico alla macroevoluzione", *Scientia*, vol. 118, 1983, pp. 159-73.
- Gould, S. J., 1982c, "The Uses of Heresy", introduzione a R. Goldschmidt, *The Material Basis of Evolution*, reprint, Yale University Press, New Haven, pp. xiii - xlii.
- Gould, S. J., 1981a, *The Mismeasure of Man*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Intelligenza e pregiudizio*, Editori Riuniti, Roma, 1991.
- Gould, S. J., 1981b, "On the evolutionary biology of constraints", *Daedalus*, Spring 1981, pp. 39-52.
- Gould, S. J., 1980, *The Panda's Thumb*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Il pollice del panda*, Il Saggiatore, Milano, 2001.
- Gould, S. J., 1978, "Sociobiology: the Art of Storytelling", *New Scientist*, 80:530-533.
- Gould, S. J., 1977a, *Ever Since Darwin*, W. W. Norton, New York; trad. it. *Questa idea della vita*, Editori Riuniti, Roma, 1984.
- Gould, S. J., 1977b, *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Gould, S. J., 1974a, "The Evolutionary Significance of 'Bizarre' structures: Antler Size and Skull Size in the 'Irish Elk'", *Evolution*, 28:191-220.
- Gould, S. J., 1974b, "Allometry in Primates, with Emphasis on Scaling and the Evolution of the Brain", *Approaches to Primate Paleobiology. Contrib. Primatol.*, 5:244-292.
- Gould, S. J., 1972, "Allometric Fallacies and the Evolution of Gryphaea: a New Interpretation Based on White's criterion of Geometric Similarity", *Evolutionary Biology*, 6:91-119.
- Gould, S. J., 1971a, "Geometric Similarity in Allometric Growth: a Contribution to the Problem of Scaling in the Evolution of Size", *American Naturalist*, 105:113-136.
- Gould, S. J., 1971b, "D'Arcy Thompson and the Science of Form", *New Literary History*, 2(2):229-258.
- Gould, S. J., 1970a, "Evolutionary Paleontology and the Science of Form", *Earth-Science Reviews*, 6:77-119.
- Gould, S. J., 1970b, "Coincidence of Climatic and Faunal Fluctuations in Pleistocene Bermuda", *Science*, 168:572-573.

BIBLIOGRAFIA

- Gould, S. J. e C. B. Calloway, 1980, "Clams and Brachiopods – Ships that Pass in the Night", *Paleobiology*, 6:383-96.
- Gould, S. J. e N. Eldredge, 1977, "Punctuated Equilibria: the Tempo and Mode of Evolution Reconsidered", *Paleobiology*, 3:115-51.
- Gould, S. J. e R. C. Lewontin, 1979, "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist Programme", *Proc. R. Soc. London*, B, 205:581-98.
- Gould, S. J., D. Raup, J. Sepkoski, T. Schopf e D. Simberloff, 1977, "The Shape of Evolution: a Comparison of Real and Random Clades", *Paleobiology*, 3:23-40.
- Gould, S. J. e E. S. Vrba, 1982, "Exaptation, a Missing Term in the Science of Form", *Paleobiology*, 8(1):4-15.
- Gould, S. J. e D. S. Woodruff (1978), "Natural History of Cerion VIII: Little Bahama Bank - a Revision Based on Genetics, Morphometrics and Geographic Distribution", *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 148:371-415.
- Greenwood, P.H., 1974, "The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa: the biology and evolution of a species flock", *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, Suppl., VI, pp. 1-134.
- Grene, M.J., 1987, "Hierarchies in biology", *American Scientist*, 75:504-510.
- Hennig, W., 1950, *Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutcher Zentralverlag, Berlin; trad. *Phylogenetic systematics*, University of Illinois Press, Urbana, 1966.
- Hoffmann, H.A., M.E. Benson, R.D. Fernald, 1999, "Social status regulates growth rate: Consequences for life-history strategies", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96:14171-14176.
- Hull, D.L., M. Ruse (a cura di), 1998, *The Philosophy of Biology*, Oxford Readings in Philosophy, Oxford University Press, New York.
- Hull, D.L., 1980, "Individuality and selection", *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, 11:311-332.
- Hull, D.L., 1976, "Are species really individuals?", *Systematic Zool.*, 25:174-191.
- Hull, D.L., 1973, *Darwin and His Critics*, Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Huxley, J.S., 1942, *Evolution, the modern synthesis*, Allen and Unwin, London.
- Huxley, J.S. (a cura di), 1940, *The New Systematics*, Clarendon Press, Oxford.
- Johnson, T.C., C.A. Scholz, M.R. Talbot, K. Kelts, R.D. Ricketts, G. Ngobi, K. Beuning, I. Ssemmanda, J.W. McGill, 1996, "Late Pleistocene dessication of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes", *Science*, 273:1091-1093.
- Kauffman, S.A., 1993, *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, Oxford.
- Kaufman, L.S., L.J. Chapman, C.A. Chapman, 1997, "Evolution in fast forward: haplochromine fishes of the Lake Victoria region", *Endeavour* 21:23-30.
- Kawanabe, H., J.E. Cohen, K. Iwasaki (a cura di), 1993, *Mutualism and Community Organization: Behavioural, Theoretical, and Food-web Approaches*, Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Keenleyside, H.A. (a cura di), 1991, *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*, Chapman and Hall, London.

- Kellogg, K.A., J.R. Stauffer, 1998, "A Species Definition for Lake Malawi Cichlids", in E. Schraml, *African Cichlids I Malawi-Mbuna (AQUALOG-Reference Books)*, Verlag A.C.S. GmbH.
- Kielan, M., 2001, "R'evolution' in Malawi tank or forbidden fruit", *Cichlid Room Companion*, www.cichlidae.com.
- Kocher, T.D., J.A. Conroy, K.R. McKaye, J.R. Stauffer, S.F. Lockwood, 1995, "Evolution of NADH dehydrogenase subunit 2 in East African cichlid fish", *Molec. Phylo. Evol.*, 4:420-432.
- Kocher, T.D., W.-J. Lee, H. Sobolewska, D. Penman, B. McAndrew, 1998, "A genetic linkage map of a cichlid fish, the Tilapia (*Oreochromis niloticus*)", *Genetics*, 148:1225-1232.
- Konings, A., 1998a, *Tanganyika Cichlids in their natural habitat*, Hollywood Import & Export Inc.
- Konings, A., 1998b, *Tanganyika cichlids*, Cichlid Press, Ahornweg, Germany.
- Konings, A., 1998, "Comments on the revision of *Pseudotropheus zebra*", in E. Schraml, *African Cichlids I Malawi-Mbuna (AQUALOG-Reference Books)*, Verlag A.C.S. GmbH.
- Konings, A., 1996, "Cichlids as a model for evolution", Cichlid room meeting, *Cichlid Room Companion*, www.cichlidae.com.
- Konings, A., 1995, "The *Tropheus* of southern Tanzania", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 5*, Cichlid Press, pp. 10-17.
- Konings, A., 1994, "Tanganyikan cichlids: the distribution patterns of *Tropheus* species", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 6*, Cichlid Press, pp. 28-36.
- Konings, A., 1993, "Speciation, DNA and *Tropheus*", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 3*, Cichlid Press, pp. 24-27.
- Konings, A., 1993, "Malawian cichlids: a revision of the genus *Sciaenochromis*", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 3*, Cichlid Press, pp. 28-36.
- Konings, A., 1992, "Tanganyikan cichlids: clues to a step-wise speciation?" in A. Konings (a cura di) *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, pp. 6-9.
- Konings, A., 1992, "The spawning-techniques of Malawian haplochromines", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, p. 97.
- Konings, A., 1991, *Konings' Book of Cichlids and All the Other Fishes of Lake Malawi*, TFH Publications.
- Konings, A., 1989, *Malawi cichlids in their natural habitat*, Cichlid Press, Zevenhuizen, Netherlands.
- Kornfield, I., P.F. Smith, 2000, "African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology", *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31:163-96.
- Iwasa, Y., A. Pomiankowski, 1995, "Continual change in mate preferences", *Nature (London)*, 377:420-422.
- Leoni, L., 2001a, editoriale di *Hydra*, 3, Sesto Continente Editore, p. 7.
- Leoni, L., 2001b, "Classificare: perché cambiano i nomi?", *Hydra*, 3, Sesto Continente Editore, pp. 56-57.
- Lerner, I.M., 1954, *Genetic Homeostasis*, John Wiley, New York.
- Lévi-Strauss, C., 1962, *La pensée sauvage*, Plon, Paris; trad. it. *Il pensiero selvaggio*, Il Saggiatore, Milano, 1979.

BIBLIOGRAFIA

- Lewontin, R.C., 2000, *It Ain't Necessarily So: The Dream of the Human Genome and Other Illusions*, New York Review of Books, New York; trad. it. *Il sogno del genoma umano ed altre illusioni della scienza*, Laterza, Bari.
- Lewontin, R.C., 1998, *Gene, organismo e ambiente. I rapporti causa-effetto in biologia*, Laterza, Roma-Bari, 2002.
- Lewontin, R.C., 1991, *Biology as Ideology. The Doctrine of DNA*, Anansi Press Limited, Concord (Canada); trad. it. *Biologia come ideologia. La dottrina del Dna*, Bollati Boringhieri, Torino, 1993.
- Lewontin, R.C., 1985, "Darwin, Mendel and the Mind" in *The New York Review of Books*, trad. it. in *Il sogno del genoma umano ed altre illusioni della scienza*, Laterza, 2002 pp. 61-86.
- Lewontin, R.C., 1983, "Darwin's Revolution" in *The New York Review of Books*, trad. it. in *Il sogno del genoma umano ed altre illusioni della scienza*, Laterza, 2002 pp. 35-60.
- Lewontin, R.C., 1979, "Sociology as an Adaptationist Program", *Behavioral Science*, 24:5-14.
- Lewontin, R.C., 1978, "L'adattamento", in V. Parisi e L. Rossi (a cura di), *Adattamento Biologico*, Quaderni di "Le Scienze", n. 27, 1985, pp. 3-13.
- Lewontin, R.C., 1977, "Adattamento", in *Enciclopedia Einaudi*, Torino, vol. 1, pp. 198-214.
- Lewontin, R.C., 1974, *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, Columbia University Press, New York.
- Lewontin, R.C., 1970, "The Units of Evolution", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1:1-16.
- Lewontin, R.C., 1983a, *Gene, Organism and Environment*, in D. S. Bendall (ed.), *Evolution from molecules to men*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 273-86.
- Lewontin, R.C., 1983b, "The Organism as the Subject and Object of Evolution", *Scientia*, 118:65-82.
- Lewontin, R.C., 1982, *Human Diversity*, Scientific American Library, New York; trad. it. *La diversità umana*, Zanichelli, Bologna, 1987.
- Lewontin, R.C., R. Levins, 1978, "Evoluzione", in *Enciclopedia Einaudi*, Vol. 5, Torino, pp. 995-1051.
- Lewontin, R. C., S. Rose e L. Kamin, 1984, *Not in Our Genes, Ideology and Human Nature*, Penguin, Harmondsworth, New York; trad. it. *Il gene e la sua mente*, Mondadori, Milano, 1983.
- Lieberman, B.S., S. Dudgeon, 1996, "An evaluation of stabilizing selection as a mechanism for stasis", *Paleogeog. Paleoclimat. Paleoecol.*, 127:229-238.
- Liem, K.F., 1973, "Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws", *Syst. Zool.*, 22: 425-441.
- Liem, K.F., 1980, "Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes", *Amer. Zool.*, 20:295-314.
- Linneo, C., 1735, *Systema naturae, siver tria regna naturae systematicae proposita per classes, ordines, genera et species*, XIII ed., a cura di J.F.Gmelin, G.E.Bauer, Lipsia, 1791.
- Mandelbrot, B., 1983, *The Fractal Geometry of Nature*, Freeman, New York; trad. it. *La geometria della natura*, Imago, Milano, 1987.
- Margulis, L., 1993, *Symbiosis in Cell Evolution*, 2nd edition, Freeman, San Francisco.

- Maynard Smith, J., 1987, "Darwinism stays unpunctured", *Nature*, 330:516.
- Maynard Smith, J., 1982, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J., 1958, *The Theory of Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge; trad. it. *La teoria dell'evoluzione*, Newton Compton, Roma, 1976.
- Mayr, E., 2002, *What Evolution is*, Basic Books, New York.
- Mayr, E., 1992, "Speciational evolution and punctuated equilibria", in A. Somit, S.A. Peterson (eds.), *The Dynamics of Evolution*, Cornell University Press, Ithaca NY, pp. 21-53.
- Mayr, E., 1991, *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.; trad. it. *Un lungo ragionamento: genesi e sviluppo del pensiero darwiniano*, Bollati Boringhieri, Torino, 1994.
- Mayr, E., 1988, *Towards a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E., 1982, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Belknap Press; trad. it. *Storia del pensiero biologico*, Bollati Boringhieri, Torino, 1990.
- Mayr, E., 1969, "The biological meaning of species", *Biological Journal of Linnean Society*, 1:311-320.
- Mayr, E., 1963, *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Cambridge (Mass.), trad. it. *L'evoluzione delle specie animali*, Einaudi, Torino, 1970.
- Mayr, E., 1959, "Where are we?", *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 24:1-14.
- Mayr, E., 1954, "Change of genetic environment and evolution", in J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford (a cura di) *Evolution as a Process*, pp. 157-180, Allen and Unwin, London.
- Mayr, E., 1942, *Systematics and the origin of the species from the viewpoint of a zoologist*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1999.
- Mayr, E., W. Provine (a cura di), 1980, *The Evolutionary Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- McKaye, K.R., 1991, "Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi, Africa", in M.H.A. Keenleyside (a cura di), *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*, Chapman and Hall, London.
- Melandri, G., P. Salvagiani, 2001, "Tanganica, la varietà, l'eleganza, la bellezza", *Hydra*, 3, Sesto Continente Editore, pp. 52-59.
- Meyer, A., L.L. Knowles, E. Verheyen, 1996, "Widespread geographical distribution of mitochondrial haplotypes in rock-dwelling cichlid fishes from Lake Tanganyika", *Mol. Ecol.*, 5:341-50.
- Meyer, A., T.D. Kocher, P. Basasibwaki, A.C. Wilson, 1990, "Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences", *Nature*, 347: 550-553.
- Miller, G., 2000, *The Mating Mind. How Sexual Choice Shaped the Evolution of Human Nature*, Doubleday; trad. it. *Uomini, donne e code di pavone*, Einaudi, Torino, 2000.
- Miller, J., B. van Loon, 1982, *Darwin for Beginners*, Pantheon; trad. it. *Darwin. Per cominciare*, Feltrinelli, Milano, 1995.

BIBLIOGRAFIA

- Mooney, H.A., E.E. Cleland, 2001, "The evolutionary impact of invasive species", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98:5446-5451.
- Moran, P., I. Kornfield, P. Reinthal, 1994, "Molecular systematics and radiation of the haplochromine cichlids (Teleostei: Perciformes) of Lake Malawi", *Copeia* 2:274-288.
- Nagl, S., H. Tichy, W.E. Mayer, N. Takezaki, N. Takahata, J. Klien, 2000, "The origin and age of haplochromine fishes in Lake Victoria, East Africa", *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267:1049-1061.
- Nagl, S., H. Tichy, W.E. Mayer, N. Takahata, J. Klein, 1998, "Persistence of neutral polymorphisms in Lake Victoria cichlid fish", in *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95:14238-14243.
- Nelson, J.S., 1994, *Fishes of the World*, third edition, John Wiley & sons, New York.
- Nelson, J.S., 1984, *Fishes of the World*, second edition, John Wiley & sons, New York.
- Nelson, J.S., 1976, *Fishes of the World*, John Wiley & sons, New York.
- Nieddu, G., 1995, *Strategie riproduttive nei Ciclidi (Pesci, Teleostei). Studio sperimentale condotto su alcune specie allevate in cattività*, tesi di laurea Univ. degli Studi, Milano.
- Nieddu, G., E. Serrelli (a cura di), 2002, «*La vita meravigliosa: complessità nel cespuglio evolutivo dei Ciclidi (pesci, Teleostei)*», vol. 1, materiale di ricerca del GRICO (Gruppo di Ricerca Interdisciplinare sulla Complessità, www.grico.org), Università degli Studi di Milano-Bicocca, Dipartimento di Epistemologia ed Ermeneutica della Formazione, dicembre 2002.
- Oliver, M.K., 2003, "Checklist of the Cichlid Fishes of Lake Malawi (Lake Nyasa)", www.malawicichlids.com.
- Oliver, M.K., 1998, "Are There Any Cladistic Analyses of Malawi Cichlids?", www.malawicichlids.com.
- Oliver, M.K., 1984, *Systematics of African cichlid fishes: Determination of the most primitive taxon, and studies on the haplochromines of Lake Malawi (Teleostei: Cichlidae)*, Unpublished Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut.
- Omodeo, P., 2000, introduzione a C. Darwin, *L'origine delle specie*, Newton-Compton, Roma, 2000, pp. 7-24.
- Oppen, M.J.H. van, C. Rico, G.F. Turner, G.M. Hewitt, 2000, "Extensive Homoplasy, Nonstepwise Mutations, and Shared Ancestral Polymorphism at a Complex Microsatellite Locus in Lake Malawi Cichlids", *Mol. Biol. Evol.*, 14(4):489-498.
- Paley, W., 1802, *Natural Theology: or, Evidences of the Existence and Attribute of the Deity, Collected From the Appearances of Nature*, R. Faulder, London.
- Paterson, H.E.H., 1985, "The recognition concept of species", in Vrba, E.S. (a cura di), *Species and speciation*, Transvaal Museum Monographs, Pretoria, 4.
- Piaget, J., 1975, *I meccanismi percettivi*, Giunti Barbera, Firenze.
- Piaget, J., 1973a, "L'epistemologia genetica", in R.I. Evans, *Jean Piaget. Cos'è la psicologia*, trad. it. Newton & Compton, Roma, 2000, pp. 29-42.
- Piaget, J., 1973a, "Autobiografia", in R.I. Evans, *Jean Piaget. Cos'è la psicologia*, trad. it. Newton & Compton, Roma, 2000, pp. 115-137.

L'ECOLOGIA DELL'EVOLUZIONE

- Piaget, J., 1970a, *Psychologie et épistémologie*, Denoel-Gonthier, Paris; trad. it. *Psicologia ed epistemologia*, Loescher, Torino, 1974.
- Piaget, J., 1970b, *La psicologia del bambino*, Einaudi, Torino.
- Piaget, J., 1970c, *L'épistémologie génétique*, PUF, Paris; trad. it. *L'epistemologia genetica*, Laterza, Bari, 1993.
- Piaget, J., 1969, *Logica e psicologia*, La Nuova Italia, Firenze.
- Piaget, J., 1967a, *Biologie et connaissance*, Gallimard, Paris; trad. it. *Biologia e conoscenza*, Einaudi, Torino, 1983.
- Piaget, J., 1967b, *Lo sviluppo mentale del bambino e altri studi di psicologia*, Einaudi, Torino.
- Piaget, J., 1950, *Introduction à l'épistémologie génétique*, vol. I: *La pensée mathématique*, PUF, Paris; trad. it. *Introduzione all'epistemologia genetica. Il pensiero matematico*, Emme Edizioni, Milano, 1982.
- Piaget, J., 1947, *La psychologie de l'intelligence*, Colin, Paris; trad. it. *Psicologia dell'intelligenza*, Editrice Universitaria, Firenze, 1952.
- Piaget, J., 1937, *La constuction du réel chez l'enfant*, Delachaux et Niestlé, Neuchatel; trad. it. *La costruzione del reale nel bambino*, La Nuova Italia, Firenze, 1971.
- Piaget, J., R. Garcia, 1983, *Psicogenesi e storia delle scienze*, tr. it. Garzanti, 1985.
- Pievani, T., 2003a, "The Italian approach to emergence, contingent evolution, and consciousness: the case of human evolution", atti del convegno del 5-10 ottobre 2003, Esalen Institute, Big Sur, California.
- Pievani, T., 2003b, "Rhapsodic evolution: essay on exaptation and evolutionary pluralism", *World Futures*, 59:63-81.
- Pievani, T., 2003, "Una nuova biologia della complessità", *Lettera Internazionale*, 75.
- Pievani, T., 2002, *Homo sapiens e altre catastrofi. Per un'archeologia della globalizzazione*, Meltemi, Roma.
- Pievani, T., 2002, "Il segreto dei trilobiti", Prefazione all'edizione italiana di N. Eldredge, *Le trame dell'evoluzione*, Cortina.
- Poll, M., 1986, "Classification des cichlidae du lac Tanganyika, tribus, genres et especes", in *Memoires de la Classes Des Sciences*, Academie Royale de Belgique, Bruxelles.
- Pomiankowski, A., Y. Iwasa, 1998, "Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95:5106-5111.
- Provine, W.B., 1986, *Sewall Wright and Evolutionary Biology*, University of Chicago Press, Chicago IL.
- Provine, W.B., 1983, "The development of Wright's theory of evolution: systematics, adaptation, and drift", in M. Grene (a cura di), *Dimensions of Darwinism*, Cambridge University Press, Cambridge UK, pp. 43-70.
- Provine, W.B., 1971, *Origins of Theoretical Population Genetics*, University of Chicago Press, Chicago IL.

BIBLIOGRAFIA

- Riehl, R., H.A. Baensch, 1982, *Mergus Aquarium Atlas*, vol. 1, Baensch-Mergus; trad. it. *Atlante di Aquarium – volume 1*, Primaris, Milano, 1997.
- Rüber, L., E. Verheyen, A. Meyer, 1999, “Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika”, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:10230-10235.
- Salthe, S.N., 1985, *Evolving hierarchical systems: their structure and representation*, Columbia University Press, New York.
- Salthe, S., 1975, “Problems of macroevolution (molecular evolution, phenotype definition, and canalization) as seen from a hierarchical viewpoint”, *American Zoologist*.
- Schraml, E., 1998, *African Cichlids I Malawi-Mbuna (AQUALOG-Reference Books)*, Verlag A.C.S. GmbH.
- Seehausen, O., 1994, “Victorian cichlids part III: The epilithic algae scrapers”. in Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 4*, Cichlid Press, pp. 42-51.
- Seehausen, O., 1993, “Victorian cichlids part II: The oral shelling/crushing molluscivores”. in Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 3*, Cichlid Press, pp. 50-55.
- Seehausen, O., 1992, “Victorian cichlids part I: Introduction to taxonomy and ecology”, in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, pp. 54-59.
- Seehausen, O., Bouton, N., 1996, “Polychromatism in rock dwelling Lake Victoria cichlids: types, distribution and observations on their genetics”, in Ad Konings (ed.), *The Cichlids Yearbook 6*, Cichlid Press, pp. 36-45.
- Seehausen, O., J.J.M. van Alphen, F. Witte, 1997, “Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection”, *Science*, 277:1808-1811.
- Schraml, E., 1998, *African Cichlids I Malawi-Mbuna (AQUALOG-Reference Books)*, Verlag A.C.S. GmbH.
- Semovski, S.V., Yu. S. Bukin, D. Yu. Sherbakov, 2002, “Speciation in one-dimensional population – adaptive dynamics and neutral molecular evolution”, *Electronic journal «INVESTIGATED IN RUSSIA»* 1397-1408.
- Serrelli, E., 2002, “L’epistemologia genetica e le trame dell’evoluzione”, *Scie. Giornalino degli studenti di Scienze dell’Educazione*, 8:28-32, www.studentibicocca.it/scie.
- 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-Oxford.
- Solé, R., B. Goodwin, 2000, *Signs of life. How complexity pervades biology*, Basic Books, New York.
- Spreinat, A., 2001, “Malawi. Mbuna e Utaka: il popolo dei colori”, in *Hydra 3*, Sesto Continente Editore, pp. 28-43.
- Stanley, S.M., 1979, *Macroevolution: Pattern and Process*, W.H. Freeman, San Francisco CA.
- Stanley, S.M., 1975, “A theory of evolution above the species level”, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 72:646-650.
- Stauffer, J.R., K.A. Kellogg, 1996, “Sexual Selection in Lake Malawi Cichlids”, in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 6*, Cichlid Press, pp. 23-28.

- Stenseth, N.C., J. Maynard Smith, 1984, "Coevolution in ecosystems: Red Queen evolution or stasis?", *Evolution*, 38:870-80.
- Stiassny, M.L.J., 1997, "A phylogenetic overview of the lamprologine cichlids of Africa (Teleostei, Cichlidae): a morphological perspective", *S. Afr. J. Sci.*, 93:513-523.
- Stiassny, M.L.J., 1994, "A tangled web: cichlids and their relatives", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 4*, Cichlid Press, pp. 91-94.
- Stiassny, M.L.J., J.S. Jensen, 1987, "Labroid intra-relationships revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity", *Bull. Mus. Comp.*, 151(5):269-319.
- Sturmbauer, C., 1998, "Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptive radiation", *J. Fish. Biol.*, 53:18-36.
- Sturmbauer, C., E. Verheyen, A. Meyer, 1993, "Mitochondrial phylogeny of the Lamprologine, the major substrate spawning lineage of cichlid fishes from Lake Tanganyika in Eastern Africa", *Molec. Biol. Evol.*, 11:691-703.
- Sturmbauer, C., A. Meyer, 1992, "Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes", in *Nature* 358:578-581.
- Tepoot, T., I. Tepoot, 1995, *Cichlids: The Pictorial Guide*, 2nd ed., New Life Publications.
- Thompson, D'Arcy W., 1917, *On Growth and Form*, Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.
- Trewavas, E., 1992, "Fertilization in mouthbrooding cichlids", in A. Konings (a cura di), *The Cichlids Yearbook 2*, Cichlid Press, pp. 93-96.
- Vermeij, G., 1974, "Adaptation, versatility, and evolution". *Syst. Zool.*, 22: 466-477.
- Voltaire, 1759, *Candide*; trad. it. *Candido*, Orsa Maggiore, Torriana, 1995.
- Vrba, E.S., 1985, "Environment and evolution: Alternative cause of the temporal distribution of evolutionary events", *South African Journal of Sciences*, 81.
- Vrba, E.S., N. Eldredge, 1984, "Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory", *Paleobiology*, 10:146-71.
- Vrba, E.S., S.J. Gould, 1986, "The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated", *Paleobiology*, 12:217-28.
- Walls, J. G., 1993a, "The cichlids of Lake Victoria", in H. Axelrod, *Lexicon of Cichlids*, T.F.H. Publications, New Jersey, pp. 393-419.
- Walls, J. G., 1993b, "Why are they called Cichlids?" in H. Axelrod, *Lexicon of Cichlids*, T.F.H. Publications, New Jersey, pp. 785-786.
- Wickler, W., 1962, "Egg-dummies as natural releasers in mouth-breeding cichlids", *Nature* 194:1092-1093.
- Wilheim, W., 1980, "The disputed feeding behaviour of paedophagous haplochromine cichlid (Pisces) observed and discussed", *Behaviour*, 74:310-23.
- Williams, G.C., 1992, *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*, Oxford Univ. Press, New York.
- Witte, F., M.J.P. van Oijen, 1990, "Taxonomy, ecology and fishery of Lake Victoria haplochromine trophic groups", *Zool. Verh. (Natl. Nat. Hist. Mus. Leiden)*, 262.

BIBLIOGRAFIA

- Wright, S., 1940, "The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation" in J. Huxley, *The New Systematics*, Scholarly Press, pp. 161-183.
- Wright, S., 1932, "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution" in *Proc. 6th Int. Congress of Genetics*, 1:356-366.
- Wright, S., 1931, "Evolution in Mendelian Populations", *Genetics* 16:97-159.
- Zimmer, C., 2001, *Evolution. The triumph of an idea*, Harper Collins, New York.
- Zuckerkindl, E., L. Pauling, 1962, in M. Kasha, B. Pullman (a cura di) *Horizons in Biochemistry*, Academic Press, New York.

Bibliografia Internet

ASSOCIAZIONI

- Gruppo Acquariofilo Milanese <http://www.gaem.it/>
Associazione Italiana Ciclidofili (dal 1993) <http://www.aiconline.it/>
American Cichlid Association <http://www.cichlid.org/>
L'Association France Cichlid <http://www.francecichlid.com/>

EDITORI E RIVISTE

- Hydra* <http://www.spaziohydra.com/>
The Cichlid Room Companion <http://www.cichlidae.com/>
Cichlid Press Editore <http://www.cichlidpress.com/>
Cichlid News Magazine <http://www.cichlidnewsmagazine.com/>
(ed. Aquatic Promotions)
Aquarium e Discus Notiziario (ed. Primaris) <http://www.edizioniprimaris.com/>
Il mio Acquario <http://www.ilmioacquario.net/>

SITI SUI CICLIDI

- <http://www.thecichlidgallery.com/>
<http://www.cichlids.com/>
<http://www.haplochromis.org/>
<http://www.cichlidae.fr.net/>
<http://www.africanfish.com/>
Lago Malawi <http://www.malawicichlidhomepage.com/>
<http://malawicichlids.com/>
<http://www.mbuna.it/>
Malawi & Tanganyika <http://www.riftlakes.com/>
Un sito dedicato alla collaborazione tra scienziati e hobbisti curato da Ron Coleman <http://www.cichlidresearch.com/>

PORTALI DI ACQUARIOFILIA

- <http://www.acquariofilia.it/>
<http://www.acquariofiliaitalia.it/>
<http://www.acquaportal.it/>