

L. CONTE (\*)

CONGRUENZA E DISCORDANZA FRA SIEROTASSONOMIA,  
TASSONOMIA NUMERICA E TASSONOMIA TRADIZIONALE  
NELLE *LEGUMINOSAE*

**Riassunto** — L'indagine si è svolta su sette tribù delle *Papilionoideae*: *Swartzieae*, *Sophoreae*, *Tephrosieae*, *Indigoferae*, *Psoraleae*, *Desmodieae* and *Phaseoleae*. 37 specie ad esse appartenenti sono state confrontate sia secondo i metodi della sierotassonomia, basati sulle proprietà antigeniche delle proteine di riserva dei semi, sia utilizzando caratteri morfologici. I raggruppamenti ottenuti dall'elaborazione dei dati biochimici e quelli ricavati dai dati morfologici non sono completamente congruenti tra loro e presentano una certa discordanza anche rispetto alle categorie sistematiche tradizionali. La relativa discordanza rilevata può rispecchiare una reale complessività nei rapporti tra i taxa esaminati, per cui i raggruppamenti derivanti dai diversi set di dati appaiono incongruenti in quanto inquadrano da punti di vista differenti la complessa situazione, relativa al reticolo delle affinità, esistente tra le tribù esaminate.

**Abstract** — *Congruence and discordance among serotaxonomy, numerical taxonomy and traditional taxonomy in the Leguminosae.* A comparison among 37 specimens representative of *Swartzieae*, *Sophoreae*, *Tephrosieae*, *Indigoferae*, *Psoraleae*, *Desmodieae* and *Phaseoleae* has been performed on the ground of biochemical and morphological characters. In particular the serological cross reactions of the seed proteins were tested by immunodiffusion, and more than one hundred characters were surveyed about vegetative and reproductive features. The two distinct sets of data have been processed by cluster analysis and two different sets of phenetical groupings have been obtained, which also differ from the groups of traditional taxonomy. Since the naturalness of the tribes considered is not something undoubtable, the pointed out incongruences may be due to a real lack of homogeneity in these traditional taxa.

**Key words** — *Papilionoideae* / numerical taxonomy / serotaxonomy.

INTRODUZIONE

Negli ultimi 20 anni l'utilizzazione di diversi tipi di informazioni biochimiche (studio dei metaboliti secondari, del DNA, dell'RNA,

---

(\*) Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale, Università di Bologna, Italia.

delle proteine) in problemi di tipo sistematico è divenuto un fatto abbastanza diffuso.

L'approccio morfologico e quello biochimico offrono ciascuno vantaggi e informazioni di tipo diverso; ognuno dei due metodi ha alle spalle differenti tempi e differenti situazioni di applicazione, inoltre sono ancora relativamente scarsi i tentativi di esaminare quale sia il livello di conflitto e/o di consenso tra i risultati forniti dai due diversi approcci allo stesso problema (HILLIS, 1987).

Nel presente lavoro alcuni gruppi tassonomici sono stati in un primo tempo esaminati secondo i principi della tassonomia numerica; successivamente, impiegando metodi basati sulle proprietà antigeniche delle proteine dei semi, si sono ottenute informazioni di tipo biochimico relative agli stessi taxa. I risultati dei due tipi di indagine sono stati quindi confrontati fra loro e con il più recente ordinamento tassonomico esposto in una trattazione di tipo tradizionale (POLHILL & RAVEN, 1981).

La ricerca si è svolta nell'ambito della famiglia delle *Leguminosae*, e in particolare della sottofamiglia delle *Papilionoideae*, di cui sono state prese in considerazione le seguenti tribù rappresentate quasi esclusivamente da forme arboree e con ampie aree di distribuzione:

*Swartzieae* — essenzialmente sudamericana, la cui posizione tassonomica è intermedia tra le *Cesalpinioideae* (con cui ha in comune i fiori non papilionacei) e le *Papilionoideae* (con cui condivide diversi caratteri anatomici, chimici e cariologici);

*Sophoreae* — pantropicale, anch'essa ritenuta un gruppo di passaggio fra *Cesalpinioideae* e *Papilionoideae* e caratterizzata da una grande variabilità per quanto riguarda caratteri relativi a fiori, frutti e semi: si assiste tra l'altro alla transizione da fiori piccoli e regolari a fiori papilionacei;

*Tephrosieae* — comprendente specie pantropicali e legnose.

Oltre a queste sono state considerate anche quattro tribù originarie delle zone tropicali del Vecchio Continente e ritenute più avanzate, ognuna delle quali comprende ancora forme legnose meno specializzate e con distribuzione limitata, ma anche forme erbacee più specializzate ampiamente diffuse:

*Indigofereae* — piccola tribù a distribuzione pantropicale, prevalentemente erbacea, con fiore molto specializzato;

*Psoraleeae* — piuttosto isolata da questo contesto, in quanto comprende forme per la maggior parte legnose o suffruticose ed extra-tropicali;

*Desmodieae* — prevalentemente tropicale, con la massima diversificazione nella regione sino-indica;

*Phaseoleae* — la più numerosa fra queste tribù più evolute, costituita da circa 90 generi, con un'area di distribuzione molto più estesa (pantropicale) e caratterizzata da una notevole eterogeneità, conseguenza di una possibile origine polifiletica.

Essa comprende diverse sottotribù: *Phaseolinae*, *Diocleinae*, da alcuni considerate, insieme a *Glycininae*, *Kennediinae*, il gruppo fondamentale e probabilmente naturale, a cui si aggiungono *Ophrestinae*, *Cajaninae*, *Erythrinae* e *Clitoriinae*.

## MATERIALI E METODI

Sono state considerate 37 specie appartenenti alle tribù e sottotribù precedentemente citate; l'elenco completo è riportato in appendice 1.

Per l'analisi sierologica sono stati utilizzati i miscugli di proteine di riserva estratti dai semi di ciascuna specie, e rappresentanti altrettanti sistemi antigenici. Di essi 13 sono stati impiegati per l'immunizzazione di animali che hanno così fornito i 13 antisieri utilizzati per effettuare le reazioni di precipitazione con tutti i sistemi antigenici.

L'intensità del precipitato in queste reazioni antigene-anticorpo ha fornito un'indicazione dell'affinità tra i sistemi antigenici che reagiscono, e il sistema antigenico di riferimento, relativo all'antisiero utilizzato. La somiglianza sierologica, dedotta dall'osservazione delle piastre di immunodiffusione, è stata quantificata in valori discreti in base ai quali sono stati calcolati i coefficienti di correlazione fra tutte le possibili coppie di taxa, e la relativa matrice di affinità. Mediante «cluster analysis» con legame medio (SOKAL & MICHENER, 1958) è stato infine elaborato il dendrogramma che raggruppa i taxa considerati secondo i diversi gradi di affinità sierologica (fig. 1).

Le specie utilizzate nell'analisi sierologica sono state inoltre oggetto di un'indagine condotta secondo i metodi quantitativi della tassonomia numerica: in particolare per ogni O.T.U. (Unità Tassonomi-

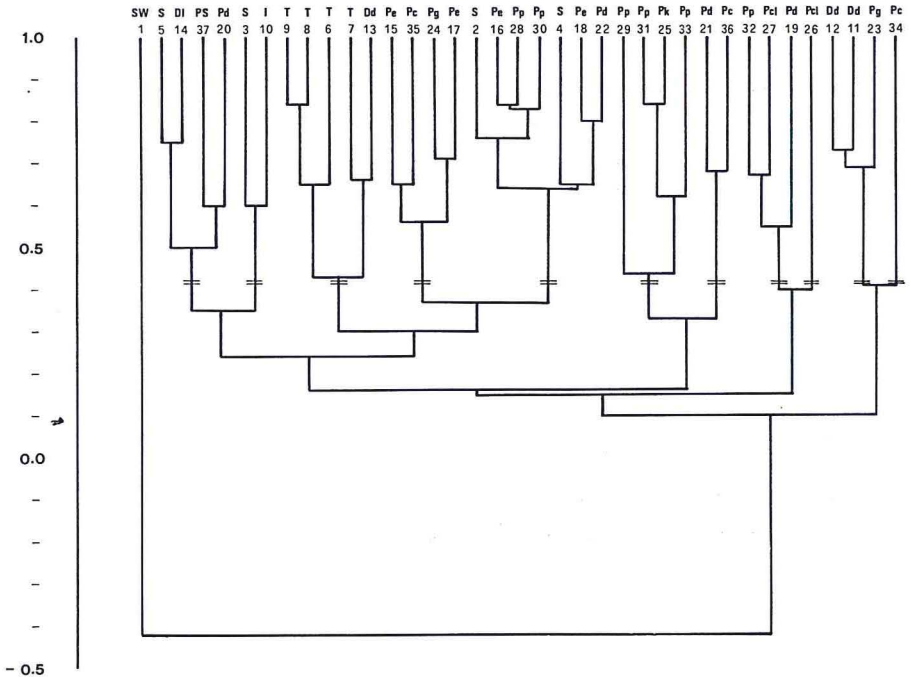


Fig. 1 - Dendrogramma di affinità sierologica fra le 37 specie di Leguminosae studiate. Dd = Desmodieae-Desmodiinae; DI = Desmodieae-Lespedezinae; I = Indigofereae; Pcl = Phaseoleae-Clitoriinae; Pd = Phaseoleae-Diocleinae; Pe = Phaseoleae-Kennediinae; Pp = Phaseoleae-Glycinae; Pk = Phaseoleae-Kennediinae; Pp = Phaseoleae-Phaseolinae; PS = Psoraleae; SW = Swartzieae; S = Sophoreae; T = Tephrosieae. I numeri riportati sul dendrogramma corrispondono alle specie elencate in appendice 1; il tratteggio orizzontale indica il livello considerato per l'individuazione dei phenon.

ca Operativa) sono stati considerati 123 caratteri morfologici che riguardano l'habitus, la struttura vegetativa e fiorale, nonché le caratteristiche del frutto e del seme. Di questi caratteri, 40 sono caratteri qualitativi, presenti con due stati alternativi e quindi già corrispondenti alla definizione di «unit character», cioè di carattere binario che apporta un bit di informazione, mentre i rimanenti sono caratteri sia qualitativi che quantitativi presenti con più stati e successivamente convertiti in caratteri binari. In questo modo i 123 caratteri morfologici considerati inizialmente, sono divenuti 225 caratteri operativi.

I dati relativi allo stato dei caratteri nelle 37 specie sono stati in seguito utilizzati per il calcolo delle distanze tassonomiche fra tutte le coppie di O.T.U. e della relativa matrice di affinità. Applicando quindi il metodo della «cluster analysis» con legame medio

è stato ottenuto anche in questo caso un dendrogramma, in cui le O.T.U. sono raggruppate gerarchicamente in base alla loro reciproca somiglianza fenetica (fig. 2).

Con lo stesso metodo sono stati ottenuti anche i dendrogrammi

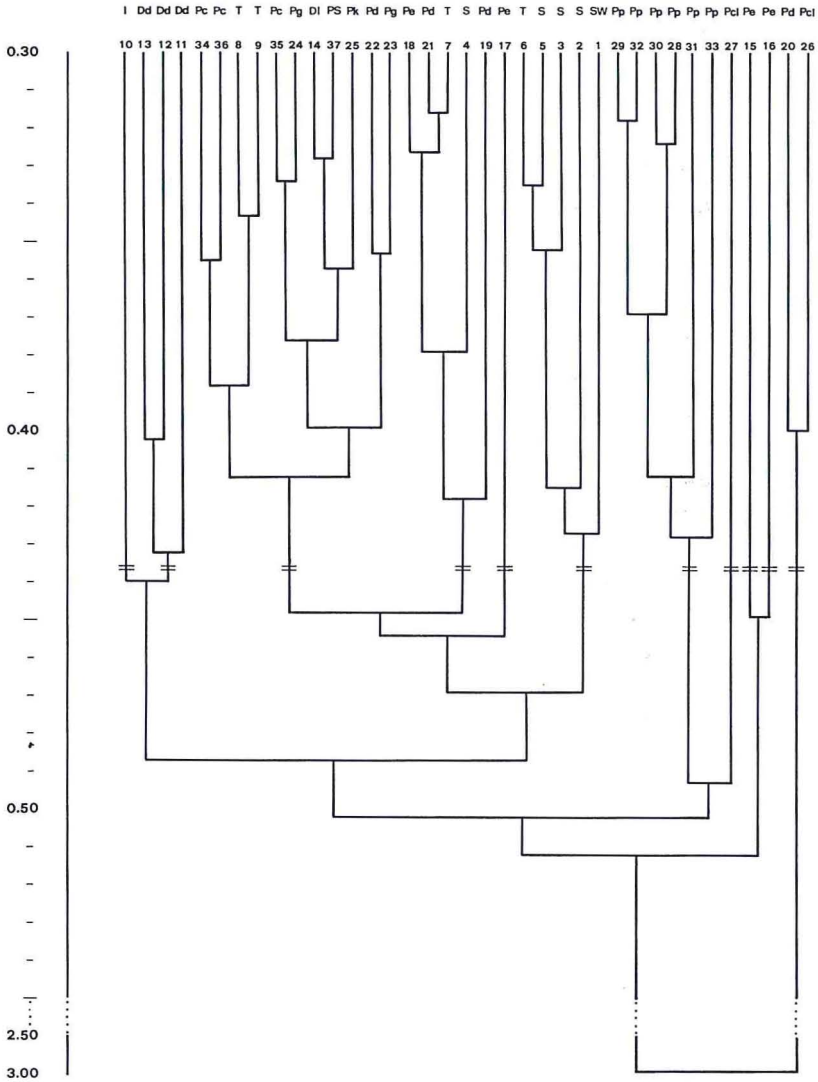


Fig. 2 - Dendrogramma di affinità fenetica fra le 37 specie di Leguminosae studiate, ottenuto utilizzando la totalità dei caratteri morfologici. Simboli come in fig. 1.

relativi ai soli caratteri vegetativi (fig. 3) e ai soli caratteri fiorali (fig. 4).

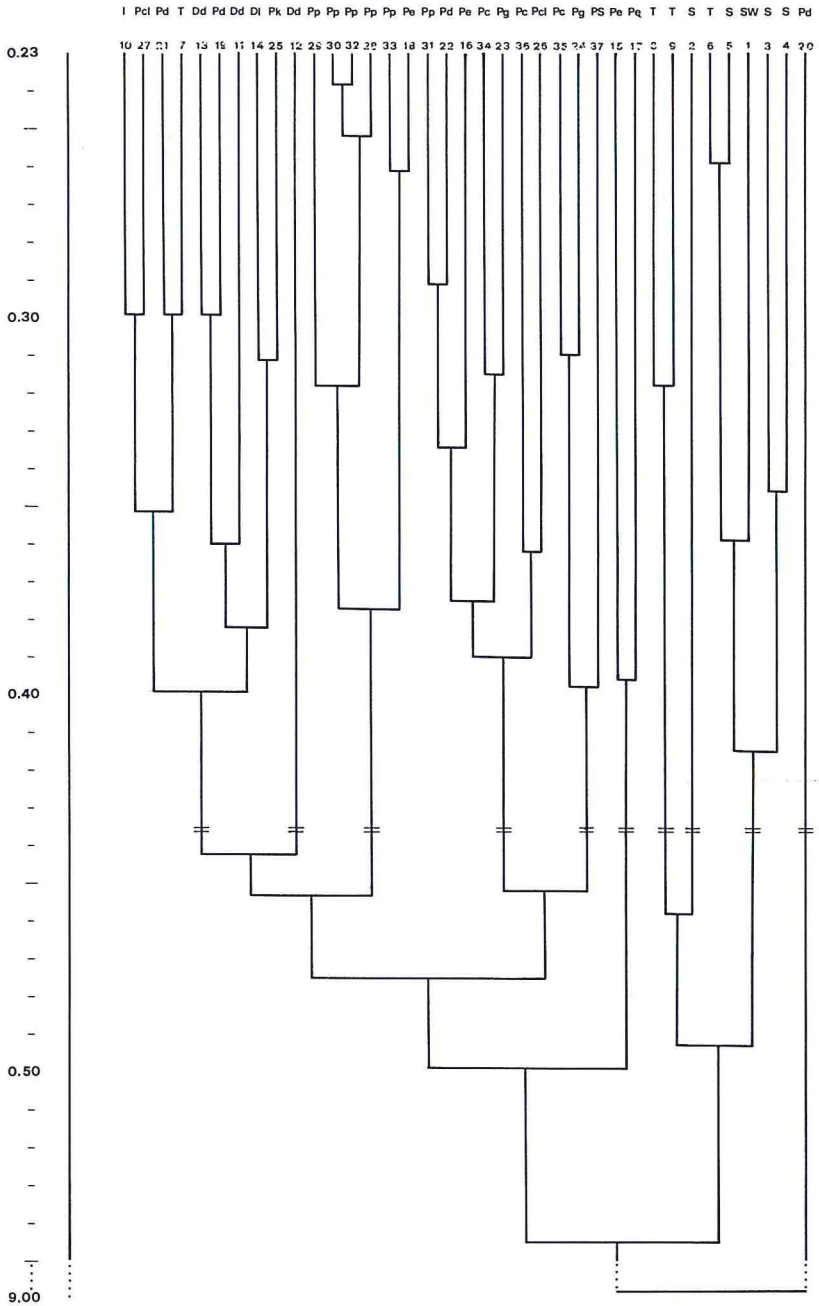


Fig. 3 - Dendrogramma di affinità fenetica fra le 37 specie di Leguminosae studiate, ottenuto utilizzando i soli caratteri vegetativi. Simboli come in fig. 1.

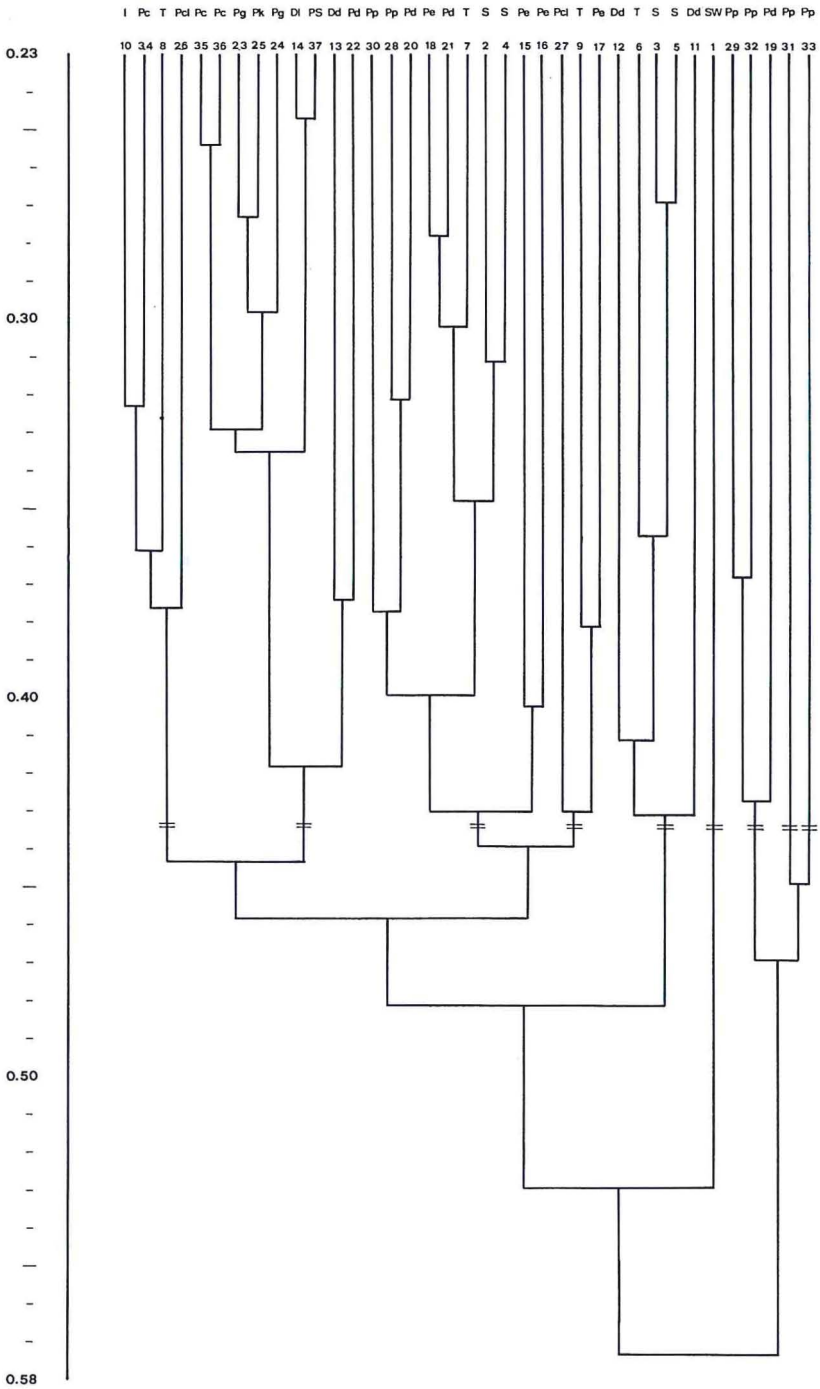


Fig. 4 - Dendrogramma di affinità fenetica tra le 37 specie di Leguminosae studiate, ottenuto utilizzando i soli caratteri fiorali. Simboli come in fig. 1.

## RISULTATI

*Confronto fra le matrici di affinità*

Il confronto fra le matrici di affinità tra le 37 OTU, calcolate in base ai caratteri morfologici in toto, a quelli vegetativi, fiorali e ai risultati delle reazioni di immunodiffusione è riportato in tabella 1. La matrice relativa alla morfologia globale è fortemente correlata (0.997) alla matrice dei soli dati vegetativi e pure notevolmente correlata con quella dei soli caratteri fiorali (0.685). Queste due categorie di caratteri morfologici variano invece in modo indipendente, come dimostra il valore 0,026 del coefficiente di correlazione fra matrice della morfologia vegetativa e matrice della morfologia fiorale.

Questo risultato è facilmente comprensibile dal momento che la morfologia vegetativa e fiorale sono parti integranti della morfologia globale, sebbene tra loro reciprocamente esclusive.

Da sottolineare è invece la correlazione significativa (0.512) tra la matrice sierologica e la matrice della morfologia fiorale: ciò porta a pensare che differenze strutturali nelle proteine utilizzate come sostanze antigeniche e differenze nelle strutture fiorali abbiano un andamento parallelo per ciò che riguarda le modalità di variazione nell'ambito dei diversi taxa. Per estrapolazione, si potrebbe supporre che i processi evolutivi, relativi alla struttura delle proteine di riserva dei semi, siano stati proporzionali alle pressioni selettive che hanno operato nel modellare la struttura fiorale.

*Confronto tra phenon ricavati dai dendrogrammi e gruppi tassonomici tradizionali*

Tracciando dei transetti secanti i dendrogrammi ai livelli di somiglianza indicati (figg. 1, 2, 3, 4), sono stati ottenuti dei raggruppamenti fenetici (phenon), costituiti da individui riuniti nello stesso cluster. Mediante un coefficiente di associazione (indice di Jaccard), è stata calcolata l'affinità tra i quattro tipi di raggruppamento delle 37 O.T.U., ottenuti attraverso le quattro procedure di cluster, e tra ciascuno di questi e l'aggregazione dei medesimi taxa nelle tribù e sottotribù della tassonomia tradizionale (POLHILL E RAVEN, 1981). I risultati sono riportati in tabella 2.

Si nota una scarsa coincidenza tra gruppi risultanti dalla tassonomia numerica e gruppi tradizionali. Attribuire queste discordanze a cause precise non è facile, perchè, se è vero che i gruppi ottenuti



TAB. 1 - Valori del coefficiente di correlazione fra le matrici di affinità tra le 37 specie di Leguminosae studiate, ottenute dalla totalità dei caratteri morfologici (TOT), dai soli caratteri vegetativi (VEGE), dai soli caratteri fiorali (FIOR), dai dati sierologici (SIERO).

	TOT	VEGE	FIOR	SIERO
TOT	1.000			
VEGE	0.977	1.000		
FIOR	0.685	0.026	1.000	
SIERO	0.091	0.113	0.512	1.000

TAB. 2 - Coefficienti di associazione (indice di Jaccard) fra composizione dei gruppi ottenuti dai dendrogrammi della morfologia totale (TOT), della morfologia vegetativa (VEGE), della morfologia fiorale (FIOR), dell'affinità sierologica (SIERO), e tra aggregazione dei 37 taxa studiati nelle tribù e sottotribù della tassonomia tradizionale (TRAD).

	TOT	VEGE	FIOR	SIERO	TRAD
TOT	1.00				
VEGE	0.29	1.00			
FIOR	0.34	0.19	1.00		
SIERO	0.16	0.17	0.18	1.00	
TRAD	0.34	0.26	0.18	0.24	1.00

applicando i metodi della tassonomia numerica non sempre coincidono con quelli contemplati dalla tassonomia tradizionale, questi ultimi d'altronde non sempre sono ben conosciuti e circoscritti, dotati di evidente naturalità e certamente monofiletici. Spesso invece ci si imbatte in raggruppamenti «di comodo» (*Swartzieae* e *Sophoreae*, caratterizzate dal non essere tipicamente papilionoidi) o in raggruppamenti molto ampi e ricchi di forme, non tutte ben conosciute. Per le *Phaseoleae* ad esempio, è stato necessario istituire 8 sottotribù, alcune delle quali ancora notevolmente eterogenee: queste appaiono ampiamente disperse anche nei dendrogrammi elaborati.

In questo confronto tra gruppi di OTU ottenuti con metodi quantitativi e gruppi di taxa della tassonomia tradizionale, nell'ambito della bassa concordanza generale, il raggruppamento relativo al totale dei dati morfologici è comunque quello che meno si discosta

dalle aggregazioni della tassonomia tradizionale, come indica il valore 0.34 del coefficiente di associazione.

Un'analoga elaborazione è stata effettuata analiticamente per le singole tribù e sottotribù della sistematica tradizionale, valutando mediante il coefficiente di Jaccard se i gruppi tradizionali vengono confermati e quindi appaiono riuniti nello stesso cluster, o quanto vengono frammentati e quindi dispersi in cluster diversi, (fig. 5).

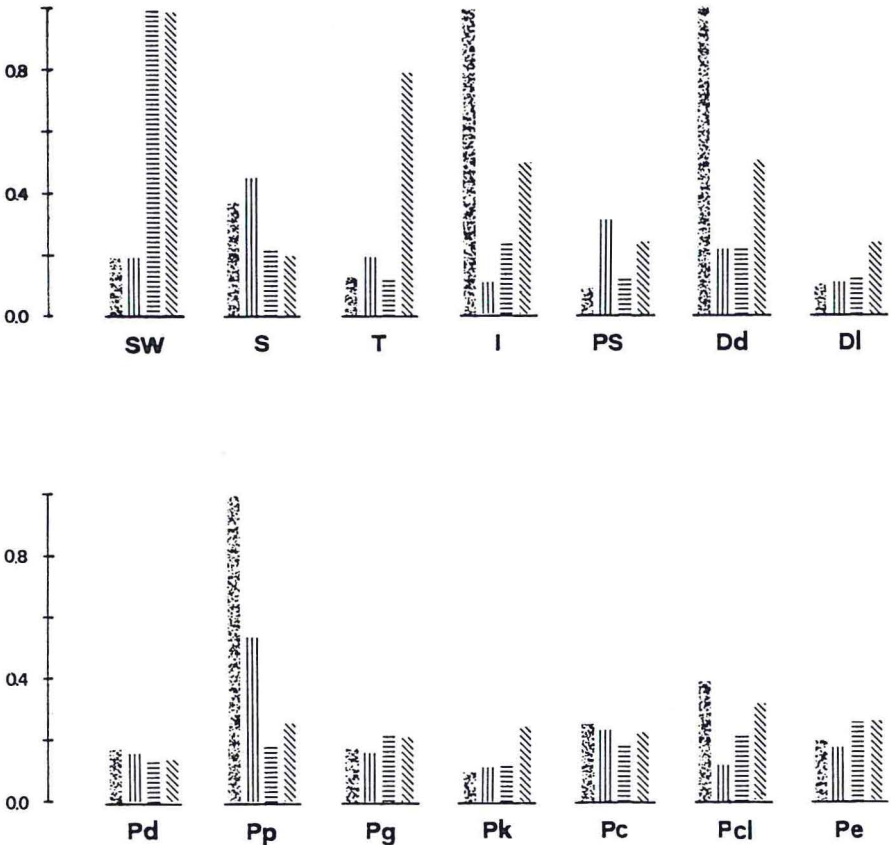


Fig. 5 - Concordanza percentuale fra raggruppamento dei 37 taxa considerati, nelle tribù e sottotribù proposte in Polhill & Raven (1981), e raggruppamenti ottenuti mediante cluster analysis eseguita sulle 37 OTU, utilizzando la totalità dei caratteri morfologici,  $\text{||||}$ , i soli caratteri vegetativi  $\text{||||}$ , i soli caratteri fiorali  $\text{||||}$ , i risultati delle reazioni di immunodiffusione  $\text{||||}$ .

Dd = Desmodieae-Desmodiinae; Dl = Desmodieae-Lespedezinae; I = Indigofereae; Pcl = Phaseoleae-Clitoriinae; Pd = Phaseoleae-Diocleinae; Pe = Phaseoleae-Erythrinae; Pg = Phaseoleae-Glycininae; Pk = Phaseoleae-Kennediinae; Pp = Phaseoleae-Phaseolinae; PS = Psoraleae; SW = Swartzieae; S = Sophoreae; T = Theprosieae.

I risultati ottenuti dall'elaborazione dei soli dati sierologici confermano la validità delle *Tephrosieae*, ben individuabili infatti nel corrispondente dendrogramma (fig. 1), ma notevolmente frammentate nei rimanenti tre. I risultati dello studio sierologico, unitamente ai risultati dell'analisi morfologica condotta sulle sole strutture fiorali confermano inoltre la validità della tribù delle *Swartzieae*, sebbene essa sia ritenuta in genere di dubbio fondamento filogenetico. Infine sierologia e morfologia globale confermano la validità di *Indigofereae* e *Desmodiinae*.

Per quanto riguarda le sottotribù delle *Phaseoleae*, si verificano notevoli scostamenti rispetto a quella che dovrebbe essere la loro composizione teorica. Solo per le *Phaseolinae* i valori dei coefficienti di somiglianza indicano che esse risultano raggruppate nei dendrogrammi della morfologia totale e di quella vegetativa. In generale, a parte il comportamento delle *Phaseolinae*, la concordanza si mantiene a livelli molto bassi qualunque set di dati, biochimici o morfologici, venga preso in considerazione; ciò accade non solo per le *Erythrininae*, la cui eterogeneità è già ampiamente riconosciuta, ma anche per gruppi ritenuti omogenei, come per esempio le *Dioleinae*.

## CONCLUSIONI

Dal lavoro svolto risulta evidente la parziale incongruenza dei raggruppamenti ottenuti utilizzando diversi set di dati, infatti si verifica una bassa concordanza tra: gruppi sperimentali ricavati in base alle diverse categorie di dati morfologici, gruppi sperimentali ottenuti attraverso l'analisi sierologica e gruppi convenzionali.

Probabilmente non ha senso pretendere di stabilire la maggiore o minore esattezza dei diversi metodi di analisi: sia l'insieme dei caratteri morfologici, sia l'insieme dei caratteri proteici, forniscono una visione reale ma parziale del reticolo delle affinità, riducendo a due dimensioni la disposizione che le O.T.U. hanno in un iperspazio tassonomico immaginario a più dimensioni.

La necessità di liberarsi da questa restrizione è sempre stata avvertita dai tassonomi di ogni tempo: già nell'800, in epoca pre-darwiniana, si proponevano schemi a sviluppo verticale in opposizione alle rappresentazioni orizzontali dei rapporti tra i diversi taxa. Meno remoto il tentativo di HANDEL-MAZETTI (1927) che tenta di rappresentare in modo tradimensionale le relazioni filogenetiche e

fenetiche in una sezione di *Leontopodium*, o quello di Good (1956) che discute la posizione delle famiglie di Monocotiledoni in termini di analogia con un universo stellare.

La correlazione relativa, piuttosto che assoluta, che presentano i diversi caratteri nell'ambito dei vari taxa vegetali dovrebbe far pensare ai rapporti tra i diversi gruppi vegetali in termini di reti multidimensionali piuttosto che di dendrogrammi, siano essi alberi filogenetici, fenogrammi, cladogrammi o altro.

La incongruenza fra i risultati ottenuti attraverso i diversi tipi di analisi qui condotte probabilmente non dipende quindi da artefatti nei diversi procedimenti, ma può essere piuttosto la conseguenza di una situazione non passibile di essere trattata secondo gli schemi della tassonomia gerarchica, se non a prezzo di un'accentuata forzatura.

APPENDICE 1. Elenco delle specie utilizzate nello studio sierologico e morfologico. I numeri riportati a fianco di ciascuna specie corrispondono ai numeri riportati nei dendrogrammi; l'asterisco indica specie utilizzate per la produzione di antisieri.

SWARTZIEAE	1	*	<i>Swartzia pendula</i> Spruce ex Benth.
SOPHOREAE	2		<i>Cadia purpurea</i> (Piccioli) Ait.
	2		<i>Myroxylon balsaminum</i> (L.) Harms
	4		<i>Ormosia calavensis</i> Azaola
	5	*	<i>Baphia nitida</i> Lodd.
TEPHROSIEAE	6		<i>Lonchocarpus violaceus</i> H.B. & K.
	7	*	<i>Millettia reticulata</i> Benth.
	8		<i>Mundulea suberosa</i> Benth.
	9	*	<i>Tephrosia vogelii</i> Hook. f.
INDIGOFEREAE	10		<i>Indigofera cassioides</i> Rottl. ex DC.
DESMODIEAE	Desmodiinae	11	<i>Desmodium canadense</i> DC.
		12	* <i>Dendrolobium umbellatum</i> (L.) Benth.
	Lespedezinae	13	<i>Codariocalyx gyroides</i> (Roxb. ex Link) Hassk.
		14	<i>Lespedeza hirta</i> (L.) Horn.
PHASEOLEAE	Erythrinae	15	* <i>Erythrina variegata</i> L.
		16	<i>Mucuna urens</i> (L.) Medic.
		17	<i>Butea monosperma</i> Taub.
		18	<i>Apios tuberosa</i> Moench
Diocleinae	19	<i>Dioclea bicolor</i> Benth.	
	20	<i>Canavalia ensiformis</i> (L.) DC.	
	21	<i>Galactia glaucescens</i> H.B. & K.	
	22	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	
Glycininae	23	<i>Eminia antennulifera</i> (Bak.) Taub.	
	24	* <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	
Kennediinae	25	<i>Kennedia coccinea</i> Vent.	
Clitoriinae	26	<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	
	27	<i>Clitoria ternatea</i> L.	
	28	<i>Psophocarpus tetragonolobus</i> (L.) DC.	
Phaseolinae	29	* <i>Lablab purpureus</i> (L.) Sweet.	
	30	<i>Dipogon lignosus</i> (L.) Verdc.	
	31	* <i>Vigna mungo</i> (L.) Hepper	
	32	* <i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	
	33	* <i>Phaseolus coccineus</i> L.	
	34	* <i>Cajanus cajan</i> (L.) Millsp.	
Cajaninae	35	<i>Rhynchosia phaseoloides</i> (Srv.) DC.	
	36	<i>Eriosema parviflorum</i> E. Mey.	
PSORALEEAE	37	* <i>Psoralea patens</i> Lindl.	

## BIBLIOGRAFIA

- GOOD R. (1956) - Features of evolution in flowering plants. Longmans, Green & Co., London.
- HANDEL-MAZZETTI H.(1927) - Systematische Monographie der Gattung *Leontopodium*. *Beith. Bot. Centralb.*, **44**, 1-178.
- HILLIS D.M. (1987) - Molecular versus morphological approaches to systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18**, 23-42.
- POLHILL R.M., RAVEN P.H. (EDS.) (1981) - Advances in legume systematics, vol. I. Royal Botanic Garden, Kew.
- SOKAL R.R., MICHENER C.D. (1958) - A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **38**, 1409-1438.

(ms. pres. il 7 luglio 1989 ultime bozze il 30 marzo 1990).