

FLORIANO PAPI

LEO PARDI

Illustre Presidente, Illustri Colleghi, Signore e Signori,

il 27 dicembre 1990 è venuto a mancare il prof. Leo Pardi, Socio Nazionale della nostra Accademia e premio Balzan per l'Etologia. Con lui è scomparso uno dei pionieri della moderna ricerca etologica ed una delle più belle figure della biologia italiana in questo secolo. Chi si appresta a rievocarne l'opera in quest'aula, che lo vide per tanti anni partecipe dei lavori dell'Accademia, lo fa con l'animo commosso di chi ha perduto l'amico fraterno e il maestro di studi e di vita.

Una tranquilla città di studi e d'arte, una famiglia borghese con la villa in campagna e l'appartamento di città affacciato sull'Arno, la stimolante comunione con tre fratelli di poco maggiori di età: questo è l'ambiente in cui crebbe e studiò Leo Pardi. Egli era nato nella villa di campagna a Campo di S. Giuliano, presso Pisa, il 23 agosto 1915. Il padre Francesco, anatomico dell'Ateneo pisano, era di famiglia elbana, ma ben radicato nella città di Pisa, di cui fu anche sindaco nell'immediato primo dopoguerra; la madre, Alvida Bonanni, apparteneva ad una nobile famiglia di Massa.

Pardi certamente trasse dal padre l'amore per la scienza, il rigore del metodo, la fiducia nella ragione. E fu il padre stesso che, involontariamente, ne determinò la scelta degli studi universitari quando donò al figlio giovinetto i *Ricordi Entomologici* di Jean Henri Fabre. Quella lettura accese l'entusiasmo di Pardi e lo indirizzò verso quegli studi e quelle ricerche che sarebbero stati al centro dei suoi interessi per tutta la vita.

Negli anni '30, quando Pardi era studente a Pisa – si era iscritto a Scienze naturali nel 1933 – il quadro della biologia animale in Italia era abbastanza variegato. Scomparse nel decennio precedente le tre grandi figure di Giovan Battista Grassi, Carlo Emery e Antonio Berlese, la zoologia italiana continuava la tradizione entomologica con Filippo Silvestri e Guido Grandi, mentre nella biologia cellulare eccelleva la scuola di Giulio Chiarugi con Giuseppe Levi, Tullio Terni, Ercole Giacomini, Nello Beccari. L'indirizzo faunistico-sistematico, alimentato anche dai materiali delle spedizioni naturalistiche dell'epoca coloniale, era rappresentato da Edoardo Zavattari e Alessandro Ghigi.

Pardi era fortemente attratto dal comportamento degli Insetti, ma non poté sfuggire al condizionamento locale. Professore di Zoologia a Pisa era allora Leopoldo Granata, un distinto protistologo, più interessato alla biologia cellulare che ai costumi degli esapodi. Pardi subì il fascino della sua personalità vivace e un po' dissacrante, mentre Granata, visto il valore del giovane, metteva particolare attenzione nell'iniziarlo alla ricerca scientifica. Tra i due iniziò subito un perfetto rapporto maestro-allievo, fatto di

stima e anche di affetto reciproci, che fu troncato prematuramente dalla morte di Granata nel 1939.

Insieme ad un paio di lavori di citologia ed embriologia vegetali fatti nell'Istituto botanico pisano sotto la guida di Alberto Chiarugi, Pardi pubblicò tra il 1935 e il 1939 lavori di citologia e istofisiologia sulla spermatogenesi e sul mesointestino degli Scorpioni, nonché sugli enociti degli Insetti. Granata, che si era occupato in passato dei corpi grassi in vari gruppi animali, suggerì a Pardi di studiarli anche negli Insetti. Ebbe così inizio una serie di studi culminata in una poderosa monografia (201 pagine, 389 voci in bibliografia) uscita su *Redia* nel '39 [10]. Questo lavoro giovanile – era infatti la tesi di laurea di Pardi – ha meritato frequenti e autorevoli citazioni nella letteratura internazionale per la sua completezza e per i contributi originali portati dall'autore. Essi riguardavano non solo l'ordinamento dei corpi grassi nella cavità del corpo e la funzione delle riserve lipidiche, proteiche e glucidiche dei trofociti, ma anche la fisiologia dell'intero sistema.

Con queste ricerche Pardi era divenuto un raffinato citofisiologo, padrone delle più sofisticate tecniche dell'epoca, ma è probabile che il mesointestino degli Scorpioni e i corpi grassi degli Insetti non lo avessero interessato se non come sfida al suo talento di ricercatore. Questi studi lo avevano però mantenuto a contatto con gli animali che prediligeva e che aveva raccolto e classificato da naturalista dilettante. E mentre dai nidi delle vespe estraeva larve di varie età per averne le tappe dello sviluppo dei corpi grassi, non poteva fare a meno di osservare anche i comportamenti degli adulti e porsi problemi sui rapporti sociali nella colonia. Questi furono i suoi primi incontri con i *Polistes*, le vespe cartonaie, su cui fece di lì a poco le scoperte che lo resero celebre.

Pardi si laureò brillantemente nel 1937, non ancora ventiduenne, e subito iniziò una promettente carriera accademica e scientifica. Ebbe premi e borse di studio, e un anno dopo divenne assistente di ruolo e professore incaricato di Entomologia agraria. Nel 1936 Granata aveva lasciato Pisa per Firenze e gli era succeduto Umberto D'Ancona, con il quale Pardi non entrò in sintonia. Appena un anno e vi fu un nuovo cambiamento nella direzione dell'Istituto zoologico pisano: D'Ancona passò a Padova, rimpiazzato subito da Giuseppe Colosi. A quei tempi l'etologia – o come più spesso si diceva allora, la psicologia animale – era considerata una scienza di scarsa esattezza, coltivata in apparenza solo da qualche psicologo e da pochi zoologi stravaganti. Il Colosi, pensando alla carriera del giovane assistente, tentò senza successo di frenarne gli slanci etologici, senza peraltro avere la pretesa di guidarlo in campi a lui familiari. Pardi mantenne sempre un atteggiamento distaccato verso le teorie evoluzionistiche di Colosi, ma nutrì per lui affettuosi e rispettosi sentimenti, che ebbe modo di manifestargli anche molti anni dopo, quando, succedutogli nella cattedra di Zoologia a Firenze, circondò di premure i suoi anni di fuori-ruolo. E vibranti sentimenti di umano rimpianto e di alta stima per lo scienziato traspaiono anche dalle splendide pagine del ricordo di Colosi che Pardi lesse in questa Accademia, presenti alcuni dei più accesi detrattori delle teorie colosiane [90].

Eccellenti ma infruttuosi furono anche i rapporti fra Pardi e Gennaro Teodoro, succeduto a Colosi nel 1940. Egli ben presto si ammalò gravemente sicché Pardi lo dovette

sostituire in molti compiti didattici e amministrativi. I tempi si stavano intanto facendo durissimi a causa degli eventi bellici, che videro l'Arno segnare il confine fra opposti eserciti per più settimane. Pardi, che fu sotto le armi solo per un breve periodo, si prodigò per salvare le collezioni librarie e gli strumenti più preziosi nascondendoli fuori Pisa con sacrificio e rischi personali. Con la morte di Teodoro nel 1944 Pardi si trovò a dirigere l'Istituto e ad affrontare il pesantissimo compito di riattivarlo dopo una disastrosa inondazione dell'Arno fuoriuscito dagli argini danneggiati. Vi è un lungo attestato della Facoltà di Scienze di Pisa sull'opera di Pardi da cui traspare, al di là del formalismo accademico-burocratico, sincera gratitudine per un comportamento straordinariamente generoso.

* * *

Ma torniamo alle vespe cartonaie e all'ingresso di Pardi sulla scena etologica. Egli aveva osservato che in *Polistes gallicus* (oggi si chiama *Polistes dominulus*) non è frequente il fenomeno della poliginia iniziale o pleometrosi, per cui due o più femmine si associano nella fondazione di un nuovo nido e nell'allevamento della prole. Già nei suoi primi lavori Pardi si era chiesto se le femmine fossero tra loro equivalenti (poliginia vera) o se una sola femmina fosse regina e le altre più o meno spiccatamente operaie. La morfologia esterna e lo sviluppo ovarico glielo avevano però mostrate tutte perfettamente equivalenti, sicché la conclusione era in favore di un sodalizio egualitario, almeno nelle fasi iniziali della coabitazione.

Fin qui la ricerca era stata fondamentalmente di anatomia microscopica, ma ben presto Pardi passò ad una rigorosa analisi etologica della colonia, osservata dalla sua fondazione sino al pieno sviluppo. Armato di infinita pazienza e mosso da un insaziabile desiderio di conoscere e capire le sue vespe, Pardi allevò un grande numero di colonie, ne marcò individualmente i componenti e registrò la frequenza di tutti i comportamenti: costruzione, attività fuori del nido, scambi trofici, deposizione delle uova, cura della prole, rapporti interindividuali. Egli raccolse così una enorme mole di dati, che furono in gran parte riuniti in tre monografie, rispettivamente del 1942, 1946, e 1951 [20, 25, 40].

Questi tre lavori costituiscono il maggior contributo di Pardi alla sociologia degli Imenotteri. Come tutti i ricercatori di razza, egli aveva subito compreso l'importanza fondamentale delle sue scoperte e volle enunciarle con una esuberante documentazione che le rendesse convincenti e inoppugnabili. Le prime due monografie illustrano l'esistenza di un ordinamento gerarchico che regola la vita e lo sviluppo della colonia, la terza è dedicata al fenomeno della divisione del lavoro.

Pardi aveva visto che tra le vespe fondatrici, inizialmente indistinguibili da un punto di vista fisiomorfologico, una sola finiva poi per svolgere tutte o quasi tutte le attività riproduttive. La femmina conduttrice, come Pardi la chiamò, deponeva la maggior parte delle uova destinate a svilupparsi, curava le larve, passava più tempo sul nido, si riposava di più e godeva di maggiori vantaggi trofici rispetto alle compagne. Queste svolgevano invece molte attività fuori dal nido, costruivano

molto e talora deponevano, per quanto le loro uova venissero per lo più distrutte dalla conduttrice.

Già nel lavoro del 1942 Pardi parlava di dominazione e di una graduatoria tra le femmine associate, ma è solo nel secondo lavoro (1946) [25] che egli pienamente documenta il fenomeno. Il suo occhio attento aveva ben rilevato l'asimmetria nei rapporti individuali, che si manifestava quando due vespe si incontravano nel nido. Una infatti teneva di solito un comportamento aggressivo e dominante, l'altra passivo e sottomesso. Vi è una illustrazione di Pardi che «fotografa» questo incontro tra vespa dominante e vespa dominata su un piccolo nido: è una figura classica, per le tante volte che è stata riprodotta, e che è stata assunta, in omaggio al Maestro, a simbolo della Società Italiana di Etologia (fig. 1).

I fenomeni di dominazione costituirono per Pardi una nuova chiave di lettura dei rapporti sociali delle Vespe. Essi gli permisero di accertare l'esistenza di un ordine di dominazione lineare, da una vespa alfa, dominante su tutte le compagne, sino ad una vespa omega, che era a tutte sottomessa. Secondo un rigoroso ordine di età, la gerarchia si estendeva anche alle operaie, che erano tutte o quasi tutte figlie della conduttrice. Di grande importanza fu la scoperta di una dipendenza dello sviluppo ovarico dal rango sociale, sicché un'alta posizione nella gerarchia era spesso associata all'ovideposizione, mentre una vespa di basso rango era destinata alla sterilità. Le femmine inizialmente associatesi alla conduttrice nella fondazione

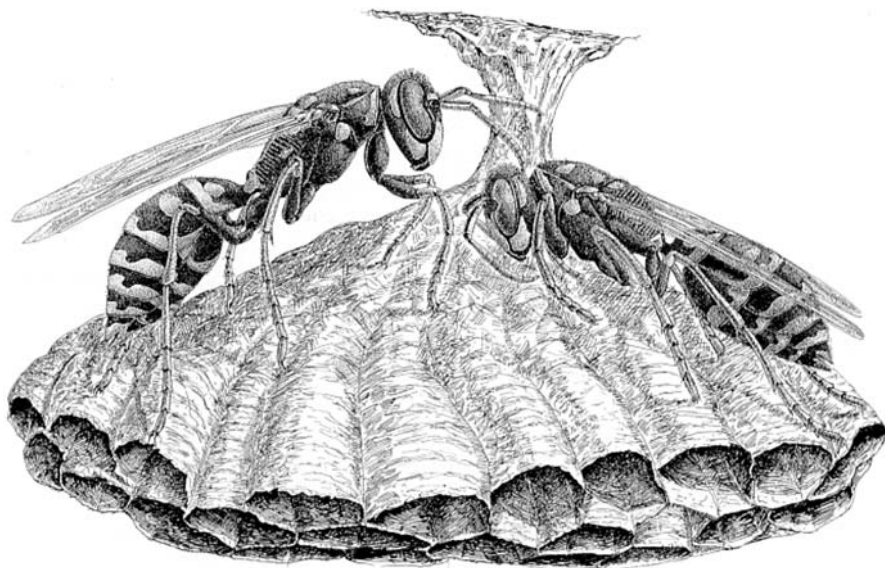


Fig. 1. – Una scena emblematica di dominazione tra una vespa di rango superiore ed una subordinata.

della colonia andavano incontro ad una progressiva regressione degli ovari e venivano alla fine eliminate col passaggio anche formale ad una vera monoginia.

La scoperta della dominazione e dell'ordinamento gerarchico nelle Vespe rappresenta una pietra miliare nello studio delle società animali. La dominazione sociale era sino ad allora sconosciuta negli invertebrati e, secondo E. O. Wilson, essa, insieme al controllo nutrizionale delle caste, al significato sistematico e filogenetico dei tratti comportamentali e alla trofallassi, ha costituito una delle quattro scoperte fondamentali nel campo della sociobiologia degli Insetti. Nei Vertebrati fenomeni di dominazione sociale erano già noti – nel 1922 Thorleif Schjelderup-Ebbe aveva descritto il «peck order» nei polli – ma, come rileva una autorità in materia, Mary Jane West-Eberhard, è solo dopo la scoperta di Pardi che la «dominazione di tipo *Polistes* si rivela un determinante fondamentale dell'organizzazione sociale e del successo riproduttivo in un gran numero di animali sociali, dagli Insetti ai Vertebrati». Ciò fu possibile in quanto Pardi, nelle sue vespe, aveva descritto per primo importanti fenomeni associati all'organizzazione gerarchica e solo successivamente cercati e constatati anche nei Vertebrati. Tra essi sono da ricordare il rapporto tra rango sociale, livello ormonale e successo riproduttivo, la castrazione sociale e il fenomeno degli ausiliari infecondi addetti alle cure parentali.

* * *

Le due monografie del 1942 e 1946, benché comparse in italiano e in epoca di rinfatti scambi scientifici, non passarono inosservate all'estero. Hennig Hediger invitò Pardi a preparare in tedesco una sintesi delle sue ricerche per la neonata rivista *Behaviour*, che la pubblicò nel suo primo volume (1947) [29], mentre Warder Clyde Allee gli rivolse analogo invito per una sintesi in inglese che apparve su *Physiological Zoology* [31]. Questi resoconti dettero notorietà a Pardi, che poté subito collocarsi tra gli studiosi di biologia sociale più in vista in campo internazionale. Il suo futuro di scienziato sarebbe forse rimasto legato definitivamente allo studio degli Insetti sociali, se un episodio, in sé di scarsa importanza, non lo avesse indotto a rivolgere altrove i suoi interessi. Pardi era stato invitato dal pontefice della zoologia francese, Pierre-P. Grassé, a tenere una relazione sulla dominazione e la gerarchia negli Invertebrati nell'ambito di una conferenza internazionale sulla struttura e la fisiologia delle società animali, svoltasi a Parigi nel Marzo 1950. Pardi vi tenne la sua relazione, ma nel corso della discussione le sue principali conclusioni furono vivacemente contestate da Édouard Philippe Deleurance. Questi era un giovane allievo di Grassé, che, dopo aver allevato e studiato per qualche tempo i *Polistes*, era venuto a conoscenza dell'opera di Pardi. Come non di rado accade in questi casi, egli cercò allora spazio, non contestando i fatti – le sue osservazioni confermavano Pardi – ma l'interpretazione dei risultati. Riassumendo i punti di qualche rilievo, si può dire che Deleurance negava sia che i fenomeni osservati nelle Vespe fossero assimilabili a quelli descritti nei Vertebrati, sia che i comportamenti visti in *Polistes* autorizzassero a parlare di una gerarchia sociale. In terzo luogo egli sosteneva che non era lo status sociale di dominante o dominato che influenzava in senso positivo o negativo lo sviluppo degli ovari, ma altri fattori ambientali. Alle prime due contesta-

zioni Pardi rispose subito con solidi argomenti logici, mentre sul terzo punto dimostrò la giustezza delle sue conclusioni con alcuni eleganti esperimenti [40].

Pardi aveva dunque perfettamente ragione, e le sue idee avrebbero infatti trovato ampia conferma nella letteratura internazionale negli anni a venire. Come gli scrisse più tardi la West-Eberhard, «it is easy to see that their 'arguments' (di Deleurance e collaboratori: n.d.r.) are not rational, and that the French work does not contradict yours in any way». Ma Pardi fu duramente colpito dall'episodio. In lui si combinavano in una pericolosa miscela una estrema sensibilità alle offese, un tenace rifiuto di ogni gara o contesa ed un fiero sdegno per ogni slealtà intellettuale. La sua reazione amarissima fu l'abbandono della ricerca sugli insetti sociali per molto tempo.

* * *

All'inizio delle sue ricerche su *Polistes*, nei primi anni '40, Pardi aveva cercato e ottenuto l'autorevole appoggio del biologo che più sembrava essergli vicino per interessi di ricerca, Guido Grandi. Ciò rese possibile, in tempi di straordinarie ristrettezze finanziarie, la pubblicazione delle sue voluminose memorie del 1942 e del 1946 sul Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna. Grandi divenne in un certo senso un sostenitore, ma non un maestro per Pardi, che avrebbe in cuor suo preferito una tutela meno ieratica e glaciale. Chiunque scorra la maggior opera etologica di Grandi, *Studi di un Entomologo sugli Imenotteri Superiori*, può comunque rendersi conto di quanto i due fossero distanti nella teoria e nella metodica della ricerca comportamentale. Più tardi, quando nel '46 Mario Benazzi fu chiamato a reggere l'Istituto zoologico pisano, Pardi trovò in lui un direttore desideroso di sostenere il suo «aiuto» nella carriera e rispettoso delle sue scelte in tema di ricerca. Nonostante ciò Pardi rimase per molti anni un ricercatore isolato e incompreso, in un ambiente scientifico – quello italiano – interessato soprattutto agli sviluppi della genetica e dell'embriologia sperimentale e ben poco a quelli dell'etologia. Investendo tante energie nella sociologia delle Vespe – e, più tardi, nell'orientamento dei Talitri – egli fece una scelta di campo coraggiosa, di cui colse i frutti solo a partire dagli anni '70, quando l'etologia cominciò a diventare popolare anche in Italia. Ed infatti, quando nel 1985 fu festeggiato a Firenze il 70° compleanno di Pardi, Giuseppe Montalenti, allora Presidente dell'Accademia dei Lincei, volle rendergli omaggio dicendo che «a quei tempi» – alludeva agli anni '50 e '60 – «si sapeva sì che Pardi era bravo, ma non davamo molta importanza a quello che faceva».

Non si deve però pensare che Pardi non coltivasse spontaneamente e con passione anche argomenti zoologici al di fuori dell'etologia. Egli si occupò tra l'altro di Tardigradi africani e di zoogeografia della Libia. Più importante e impegnativo fu un soggiorno di studio nell'Istituto zoologico del Politecnico di Zurigo, allora diretto da Jakob Seiler. Pardi avrebbe voluto eseguire, sotto la guida di Seiler, una ricerca citologica dello sviluppo dell'uovo in un Coleottero curculionide del gen. *Otiorrhynchus*, che egli aveva cominciato a studiare in Italia, incuriosito da fenomeni di pseudocopula tra femmine. Seiler però, per non invadere un campo in cui altri stavano lavorando, preferì che Pardi si

dedicasse alla citologia della prediletta *Solenobia triquetrella*, un Lepidottero Psichide. L'idea di Pardi restò così irrealizzata e solo dopo molti anni, nell'87 [128], egli si decise a pubblicare le sue osservazioni etologiche sul curculionide in un volume commemorativo del centenario della nascita di Grandi. Con *Solenobia* però il successo non era mancato: Pardi aveva potuto ricostruire con grande esattezza e splendide illustrazioni i processi citologici conseguenti alla penetrazione di uno o più spermatozoi nell'uovo di femmine partenogenetiche tetraploidi. Questo lavoro [35] è un contributo importante alla comprensione dell'origine dei fenomeni di intersessualità, e Seiler, che aveva visto Pardi al lavoro «mit eisernem Fleiss und mit grosser Intelligenz», poté descriverlo «ein Zoologe von umfassendem Wissen und einer aussergewöhnlichen Vielseitigkeit». E non si può non consentire con Seiler che Pardi fosse uno zoologo di ampie conoscenze e di straordinaria poliedricità, viste le sue frequenti escursioni in campi diversi dall'etologia e la sua profonda cultura, che gli derivava sia da spontanea curiosità intellettuale, sia dalla brillante e sempre aggiornata didattica per biologi, naturalisti e medici.

* * *

Interrotte le ricerche sulle vespe dopo la disputa con Deleurance, Pardi era in uno stato che un etologo definirebbe «appetitivo» per nuovi filoni di ricerca. E lo stimolo scatenante per un atto consumatorio gli giunse una domenica dell'estate '51. Egli era sulla spiaggia di San Rossore con la famiglia – uno sguardo ai bambini e uno alla natura – quando notò un talitro (*Talitrus saltator*), che traversava l'arenile dirigendosi verso la battigia. La domanda «come fa ad orientarsi?» gli sorse immediata e subito fece i primi piccoli esperimenti con il talitro che, riportato dalla battigia sulla sabbia asciutta si volgeva di nuovo verso la riva, anche sotto un ombrellone o dietro una duna che gli nascondeva il mare.

A questo punto chi sta rievocando queste vicende non potrà fare a meno di mettersi a fianco del protagonista, visto che ebbe la fortuna di essere fin dall'inizio associato alla ricerca sul meccanismo di orientamento dei talitri. Fu l'esperienza entusiasmante di una ricerca a diretto contatto con la natura, in cui metodi e procedure erano tutti da inventare, con un obiettivo elusivo ed il profumo romantico del mistero da svelare. La ricerca entrò nel vivo appena potemmo passare da un semplice rilevamento dei percorsi dei singoli individui attraverso la spiaggia alla registrazione continua dell'orientamento di gruppi di animali tenuti in condizioni controllate. Quasi per caso ci accorgemmo che i talitri, posti sul fondo di una campana di vetro rovesciata, fornivano subito una chiara immagine delle loro tendenze direzionali. Mentre si arrampicavano sulle pareti della campana per fuggire, i talitri scivolavano sul vetro restando presso a poco allo stesso posto, con l'asse del corpo disposto radialmente. Semplici conteggi e fotografie calibrate su una rosa dei venti fornirono una base statistica per documentare il comportamento degli animali, che, per la prima volta in studi di orientamento animale, fu basata sull'analisi vettoriale. Il fatto che, anche all'interno della campana, i talitri continuassero indisturbati a dirigersi verso il mare restringeva la rosa dei possibili fattori orientanti; tuttavia la scoperta che l'orientamento era basato sul sole richiese ancora molto tempo

e molti vani tentativi verso mète sbagliate. In una esperienza compiuta in una notte il-lune, avevamo visto che i talitri, liberati al suolo, si dirigevano egualmente verso il mare. Come scoprimmo più tardi, ciò era dovuto alla leggera brezza di terra, dato che i talitri, in assenza di altri fattori orientanti, si dirigono a favore del vento. Allora però ci sembrò di poter concludere che il sole non giuocava un ruolo nell'orientamento.

A quei tempi, del resto, la capacità di usare il sole come bussola ci era nota solo per le Api, dove l'aveva scoperta Karl von Frisch, e sembrava un meccanismo sofisticato, associato alla comunicazione. Anche la bussola solare degli Uccelli, dimostrata da poco da Gustav Kramer e di cui venimmo a sapere dopo, ci sarebbe comunque sembrata un fenomeno legato ad una organizzazione neuro-comportamentale superiore. Lo stesso von Frisch scrisse più tardi della sua sorpresa per la scoperta dell'orientamento solare dei Talitri, sicché dovette concludere che quella che era sembrata un'alta prestazione intellettiva in api e uccelli, era invece una capacità elementare. A dimostrazione raggiunta, fu per noi un evento memorabile dare a von Frisch una dimostrazione dell'orientamento solare dei talitri, proprio sulla spiaggia di San Rossore.

Ma intanto ci eravamo mossi un po' a tentoni, sinché non facemmo un esperimento coi talitri di San Rossore trasferiti su una spiaggia adriatica, col risultato di vedere che volgevano le spalle al mare e puntavano nella solita direzione cardinale come se avessero una bussola. Venne così il giorno di saggiare l'esistenza della bussola solare, fare il classico esperimento dello specchio, ed emozionarci alla vista dei talitri nella campana, che, sotto i raggi del sole proiettati dalla parte opposta, invertivano subito di-rezione, come per un ordine immediato e perentorio (fig. 2).

Alla scoperta della bussola solare seguì subito quella dell'orientamento basato sulla luce polarizzata del cielo, poi la ricerca fu estesa a vari aspetti del comportamento orientato, quali la variabilità giornaliera e annuale, l'orientamento verso terra degli animali posti in acqua, gli stimoli scatenanti la reazione di fuga. Molti esperimenti furono

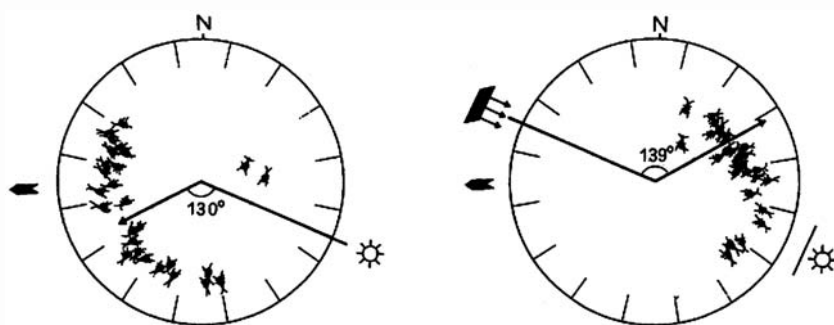


Fig. 2. – Dimostrazione dell'orientamento solare nei Talitri. Gli animali, posti in una campana di vetro asciutto, si orientano verso il mare (freccia esterna) se investiti direttamente dai raggi solari (a sinistra), ma invertono la direzione se la vista del sole è impedita e i raggi solari sono proiettati dalla direzione opposta con uno specchio (a destra). Sono rappresentati il vettore medio e gli angoli con il sole (visto direttamente o riflesso nello specchio).

diretti a stabilire la natura del meccanismo di compensazione del moto apparente del sole, con la conclusione di una sua probabile natura endogena, successivamente confermata con altri esperimenti. Ciò suscitò interesse perché la natura endogena del meccanismo della bussola solare non era stato ancora accertato nemmeno per le Api, benché il loro comprovato «senso del tempo» lo lasciasse sospettare.

Poiché i Talitri sono prevalentemente crepuscolari e notturni, se ne volle studiare anche l'orientamento di notte, dimostrando che, investiti da opportuni stimoli scatenanti, i Talitri si orientavano con la luna in maniera analoga a quanto facevano col sole. Risultò anche che la capacità di orientamento lunare era presente non solo in animali raccolti di notte, subito prima dell'esperienza, ma anche in soggetti tenuti al buio fin dal tramonto e persino dal plenilunio precedente.

Questo meccanismo di orientamento lunare, che non è stato finora provato in nessun altro animale, comporta l'esistenza di una periodicità lunare di 24 h 50 min, coesistente con quella di 24 h che regola l'orientamento solare. Per ragioni teoriche, questa conclusione, benché confermata anche da altre nostre ricerche, fu inizialmente rifiutata da alcuni studiosi di bioritmi. Una minuziosa indagine di James T. Enright su Talitridi americani portò però alla piena conferma dei fenomeni di orientamento lunare osservati in Italia e della coesistenza dei due ritmi.

Pardi ben presto estese le ricerche sull'orientamento solare zonale (o dell'asse y , come è anche chiamato l'orientamento perpendicolare alla linea di confine tra due ambienti) dimostrandone non solo l'ubiquità in abitanti degli arenili, come l'Isopode *Tylos latreilli* e il Coleottero Tenebrionide *Phaleria provincialis*, ma anche il suo ricorrere in specie francamente marine, come l'Isopode *Idotea baltica*. Né d'altra parte egli avrebbe più lasciato per tutta la vita lo studio dei Talitri, sui quali fece ancora incisive scoperte. Lo studio dell'orientamento negli animali sottoposti a ritmo di illuminazione invertito gli permise di dimostrare che la funzione compensatrice del moto apparente del sole persisteva anche durante la notte. La variazione dell'angolo di orientamento ripercorreva in senso inverso i valori diurni, sicché gli animali non sarebbero stati correttamente orientati se esposti al sole sempre visibile delle alte latitudini. Egli stabilì in tal modo l'esistenza di un «modello *Talitrus*» opposto al «modello *Apis*» dato che l'imenottero considera che il sole prosegue la sua corsa nell'emiciclo di nord durante la notte.

La scoperta di un interessante fattore ausiliario dell'orientamento, il cosiddetto «fattore locale», fu dovuta alla costanza di Pardi nell'annotare e indagare quegli scostamenti dall'atteso, anche modesti, che gli capitava di registrare nei suoi esperimenti. Egli aveva notato che i talitri, pur mantenendo costante la direzione di fuga, mostravano una maggior dispersione se venivano sagggiati non nella loro spiaggia, ma su una diversamente orientata, oppure nell'interno, molto lontano dal mare. Pardi ne dedusse l'esistenza di un «fattore locale» che facilitava il corretto orientamento verso il mare e suppose che la porzione del cielo che sta sopra il mare fosse più ricca di radiazioni di breve lunghezza d'onda di quella al di sopra della terra, e come tale riconosciuta dagli animali. Il fenomeno però non era mai stato studiato dai fisici ed è significativo che l'attenta osservazione etologica di Pardi abbia indicato l'opportunità di un'indagine che, condotta da

Pardi stesso in collaborazione con Giorgio Fiocco e Angelo Guerrini, poté confermare puntualmente quanto era stato previsto.

A metà degli anni '60 Pardi, in collaborazione con Antonio Ercolini, iniziò una serie di ricerche sull'orientamento dei talitri delle regioni tropicali. Fu subito posta attenzione sul problema della compensazione del moto del sole e della luna che ai tropici hanno un apparente moto orario o antiorario a seconda che la culminazione sia a sud o a nord. Le maggiori difficoltà per l'orientamento solare si potevano prevedere nelle ore meridiane, quando gli animali devono assumere con l'astro angoli molto diversi a seconda che sia epoca di culminazione a nord o a sud. Pardi documentò che con il sole prossimo allo zenit gli animali erano incapaci di orientarsi e mostravano una specifica «reazione zenitale» tentando di infossarsi e aggruppandosi tra loro, mentre con il sole discosto dallo zenit più di 6° - 7° vi era un corretto orientamento, sia che la culminazione avvenisse a nord che a sud. Ciò fu constatato sia in adulti, sia in piccoli nati e allevati in laboratorio a luce artificiale, che mostravano però una più ampia variabilità.

Queste esperienze indussero Pardi alla ricerca di un meccanismo ausiliario che aiutasse i talitri a districarsi nell'ambiguità delle culminazioni a nord e a sud del sole e della luna. A metà degli anni '80 egli ottenne i primi risultati positivi allorché vide che i talitri tropicali reagivano con variazioni significative dell'orientamento alle manipolazioni del campo magnetico. Ciò lo portò a postulare la coesistenza di due meccanismi di orientamento, uno astronomico e uno magnetico, successivamente confermata da ulteriori esperienze. I due meccanismi risultarono entrambi innati, anche se gli animali devono imparare ad usare il sole durante le ore meridiane orientandosi con l'ausilio della bussola magnetica. Ciò spiegava le minori capacità di orientamento degli esemplari nati ed allevati in laboratorio. In conclusione, veniva così dimostrata l'esistenza di un nuovo meccanismo di orientamento dei Talitri e, se si considera che essi si avvalgono anche della vista del paesaggio e della pendenza del substrato, bisogna concludere che Pardi aveva potuto dimostrare in questi piccoli Crostacei un comportamento orientato di complessità comparabile a quella degli Uccelli.

L'ultimo importante contributo di Pardi nel campo dei Talitri ha riguardato l'ereditarietà della capacità di orientamento. Con ricerche iniziate già alla fine degli anni '50, egli dimostrò che la capacità di compensare il moto del sole e la conoscenza della corretta direzione di fuga sono innate. E poiché popolazioni di spiagge diversamente orientate hanno direzioni di fuga diverse, ne conseguì una diversità genetica che si manifesta al livello dei comportamenti di orientamento: di nuovo un fenomeno che trova il riscontro solo negli Uccelli. Pardi naturalmente non si arrestò alla mera constatazione del fenomeno, peraltro documentato nella maniera più completa, ma iniziò l'analisi del meccanismo ereditario attraverso gli incroci di popolazioni diverse. Egli poté così dimostrare che il meccanismo di trasmissione dell'informazione poteva essere spiegato con un meccanismo assai semplice, in cui entrassero in giuoco o due coppie di geni alleli o quattro alleli nello stesso locus. Questi reperti sull'ereditarietà hanno aperto nuove prospettive nell'indagine etologica sui Talitri, in cui entrano in giuoco la variabilità genetica nelle popolazioni e le componenti apprese del comportamento. Questa ricerca viene ora proseguita dagli allievi di Pardi e, principalmente, da Felicità Scapini.

Le ricerche sui Talitri hanno occupato un quarantennio della vita scientifica di Pardi, e non è facile trovare nella letteratura altri esempi di una indagine così accurata e intelligente di un comportamento, estesa agli aspetti fisiologici, ontogenetici ed ereditari, mai scaduta nel ripetitivo, sempre fresca e affascinante per l'impostazione dei problemi e per i risultati ottenuti.

* * *

Nel 1952 Pardi vinse la cattedra di Zoologia nella Facoltà di Scienze dell'Università di Torino, dove rimase per dieci anni esternando agli amici tutto il suo dispetto per i molti inconvenienti della sede. Certamente egli non fu felice nel tetro palazzo di via Accademia Albertina per i molti problemi del Museo annesso all'Istituto, la ingiusta ostilità della Facoltà verso i biologi, la lontananza da spiagge e talitri, il cielo così spesso grigio e indisponibile per i suoi esperimenti. Tuttavia, quando nel 1962 fu chiamato dalla Facoltà di Scienze di Firenze, egli fu sinceramente rattristato di dover lasciare i molti amici che si era fatto - primo fra tutti Valdo Mazzi - e che gli avevano alleviato gli affanni accademici e ambientali.

A Firenze Pardi coprì la cattedra di Zoologia fino al 1980 e quella di Etologia sino al 1985. Egli giunse nella nuova sede alla soglia dei suoi cinquant'anni, ma vi trovò le condizioni più adatte per dispiegare intatte energie e giovanili entusiasmi che gli permisero di attrarre nuove leve e fondare una fiorente scuola di etologia.

Nel raggiungimento dei suoi obiettivi Pardi dimostrò capacità organizzative che molti non avrebbero sospettato in un personaggio così assorbito dallo studio e dalla ricerca. La prima delle sue imprese fu la realizzazione di un programma di ricerche faunistiche, ecologiche ed etologiche nell'Africa orientale, che, travalicando i suoi diretti interessi scientifici, allargò gli orizzonti della zoologia fiorentina. Il successo di queste ricerche indusse il Consiglio Nazionale delle Ricerche, che le aveva in gran parte finanziate, ad istituire a Firenze un Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali, che Pardi diresse fino al 1985, quando esso fu affidato alla cura del suo allievo Franco Ferrara. L'attività del Centro, che disponeva anche di un proprio laboratorio a Mogadiscio, si sviluppò su tre linee principali, la prima con ricerche di sistematica e faunistica, la seconda con studi sulla fauna delle acque sotterranee e del litorale marino, la terza con ricerche sul comportamento di animali sociali. Pardi partecipò a tredici missioni in Somalia, Etiopia, Kenia e Indonesia, e dedicò particolari cure (e impegnate relazioni) al programma sul litorale marino, che fu realizzato in un tratto di costa a sud di Chisimaio. Come ebbe a rilevare lo stesso Pardi nel 1982 [112], il programma litorale e le sue estensioni erano nati in considerazione della scarsità di studi sulle biocenosi di questi ambienti nella zona intertropicale e d'altronde, egli aggiungeva, «lo stato di conservazione delle rive, l'isolamento e le ridotte influenze antropiche, la straordinaria ricchezza delle forme rendevano per noi vari tratti della costa somala quasi un prezioso laboratorio naturale, adatto non solo alle intensive raccolte, ma anche a complessi e durevoli esperimenti e rilievi».

Il Centro è stata una realizzazione importante, che gode di meritata fama tra gli

studiosi di fauna tropicale per l'alta qualificazione del personale scientifico e tecnico, per la mole dei risultati scientifici ottenuti, l'accumulo di ingenti collezioni conservate nel Museo Zoologico della Specola e la vasta rete di cooperazioni scientifiche internazionali.

Le capacità organizzative di Pardi si rivelarono anche nella rifondazione del *Monitore Zoologico Italiano*, che egli volle salvare da una progressiva decadenza, iniziandone nel 1967 una nuova serie. Diretta e gestita con criteri moderni, essa è stata affiancata da una nutrita serie di supplementi dedicati ai risultati delle attività del Centro di Faunistica. L'impresa non è stata di poco conto, visti i problemi finanziari e organizzativi implicati, anche se Pardi poté giovare dei consigli editoriali degli allievi e del prezioso aiuto redazionale di Baldo Conti. Nel 1988 la necessità di caratterizzare la rivista e la ricchezza dei contributi afflucati ai suoi supplementi hanno giustificato un nuovo adeguamento che, con la chiusura definitiva del *Monitore*, ha visto nascere dalle sue ceneri *Ethology, Ecology and Evolution* e *Tropical Zoology*.

Al suo arrivo a Firenze Pardi aveva trovato il ricco Museo Zoologico e la collezione delle cere anatomiche in condizioni molto modeste e chiusi al pubblico ormai dal tempo di guerra. Già nel gennaio 1965 egli era però in grado di riaprire un museo completamente rinnovato e rimodernato, che suscitò ampi consensi sia tra i visitatori occasionali che tra gli specialisti. Pardi continuò a dedicare molte cure al museo per tutto il decennio che lo diresse, sicché nel 1972 poté consegnare al nuovo direttore, Bettino Lanza, una struttura scientifica perfettamente funzionante, sia dal punto di vista della ostensione che della conservazione e della ricerca.

* * *

A Firenze Pardi ritrovò finalmente il desiderio di occuparsi di vespe. Egli era stato a lungo attratto dall'idea di studiare forme primitive, in cui non fosse ancora insorto il differenziamento castale. Compì perciò alcune missioni per studiare forme tropicali di primitiva organizzazione sociale quali *Belonogaster* tra i Polystinae, e *Parischnogaster* tra gli Stenogastrinae (in collaborazione nel primo caso con Maria Teresa Marino Piccioli e con Stefano Turillazzi nel secondo). Queste ricerche hanno fruttato una ricca messe di dati etologici, su specie praticamente sconosciute, e riguardanti il comportamento riproduttivo, l'architettura dei nidi, i rapporti sociali e la gerarchia, i meccanismi speciali di difesa contro le formiche (le cosiddette «ant guards»). Ma l'attesa per una società di femmine eguali andò delusa, perché in entrambi i casi esse erano distinte in un gruppo di fecondate e in un gruppo di non fecondate, quest'ultime con minor sviluppo ovarico. Tra i due gruppi, per il cui differenziamento Pardi ipotizzò anche l'influenza di fattori preimaginali, esistevano anche differenze statistiche nelle dimensioni.

Naturalmente in questo *revival* di studi sulle vespe non potevano mancare i *Polistes*, le vespe protagoniste delle prime ricerche etologiche di Pardi. Insieme a Stefano Turillazzi egli ne studiò i rapporti tra dimensioni e gerarchia e quelli tra capacità riproduttiva e posizione gerarchica nei nidi monoginici, biginici e poliginici. Ciò ha portato alla dimostrazione che la posizione gerarchica è statisticamente correlata con le dimensioni

e che la capacità riproduttiva – valutata in base allo sviluppo degli ovari e dei corpora allata – risulta dipendente dall'accesso alle riserve alimentari, che a sua volta consegue alla posizione gerarchica e al numero delle femmine associate.

Per terminare questa sommaria rassegna degli interessi di ricerca di Pardi va infine ricordato che, accettando una proposta dell'amico che oggi lo rievoca, egli si occupò per qualche tempo della navigazione dei colombi viaggiatori. La sua partecipazione, ancorché breve, fu innesco importante allo svolgimento successivo della ricerca. In questo campo, Pardi e il suo allievo Guido Chelazzi, hanno fornito la prima e sinora unica dimostrazione che l'orientamento verso casa da luoghi sconosciuti può essere manifestata dai colombi anche in ambiente ristretto e controllabile.

* * *

Pardi ha lasciato un'eredità ricchissima di scoperte, realizzazioni e prospettive. L'Istituto di Zoologia di Firenze che egli diresse – ora confluito nel Dipartimento di Biologia Animale e Genetica a lui intitolato – è fortemente caratterizzato in senso etologico dall'opera dei suoi allievi, e tra essi vanno ricordati quelli che più a lungo collaborarono con lui: Antonio Ercolini, Guido Chelazzi, Francesco Dessi-Fulgheri, Felicità Scapini, Stefano Turillazzi, Alberto Ugolini, Marco Vannini.

L'opera di Pardi è stata fondamentale per lo sviluppo degli studi di comportamento animale in Italia e non è certo un caso che lo studio delle società degli Insetti e dell'orientamento animale costituiscano tanta parte dell'etologia italiana. Tuttavia sarebbe ingiusto e riduttivo ricordarlo solo come lo studioso «che introdusse l'etologia in Italia». Valutata in una dimensione internazionale, l'opera di Pardi è quella di un pioniere che ha avviato la moderna ricerca sul comportamento animale in due importanti campi, quello dei rapporti interindividuali nelle società degli Insetti e quello dell'orientamento astronomico degli Artropodi. Per entrambi gli indirizzi, vi sono stati tre fattori fondamentali alla base del successo ottenuto. Il primo è l'aver svolto una analisi causale di fenomeni importanti individuati da Pardi stesso: la dominazione delle Vespe e il movimento orientato e biologicamente significativo dei Talitri. Il secondo fattore è stata la potenza degli strumenti d'indagine: l'analisi del comportamento individuale nelle Vespe, e, per i Talitri, lo studio statistico dell'orientamento di gruppi di individui in ambiente ristretto e controllabile. Il terzo fattore è stato il costante impegno in studi prolungati per decenni.

Per i risultati raggiunti il nome di Pardi deve essere associato a quello dei padri fondatori della moderna etologia ove si rifletta sulla situazione della ricerca quando egli, a metà degli anni '40 fece le sue scoperte sulle Vespe. L'etologia era ancora ben lungi dall'essere accettata come disciplina zoologica autonoma, né avrebbe potuto essere altrimenti, visto che la prima esposizione ufficiale del programma etologico fu pubblicata da Konrad Lorenz sui *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft* nel 1939 dopo aver assimilato nello schema dottrinario originario le scoperte e le idee di Erich von Holst. A quei tempi usciva una sola rivista importante dedicata agli studi di comportamento animale, la *Zeitschrift für Tierpsychologie* (oggi *Ethology*). *Behaviour* doveva an-

cora essere fondata e la classica opera *The study of Instinct* di Niko Tinbergen doveva ancora comparire. Del resto la fama di Konrad Lorenz era ancora ristretta al cenacolo scientifico cui apparteneva. Per Lorenz l'elemento fondamentale dell'istinto è la coordinazione ereditaria o movimento istintivo, di cui egli si servì soprattutto per un'analisi comparativa e filogenetica dei comportamenti. Per questo motivo tutto il meccanismo dell'etologia lorenziana ruota intorno al concetto di movimento istintivo. L'opera di Pardi si colloca invece su un piano diverso. Anche lui riconosce che l'animale può essere dotato di impulsi e percezioni e che non è un automa reagente solo a stimoli esterni, ma gli oggetti delle sue analisi, i comportamenti individuali nelle società degli Insetti e i comportamenti di orientamento, rappresentano un livello funzionale più complesso rispetto ai movimenti istintivi. Pardi inoltre, negli studi sulle vespe, fece dello studio delle differenze interindividuali il fulcro della sua analisi, mentre esse vennero del tutto trascurate da Lorenz, occupato com'era a sottolineare la fissità e la stereotipia della coordinazione ereditaria. In un'epoca in cui non vi era un consenso generale su come denominare la scienza del comportamento animale, Lorenz e Tinbergen usarono costantemente il termine «Etologia» per indicare il campo dei loro studi, sicché per un lungo periodo Etologia è stato sinonimo di studio dei movimenti istintivi, mentre altri indirizzi ne rimanevano esclusi. È per questo motivo che le scoperte di Pardi e quelle di molti altri (Karl von Frisch stesso, Otto Koehler, Hennig Hediger, Gustav Kramer, per citarne solo alcuni) hanno tardato a trovare la giusta collocazione nel più vasto quadro delle discipline che si richiamano al comportamento animale e che oggi, con una più ampia accezione del termine, vengono tutte definite etologiche.

Come tutti i pionieri, Pardi non ebbe dunque maestri nei campi dell'etologia da lui coltivati. L'unico suo vero maestro fu Leopoldo Granata, limitatamente agli studi di istofisiologia. È ben noto che Pardi si è spesso richiamato a Karl von Frisch, ma è impensabile che il giovanile soggiorno di due mesi nell'Istituto del maestro di Monaco abbia potuto influire significativamente sulla sua preparazione scientifica. Viene perciò da chiedersi per quale motivo Pardi sentisse così intenso il fascino della sua personalità e manifestasse così spesso ammirazione per la sua opera di scienziato. È probabile che tra i due esistesse una congenialità di sentimenti e atteggiamenti di fronte alla scienza, e che Pardi per questo vedesse in lui «un modello perenne, un punto di riferimento costante anche se lontano». Fu certo tipico di entrambi l'osservazione degli animali in condizioni naturali, la sperimentazione semplice che pone al momento giusto la giusta domanda alla natura, la lunga perseveranza sul medesimo tema, il solido concludere in base ai fatti, senza teorizzazioni o speculazioni. Forse per Pardi una delle maggiori soddisfazioni arrecategli dal premio Balzan per l'Etologia del 1989 fu il pensiero che questo riconoscimento lo accomunava al maestro di Monaco, che lo stesso premio aveva ricevuto nel 1963.

Pardi dedicò tutta la sua vita alla famiglia e alla scienza, e fu ripagato dalla devozione e dall'affetto della signora Laura e dei quattro figli, e dai numerosi riconoscimenti per la sua attività di scienziato. Eletto nel 1972 Socio corrispondente di questa Accademia, ne era divenuto Socio nazionale nel 1982. Era Accademico ordinario dell'Accademia Nazionale di Entomologia, Socio dell'Accademia di Scienze e Letteratura di Ma-

gonza, dell'Accademia di Scienze di Torino, dell'Accademia Toscana di Scienze e Lettere, Presidente onorario della Sezione Italiana dell'Unione Internazionale per lo Studio degli Insetti Sociali, Socio onorario dell'Unione Zoologica Italiana. Aveva vinto nel 1976 il premio «Antonio Feltrinelli» per le Scienze biologiche ed applicazioni. Nel 1989, su proposta di questa Accademia, aveva ottenuto il prestigioso premio Balzan per l'Etologia, che ne aveva coronato la carriera di scienziato di chiara fama internazionale.

Pardi unì grandi qualità di ingegno, di onestà intellettuale e di generosità, pronto com'era a prodigarsi senza esitazione per le cause che riteneva giuste. Egli ebbe anche doti particolari che lo aiutarono nella sua attività scientifica: una grande perizia tecnica e, soprattutto, una straordinaria capacità di osservazione dei movimenti e delle espressioni, negli animali come negli uomini. Dal suo carattere sensibile gli derivarono mutevolezza degli stati d'animo e, spesso, un comportamento schivo e solitario. Evitò, finché possibile, i congressi e tutte quelle manifestazioni e attività che procurano fama presso un più largo pubblico. Trasse però molta gioia dai contatti con gli amici, e mostrava con essi la sua straordinaria facilità nel trasmettere sentimenti, emozioni e idee. Così come fu lucidissimo nell'esposizione dei risultati scientifici, egli fu anche un didatta brillante ed appassionato.

Pardi ebbe una vita che le molte esperienze umane e scientifiche resero interessante e spesso lieta, finché nel maggio dello scorso anno non si manifestò in lui il male che inesorabilmente lo condusse a morte il 27 dicembre. Quel giorno la famiglia Pardi perse il centro dei suoi affetti, l'Etologia italiana il suo Maestro, questa Accademia uno degli ingegni più valorosi.