

7. Il problema della specie

1. Introduzione

Nel linguaggio comune, impieghiamo il concetto di 'specie' con estrema facilità. Parliamo di specie in via di estinzione e di specie da preservare. Al contempo, distinguiamo piuttosto agevolmente, seppur a intuito, 'varietà' da 'specie' e da 'genere'. Sappiamo, infatti, che un mastino napoletano può incrociarsi con un pastore tedesco dando luogo a una progenie fertile che appartiene ancora alla specie *Canis lupus*, pur presentando una combinazione originale di caratteristiche che la esclude da entrambe le varietà dei genitori. Così annoveriamo il cavallo e l'asino nel genere *Equus* ma sotto specie diverse, dal momento che il prodotto del loro incrocio è il mulo o il bardotto, degli ibridi sterili.

Non è però semplice fornire una definizione del concetto di 'specie' che sia soddisfacente per l'intera comunità degli studiosi di biologia. Le difficoltà non derivano certo dalle varietà canine o dagli ibridi equini, ma dalla molteplicità delle possibili classificazioni dei viventi basate su assunti teorici diversi, e condotte da biologi con differenti interessi di ricerca. Per classificare gli organismi biologici, infatti, occorre possedere un concetto di 'specie', la categoria tassonomica basilare, che consenta di stabilire se un dato organismo appartenga o meno a una data specie, o se invece non rappresenti un esemplare di una specie nuova. Così, mentre il biologo interessato alle zone ibride pone l'accento sulle barriere riproduttive che separano i viventi, il sistematico che lavora con spirito filogenetico cerca di rinvenire gruppi genealogicamente ben definiti; lo studioso di ecologia, invece, punta a rinvenire la spartizione delle nicchie ecologiche tra gli organismi, a differenza del paleontologo, il quale mette a fuoco prevalentemente le differenze morfologiche, oppure del genetista di popolazione o del sistematico molecolare, che si concentrano sulla diversità genetica (de Queiroz, 2005a, p. 6601).

Sarebbe però un errore attribuire i diversi approcci al concetto di 'specie' che oggi incontriamo, e che discuteremo in questo capitolo, solo ed esclusivamente alla varietà di discipline che si dedicano allo studio del

vivente. Possiamo comprendere appieno la pluralità dei concetti di 'specie', infatti, solo gettando uno sguardo indietro nel tempo.

Nata con le opere naturalistiche di Aristotele, la classificazione biologica trova la sua radice moderna nel lavoro del botanico svedese Carl Nilsson Linnaeus, che nel periodo compreso tra il 1735 e il 1770 redige molteplici edizioni del suo *Systema naturae*, opera nella quale non solo enuncia un metodo per raggruppare i viventi in gruppi gerarchici, ma propone una tassonomia strutturata di vasta parte del mondo biologico allora conosciuto.

Dal *Systema naturae* in poi, il concetto di 'specie' si impone come l'unità di base della classificazione dei viventi, che oggi comprende i concetti, indicanti gruppi via via più inclusivi, di 'genere', 'famiglia', 'ordine', 'classe', 'phylum', 'regno' e 'dominio'.

Il *Systema naturae* è però ispirato a principi teorici che discendono dalla metafisica creazionista. L'obiettivo della classificazione linneiana è catturare la diversità biologica delle specie che si trovano in natura, specie che il naturalista osserva immutate dall'atto divino della loro creazione: «species tot numeramus quot diversae formae in principio sunt creatae» (Linnaeus, 1736, §157, p. 18).¹

È l'avvento della teoria di Darwin a far crollare la certezza che le specie siano sempre esistite tali come oggi le osserviamo. Assieme a questa, cade anche la concezione secondo cui il sistematico debba semplicemente compilare il registro della creazione. Nelle primissime righe de *L'origine delle specie*, Darwin ricorda il suo viaggio in Sudamerica come naturalista ospite a bordo del brigantino *Beagle* ed esprime la convinzione che le osservazioni raccolte in quel continente possano gettare nuova luce su quello che lui chiama il «mistero dei misteri», il problema delle specie:

Non ho alcun dubbio, in seguito allo studio più meticoloso e al giudizio più spassionato di cui sono capace, che l'idea sostenuta dalla maggior parte dei naturalisti, e che anch'io una volta sposavo – cioè che ciascuna specie è stata creata indipendentemente – è erronea. Sono completamente persuaso che le specie non siano immutabili; quelle che appartengono a ciò che viene chiamato lo

¹ Sebbene Linneo cambi opinione nelle ultime opere, riconoscendo la possibilità che avvenga speciazione per ibridazione (Linnaeus, 1760), sono le sue idee più vecchie a diffondersi maggiormente, propugnate dai suoi primi seguaci. Nelle ultime opere, Linneo sostiene addirittura l'idea secondo cui la creazione divina avrebbe dato luogo ai generi, mentre l'attuale varietà di specie si sarebbe originata successivamente per eventi di ibridazione.

stesso genere discendono in linea retta da qualche altra specie, per lo più estinta, allo stesso modo in cui le varietà riconosciute di una qualsiasi specie sono discendenti di quella specie. (Darwin, 1859, p. 6)

L'idea dell'albero della vita, proposta da Darwin in *L'origine delle specie*, rende obsoleta la possibilità di redigere un catalogo delle specie, per quanto accurato. Un catalogo, infatti, non è sufficiente per rendere conto del risultato dell'evoluzione. Le specie si originano da altre specie, evolvono e, infine, si estinguono. L'albero della vita è suddiviso in modo intricato, le sue più sottili ramificazioni sono difficili da cogliere e non si prestano a essere segmentate agevolmente secondo criteri univoci:

Quando le idee sostenute in questo volume sull'origine delle specie [...] verranno generalmente accettate, possiamo prevedere che ci sarà una notevole rivoluzione nella storia naturale. I sistematici potranno svolgere il loro lavoro come oggi; ma non saranno più perseguitati dal cupo dubbio se questa o quella forma siano in essenza una specie. Ciò, ne sono sicuro, e ne parlo per esperienza, sarà un sollievo non da poco. Cesseranno le dispute senza fine se le cinquanta specie di more britanniche siano o meno vere specie. I sistematici dovranno solo decidere (non che ciò sia facile) se una qualsiasi forma sia sufficientemente costante e diversa dalle altre, da meritare una definizione; e, nel caso sia definibile, se le differenze siano di tale importanza da meritare un nome *specifico*. [...]

In breve, dovremmo trattare le specie nella stessa maniera in cui i naturalisti trattano i generi, ammettendo che i generi sono mere combinazioni artificiali create per ragioni di convenienza. (Ivi, pp. 484-485, corsivo nostro)

L'evoluzionismo darwiniano, dunque, non è innovativo per la sistematica sotto il profilo metodologico, dal momento che non propone nuovi criteri per distinguere le specie tra loro, ma lo è dal punto di vista epistemologico, perché per primo rende possibile una pluralità di approcci al concetto di 'specie' in biologia, che interpreta convenzionalmente. È compito del biologo, infatti, individuare quei segmenti dell'albero della vita che egli ritiene significativi.²

² Nel corso della sua vita, Darwin mostra di cambiare parere riguardo la natura delle specie. Da giovane naturalista adotta un concetto morfologico di specie, e lo mantiene fino al suo viaggio alle Galapagos. Successivamente si avvicina al concetto biologico, come si evince dai suoi taccuini sulla trasmutazione delle specie (raccolti in de Beer, 1960; de Beer e Rowlands, 1961; de Beer, Rowlands; e Skramovsky, 1967), in cui attribuisce ai membri di una specie una istintuale ri-

2. Il problema epistemologico del concetto di 'specie'

Quando è possibile fare affermazioni del tipo "A e B sono specie diverse"? Non esiste una sola risposta a questa domanda. Molteplici concetti di "specie" sono stati conati al fine di proporre l'adozione di un criterio che permettesse di marcare una linea di separazione tra una popolazione di organismi e un'altra.

Ciascun concetto riflette cornici epistemologiche diverse. Nessun concetto si rivela privo di limiti nel cogliere la diversità dei viventi. Inoltre, difficilmente i vari concetti raccolgono gli stessi gruppi di organismi sotto una unica specie. Di seguito, discuteremo i quattro concetti che maggiormente si sono distinti per i loro pregi e che hanno attratto l'attenzione del dibattito filosofico e scientifico.³

2.1 Il concetto morfologico di 'specie'

L'anatomia è stata certamente la prima guida per la classificazione biologica. Ciascuna voce del *Systema naturae* di Linneo, oltre al nome della specie, riporta un succinto elenco dei caratteri anatomici distintivi di quella specie. E solo nel caso degli animali troviamo indicazioni riguardanti i caratteri comportamentali.

Fondamento del metodo linneiano è il concetto *morfologico* di 'specie'. Il quale poggia sull'assunto secondo cui le specie sono gruppi di organismi che hanno in comune un certo numero di caratteri anatomici che li contraddistinguono da tutti gli altri organismi. Alla base di questo concetto c'è una tesi filosofica riconducibile al pensiero di Platone che va sotto il nome di *essenzialismo*. I membri di una stessa specie, secondo questa concezione, condividerebbero un'unica essenza, in virtù della quale appartengono al medesimo genere naturale. L'essenza, infatti, altro non è che un tipo fisso, di cui i singoli organismi sono incarnazioni più o meno imperfette. E qualsiasi variazione intraspecifica è ovviamente da considerare aberrante (Mayr, 1996, p. 269). Immediata conseguenza del-

pugnanza verso l'accoppiamento con individui non conspecifici, meccanismo, questo, che manterrebbe separate le specie tra loro, nonostante occasionali episodi di ibridazione. Infine, ripudia esplicitamente sia il concetto morfologico che quello biologico, in favore di un pluralismo sulla specie. Per un breve resoconto, cfr. Mayr (1982a, pp. 265-269).

³ Per una collezione più estesa, seppur a sua volta incompleta, dei concetti di 'specie', cfr. Mayden (1997).

l'essenzialismo è la possibilità di indicare un insieme di caratteri tipici posseduti da tutti i membri di ciascuna specie.⁴

Nonostante abbia permesso la compilazione di un'opera come il *Systema naturae*, dalle indubbie caratteristiche moderne, il concetto morfologico di 'specie' è stato minato nelle sue basi epistemologiche dall'evoluzionismo darwiniano. Non esiste, infatti, alcuna essenza condivisa da gruppi di organismi conspecifici. Per un evoluzionista, la variazione non è un'aberrazione, ma la norma (cfr. cap. 2).

Dal punto di vista strettamente metodologico, inoltre, il concetto morfologico si rivela fallimentare in almeno tre casi:

1) *specie sorelle*: si tratta di specie del tutto indistinguibili morfologicamente, ma distinte sia riproduttivamente che geneticamente (Mayr, 1948);

2) *forte variazione intraspecifica*: in molti casi, all'interno della stessa specie possono trovarsi tipi morfologici molto diversi tra loro (*specie polittipiche*). La dispersione geografica di una specie, per esempio, può portare alla nascita di diverse sottospecie morfologicamente distinte perché adattate a habitat differenti. Il dimorfismo sessuale, inoltre, può talvolta essere talmente spiccato da portare il maschio e la femmina di una stessa specie a possedere connotati estremamente diversi. Linneo, per esempio, classificò come specie differenti il maschio e la femmina dell'anatra selvatica (Mayr, 1969b). L'ontogenesi di molti organismi viventi può indurre in errori analoghi. Basti pensare agli stadi di sviluppo attraverso cui passano molti insetti. Il bruco e la farfalla, così differenti tra loro, non rappresentano che momenti diversi nella vita di uno stesso individuo, e appartengono senza dubbio alla medesima specie;

3) *mimetismo*: in alcuni casi la capacità mimetica di una specie nei confronti di altra specie affine può condurre a rassomiglianze straordinarie. È il caso dell'imitazione da parte di individui appartenenti a specie innocue di serpenti delle caratteristiche morfologiche di specie velenose, al fine di scoraggiare eventuali predatori.

Va tuttavia sottolineato che il concetto morfologico è ancora impiegato da molti sistematici che pur accettano la teoria evoluzionistica. La gran

⁴ Il concetto morfologico assume che i caratteri tipici che costituiscono l'essenza di una specie siano di natura anatomica. Ma va precisato che è possibile essere essenzialisti senza dover assumere che tali caratteri siano morfologici. Recentemente, sono state proposte altre versioni dell'essenzialismo riguardo le specie secondo cui i caratteri che costituiscono l'essenza specifica sono genetici (Putnam, 1975, p. 240). Per una critica del nuovo essenzialismo da un punto di vista neodarwiniano, cfr. Okasha (2002).

parte delle 70 mila specie di funghi, per esempio, è usualmente riconosciuta sulla base di caratteri esclusivamente morfologici (Hawksworth *et al.*, 1996). Inoltre, la paleontologia fa ancora largo impiego di questo concetto. Data la natura dei reperti fossili, infatti, l'analisi anatomica è una componente fondamentale dello studio tassonomico di organismi estinti.

2.2 Il concetto biologico di 'specie'

Nel *Systema naturae* Linneo non propone una classificazione strettamente biologica. Egli, infatti, descrive in sezioni separate della sua opera, ma con il medesimo metodo, non solo il regno delle piante e quello degli animali, ma anche il regno dei minerali. Del resto, il concetto di 'specie' da lui impiegato fa appello alle sole caratteristiche morfologiche, ed è quindi applicabile tanto al vivente quanto alla materia inanimata.

È lo zoologo Ernst Mayr, uno dei principali protagonisti della Sintesi Moderna tra evoluzionismo e genetica, nonché critico severo sia dell'essenzialismo sia del concetto morfologico, a invocare per primo un concetto prettamente *biologico* di 'specie', che serva da strumento all'evoluzionista. In diversi lavori, Mayr propugna una definizione da lui elaborata nella prima metà del Novecento, divenuta ormai uno standard nei libri di testo di biologia:

Le specie sono gruppi di popolazioni naturali che potenzialmente o di fatto si incrociano, e che sono riproduttivamente isolate da altri tali gruppi. (Mayr, 1942, p. 120; 1969b, p. 26; 1970, p. 12)

Merito di Mayr è aver reso perspicuo un concetto già presente implicitamente nel lavoro di altri biologi che hanno concorso a creare la Sintesi Moderna.⁵ Certamente, infatti, possiamo intuire che qualcosa di simile al concetto biologico di 'specie' si celi dietro all'affermazione del genetista Theodosius Dobzhansky secondo cui una specie è «la più ampia e inclusiva popolazione mendeliana» (Dobzhansky, 1950).⁶

Il più antico precursore del concetto biologico è però il naturalista francese del XVIII secolo Georges-Louis Leclerc de Buffon. Seppur legato all'essenzialismo e all'idea di immutabilità del mondo vivente, egli vede proprio nella capacità riproduttiva il segno della specie:

⁵ La prima discussione del concetto biologico di 'specie' è rintracciabile in Poulton (1903). In proposito, cfr. Mallet (2004).

⁶ Per una prima esposizione delle idee del grande genetista riguardo il concetto di 'specie', cfr. Dobzhansky (1935).

Dovremmo considerare due animali come appartenenti alla stessa specie se, per mezzo della copulazione, sono in grado di perpetuarsi e di preservare l'aspetto della specie; e dovremmo invece considerarli appartenenti a specie diverse se, nello stesso modo, non sono in grado di produrre progenie. (Buffon, 1749, p. 10)

Un secolo più tardi, tuttavia, Darwin rifiuta espressamente il concetto biologico, ritenendolo fallibile quanto quello morfologico:

Da un lato, è certo che la sterilità di due specie che si incrociano varia per gradi in maniere diverse e sfuma in un continuo, e, dall'altro, la fertilità delle specie pure è così facilmente intaccata da varie circostanze, che per la maggior parte degli scopi pratici è molto difficile affermare quando finisce la perfetta fertilità e comincia la sterilità. [...] Può, quindi, essere mostrato che né la sterilità né la fertilità permettono una chiara distinzione tra specie e varietà; piuttosto l'evidenza che si origina da esse è sfumata, ed è dubbia quanto quella che proviene dalle differenze costitutive e strutturali. (Darwin, 1859, p. 248)

Nel corso del Novecento Mayr e altri studiosi hanno ulteriormente raffinato il concetto biologico. Nel convincimento che le popolazioni all'interno delle quali avviene ricombinazione genica costituiscano unità evolutivamente rilevanti, questi autori hanno spesso sottolineato il legame tra isolamento riproduttivo e isolamento genetico di una specie (Mayr, 1969a; Bock, 1986, p. 33).

Il successo che il concetto biologico ha riscosso non è dovuto solo alla sua vasta divulgazione da parte di Mayr. Ma è addebitabile principalmente alla sua fruttuosa applicazione nella pratica della ricerca biologica. La possibilità di rinvenire piuttosto agevolmente meccanismi di isolamento riproduttivo tra popolazioni naturali, infatti, ha condotto a risultati di notevole importanza.⁷ Per esempio, il riconoscimento di sei specie sorelle di zanzara anofele, morfologicamente identiche ma riproduttivamente isolate, ha permesso di comprendere la distribuzione dell'infezione malarica, di cui solo alcune di queste specie sono vettori, nel continente europeo (Mayr, 1963, pp. 35-37; 1970, pp. 24-25).

Ciononostante, il concetto biologico non è immune da critiche, come in questi casi:

1) *specie asessuali*: parte della biodiversità è composta da specie che non si riproducono sessualmente ma che sono comunque soggette a evoluzione

⁷ Per una discussione dei meccanismi d'isolamento riproduttivo, cfr. Mayr (1963, p. 17).

e speciazione (Mishler e Budd, 1990). In quaranta milioni di anni, per esempio, il gruppo asessuale dei rotiferi bdelloidi si è diversificato in più di trecento specie (Judson e Normark, 2000; Welch e Meselson, 2000). A specie di questo tipo, il concetto biologico è inapplicabile. Per questa ragione, sostengono in maniera piuttosto controintuitiva alcuni autori, dovremmo concludere che gli organismi asessuali non formano specie (Hull, 1980). Nella pratica, però, i biologi preferiscono fare uso del concetto morfologico per poter distinguere tra loro le specie asessuali;

2) *paleontologia*: come già detto sopra, non è possibile studiare il comportamento riproduttivo di specie ormai estinte. Il concetto biologico è di notevole valore per lo studio dell'evoluzione delle popolazioni presenti, ma non di quelle passate. Le divergenze morfologiche fra reperti fossili, evidenze tipiche del lavoro paleontologico, non possono essere correlate direttamente con l'isolamento riproduttivo;

3) *barriere intraspecifiche di sterilità*: in molte specie di insetti è noto un meccanismo di incompatibilità citoplasmatica che comporta sterilità intraspecifica. L'incompatibilità non è dovuta a meccanismi di speciazione, ma alla presenza di microrganismi endocellulari come la *Wolbachia* (Rousset e Raymond, 1991);

4) *ibridazione occasionale*: molte specie ibridano occasionalmente ma senza mai amalgamarsi. I pochi ibridi così generati si accoppiano prevalentemente con individui di una delle due specie dando luogo a progenie fertile. Così facendo, si mantiene aperto un debole flusso genico interspecifico che però non altera le due specie originarie (Grünt, 1993).

5) *trasferimento genico orizzontale*: le versioni "genetiche" del concetto biologico, che prevedono l'isolamento del patrimonio genetico di una specie da quello di tutte le altre, sono fragili di fronte a fenomeni come il trasferimento genico orizzontale, grazie al quale può avvenire un passaggio di geni tra specie molto distanti (cfr. cap. 2).

2.3 Il concetto ecologico di 'specie'

Un importante meccanismo evolutivo che può mantenere separate due specie è la selezione stabilizzante (Meglitsch, 1954). L'esistenza di gruppi di organismi asessuali che mostrano grande varietà specifica non organizzata in un continuo di forme simili come i bdelloidi può, per esempio, essere spiegato dall'eliminazione delle forme intermedie comparse nella transizione da una specie all'altra, ma rivelatesi meno adattate nella competizione per le risorse (Hutchinson, 1968).

Analogamente, l'ibridazione tra due specie può non condurre alla loro fusione o alla generazione di una nuova specie. Le due specie, infatti,

possono essere talmente ben adattate alla propria nicchia ecologica che nessun ibrido è in grado di competere con le specie genitrici ed è, quindi, eliminato per selezione naturale. Ciò avviene con frequenza tra specie di querce diverse del genere *Quercus*, le quali convivono nelle stesse zone, ibridano ma si mantengono distinte (Van Valen, 1976).

Lo studio di questi fenomeni selettivi ha condotto alla formulazione del concetto *ecologico* di 'specie':

Una specie è una linea di viventi che occupa una zona adattativa minimamente differente da quella di qualsiasi altra linea in quello spazio. (Ivi, p. 233)

Il concetto ecologico riflette l'importante ruolo della competizione selettiva sul mantenimento della specie. E si rivela utile al biologo evolutivista che desideri smarcarsi dalle critiche 1) e 4) rivolte al concetto biologico di 'specie'. Risulta però spesso di difficile applicazione. Non è banale, infatti, poter indicare quando si è in presenza di due nicchie "minimamente differenti". Non può essere ignorato, inoltre, che gli individui di alcune specie attraversano diversi stadi di sviluppo nel corso della loro vita, durante i quali occupano nicchie ecologiche completamente differenti pur, ovviamente, non cambiando di specie. È il caso, di nuovo, del bruco e della farfalla.

Per poter beneficiare di una visione più comprensiva del concetto di 'specie', Mayr ha proposto una definizione mista che nasce dalla fusione del concetto biologico con il concetto ecologico:

Una specie è una comunità di popolazioni che si incrociano (riproduttivamente isolata da altre comunità) e che occupa una specifica nicchia in natura. (Mayr, 1982a, p. 273)

Secondo Mayr, isolamento riproduttivo e specializzazione di nicchia non sono altro che due facce della stessa medaglia (ivi, p. 275). I meccanismi che evitano l'incrocio tra due specie sono un adattamento che permette di non investire inutilmente energie in una progenie ibrida che, qualora fertile, avrebbe quasi certamente fitness minore di entrambe le specie genitrici. Non è però affatto chiaro se i dati provenienti dalla genetica e dall'ecologia di popolazioni supportino questa soluzione mista.

2.4 Il concetto filogenetico di 'specie'

Con la forte diffusione della cladistica, quale approccio alla sistematica degli organismi viventi, si è imposta l'idea che il processo dell'evoluzione

produca come risultato una gerarchia di gruppi monofiletici, cioè gruppi composti da tutti e solo i discendenti di un antenato identificabili dalla condivisione di sinapomorfie (cfr. capp. 4 e 6). Chi sposa questa idea sostiene che la sistematica debba farsi "filogenetica", cioè debba riflettere le relazioni genealogiche tra gruppi di viventi rispettandone la monofilia a tutti i livelli gerarchici.

Un'ovvia conseguenza della filosofia cladistica è che 'specie' debba a sua volta denotare un gruppo monofiletico di organismi, in maniera tale da essere consistente con il resto del lavoro sistematico (Mishler e Donoghue, 1982; Cracraft, 1983; Donoghue, 1985; McKittrick e Zink, 1988). Di qui, il concetto *filogenetico*,⁸ che ha il pregio di non considerare esclusivamente la morfologia, gli aspetti riproduttivi o l'adattamento degli organismi, ma di accogliere come dati utili per il lavoro tassonomico a livello specifico ogni tipo di carattere, dal molecolare al comportamentale, che consenta la ricostruzione filogenetica secondo metodi cladistici.

Il problema è che, a volte, il criterio della monofilia richiesto dal concetto non è sufficiente da solo per poter attribuire lo *status* di 'specie' anche una volta che si siano stabilite le corrette relazioni genealogiche di un gruppo di viventi. Consideriamo, per esempio, il seguente diagramma a forma di albero (fig. 1). Alla fine di ogni ramo troviamo un solo organismo. Ciascun organismo possiede la forma *A* di un gene o la forma *B*, ma non entrambe. Il diagramma raffigura le relazioni genealogiche tra questi organismi (cfr. Taylor *et al.*, 2000, p. 24):

In questa situazione, il concetto filogenetico di 'specie' non ci dice se ci troviamo di fronte a un'unica specie che riunisce tutti gli organismi che provengono dal nodo (1) del diagramma, sotto l'assunzione che *A* e *B* rappresentino semplicemente della variazione genetica intraspecifica. O se, invece, abbiamo di fronte due specie separate che si originano ai nodi (2) e (3). Nel qual caso dovremmo ammettere che *A* e *B* si sono fissati a una frequenza del 100% ciascuno in due specie geneticamente isolate. Si noti che in entrambe le alternative il requisito della monofilia è perfettamente rispettato.

⁸ Sotto il nome di 'concetto filogenetico' si raccolgono concetti diversi che condividono il criterio della monofilia. Alcuni di questi indicano come 'specie' i gruppi monofiletici caratterizzati da caratteri autapomorfici (novità evolutive), altri concetti fanno uso di sinapomorfie per circoscrivere i gruppi monofiletici come specie, mentre alcuni accettano anche combinazioni uniche di plesiomorfie. Per un quadro completo dei diversi concetti filogenetici, cfr. Mishler e Budd (1990), Nixon e Wheeler (1990), Davis e Nixon (1992).

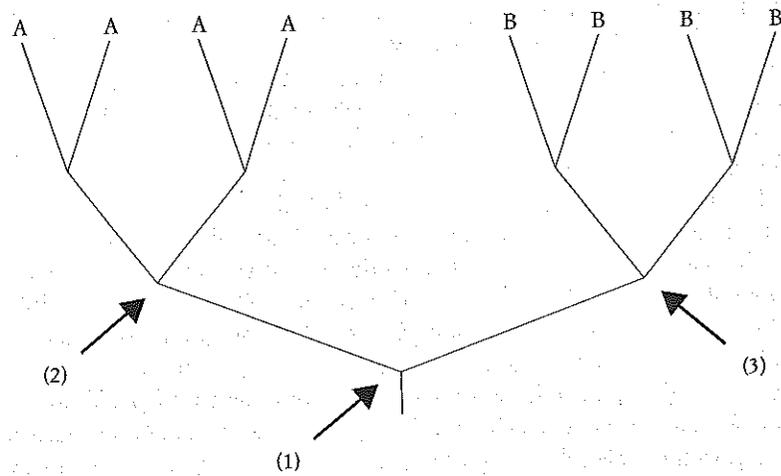


Figura 1.

Per ovviare a simili debolezze, è stato proposto di coniugare il concetto filogenetico con criteri propri di altri concetti di 'specie', come il grado di intersterilità o il ruolo ecologico dei gruppi monofiletici considerati (Mishler e Donoghue, 1982, p. 499). Oppure di considerare come specie i più piccoli gruppi di organismi che vengono riconosciuti come monofiletici (Cracraft, 1983, p. 170).

2.5 I concetti di 'specie' a confronto

Sebbene talvolta possano sopperire uno alle carenze dell'altro, i diversi concetti di 'specie' non possono essere usati tutti allo stesso tempo in maniera consistente. I concetti morfologico, biologico, ecologico e filogenetico, infatti, danno luogo a classificazioni che non coincidono tra loro.

Per comprendere la diversità di risultati che possiamo ottenere dall'adozione di un concetto di 'specie' piuttosto che un altro immaginiamo, seguendo Ereshefsky (1992, pp. 674-676) di voler stabilire la tassonomia di alcuni insetti che vivono sul lato di una montagna. Supponiamo che gli insetti che desideriamo classificare formino tre popolazioni distinte A, B e C legate tra loro dalle relazioni filogenetiche rappresentate nella figura 2.

Stabiliamo che B e C occupino la stessa nicchia ecologica, diversa dalla nicchia occupata da A. E che A e B si possano accoppiare e siano in-

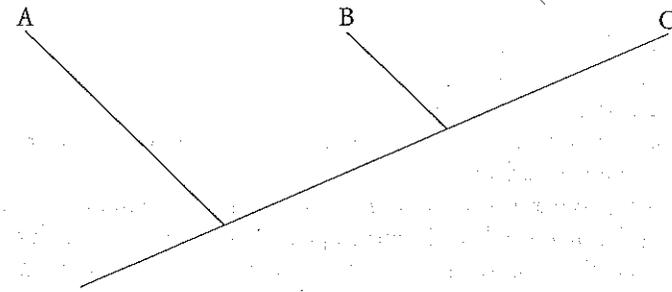


Figura 2.

terfertili, mentre C possiede riproduzione asessuale. Assumiamo, infine, che A e C siano morfologicamente identiche tra loro e diverse da B.

Ecco le quattro possibili classificazioni ottenibili dall'applicazione di ciascuno dei concetti di 'specie' raffigurate per mezzo di riquadri tratteggiati, che servono a raccordare tra loro le popolazioni appartenenti a una stessa specie:

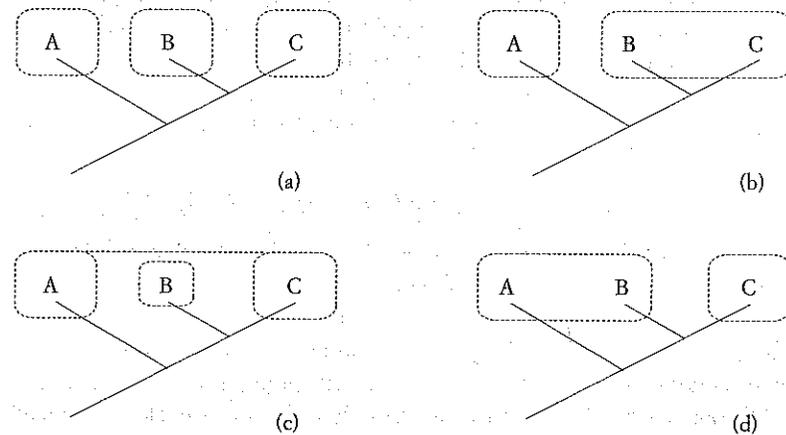


Figura 3.

In (a), troviamo raffigurato il raggruppamento per specie delle popolazioni A, B e C in accordo con il concetto filogenetico, qui adoperato in conformità con la raccomandazione di farne uso in riferimento ai più piccoli gruppi monofiletici riconoscibili. Il diagramma (b) rappresenta,

invece, l'applicazione del concetto ecologico. Il diagramma (c) presenta una tassonomia basata sul concetto morfologico. Infine (d) riflette l'uso del concetto biologico.

Come possiamo vedere, le quattro classificazioni non coincidono affatto. Ciascun concetto produce un diverso raggruppamento in specie delle popolazioni considerate.

È possibile obiettare che situazioni di questo tipo, puramente fittizie, provino soltanto che i diversi concetti possono condurre a differenti classificazioni in linea di principio, ma che, di fatto, ciò non accade mai, perché al pluralismo epistemologico del concetto di 'specie' si contrappone un'unica entità naturale. Questa entità naturale possiederebbe proprietà che portano i diversi concetti a produrre necessariamente risultati convergenti, cioè a identificare gli stessi gruppi di organismi (Ruse, 1987, p. 238). In questo modo, però, ci si sposta dal terreno epistemologico del problema delle specie per addentrarsi in un'ontologia (le specie esistono al di fuori delle nostre concettualizzazioni) colorata di metafisica (le specie posseggono proprietà conoscibili rispecchiate dai diversi concetti) che si traduce in una affermazione empirica, cioè comprovabile scientificamente: "se adoperiamo concetti di 'specie' diversi otterremo gli stessi identici risultati". Questa affermazione è però falsa.

Esistono, infatti, numerose evidenze empiriche della mancanza di identità fra gruppi monofiletici, gruppi riproduttivamente isolati, gruppi ecologicamente circoscritti e gruppi morfologicamente simili (Turesson, 1922; Clausen *et al.*, 1940; Burger, 1975; Templeton, 1989; Grant, 1981; de Queiroz e Donoghue, 1988; Frost e Hillis, 1990; Gleason *et al.*, 1998).

2.6 Verso una (dis)soluzione del problema epistemologico?

Alcuni autori considerano la proliferazione di diversi concetti di 'specie' solo un fenomeno passeggero del dibattito. E sono persuasi che, nel lungo corso, si giungerà a un unico concetto condiviso da tutti (Ghiselin, 1987; Hull, 1987; Mayr, 1987). La loro posizione si basa su varianti dell'argomento ontologico che abbiamo incontrato nel paragrafo precedente.

Diversamente, altri autori ritengono che i diversi concetti di 'specie' non confluiranno mai in uno solo. E posseggono argomenti diversi in supporto del loro pluralismo epistemologico. Alcuni percorrono una linea di difesa ontologica. È loro opinione che i diversi concetti di 'specie' si manterranno tali perché rispecchiano l'esistenza di una pluralità di entità biologiche che si trovano in natura plasmate dalle diverse forze in gioco nell'evoluzione (Ereshefsky, 1992, p. 681; 1998, p. 113). Se i meccanismi riproduttivi generano entità colte dal concetto biologico, la di-

scendenza comune, invece, forma entità che vanno sotto il concetto filogenetico. E la pressione ambientale, infine, produce le entità denotate dal concetto ecologico.

Altri difensori del pluralismo prendono una piega nominalista, sostenendo che i concetti di 'specie' non riflettono nient'altro che i diversi interessi di ricerca dei biologi. E nulla hanno a che vedere con la reale costituzione del mondo biologico (Dupré, 1993). Ogni classificazione che risponda correttamente a esigenze descrittive o esplicative è, dunque, lecita. E non implica alcun impegno ontologico.

Una terza opzione nel dibattito è rappresentata dal tentativo di alcuni studiosi di trovare una soluzione, o meglio una dissoluzione, al problema epistemologico ricorrendo alla tradizione della filosofia del linguaggio (Hull, 1965; Sneath e Sokal, 1973; Pigliucci, 2003),⁹ in particolare, puntando l'indice sulla rilevanza dell'opera di Ludwig Wittgenstein per il dibattito sulle specie. Nell'opera del 1953 *Philosophische Untersuchungen (Ricerche Filosofiche)*, il filosofo austriaco, studiando la natura del linguaggio, sostiene che molti concetti utilizzati nel discorso quotidiano non ammettono definizioni chiare, basate su una serie di condizioni necessarie e sufficienti. Anche concetti apparentemente semplici, come quello di 'gioco', sono invece caratterizzati da una famiglia di criteri che si intersecano, creando gruppi di similarità lungo uno spettro più o meno continuo. Per esempio, un gioco (come il calcio) è un'attività che si pratica per divertirsi, ma ci sono altre cose che uno può fare per divertirsi e che pure non sono considerate giochi (per esempio, l'attività sessuale). Inoltre uno può "giocare" al calcio non per divertimento, ma per guadagnarsi lo stipendio. "Gioco", quindi, è un concetto a *cluster*, o a 'famiglia', che non ammette una chiara definizione e di cui ci si forma un'idea approssimativa basandosi sulla familiarità con una serie di esempi (Wittgenstein, 1953, §67). Il punto fondamentale rilevato da Wittgenstein è che questa limitazione dei concetti a *cluster* non dipende dalla nostra ignoranza, e non può quindi essere risolto con l'accumularsi di maggiori informazioni; invece, si tratta di una caratteristica intrinseca di molti concetti del linguaggio umano.¹⁰

Nell'ambito della nostra discussione, il concetto di 'specie', come quello di 'gioco', è un concetto '*cluster*', e quindi sfugge, e sempre sfuggirà, a una precisa definizione. Si tratta di un concetto che raggruppa entità che formano una famiglia secondo una varietà di criteri che si intersecano

⁹ Un precursore di questo approccio può essere rinvenuto in M. Adanson e nel suo *Familles des plantes* del 1763.

¹⁰ Sul concetto di '*cluster*', cfr. Boniolo e Lorusso (2008).

(Pigliucci, 2003, pp. 600-601). Alcune entità biologiche sono colte da un concetto di 'specie' che si basa su certe caratteristiche, altre da un concetto differente in base a caratteristiche completamente diverse, come è possibile visualizzare attraverso lo schema nella figura 4 (*ibid*):

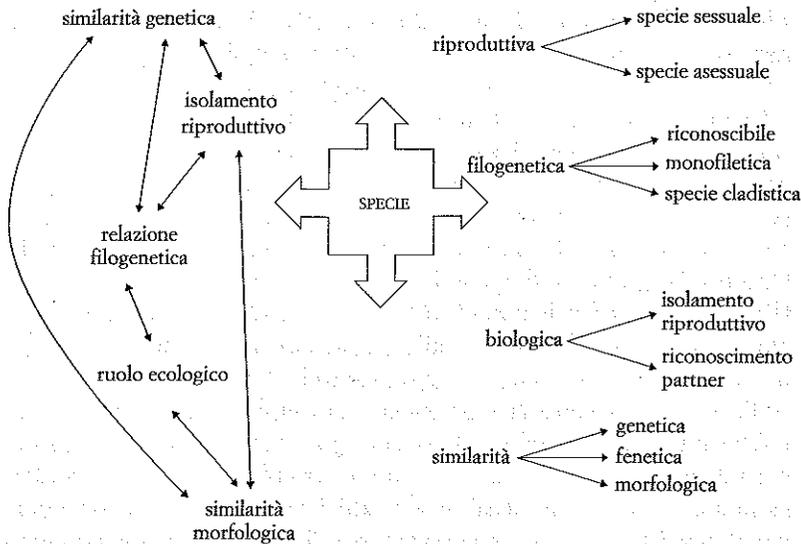


Figura 4.

Accettando l'idea delle "somiglianze di famiglia", o concetti 'cluster', il dibattito tra i sostenitori di un unico concetto di 'specie' e coloro che propendono per una pluralità non si risolve, ma svanisce come problema. 'Specie' è un unico concetto, ma un concetto vago, nel senso filosofico del termine (cfr. Boniolo e Valentini, 2008), che ha come riferimento insiemi diversi di esseri viventi a seconda del particolare modo in cui viene inteso. Da questo punto di vista i significati emersi nel dibattito rappresentano solo alcuni dei modi possibili di interpretarlo, anche se sono quelli più vicini alla ricerca biologica.

3. Il problema ontologico del concetto di 'specie'

Che cosa sono le specie? Quale è il loro *status* ontologico? Queste domande si sono poste con sempre maggiore insistenza di fronte alle diffi-

coltà che sono sorte per il concetto di 'specie' in seguito all'introduzione dell'evoluzionismo. È possibile, infatti, interpretare le parole di Darwin riguardo l'artificialità dei raggruppamenti in specie che abbiamo citato nel primo paragrafo di questo capitolo come un'affermazione di natura ontologica volta a negare l'esistenza delle specie, che segue coerentemente dalla teoria evolutiva esposta in *L'origine delle specie*:

L'unica base per una classificazione sistematica è la teoria evolutiva, ma, in base alla teoria evolutiva, le specie si sono sviluppate gradualmente, trasformandosi l'una nell'altra. Se le specie si sono evolute così gradualmente, allora non possono essere circoscritte per mezzo di una proprietà o di un insieme di proprietà. Se le specie non possono essere delineate in questo modo, allora le specie non possono essere definite alla maniera classica. Se i nomi delle specie non possono essere definiti alla maniera classica, allora le specie non possono essere definite affatto. Se le specie non possono essere definite affatto, allora le specie non possono essere reali. Se le specie non sono reali, allora 'specie' non ha referente e la classificazione è completamente arbitraria. (Hull, 1965, p. 320)

In realtà, l'evoluzionismo darwiniano rappresenta la fine dell'essenzialismo, e quindi della possibilità di identificare le specie sulla base di una o più proprietà invarianti, ma non implica l'eliminazione delle entità cui il concetto di 'specie' si riferisce. Esistono almeno tre diverse opzioni ontologiche riguardo le specie, infatti, che possono essere sostenute in maniera consistente con la teoria darwiniana.

3.1 Individui

Le specie sono entità che si originano, evolvono e si estinguono. Hanno, quindi, limiti spaziali, perché occupano una regione ristretta del nostro pianeta, e temporali, dal momento in cui nascono fino alla loro estinzione. A differenza di altre entità oggetto di attenzione scientifica, come per esempio gli elementi chimici, le specie si compongono di organismi che nascono da altri organismi. Una volta date le giuste condizioni fisiche, l'oro si può generare ovunque nell'universo a partire da altri elementi. E sembra, dunque, comportarsi come un tipo che può essere istanziato in qualsiasi parte dell'universo e in qualsiasi momento a patto che le circostanze lo permettano. Diversamente accade per gli esseri viventi. Qualcosa per essere un cavallo, infatti, deve essere nato da un cavallo. (Hull, 1978, p. 353). Non ci sono altri modi per appartenere a una determinata specie se non discendere dalla corretta linea di viventi. Le specie non sono tipi, e al fine di rendere conto delle peculiarità delle specie e della lo-

ro natura spazio-temporalmente limitata, alcuni autori hanno proposto di considerarle come *individui* (Ghiselin, 1966, 1974; Hull, 1976).¹¹

Un individuo ha un'esistenza temporalmente e spazialmente limitata, ha una propria storia. E, diversamente da un tipo, non ha istanze ma parti. Un classico esempio di individuo è l'organismo, il quale nasce, è composto di varie parti interagenti collegate da nessi causali che lo mantengono in vita e coeso, va incontro a una serie di cambiamenti e poi muore.

Le specie sono individui peculiari che posseggono come parti degli organismi, cioè altri individui. Per questo motivo, non è corretto affermare "Mario Rossi è un *Homo sapiens*", un'abbreviazione per "Mario Rossi è del tipo *Homo sapiens*"; invece, dovremmo dire che "Mario Rossi è un esemplare di *Homo sapiens*", nel senso di "Mario Rossi fa parte di *Homo sapiens*" (Ghiselin, 1974, p. 537). Organismi cospicivi, infatti, non sono istanze di uno stesso tipo, ma parti di uno stesso individuo. Le relazioni che legano tra loro gli organismi in un'unica specie non coincidono certamente con le relazioni fisiologiche che sorreggono un organismo, ma possiedono la stessa natura causale. Secondo i sostenitori di questa tesi, le forze che uniscono gli organismi in un individuo sono la riproduzione e l'interfertilità, le quali garantiscono alla specie coesione, così come cambiamento evolutivo e permanenza nel tempo per un determinato periodo.

Questa tesi ontologica rispecchia chiaramente una delle posizioni che maggiormente si è distinta nel dibattito epistemologico: quella a favore del concetto biologico di 'specie'. Per questo motivo, adottandola si va incontro ad alcune delle difficoltà che si incontrano per il concetto biologico. Per esempio, non è chiaro quali siano le forze che legano tra loro in un unico individuo gli organismi appartenenti a specie asessuali. Non stupisce, dunque, che chi sostiene la tesi specie-individuo spesso sostenga anche che le specie asessuali non sono vere specie, o che comunque hanno un ruolo marginale dal punto di vista evolutivo (Hull, 1980; Ghiselin, 1987).

Considerare le specie come individui comporta però l'indubitabile vantaggio di identificare una specie con un unico segmento dell'albero della vita, cioè con una linea di discendenza di viventi genealogicamente connessi. In questo modo, si costituisce una solida alternativa all'essentialismo. L'appartenenza di un organismo alla specie si gioca, infatti, sul nesso di discendenza, a prescindere da qualsiasi carattere, o insieme di caratteri, l'organismo possieda.

¹¹ Questi autori si rifanno esplicitamente all'analisi filosofica del concetto di 'individuo' operata da Peter F. Strawson nel suo *Individuals. An Essay in Descriptive Metaphysics* (1959).

Una conseguenza infelice della tesi specie-come-individuo è che possiamo incontrare situazioni nelle quali degli organismi che appartengono senza alcun dubbio a una stessa specie non condividono la medesima origine genealogica (Kitcher, 1984b, p. 315). Consideriamo il caso di una specie ibrida generata dall'incrocio tra due specie pure. Immaginiamo che questa specie abbia vita breve, e si estingua completamente in un esiguo arco temporale, mentre le due specie genitrici sopravvivano ben più a lungo di questa, mantenendosi del tutto separate l'una dall'altra senza andare incontro a evoluzione. Ammettendo che, in seguito, le due specie tornino in contatto e si incrocino, il prodotto della loro unione darà evidentemente luogo a organismi appartenenti alla stessa specie ibrida estinta che si era generata al momento del loro primo incontro. E ciò sebbene si sia formata una discontinuità genealogica tra gli organismi nati dal primo evento di ibridazione e quelli che si sono originati con il secondo evento, i quali non apparirebbero alla stessa linea di viventi, ma a due linee biologicamente identiche seppur storicamente sconnesse.

3.2 Insiemi

A prima vista, sostenere come fa il filosofo Philip Kitcher (1984b) che le specie sono *insiemi* sembra contraddire la teoria evuzionistica. Si ha, infatti, l'impressione che così si possano aprire le porte per un eventuale ritorno dell'essentialismo: le specie evolvono mentre gli insiemi sono entità atemporali. In realtà, una specie-insieme non è necessariamente specificata da uno o più caratteri condivisi da ciascun membro in virtù dei quali questi è membro dell'insieme, ma è semplicemente una collezione di organismi. L'evoluzione di una specie può facilmente essere tradotta nel linguaggio insiemistico specificando la nozione di 'stadio', cioè l'insieme di organismi appartenenti alla specie vivi in un dato momento, e ammettendo delle funzioni statistiche sulla specie-insieme. Ciascuno stadio è descritto da un numero indefinito di distribuzioni di frequenza di caratteri. Il cambiamento di questa distribuzione da stadio a stadio rende conto del processo evolutivo.

La semplice consistenza con la teoria evuzionistica non è però motivo sufficiente per accettare questa proposta. L'argomento a favore dell'accettazione di un'ontologia delle specie basata sugli insiemi è piuttosto di natura epistemologica. La biologia è interessata allo studio sia delle cause prossime che delle cause remote dei fenomeni (Mayr, 1961; cfr. cap. 11), ossia sia alle loro cause evolutive che alle loro cause fisiologiche ed ecologiche. Le prime, in ultima analisi, conducono a una spiegazione storica, mentre le seconde sono la base di spiegazioni immediatamente

funzionali (cfr. cap. 13). Secondo Kitcher, i due tipi di spiegazione generano differenti schemi di classificazione dei viventi (1984b, p. 321). Possiamo immaginare, per esempio, che i virus vengano raggruppati, in maniera del tutto indipendente dai rapporti filogenetici che li legano, in base ai caratteri morfologici che distinguiamo nella loro conformazione proteica che loro permette di infettare la cellula, o a seconda delle caratteristiche molecolari del loro genoma.

Se vogliamo avere un'ontologia neutra rispetto a questi due schemi classificatori, non possiamo, secondo Kitcher, sposare la tesi delle specie come individui, perché così elimineremmo quei concetti di specie che nascono da classificazioni dei viventi non basate sulla genealogia. E manterremmo solo concetti di 'specie' filogeneticamente ineccepibili.

Esistono tre principali difficoltà che rendono questa posizione ontologica difficilmente accettabile, nonostante il pur condivisibile spirito di pluralismo epistemologico che la anima (cfr. Sober, 1984b). La prima difficoltà è di ordine logico. Due insiemi sono estensionalmente lo stesso insieme solo se hanno gli stessi elementi. Per esempio, se consideriamo l'insieme $a = \{1, 2, 3, 4\}$ e l'insieme $b = \{2, 4, 1, 3\}$, possiamo affermare $a = b$. Invece, l'insieme $c = \{1, 2, 4\}$, cui '3' non appartiene, è diverso sia da a che da b . Le specie si comportano diversamente. Anche se Kitcher non appartenesse all'insieme *Homo sapiens*, infatti, non c'è dubbio che la specie esisterebbe comunque. La seconda difficoltà nasce dal fatto che accettando l'idea specie-come-insieme non siamo forzati ad accettare l'idea che gli elementi che appartengono a una specie siano organismi. Potrebbero essere anche cellule, popolazioni o gruppi di organismi. L'ultima difficoltà è che molte delle classificazioni che si accompagnano alle spiegazioni funzionali ed ecologiche in biologia non danno affatto luogo a raggruppamenti in specie degli organismi, ma producono, piuttosto, categorie che tagliano trasversalmente le specie. Come si può facilmente intuire pensando a categorie ecologiche come 'preda' e 'predatore', o categorie morfologico-fisiologiche come 'maschio' e 'femmina', che vengono usualmente impiegate in questo tipo di spiegazioni.

3.3 Generi naturali

I sostenitori della posizione ontologica individualista hanno fin dall'inizio negato la possibilità di affermare enunciati legisimili che avessero come soggetto le specie, perché queste si presentano come entità spaziotemporalmente limitate che non possono reggere il peso di enunciati che richiedono di essere sempre veri indipendentemente dal luogo e dal momento considerati (cfr. cap. 10). Non sono infatti dei generi naturali, cioè

entità esistenti al di fuori del nostro teorizzare e attorno alle quali si costruiscono le leggi di natura. Ciò ha prodotto verso la tesi specie-come-individuo una certa insoddisfazione in alcuni autori, i quali ritengono che la generalizzazione sia un'attività eminentemente scientifica che non può essere espunta dalla biologia e che le generalizzazioni trovino il loro necessario fondamento nell'esistenza di generi naturali (Boyd, 1999; Griffiths, 1999; Wilson, 1999). Per questo motivo, negli ultimi anni, gli stessi autori hanno proposto una rivisitazione della dottrina dei generi naturali su cui si potesse fondare il procedimento induttivo alla base della generalizzazione, ma che al contempo si sposasse con la limitatezza storica e spaziale delle specie. La riformulazione della dottrina afferma che «un genere è (minimamente) naturale se è possibile fare delle previsioni [con una precisione] migliore del caso riguardo le proprietà delle sue istanze» (Griffiths, 1999, p. 216).

Le specie, seppur caratterizzate da variazione e quindi prone a un vasto numero di eccezioni, sembrano comportarsi come generi naturali così definiti. Basti pensare alla pratica biologica. Per studiare una specie, nella maggior parte dei casi è sufficiente prendere in considerazione solo alcuni esemplari, non tutti. Ma pensiamo anche ai ragionamenti induttivi di ogni giorno. Se sappiamo che un certo organismo appartiene alla specie *Canis lupus* ci attendiamo con maggiore probabilità che sia peloso piuttosto che non lo sia, e ci aspettiamo che abbia quattro zampe piuttosto che due paia di ali.

Un ulteriore raffinamento della nuova versione della dottrina dei generi naturali è però necessario. In virtù di che cosa, infatti, le previsioni sui generi naturali funzionano in maniera soddisfacente? Una risposta è l'esistenza di un meccanismo causale comune a tutte le istanze di un genere naturale che ne spiega le correlazioni tra proprietà (Boyd, 1991). In altre parole, la condivisione di una sorta di essenza. Per evitare le obiezioni rivolte all'essentialismo che potrebbero a questo punto esse loro rivolte, i sostenitori dell'applicazione della dottrina dei generi naturali alle specie sostengono che l'essentialismo che un evoluzionista deve rifiutare riguarda le proprietà *intrinseche*, ma ciò non esclude che si possa essere essentialisti riguardo le proprietà *relazionali* (Griffiths, 1999, p. 210). Ovvero, sebbene non sia possibile considerare come proprietà essenziali quelle possedute da ciascuna istanza di un genere naturale, come per esempio i caratteri morfologici o genetici ("essere quadrupede", "essere diploide" ecc.) condivisi da tutti gli organismi di una specie, appare però lecito considerare come essenziali quelle proprietà legate all'appartenenza a una specie e che consistono nella soddisfazione di certe relazioni, per esempio, "essere figlio di" o "essere interfertile con". In particolare, l'es-

senza dei membri di una specie può essere concepita come legata al loro essere in grado di soddisfare certe relazioni di discendenza. È il legame genealogico con una determinata linea di viventi, dunque, a essere per un organismo quella proprietà essenziale che ne decreta l'appartenere a una data specie. Di conseguenza, a garantire le inferenze induttive che possono essere fatte all'interno dei limiti della specie intesa come genere naturale è una certa costanza, pur contrastata da una inevitabile varietà, dei caratteri ereditati dagli organismi all'interno di una linea filogenetica.

Il problema di questa posizione ontologica consiste nella sua controparte metafisica: la riabilitazione dell'essenzialismo. Non è chiaro, infatti, se l'appello alle proprietà relazionali permetta di aggirare le critiche classiche, o se queste ultime non possano essere riformulate in modo tale da colpire anche le proprietà relazionali. Rimangono, inoltre, delle perplessità sulla bontà filosofica della dottrina dei generi naturali.¹²

4. Conclusioni

Quando Darwin, quasi centocinquant'anni fa, nomina il problema delle specie nelle prime pagine de *L'origine delle specie*, si riferisce a esso come a un problema antico. La sua opera, lungi dal risolverlo, ha l'enorme merito di aver posto il quadro di riferimento all'interno del quale ancora oggi ne discutiamo. Che prevalga il pluralismo di chi ben accetta una varietà di concetti di 'specie' o che abbiano ragione coloro che invocano un concetto unico, che le specie esistano in natura indipendentemente da noi o che i concetti di 'specie' siano puramente nominali, risolvere il problema delle specie significa poter mostrare in quale modo possa essere disegnato in maniera empiricamente e teoreticamente sensata l'albero della vita, ossia il prodotto dell'evoluzione.

Bibliografia essenziale

- de Queiroz K. (2005), *Different Species Problems and Their Resolutions*, in "BioEssays", 27, pp. 1263-1269.
 Mayr E. (1996), *What Is a Species, and What Is Not?*, in "Philosophy of Science", 63, pp. 262-277.

¹² In proposito, cfr. cap. 4, nota 3.

- Pigliucci M. (2003), *Species as Family Resemblance Concepts. The (Diss)olution of the Species Problem?*, in "BioEssays", 25, pp. 596-602.
 Reydon T.A.C. (2003), *Species Are Individuals – Or Are They?*, in "Philosophy of Science", 70, pp. 49-56.
 Wilson R.A. (1999), *Species. New Interdisciplinary Studies*, MIT Press, Cambridge (Mass.).