

UC Merced

Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography

Title

Modelli di ricostruzione filogenetica e biogeografia

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/16h554rg>

Journal

Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography, 11(1)

ISSN

1594-7629

Author

Vomero, Vincenzo

Publication Date

1987

DOI

10.21426/B611110221

Peer reviewed

Modelli di ricostruzione filogenetica e biogeografia

VINCENZO VOMERO
Museo Civico di Zoologia, Roma

SUMMARY

Phylogenetic reconstruction models and Biogeography

Biogeographical processes are functions of time, of space and of form and acts on different scales that we variously call ecological determinism, historical biogeography etc. The systematic biogeographer own the best potentiality to reach sound results of general interest looking for biogeographical pater among taxa with the help of a reliable phylogenetic model. The model that tries to reconstruct the sequence of speciation events within a framework of cladistic methodology seems to generate the best result. The main problems faced by the cladist must be overcome with the help of algorithms of parsimony and compatibility and with new methods still under investigation.

«Young taxonomists are trained like performing monkeys, almost wholly by imitation»

Cain 1959

BIOGEOGRAFIA E BIOGEOGRAFIE

Biogeografia è un termine che significa molte cose diverse per classi diverse di biogeografi. Se pur con lievi modifiche, c'è un accordo di massima nel definire la biogeografia come lo studio della distribuzione degli organismi nello spazio attraverso il tempo (Wiley, 1981). Non mi sembra superfluo aggiungere l'importante appendice «e dei principi, processi e parametri che influenzano questa distribuzione» (Munro 1963). La biogeografia comprende fattori spaziali e temporali estremamente dinamici che si svolgono in uno scenario evolutivo di discendenza filetica con trasformazione a livello popolazioneale prima e di specie poi.

Negli anni recenti c'è stato un fervore crescente di studi biogeografici sia teorici che pratici. La tendenza generalizzata risultante dagli approcci più recenti è un tentativo di individuazione più precisa degli scopi della biogeografia e di un perfezionamento delle metodologie (Vomero 1987).

Una corretta individuazione degli scopi della biogeografia è necessaria in ultima analisi, a localizzare il posto occupato dagli studi biogeografici nel contesto degli studi biologici evolutivi ed ecologici.

Credo che la biogeografia non possa avere, *sic et simpliciter*, una sua individualità ed autonomia totale, ma sia piuttosto un campo d'indagine di sintesi, composito ed assolutamente onnicomprensivo, sia nei dati di partenza, sia nei processi interpretativi, nelle metodologie di verifica, sia nei tentativi di elaborazione di teorie o leggi generali. Nella sua interezza la biogeografia richiede solide conoscenze di sistematica, biologia evolutiva ed ecologia, ed inoltre di fisiologia, geologia e meteorologia, una massa questa di conoscenze che molto raramente possono coesistere in una sola persona.

Per poter meglio definire gli scopi della biogeografia è utile effettuare una tipizzazione ed una classificazione dei vari livelli di approccio e delle unità di analisi (Vuilliemier 1975). Questi tentativi (tab. I e tab. II), arbitrari ma certo

TABELLA 1 - Unità di analisi in biogeografia.

A - Biogeografia faunistica
1. fauna di una regione zoogeografica, di una massa continentale, di un grande arcipelago etc.
2. fauna di una suddivisione di una regione zoogeografica o di una regione politica o di una unità territoriale arbitraria
3. fauna di una zona vegetazionale o di un habitat principale
B - Biogeografia tassonomica
1. taxon di rango superiore alla specie
2. taxon a livello specifico, superspecie e gruppi di specie
3. propagulo o unità di colonizzazione al livello di specie

TABELLA 2 - Approcci biogeografici

1 Biogeografia descrittiva
2 Biogeografia interpretativa analitica e predittiva
2.1 Biogeografia storica
2.1.1 Approccio geografico
quali sono le origini geografiche dell'unità studiata?
2.1.2 approccio ecologico
come il taxon in questione colonizzò un dato tipo vegetazionale o un dato habitat
2.2 Biogeografia ecologica
2.2.1 approccio trofico
le varie unità hanno equivalenti ecologici in aree diverse? E quali sono i processi ecologici in gioco? (ad es. equivalenti ecologici dei Tinamidae in Africa ed in Australia, comparazioni trofiche di regioni zoogeografiche, energetica biogeografica etc.)
2.3 Biogeografia teoretica
quali sono i processi della biogeografia e come essi interagiscono? (ad es. modelli matematici e controllo delle teorie con studi empirici)

estremamente utili per una corretta comprensione dei multiformi approcci biogeografici, sono finalizzati alla evidenziazione delle diverse risposte che ci si attende dagli studi biogeografici.

PARADIGMI BIOGEOGRAFICI

Le tre attuali correnti del pensiero biogeografico possono essere riferite essenzialmente a tre modelli apparentemente nettamente distinti.

Secondo il modello della dispersione le attuali distribuzioni dei viventi

sono il risultato di dispersioni su lunghe distanze (fig. 1b), che sono iniziate a partire da un centro di origine evolutivo. Questo modello trova la sua massima applicabilità e le principali conferme, ad esempio, nei popolamenti delle isole oceaniche sulle quali l'origine degli esseri viventi è da imputare esclusivamente a meccanismi di dispersione attivi e passivi. La biogeografia della dispersione, di conseguenza, si interessa prevalentemente della identificazione dei centri di origine, tralascia i fattori ecologici, a meno che non limitino la dispersione degli organismi (Carlquist, 1965) ed anche i processi di speciazione, ritenuti eventi rari (Endler 1982). Darlington (1957), ad esempio, ha basato pressoché tutta la sua Biogeografia sui meccanismi di dispersione.

Il secondo modello biogeografico, quello generale della vicarianza (fig. 1a) basa la sua logica su una barriera fisica che interviene a separare popolazioni precedentemente distribuite su un areale continuo (Nelson e Platnick 1980). La biogeografia della vicarianza poggia le sue basi essenzialmente sulla deriva dei continenti, sulle grandi orogenesi e su qualsiasi altro tipo di barriera fisica che venga a dividere una distribuzione continua, provocando un fenomeno di vicarianza, e cioè di speciazione allopatrica. Anche la biogeografia della vicarianza ignora il fattore ecologico ed inoltre non dà alcuna importan-

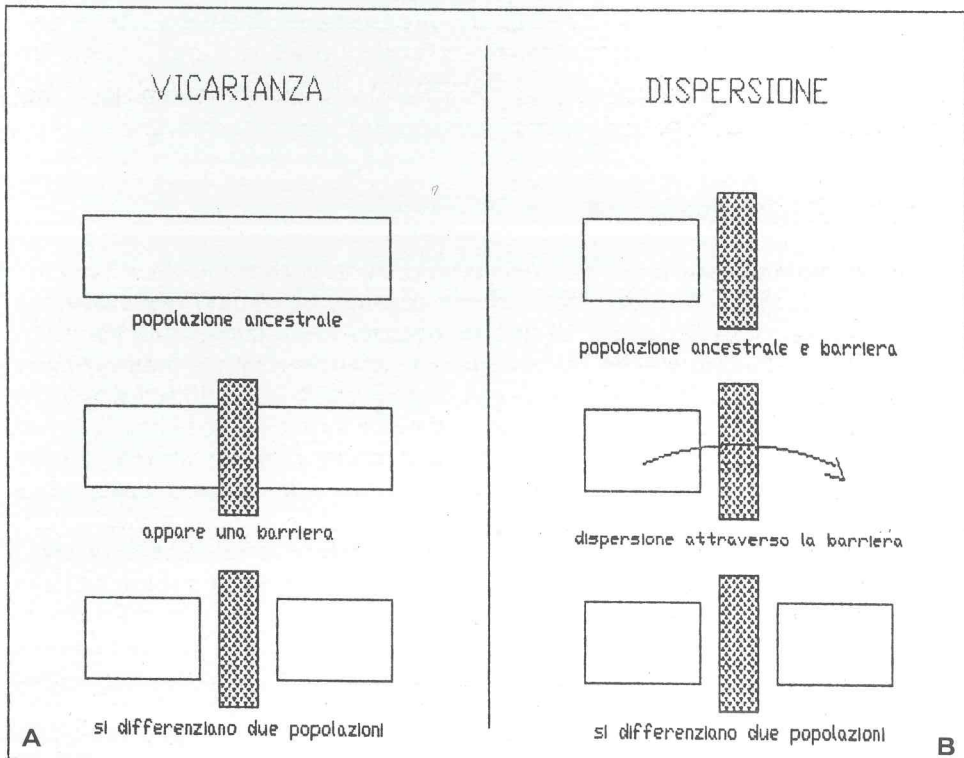


FIG. 1 - Modelli biogeografici di Vicarianza (A) e Dispersione (B).

za alla dispersione o le concede soltanto interventi parziali pressoché ininfluenti sulla storia evolutiva degli organismi, mentre enfatizza gli effetti della storia ed in particolare gli effetti dei cambiamenti geologici che sono ritenuti la causa principale della separazione delle specie e della loro conseguente divergenza morfologica.

La vicarianza biogeografica trova importanti affinità concettuali con le filosofie di ricostruzione filogenetica di matrice cladistica e, di conseguenza, con le precise ricostruzioni dei fenomeni speciativi, e proprio in queste aree di pensiero trova i suoi strenui difensori (Cracraft 1982 e 1983).

Il modello ecologico, infine, quello che di solito viene identificato col nome di «determinismo ecologico» ipotizza che le attuali distribuzioni geografiche siano determinate essenzialmente dagli attuali fattori ecologici, senza riguardo a qualsivoglia cambiamento storico che possa essere avvenuto nella distribuzione degli organismi attraverso la dispersione o la vicarianza. L'ecologia determina esattamente quali specie possono sopravvivere e prosperare in una determinata regione. La presenza di competitori, i limiti fisiologici o particolari necessità di microhabitat condizionano il numero di specie presenti in una data area (Andrewartha e Birch 1954, MacArthur 1972, Krebs 1972, May 1976). Questi fattori ecologici, operando continuamente sulle specie e sulle popolazioni possono essere in grado di nascondere qualsiasi fattore storico. La biogeografia del determinismo ecologico considera ogni specie un potenziale colonizzatore e tende a minimizzare i fenomeni speciativi conseguenti alla dispersione.

L'«ALTRA» BIOGEOGRAFIA

Una seconda definizione di biogeografia, di impostazione squisitamente ecologica, è quella di Blondel (1986) che la considera lo studio della diversità degli organismi e la regolazione di questa diversità in un contesto di variabilità ed eterogeneità ambientale. Pur essendo di carattere estremamente generale questa definizione, secondo lo stesso Blondel (1987), è in pratica senza significati univoci a causa dei molti significati che i tre concetti chiave, diversità, variabilità ed eterogeneità, assumono nei diversi contesti spaziali e temporali in cui opera l'evoluzione. Ogni ricerca sulla «diversità» biogeografica dei sistemi biologici deve integrare opportunamente le tre componenti tempo-spazio-forma cercando di interconnettere i differenti livelli e le diverse scale su cui si muovono le tre componenti. I processi evolutivi e biogeografici avvengono infatti con ritmi e con velocità diverse, a seconda della loro diversa localizzazione sulla scala temporale e spaziale (fig. 2). È probabilmente solo per questo motivo che i diversi paradigmi biogeografici appaiono così contrastanti ed antitetici. Tenendo quindi in massima considerazione i problemi di scala diversa ci si rende conto che determinismo ecologico, vicarianza e dispersione diventano modelli complementari per la decifrazione di un unico e conseguente processo.

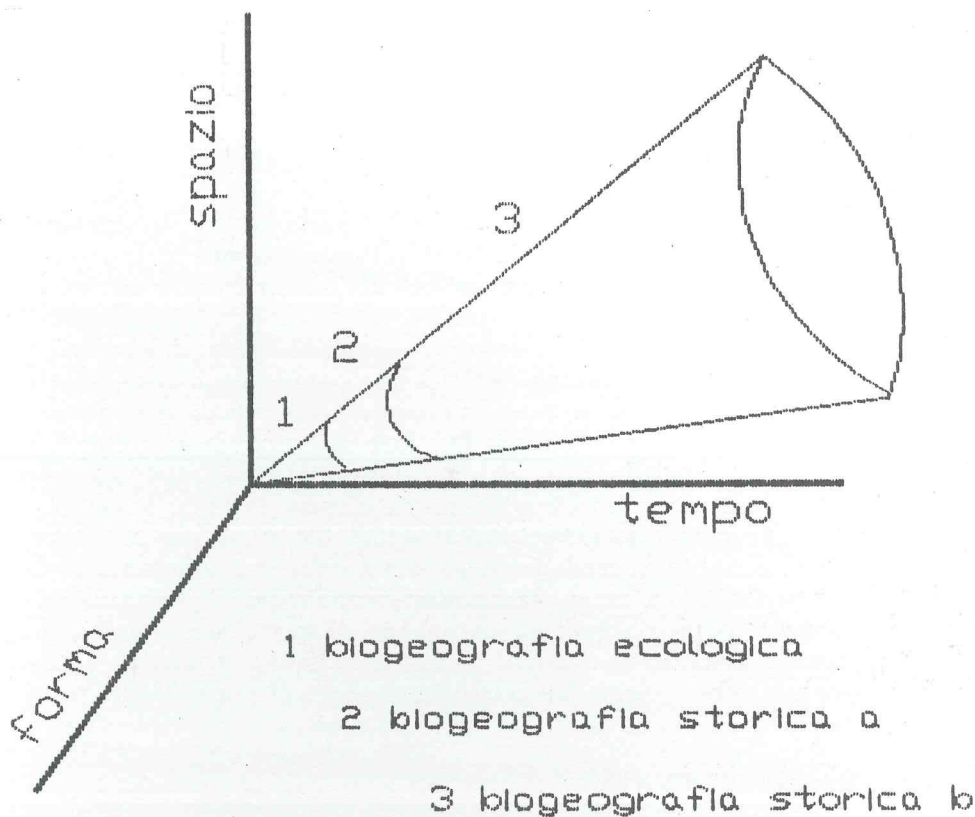


FIG: 2 - La biogeografia interpretata come funzione di spazio, tempo e forma - 1. - Biogeografia ecologica, studia fenomeni su scala locale ed a livello di ecologia di popolazione e di comunità. 2. - Biogeografia storica di tipo a, studia fenomeni su scala regionale ed a livello di specie. - 3. - Biogeografia storica di tipo b, studia fenomeni su scala continentale ed a livelli di alte categorie e di macroevoluzione.

IL SISTEMATICO BIOGEOGRAFO

La distribuzione geografica degli esseri viventi, nel suo complesso, risulta quindi condizionata sia da fattori storici che ecologici ed ogni pretesa di enfatizzare uno solo dei due fattori porta alla formulazione di ipotesi necessariamente basate su dati incompleti.

E tuttavia fuor di dubbio che il primo passo nell'indagine biogeografica relativa a categorie tassonomiche di qualsiasi rango gerarchico, comprenda le ipotesi derivate dalla ricostruzione del processo evolutivo (nel tempo e nello spazio) del taxon in questione. È proprio questo aspetto basilare delle ricerche biogeografiche che ci proponiamo di trattare in questo scritto.

Analizziamo di conseguenza ora quali sono i presupposti, i modi ed i metodi pratici di cui dispone il sistematico per ricostruire il percorso filogenetico che ha portato all'attuale diversità animale.

PROCESSO EVOLUTIVO E MODELLI FILOGENETICI

Il processo evolutivo porta a due conseguenze fondamentali, (fig. 3) la prima è un graduale cambiamento degli organismi nel tempo tale da mantenere gli esseri viventi costantemente in fine sintonia con l'ambiente. Questo tipo di cambiamento (anagenesi) ha come effetto successive piccole modifiche nel genotipo di una popolazione o di una specie che però, pur variando nel tempo, rimane sempre un unico e continuo pool genico. La seconda conseguenza è una suddivisione nel tempo e nello spazio di una specie madre in due specie figlie, lo sdoppiamento cioè di un genotipo ancestrale in due genotipi figli isolati ed individualizzati in seguito ad un evento speciativo (cladogenesi).

Non ci sono motivi per dubitare che il fenomeno cladogenetico sia il responsabile principale della enorme diversità tassonomica degli esseri viventi. Ipotizzando una unica specie ancestrale e successive cladogenesi dicotomiche e sincrone, teoricamente si ottengono oltre 400 miliardi di specie con soli 40 eventi cladogenetici sincroni. Le innumerevoli estinzioni di specie e la non sincronicità degli eventi cladogenetici già sono sufficienti per ridimensionare notevolmente cifre così elevate riportandoci alle stime più ortodosse (100-200 milioni di specie succedutesi nella storia della vita sulla terra).

Il neontologo, contrapposto al paleontologo, si trova oggi a poter osservare e studiare solo una piccola frazione dei milioni di specie succedutesi sulla terra. Egli analizza soltanto una sezione orizzontale, riferita all'olocene attuale, di un processo estremamente dinamico e complesso. È pur vero che poco

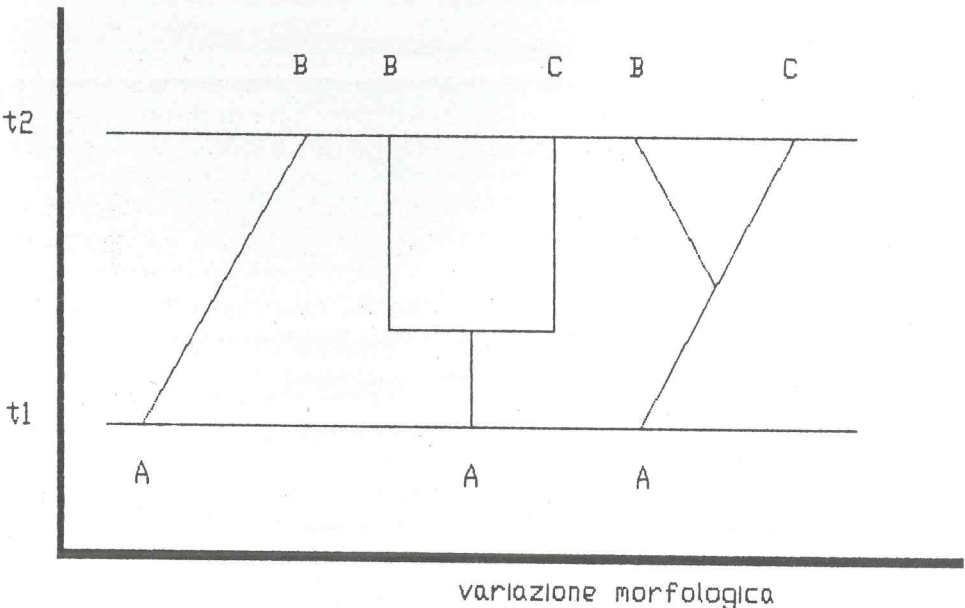


FIG. 3 - Variazioni genotipiche e fenotipiche di tipo anagenetico e cladogenetico.

più riesce a fare il paleontologo considerata l'oggettiva povertà del dato paleontologico.

La sfida lanciata dal sistematico è ambiziosa e di difficile attuazione; ricostruire la serie di eventi cladogenetici che ha portato alla attuale diversità tassonomica degli organismi significa tentare di ricostruire i processi speciativi succedutisi nel corso dei tempi geologici.

INDAGINE FILOGENETICA E MODELLI DI SPECIAZIONE

La letteratura sulla speciazione è veramente abbondante ma, curiosamente, nell'epoca successiva alla formulazione della «sintesi moderna», c'è stata ben poca discussione sui metodi riguardanti l'analisi della speciazione. Mayr (1963), ad esempio, nel suo magistrale libro sul quale si sono formate le ultime generazioni di evoluzionisti, non evidenzia specifici problemi metodologici. Le più importanti domande alle quali è sempre mancata una risposta adeguata si sintetizzano nelle seguenti due: come possiamo ricostruire il modello di differenziazione delle specie? E ancora, come possiamo riuscire a comprendere i processi che hanno prodotto quei modelli?

Pressoché tutti i più importanti trattati sull'evoluzione in generale (ad es. Dobzhansky, Ayala, Stebbins e Valentine 1977 e Futuyma 1979) o sulla speciazione in particolare (ad es. Bush 1975, Endler 1977, White 1978) descrivono soltanto i meccanismi speciazione e non trattano mai in dettaglio le problematiche relative alla ricostruzione dei processi speciativi nel tempo e nello spazio.

La ricostruzione del processo speciativo nel tempo e nello spazio è in ultima analisi il fine a cui tende la maggior parte degli evoluzionisti ed in modo preminente sistematici, tassonomi e filogenetisti. Vuilliumier (1980) e Cracraft (1982) hanno elaborato e puntualizzato una sorta di flusso di attività per le ricerche di ricostruzione dei fenomeni speciativi (analisi della speciazione).

1. Scelti i taxa (di solito sottospecie e specie), questi vengono delimitati e la loro distribuzione geografica viene trasferita su carte di distribuzione.
2. Particolare attenzione è rivolta a variazioni fenotipiche di isolati geografici ed alla evidenziazione di clini. Vengono poi evidenziate eventuali presenze di zone di contatto secondario e vengono descritti eventuali fenomeni di ibridizzazione.
3. Viene rivista la letteratura sulle attuali caratteristiche ecologiche dei taxa (che, nel caso sia carente, viene incrementata con ricerche dirette sul campo), la letteratura sulla palinologia Plio-Pleistocenica, sulla paleoclimatologia e paleogeografia, in modo tale che possa essere inferito il tempo di isolamento, la formazione di barriere e l'evenienza di eventuali contatti secondari.
4. Tutti questi dati, infine, vengono sintetizzati in uno scenario narrativo che cerchi di essere internamente coerente ed in accordo con le nostre attuali nozioni sulla speciazione.

Molti ricercatori in tempi recenti hanno iniziato a raccogliere direttamente dati genetici piuttosto che inferirli dai dati morfologici. Nella maggior parte di questi casi lo schema suggerito è lo stesso. Alcuni dati genetici (frequenze alleliche, frequenze genotipiche, frequenze cariotipiche), estendono notevolmente la descrizione fenotipica essendo essi stessi «fenotipici» e come tali formano anch'essi pattern da interpretare.

Nei punti metodologici di Vuilliumer (1980) suesposti, interpretabili come gli stadi principali di una grande percentuale di lavori sulla speciazione condotti da un punto di vista sistematico, mancano due tipi di informazioni fondamentali (Cracraft 1982) senza i quali non si guadagna l'evidenza necessaria per testare ipotesi di speciazione o per ricercare il tempo ed il modo della differenziazione.

La prima e più importante è una ipotesi corroborata delle interrelazioni genealogiche di tutte le unità tassonomiche differenziate, considerate rilevanti per lo studio (Eldredge e Cracraft 1980, Cracraft 1982, Wiley 1981), ed è davvero imbarazzante constatare che non esiste alcun cenno diretto a questa esigenza fondamentale nei principali testi attuali sulla speciazione (Mayr 1963, Bush 1975, Endler 1977, White 1978).

Un secondo tipo di informazione necessario alla analisi della speciazione è quello che ci viene dalla biogeografia della vicarianza. È necessario stimare quanto le affinità genealogiche dei taxa studiati, trasferiti a livello spaziale, siano congruenti con pattern di altri taxa distribuiti nella stessa area (fig. 4). Solo in questo modo possiamo scoprire se i taxa da noi studiati fanno parte di un modello generalizzato di speciazione o se la storia evolutiva del nostro gruppo è unica e non spiegabile in relazione ad alcuni modelli più generali (Rosen 1975 e 1978, Platnick e Nelson 1978, Nelson e Platnick 1978, Nelson e Rosen, 1981, Wiley 1981).

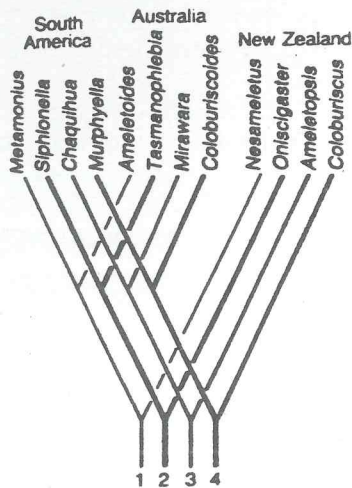


FIG. 4 - Congruenza filogenetica e zoogeografica di quattro cladogrammi di generi di Efemerotteri gondwaniani. (da Edmunds 1981).

MODELLI FILOGENETICI

Dovendo ricostruire un processo squisitamente storico il sistematico non potrà mai essere in grado di confrontare con la realtà i risultati ai quali giunge. Egli si trova davanti ad una serie di caratteri intrinseci che caratterizzano una specie o le specie componenti un taxon di qualsiasi rango gerarchico. Tenendo conto di quanto è noto sul processo evolutivo e definendo concetti di affinità e di omologia, il sistematico, dopo aver condotto una accurata indagine descrittiva sui caratteri, passa ad una indagine interpretativa elaborando una serie di ipotesi filogenetiche.

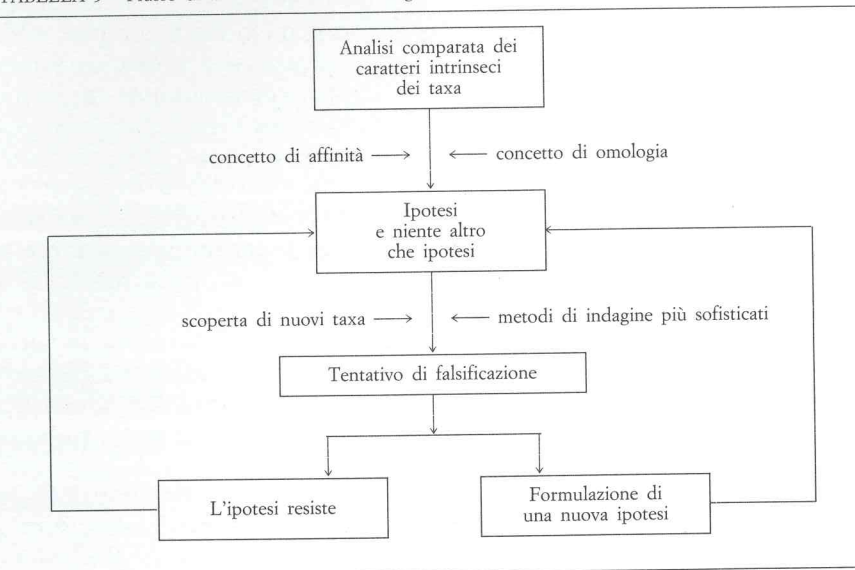
Qualunque sia il grado di accuratezza e correttezza formale con cui il sistematico conduca i suoi studi, le sue ipotesi filogenetiche resteranno sempre e solo ipotesi.

Con l'acquisizione di nuove conoscenze, la scoperta di nuovi taxa o la messa a punto di nuovi e più sofisticati metodi e sistemi di indagine, il sistematico mette alla prova le ipotesi filogenetiche elaborate in precedenza cercando di falsificarle.

Quanto più una ipotesi resiste agli attacchi che le vengono portati tanto più si dimostrerà verosimile (tab. III).

Le ipotesi così derivate dalle indagini filogenetiche vengono poi trasformate in uno schema classificatorio gerarchico degli esseri viventi, uno strumento di estrema importanza pratica per la comunicazione. Una classificazione attuale deve essere un «contenitore» di una enorme quantità di informazioni e nello stesso tempo deve assicurare la massima facilità di recupero delle informazioni contenute.

TABELLA 3 - Flusso di attività nella ricerca filogenetica.



NECESSITÀ DI UN METODO FILOGENETICO

Il lavoro svolto dai sistematici e dai tassonomi è stato sempre caratterizzato dalla mancanza di un metodo di indagine dichiarato, tanto è vero che fin troppo spesso i sistematici ed i tassonomi sono stati considerati «artisti» più che uomini di scienza con la deleteria conseguenza che la ricerca sistematica è stata spesso emarginata o soltanto sopportata a favore di branche della biologia più direttamente sperimentali.

I depositari della «verità» sono stati e sono tuttora gli specialisti dei singoli gruppi tassonomici. Uno specialista che dedica molte ore della sua giornata allo studio del gruppo tassonomico di sua competenza, ne diventa un ottimo conoscitore e si forma una propria ipotesi filogenetica basata però prevalentemente su intuizioni ed induzioni soggettive.

È molto comune che due o più specialisti di un medesimo gruppo tassonomico abbiano idee molto diverse sulla sua origine, filogenesi, composizione e classificazione. In queste non rare evenienze, però, le ipotesi contrastanti non possono essere messe direttamente a confronto proprio perché basate su singole e soggettive intuizioni piuttosto che su una metodologia standardizzata.

Una forte reazione alla alta percentuale soggettività insita in un tale approccio sistematico ha portato al concretizzarsi di varie scuole sistemiche estremamente diversificate sia come tipo di approccio al problema sia come filosofia di base, ma fondamentalmente simili nell'esigenza di razionalizzare e codificare una metodologia sistematica quanto più oggettiva possibile.

Quando Joseph. H. Camin, nei primi anni '60, inventò i «Caminalcules» e distribuì a pochi intimi le descrizioni ed i disegni originali (fig. 5 e fig. 6) di quella che ad un osservatore superficiale poteva sembrare una sterile esercitazione accademica o meglio ancora un rifacimento in chiave filogenetica dei più famosi Snouters (Rinogradi) di Stumpkiana memoria (Stumpke, 1981), nessuno avrebbe potuto prevedere che Camin aveva infisso profondamente il dito nella piaga che affliggeva, affligge ed affliggerà generazioni di sistematici, di evolucionisti e di genetisti interessati alla filogenesi.

In quegli anni ferveva un intenso lavoro concettuale teso, forse inconsciamente, ad una formalizzazione di un metodo dichiarato di ricostruzione filogenetica, un metodo che desse allo specialista di qualsiasi gruppo tassonomico un esplicito background teorico in grado di potenziare le ricadute, in termini di informazione evolutive, della enorme e spesso unica massa di informazioni di cui dispone il singolo specialista.

Dopo due secoli di sistematica essenzialista e soggettiva, dopo un secolo di evolucionismo e dopo decenni di «sintesi moderna» in più parti del mondo finalmente prendeva corpo, anche se con premesse e strategie diversificate, una necessità di individuare modelli filogenetici standardizzati che si accordassero con i più verosimili processi evolutivi.

Camin, forse più di altri, si rese conto della oggettiva impossibilità di una conoscenza diretta dei processi micro e macroevolutivi che hanno portato all'attuale scenario biotico, e della conseguente ed insormontabile difficoltà di

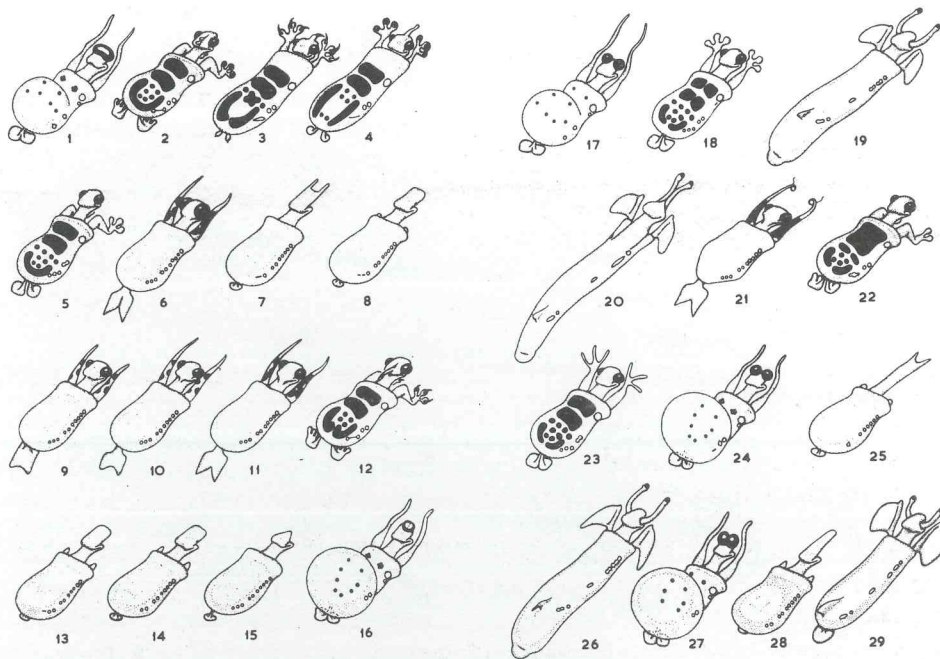


FIG. 5 - Le specie attuali dei Caminalcules, un gruppo immaginario di animali inventato da J. Camin. (da Sokal, 1973).

testare il modello direttamente sui fatti reali anagenetici e cladogenetici nel tempo e nello spazio.

I Caminalcules rappresentano il taxon di cui tutto è noto perché «creato» dall'uomo e fatto evolvere secondo gli schemi più ortodossi di un moderno evolucionismo sintetico; sono note tutte le specie attuali (fig. 5), tutte le specie fossili (fig. 6), tutti gli internodi ed i nodi dell'albero filogenetico, e la velocità di evoluzione di ogni singola linea evolutiva (fig. 7).

È un taxon monofiletico dal cui albero filogenetico possono ricavarsi tutte le risposte che ogni sistematico moderno cerca nelle sue ricerche filogenetiche, velocità di evoluzione e *quantum* evolutivi, cladi e gradi. È la rappresentazione del processo evolutivo ideale quindi per testare i modelli filogenetici fino ad oggi elaborati dai rappresentanti delle molte scuole di pensiero che si sono andate delineando nell'ultimo quarto di secolo (Sokal 1984a, b, c, d).

SCUOLE E FILOSOFIE SISTEMATICHE E TASSONOMICHE

La formalizzazione delle più recenti scuole sistematiche e/o tassonomiche è avvenuta in rapida successione e con notevole clamore. Da un lato l'avvento del computer ha portato ad un suo intenso sfruttamento da parte di tassonomi anglosassoni e americani che hanno elaborato una gran quantità di

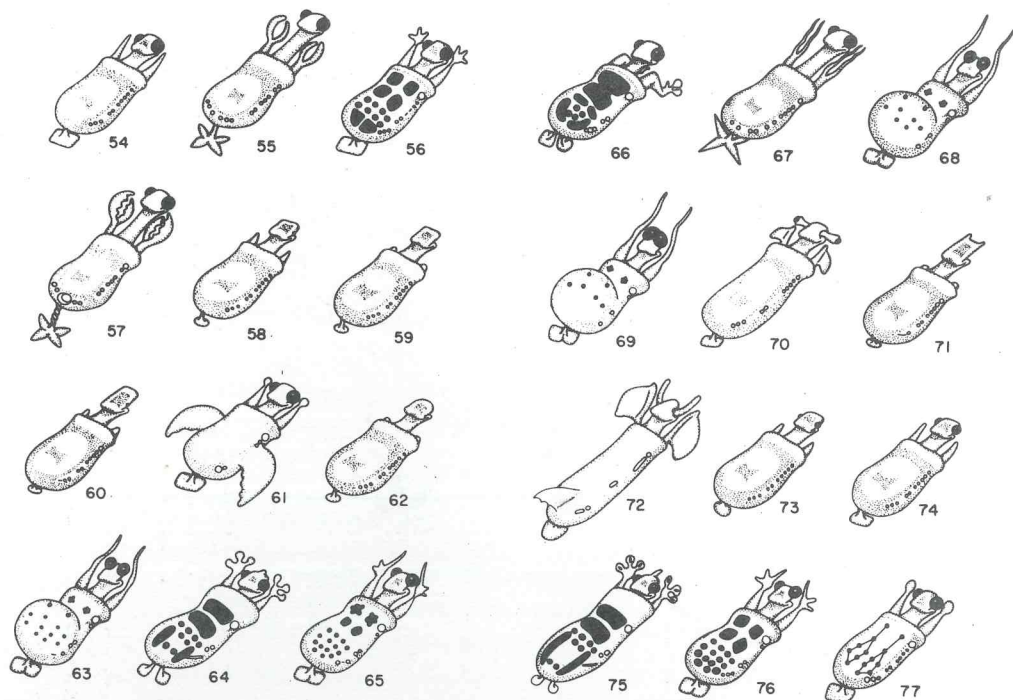


FIG. 6 - Alcune delle specie estinte dei Caminalcules. (da Sokal, 1983).

algoritmi numerici finalizzati però essenzialmente alla classificazione ed hanno formato il nucleo iniziale della scuola tassonomica fenetica. Dall'altro la pubblicazione di un libro di teoria filogenetica dell'entomologo tedesco W. Hennig (1950) ed in misura maggiore la sua traduzione in inglese (Hennig 1966) e le applicazioni di Brundin (1966), hanno codificato in modo estremamente rigoroso una metodologia (destinata sia alla ricostruzione filogenetica che alla classificazione) caratterizzata da una forte dose di logicità intrinseca e da alcune forzature dogmatiche, la scuola cladistica.

Quasi contemporaneamente, le forti critiche mosse da più parti ai teorici della sistematica dell'epoca (che annoveravano nomi del calibro di Mayr e Simpson) hanno provocato una ben precisa presa di posizione da parte di questi ultimi con la formalizzazione di una scuola di sistematica classica, chiamata anche evolutiva.

Sulle pagine delle più importanti riviste scientifiche internazionali si è assistito, negli ultimi 25 anni, ad un accesissimo dibattito tra i fautori delle varie scuole (tab. IV), dibattito che pur con le sue a volte spiacevoli intransigenze, ha riproposto prepotentemente l'importanza e la essenzialità delle ricerche sistematiche e tassonomiche nell'ambito della più moderna biologia evolutiva (Eldredge e Cracraft 1980, Wiley 1981, Sneath e Sokal 1973, Farris 1977 e 1979, Michevich 1978, Schuh e Polhemus 1980, Schuh e Farris 1981), fino a gettare le basi per una più vasta teoria di una Biologia Comparata (Nelson 1970, Ball 1981).

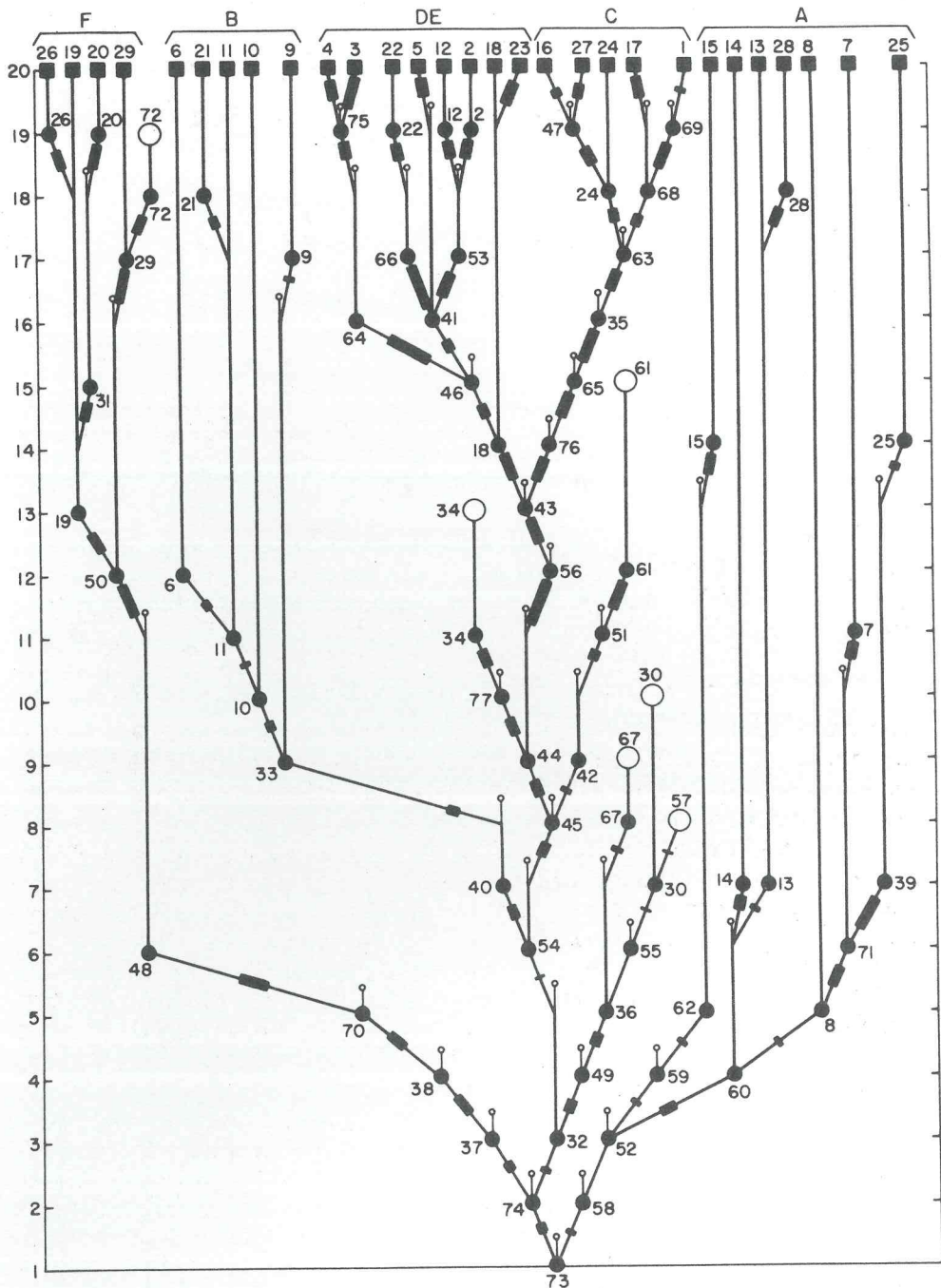


FIG. 7 - La filogenesi originale dei Caminacules. In ordinata la scala temporale. Le linee verticali indicano periodi privi di variazioni morfologiche, che invece sono evidenziate dalle linee variamente oblique sulle quali la quantità di cambiamento evolutivo è raffigurata dal tratto grosso. (da Sokal, 1973).

TABELLA IV - Principali scuole tassonomiche e sistematiche e loro sinonimi.

scuole non filogenetiche

- essenzialista (= onnispettiva = classica)
- fenetica (= numerica)

scuole filogenetiche

- evolutiva (= simpsoniana = mayriana)
- filogenetica (= cladistica = hennigiana)
- cladistica trasformata (= natural order systematics)
- non selezionista

PRESUPPOSTI ALLA MODELLISTICA FILOGENETICA

Prima di affrontare una rapida sintesi dei contenuti delle principali scuole sistematiche è necessario ribadire tre concetti generali a mio parere imprescindibili e basilari per una corretta e non ambigua comprensione dei modelli filogenetici.

Qualsiasi elaborazione di un modello filogenetico presuppone innanzitutto che ci sia da parte del ricercatore:

1 - una dichiarazione esplicita su che cosa egli intenda per affinità tra più taxa. Se consideriamo ad esempio un gruppo di tre taxa A, B e C, tra di essi sono possibili 13 modi diversi di interrelazioni (fig. 8), e cioè o i taxa condividono una comune genealogia (fig. 8, da A a D) oppure esiste tra essi una relazione antenato-discendente (fig. 8, da E a M).

2 - una dichiarazione esplicita sulla origine e diversificazione delle unità sistematiche in linee filetiche. Ciò significa accettare uno o l'altro degli usuali

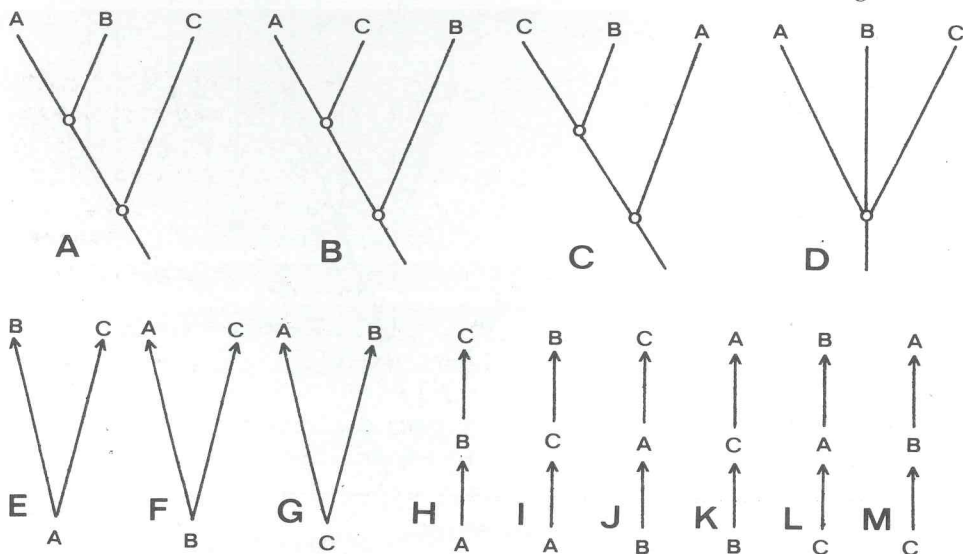


FIG. 8 - I 13 possibili modi di interrelazione filetica tra tre specie (A, B e C). Vedi testo.

modelli di cambiamento evolutivo o determinate teorie sulla speciazione piuttosto che altre (Bush 1975). Questo punto, assieme al precedente è, oltretutto alla base del problema della riconoscibilità empirica degli antenati.

3 - una dichiarazione esplicita, infine, sul metodo usato per raggruppare le linee filetiche in unità tassonomiche.

SCUOLE NON FILOGENETICHE

La scuola essenzialista, esemplificata nel ponderoso volume di Blackwelder (1967), pur ammettendo che evoluzione e filogenesi siano fatti reali, nega ogni loro inferenza nella pratica sistematica e tassonomica, teorizzando *tout court* la completa impossibilità di una analisi filogenetica dai dati della sistematica.

La scuola fenetica (Sneath e Sokal 1967) (da non confondere con i più recenti approcci numerici alle problematiche di ricostruzione filogenetica) finalizza tutto il suo sforzo alla ricerca di una misura di affinità (= somiglianza) tra taxa ricavata dalla similarità complessiva del massimo numero possibile di caratteri diversi (la «overall similarity» degli autori americani). Questa «overall similarity» è ottenuta numericamente assegnando a ciascun carattere ugual peso. Usata prevalentemente per ottenere sistemi classificatori stabili, la fenetica, soprattutto quella delle origini, eliminava qualsiasi indagine filogenetica dal suo campo d'azione e evitava considerazioni di tipo evolutivo. In anni più recenti si è assistito ad alcune trasformazioni del metodo con l'applicazione di alcuni metodi dell'analisi fenetica impostati però in contesti squisitamente filogenetici.

SCUOLE FILOGENETICHE, GRADI E CLADI

La scuola evolutiva è stata costretta, *obtorto collo*, a formalizzarsi con una propria precisa individualità (Mayr, 1981 e Simpson, 1975) proprio in seguito alle critiche generiche dei primi fenetisti e alle critiche aspre e specifiche dei cladisti. A questa scuola si richiama la maggior parte dei sistematici attuali «classici», quelli cioè che non concordando con le filosofie ed i metodi cladistici, vogliono mantenere nella pratica sistematica quella parte di intuizione ed inventiva così tipica dell'essere umano, senza vincoli e costrizioni di sorta (Crowson, 1982).

Secondo il metodo evolutivo in una filogenesi gli antenati possono essere in linea di principio riconosciuti ed identificati, ed eventualmente possono coincidere con specie fossili o attuali. Si ammette che le specie possano originarsi sia per cladogenesi che per anagenesi. Specie affini sono raggruppate in linee filetiche sulla base di similarità «pesate»: e cioè alcuni caratteri più che altri sono ritenuti depositari di informazione filogenetica.

Nel modello evolutivo le specie sono raggruppate sia sulla base di relazioni «antenato-discendente» (relazioni verticali), sia sulla base di relazioni tra specie aventi un antenato comune (relazioni orizzontali).

Nella analisi dei caratteri viene dato ugual peso sia allo stato primitivo del carattere, sia allo stato derivato, mentre quei caratteri fenotipici che sembrano essere il prodotto di una porzione rilevante e coadattata del genotipo, avendo un maggior contenuto informativo. E sono di conseguenza tassonomicamente più importanti.

L'applicazione del metodo evolutivo produce alberi filogenetici nei quali sono rappresentate entrambe le componenti del processo evolutivo, anagenesi e cladogenesi. Su questi alberi filogenetici, quindi vengono enfatizzati i «gradi» adattativi, e cioè gli «slittamenti evolutivi» in nuove zone adattative e vengono evidenziate le velocità dei cambiamenti evolutivi stessi.

La scuola filogenetica o cladistica, della quale avremo occasione di approfondire alcuni aspetti più avanti, si basa sui seguenti presupposti (Cracraft, 1974).

In una filogenesi gli antenati non possono essere riconosciuti o identificati, ma possono essere soltanto ipotizzati.

Le specie si originano soltanto per cladogenesi e non per gradualismo filetico, di conseguenza non vengono prese in considerazione le cronospecie e la filogenesi è vista soltanto come una sequenza di ramificazioni dicotomiche.

Specie affini sono raggruppate in linee filetiche esclusivamente sulla base di caratteri allo stato derivato (apomorfie) e mai sulla base di caratteri allo stato primitivo (plesiomorfie). Caratteri ritenuti omologhi vengono comparati tra i taxa in studio. Si evidenziano quindi gli stati alternativi in cui si presenta ogni carattere e viene annotata la loro distribuzione nei vari taxa. Si stabilisce quale stato del carattere è primitivo e quale è derivato (e lo si fa con metodi dichiarati) ed infine i taxa vengono raggruppati in base alla comune presenza del carattere nel suo stato derivato.

Secondo il modello cladistico, similarità riguardanti il carattere nel suo stato primitivo non contengono alcuna informazione filogenetica.

L'applicazione di questo metodo produce sequenze filetiche dicotomiche di unità tassonomiche nelle quali l'informazione che conta non è il grado di divergenza ma la «recency of common ancestry». Il modello cladistico non considera volutamente nella analisi filogenetica quella parte della teoria evolutiva che riguarda pressioni di selezione, cambiamenti di zone adattative e velocità di evoluzione.

Il risultato della analisi cladistica viene graficato in un diagramma gerarchico e dicotomico chiamato cladogramma. Per il fatto di limitarsi esclusivamente a graficare un modello dei fenomeni di speciazione succedutisi nel tempo, il cladogramma è con molte probabilità il più verosimile schema di base su cui lavorare in campo filogenetico. Volutamente semplice, razionale e schematico il cladogramma è ottenuto mediante l'evidenziazione delle novità evolutive (apomorfie) comparse nella storia della vita sulla terra e sul comune possesso di queste (sinapomorfie). Il metodo di lavoro, molto logico e razionale, è però estremamente rigido, non ammettendo alcuna deroga e rende in questo modo il processo di ricostruzione filogenetica un fatto ripetibile e falsificabile, dando così alla sistematica quella dignità di scienza da più parti negata.

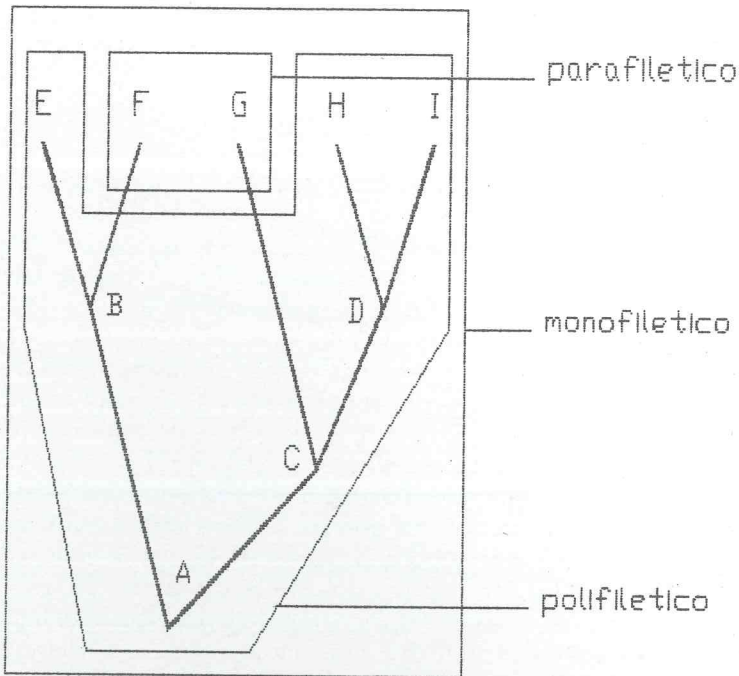


FIG. 9 - Concetti di mono-, para-, e polifiletismo. Monofiletico è un gruppo che include l'antenato comune e tutti i suoi discendenti, nessuno escluso. Parafiletico è un gruppo nel quale l'antenato comune più recente è attribuito ad un gruppo diverso da quello in questione. Polifiletico è un gruppo che include l'antenato comune e soltanto alcuni dei suoi discendenti.

UNA CRITICA FONDAMENTALE AL CLADISMO E I «PATTERN CLADIST»

I cladisti classici insistono nell'interpretare i cladogrammi in termini di possibili filogenesi ed usano il metodo per posizionare e sequenziare i fossili, evidenziando la natura adattiva delle sinapomorfie. La precisione del metodo cladistico è un enorme vantaggio rispetto ai metodi così detti «narrativi» ma il metodo è stato criticato (Halstead, 1982) per la apparente precisione e rispettabilità che un cladogramma suggerisce a ciò che in realtà resta una pura speculazione. La scelta delle sinapomorfie e l'individuazione delle polarità degli stati del carattere e la risoluzione dei conflitti interni al cladogramma restano ancora soggettivi.

I così detti «cladisti trasformati» (pattern cladists) presentano invece il cladismo come il più efficace metodo gerarchico nella descrizione dei modelli di variazione esistenti tra gli organismi (Patterson 1980). Le sinapomorfie vengono reinterpretate o come condizioni di omologia o come stati del carattere meno generalizzati. Il cladogramma è visto come una rappresentazione del pattern naturale della classificazione e non della filogenesi. È possibile quindi considerare questo peculiare superamento del cladismo classico una

nuova scuola «fenetica» finalizzata ad ottenere soltanto una struttura di classificazione precisa ed altamente informativa?

L'ANALISI CLADISTICA, NECESSITÀ E PROBLEMI

I metodi più tradizionali di ricostruzione delle affinità filogenetiche degli organismi basano la loro attività su una stretta analisi comparativa di caratteri omologhi. In questo modo i taxa con le maggiori somiglianze vengono considerate strettamente affini. Ciò che rende debole questo modo di lavorare è il fatto che la velocità di evoluzione morfologica varia moltissimo in linee evolutive diverse. Può avvenire quindi che taxa originatisi da un antenato comune relativamente recente possano essere in realtà organismi molto dissimili ad una analisi superficiale, mentre taxa originatisi da un antenato comune relativamente antico possano essere invece morfologicamente molto simili. Pensiamo ad esempio a coccodrilli ed uccelli da un lato che si sono diversificati in relativamente poco tempo per un drastico shift adattativo, ed a coccodrilli e lucertole dall'altro, la cui morfologia non ha subito cambiamenti così estremi dall'antenato comune (Kemp 1982). Il livello di similarità morfologica non necessariamente è sempre informativo del livello di affinità filogenetica. L'analisi cladistica cerca di risolvere questo ed altri problemi prefiggendosi lo scopo, per alcuni versi non esaustivo ma fondamentale e basilare, della evidenziazione delle esatte sequenze cladogenetiche.

Il primo passo nella analisi cladistica è quello di assumere per ipotesi, che un dato taxon sia monofiletico (fig.9) e cercare poi di sperimentare il suo monofiletismo con l'aiuto di gruppi di caratteri che sono tra loro sinapomorfi. Ogni carattere (A) è considerato un carattere binario, con uno stato (A1) primitivo (stato plesiomorfo) ed uno stato (A2) derivato (stato apomorfo). Allorché due o più «unità evolutive» di qualsiasi rango gerarchico, condividono lo stato derivato A2 (apomorfo) del carattere, si può parlare di sinapomorfia.

Soltanto dopo aver evidenziato le sinapomorfie il cladista è in una posizione tale da poter costruire un modello filogenetico corroborato da una rigida logica formale.

Per evidenziare le apomorfie è necessaria una corretta polarizzazione degli stati del carattere (Watrous e Wheeler 1981), mediante le «serie trasformazionali» che rendono esplicito il succedersi del cambiamento evolutivo di ogni singolo carattere (fig. 10).

A1 → A2

A2 → A1

Nella polarizzazione dei caratteri compare però una prima difficoltà operativa; né Hennig (1966) né i cladisti più recenti sono riusciti a formulare un algoritmo semplice e nello stesso tempo oggettivo per una adeguata polarizzazione degli stati di un carattere.

Per tentare di superare le difficoltà si ricorre ad alcuni metodi variamente probanti. Quattro diversi criteri sono stati suggeriti e vengono normalmente adottati per determinare lo stato primitivo di un carattere in un taxon.

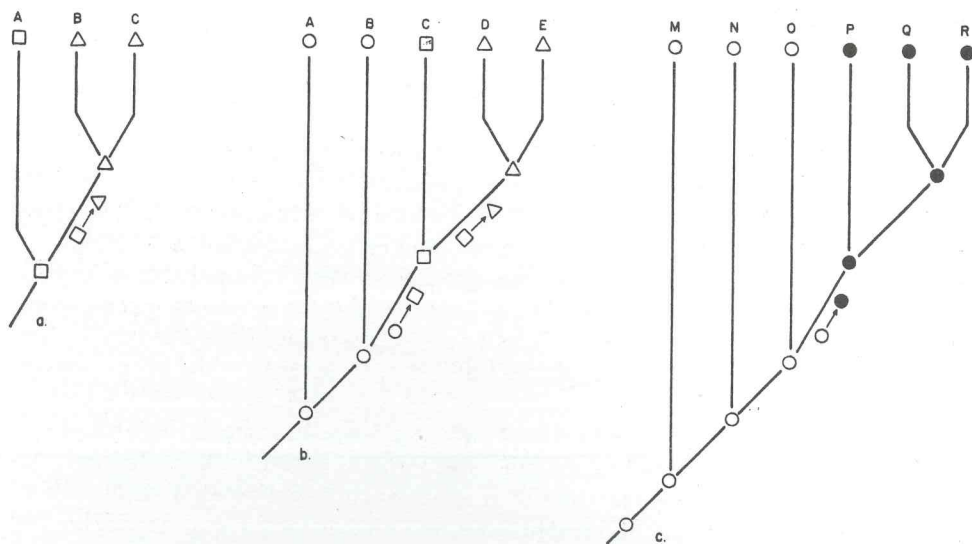


FIG. 10 - Diagrammi polarizzati di trasformazione di un carattere. Gli stati del carattere sono raffigurati da simboli diversi.

Il primo, non sempre però applicabile, è logicamente quello paleontologico: lo stato primitivo di un carattere è quello che è posseduto dal più antico fossile del gruppo in questione. Anche ammesso però che si disponga di una ampia documentazione fossile, il criterio paleontologico non necessariamente porta sempre a risultati probanti. Può accadere infatti, e spesso accade a causa dell'oggettiva incompletezza del dato paleontologico, che ci si trovi ad analizzare una situazione evolutiva così come rappresentata nella fig. 11 in cui, ad es., la specie d, della quale sono noti rappresentanti fossili di epoca t3 è

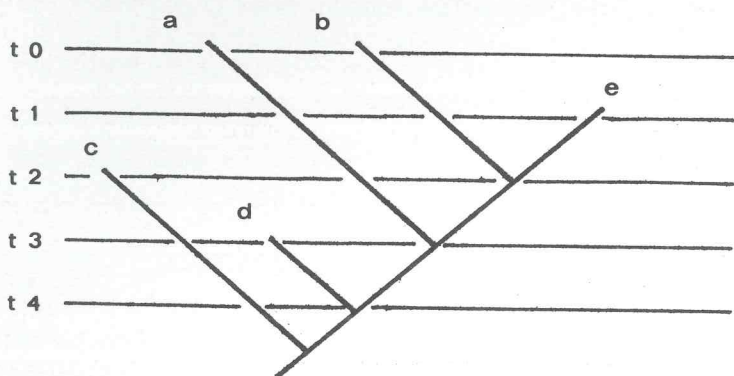


FIG. 11 - Filogenesi di 5 specie delle quali due attuali e tre fossili di epoche diverse. Per la polarizzazione degli stati dei caratteri, il metodo paleontologico può portare a risultati sbagliati (vedi testo).

filogeneticamente più recente della specie c, che pur essendo nota di t_2 è filogeneticamente più antica.

Se il criterio paleontologico può essere spesso inutilizzabile, come è per la maggior parte degli organismi, la polarità degli stati dei caratteri deve necessariamente essere ricercata con una comparazione diretta tra le specie attuali.

Nel metodo chiamato «out group analysis» si assume che lo stato del carattere che compare nel gruppo immediatamente affine al gruppo trattato, il «sister group» (sono «sister groups» quelli originatisi da un medesimo evento cladogenetico dicotomico), sia con molta probabilità lo stato plesiomorfo all'interno del taxon in esame. Questo tipo di evidenza presuppone tautologicamente che il gruppo in esame sia strettamente monofiletico, e che, ovviamente, sia monofiletico anche il gruppo formato dai due «sister groups».

Un terzo metodo, chiamato «in-group analysis», assume la validità di alcune generalizzazioni sulla natura dei cambiamenti evolutivi dei caratteri. Alorché si riesce ad evidenziare una serie di crescente complessità negli stati di un carattere, è molto probabile che lo stato meno complesso sia quello più primitivo. In linea di principio può però essere vero anche l'esatto opposto nel senso che lo stato strutturalmente più complesso sia quello primitivo e che lo stato o gli stati derivati si siano evoluti mediante progressive riduzioni e semplificazioni strutturali, anche fino alla perdita totale del carattere.

Gli stati di caratteri che appartengono ad una medesima unità strutturale o funzionale sono talmente associati tra loro che la conoscenza della polarità degli stati di un carattere può essa stessa essere usata per interpretare la polarità degli stati dei caratteri associati. Sono stati elaborati anche criteri riguardanti la frequenza degli stati primitivi e derivati di un carattere ma non si è ancora giunti a conclusioni probanti. Asserzioni quali «comune = primitivo» oppure l'esatto opposto «comune = derivato» sono ben lontane dall'essere applicate con un grado sufficiente di affidabilità.

Per quanto riguarda infine le prove ontogenetiche, quelle che si riferiscono alla celebrata legge biogenetica fondamentale «l'ontogenesi ricapitola la filogenesi», c'è solo da constatare che pur funzionando in linea di principio, nei rari casi in cui l'ontogenesi è ben conosciuta, nella grandissima maggioranza dei casi invece risulta impraticabile.

Il secondo passo della analisi cladistica consiste nel cercare tra le sinapomorfie così evidenziate una sequenza gerarchica che possa esser resa in forma grafica con un cladogramma o con un diagramma di Vann (fig. 12).

IL DIALEMMA DI HENNIG, PARSIMONIA E COMPATIBILITÀ

Le ricostruzioni filogenetiche ottenute con il metodo della analisi cladistica, nonostante alcune critiche, restano caratterizzate comunque da un alto grado di logicità intrinseca e da un basso grado di soggettività.

L'applicazione di questo metodo porta però a convincenti modelli filogenetici soltanto finché si esaminano set di caratteri tra loro congruenti.

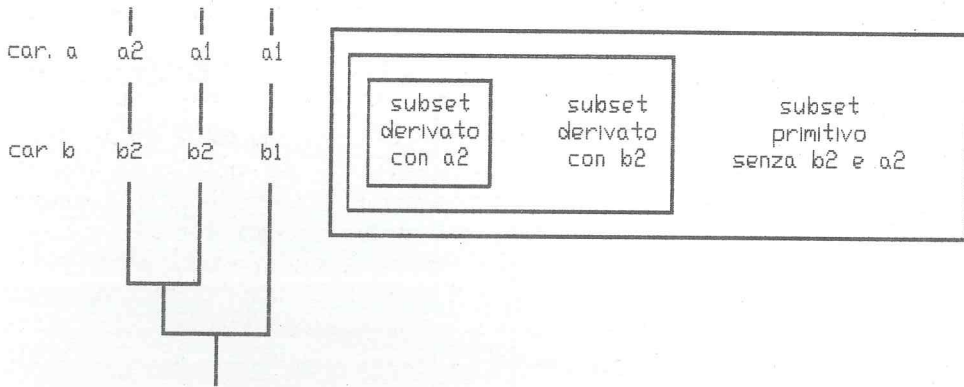


FIG. 12 - Cladogramma e diagramma di Venn di tre unità evolutive risultanti dalla analisi di due caratteri, ciascuno dei quali presenta due stati, il primitivo (plesiomorfo) caratterizzato da 1 ed il derivato (apomorfo) caratterizzato da 2.

Ogni carattere è il depositario di informazioni relative ad un gruppo monofiletico in base a due presupposti molto importanti:

1. che lo stato apomorfo (derivato) del carattere sia comparso una unica volta nel processo evolutivo;
2. e che l'evoluzione sia irreversibile (legge di Dollo).

Una filogenesi si ottiene in base alle sinapomorfie dei singoli caratteri.

In fig. 13 è rappresentato il cladogramma relativo alla matrice di dati di fig. 14. Ipotizziamo di disporre per la analisi dei soli caratteri da 1 a 4; il cladogramma che ne deriva è del tutto congruente ed evidenzia i seguenti gruppi monofiletici; (A C E), (A C), (B D) e (D). Ipotizziamo ora di disporre di altri due caratteri, il 5 ed il 6 (raffigurati con un triangolo). Allorché l'analisi verrà effettuata sull'intera serie di caratteri il cladogramma mostrerà seri conflitti interni, risultando monofiletici, oltre ai quattro gruppi precedenti anche il nuovo gruppo (C E B) logicamente incompatibile con i precedenti.

L'evidenziazione di caratteri tra loro incongruenti sul piano logico, in un set di dati è una importante limitazione del metodo cladistico e l'esperienza sistematica quotidiana ci dice quanto diffuse siano queste incongruenze.

Siamo in questi casi in presenza di omoplasie dovute a fenomeni di convergenza, parallelismo etc. (fig. 15) la cui frequenza risulta comune e direttamente proporzionale al numero dei caratteri presi in esame, e le omoplasie creano problemi enormi al lavoro del filogenetista.

Gli approcci per risolvere questo problema fondamentale, che alcuni autori (Felsestain 1982 e Vomero 1984) hanno definito come «il dilemma di Hennig», sono squisitamente statistici e riconducibili essenzialmente a due metodi concettualmente ben diversi, parsimonia e compatibilità.

I metodi di parsimonia (Felsenstein 1982) permettono al carattere di aver subito inversioni dallo stato a2, apomorfo, allo stato a1, plesiomorfo, oppure

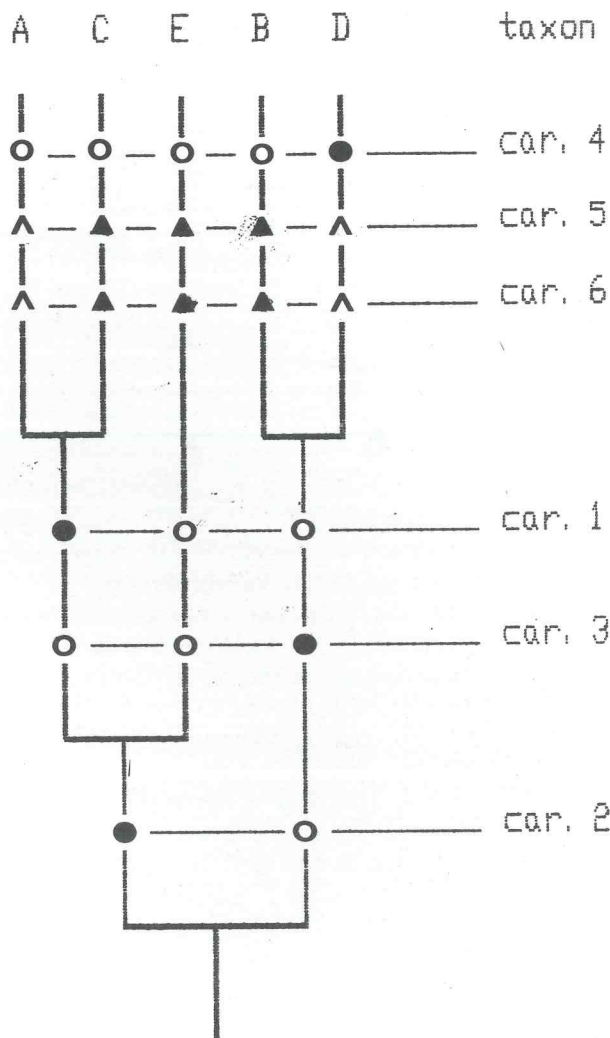


FIG. 13 - Cladogramma ottenuto in base alla distribuzione degli stati dei caratteri di cinque specie (matrice di FIG. 14) che evidenzia le incongruenze interne al cladogramma. I simboli vuoti rappresentano lo stato plesiomorfo dei caratteri, i simboli pieni lo stato apomorfo (vedi testo).

permettono al carattere nello stato derivato di essere comparso più di una volta nel corso della evoluzione.

Con questi presupposti l'approccio della parsimonia cerca quella filogenesi che minimizza il numero di questi eventi, ed esegue un compromesso tra i caratteri, compromesso con il quale nessun singolo carattere può essere interamente compatibile.

	1	2	3	4	5	6
A	●	●	○	○	^	^
B	○	○	●	○	▲	▲
C	●	●	○	○	▲	▲
D	○	○	●	●	^	^
E	○	●	○	○	▲	▲

FIG. 14 - Distribuzione degli stati dei caratteri del cladogramma di FIG. 13. L'analisi effettuata sui caratteri da 1 a 4 producono un cladogramma congruente; se nell'analisi consideriamo anche i caratteri 5 e 6 il cladogramma che ne risulta mostra evidenti omoplasie (vedi testo).

I principali metodi di parsimonia, di approccio squisitamente statistico sono:

CAMIN-SOKAL che permette soltanto la trasformazione degli stati del carattere $a1 \rightarrow a2$ ed ammette che $a2$ possa essersi originato più volte nel corso della evoluzione, minimizzandone il numero.

WAGNER che permette $a1 \rightarrow a2$ ed il suo inverso $a2 \rightarrow a1$, minimizzando il numero delle inversioni.

DOLLO che non permette più di un cambiamento $a1 \rightarrow a2$ in ogni carattere, permette però tante inversioni quante ne sono necessarie per spiegare i dati, minimizzando il numero delle inversioni.

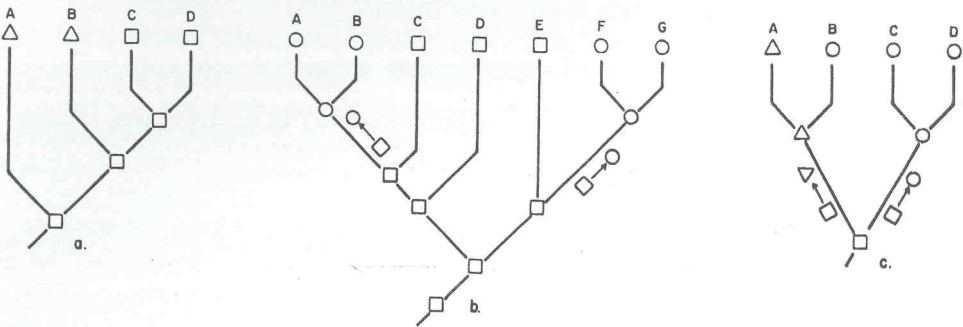


FIG. 15 - Le più diffuse forme di omoplasia di un carattere raffigurate mediante serie trasformazionali. A stato uguale corrisponde un simbolo uguale.

POLIMORFISMO che assume che ci possa essere polimorfismo (a1 a2), per entrambi gli stati assume non più di un cambiamento $a1 \rightarrow (a1 a2)$ in ogni carattere e permette $(a1 a2) \rightarrow a1$; minimizza il numero di volte che il polimorfismo è invocato per spiegare i dati.

I metodi di compatibilità invece ricercano il set massimo (clique) di caratteri che sono mutualmente compatibili ed usano solo questi caratteri per ricostruire la filogenesi. In altri termini il metodo della compatibilità cerca quella filogenesi che è completamente compatibile con una pluralità dei caratteri, anche se i restanti caratteri sono del tutto incompatibili con essa (Wilson 1965, Le Quesne 1969, Estabrook 1972, Estabrook, Johnson e McMorris 1975).

Risolvere le omoplasie resta quindi ancora uno dei massimi problemi che affliggono i tentativi di ricostruzione filogenetica. Negli ultimi anni sono stati elaborati una quantità di algoritmi con metodi essenzialmente numerici ed in molti laboratori si sono diffusi appositi packages di programmi computerizzati che giravano dapprima su grandi main frames e più di recente sui personal computers, seguendone l'evoluzione.

I principali packages computerizzati di cladistica numerica (di parsimonia e di compatibilità), WAGNER 78 (J.S. Farris), PHYLIP (J. Felsenstein), CLINCH (K. Fiala e G. Estabrook) e NTSYS (Rohlf) sono stati di recente messi alla prova contemporaneamente per metterne in evidenza i rispettivi meriti (Sokal 1973b). Il gruppo su cui si sono svolti questi studi comparativi non poteva essere che quell'unico gruppo animale di cui è nota la «reale» filogenesi in tutti i suoi dettagli, quel gruppo-modello inventato dalla fervida fantasia di J. Camin: i Caminalcules.

Ne è nata una sorta di graduatoria che trova al primo posto WAGNER e CAMIN e SOKAL (parsimonia), al secondo POLYMORPHISM (parsimonia), al terzo CLINCH (compatibilità) e il METODO NON SEQUENZIALE DI FITCH mentre l'ultimo posto in classifica è condiviso dal fenogramma UPGMA e DOLLO (parsimonia).

Taxa reali ed il modello-Caminalcules incessantemente continuano a chiarirci quanto sia enorme la mole di lavoro che c'è ancora da condurre in campo filogenetico, ed a maggior ragione in quel campo di maggiore integrazione che è la biogeografia. Ed è proprio per questa convinzione che mi piace terminare queste brevi ed estremamente sintetiche note con J. Felsenstein (1983) che, recensendo un ponderoso nuovo libro di ricerche filogenetiche, intitolava «Another beacon in the fog», un'altra fiammella nella nebbia!

BIBLIOGRAFIA

- ANDREWARTHA H.G., BIRCH L.C., 1954 - *The distribution and abundance of Animals*. - University of Chicago Press, Chicago.
- BALL I.R., 1981 - *The order of life, toward a comparative biology*. - Nature, 294: 675-676.
- BLACKWELDER R. E., 1967 - *Taxonomy*. - Wiley & Sons, Inc., New York.
- BLONDEL J., 1986 - *Biogéographie évolutive*. - Masson, Paris.
- BLONDEL J., 1987 - *From biogeography to life history theory: a multimatematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates*. - Journal of Biogeography, 14: 405-422.

- BUSH G.L., 1975 - *Mades of animal speciation*. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339-364.
- BRUNDIN L., 1966 - *Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges*. - K. Svenska Vetensk. Acad. Handl., II: 1-472.
- CARLQUIST S., 1965 - *Island Life*. - NaturalHistory Press, Garden City, ew York.
- CRACRAFT J., 1974 - *Phylogenetic models and classification*. - Syst. Zool., 23: 71-90.
- CRACRAFT J., 1982 - *Geographic differentiation, cladistics and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mole of evolution*. - Amer. Zool. 22: 411-424.
- CRACRAFT J., 1983 - *Cladistic Analysis and Vicariance Biogeography*. - American Scientist, 71:273-281.
- CROWSON R.A., 1982 - *Computers versus imagination in the reconstruction of phylogeny*. - in Joysey K.A., Friday A.E. (eds) *Problems phylogenetic reconstruction*. Academic Press pp. 245-255.
- DARLINGTON P.J. JR., 1957 - *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. - John Wiley & Sons, New York.
- DOBZHANSKY T., AYALA F.J., STEBBINS G.L., VALENTINE J., 1977 - *Evolution*. - Freeman & Co., San Francisco.
- ELDRIDGE N., CRACRAFT J., 1980 - *Phylogenetic Pattern and the evolutionary process*. - Columbia University Press, Princeton, New Jersey.
- ENDLER J.A., 1977 - *Geographic variation, speciation and clines*. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ENDLER J.A., 1982 - *Alternative hypotheses in biogeography: introduction and synopsis of the symposium*. - Amer. Zool., 22: 349-354.
- ESTABROOK G.F., 1972 - *Cladistic methodology: a discussion of the theoretical basys for the induction of evolutionary history*. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 3: 427-456.
- ESTABROOK G.F., JOHNSON C.S., MCMORRIS F.R., 1975 - *An idealized concept of the true cladistic character*. - Math. Biosci., 23: 263-272.
- FARRIS J.S., 1977 - *On the phenetic approach to vertebrate classification*. - pp. 823-850 in Hetch M.K., Goody P.C., Hetch B.M., eds., *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York.
- FARRIS J.S., 1979 - *On the naturalness of phylogenetic classification*. - Syst. Zool., 28: 200-214.
- FELSENSTEIN J. 1978 - *Cases in wich parsimony or compatibility methods will be positively misleading*. - Syst. Zool., 27: 401-410.
- FELSENSTEIN J., 1982 - *Numerical Methods for inferring evolutionary tress*. - Quart. Rev. Biol., 57: 379-404.
- FELSENSTEIN J., 1983 - *Another beacon in the fog*. - Quart. Rew. Biol., 58: 60-62.
- FUTUIMA D.J., 1979 - *Evolutionary biology*. - Sinauer Assoc. Inc. Sunderland, Massachussets.
- HALSTEAD L.B., 1982 - *Evolutionary trend and the phylogeny of the Agnata*. - pp. 159-196 in Joysey and Friday, eds.
- HENNIG W., 1950 - *Grundzuge einer theorie der phylogenetischen systematik*. - Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG W., 1966 - *Phylogenetic systematics*. - University of Illinois Press, Urbana.
- KEMP T.S., 1982 - *Mammal like reptiles and the origin of mammals*. - Academic Press, London.
- KREBS C.J., 1972 - *Ecology, the experimental analysis of distribution and Abundance*. - Harper and Row, New York.
- LE QUESNE W.J., 1974 - *The uniquely evolved character concept and its cladistic application*. - Syst. Zool., 23: 513-517.
- MACARTHUR R.H., 1972 - *Geographical ecology*. - Harper and Row, New York.
- MAY R.M. (ed), 1976 - *Theoretical ecology, principles and applicationn*. - W.B. Saunders, Phyladelphia.
- MAYR E., 1963 - *Animal species and evolution*. - Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MAYR E., 1981 - *Biological Classification: toward a syntesis of opposing methodologies*. - Science, 214: 510-516.
- MICKEVICH M.F., 1978 - *Taxonomic congruence*. - Syst. Zool., 27: 143-158.
- MUNROE E., 1963 - *Perspectives in biogeography*. - Can. Entomol., 95: 299-308.
- NELSON G.J., 1970 - *Outline of a theory of comparative biology*. - Syst. Zool., 19: 373-384.
- NELSON G., PLATNICK N.I., 1980 - *A vicariance approach to historical Biogeography*. - BioScience 30: 339-343.
- PATTERSON C., 1980 - *Cladistics*. - Biologist, 27: 234-240.
- SIMPSON G.G., 1975 - *Recent advance in methods of phylogenetic inference*. - in Luckett & Szalay, eds., *Phylogeny of the Primates, a multidisciplinary approach*. Plenum, New York, pp. 3-19.
- SCHUH R.T., FARRIS J.S., 1981 - *Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Leptopodomorpha*.
- SCHUH R.T., POLHEMUS J. T., 1980 - *Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological and biogeographic data sets for the Leptopodomorpha (Hemiptera)*. - Syst. Zool., 29: 1-26.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R., 1973 - *Numerical taxonomy*. - Freeman, San Francisco.
- SOKAL R.R., 1983a - *A phylogenetic analysis of the Caminalcules. I. Thea Data Base*. - Syst. Zool., 32: 159-184.

- SOKAL R.R., 1983b - *A phylogenetic analysis of the Caminalcules. II. Estimating the true cladogram.* - Syst. Zool., **32**: 185-201.
- SOKAL R.R., 1983 - *A phylogenetic analysis of the Caminalcules. III. Fossils and classification.* - Syst. Zool., **32**: 248-258.
- SOKAL R.R., 1983b - *A phylogenetic analysis of the Caminalcules. IV. Congruence and character stability.* - Syst. Zool., **32**: 259-275.
- STUMPKE H., 1981 - *The snouters.* - University of Chicago Press, Chicago.
- VUILLEUMIER F., 1975 - *Biogeography.* - in Farner D.S., King J.R. (eds). *Avian Biology*, **5**: 421-496.
- VUILLEUMIER F., 1980 - *Reconstructing the course of speciation.* - Proc. 17th Internat. Ornithol. Congr., pp. 1296-1301. Deutsch. Ornithol. Gesellsch., Berlin.
- VOMERO V., 1984 - *Il dilemma di Hennig, applicazione di un test di compatibilità alla filogenesi degli Acritini (col. Histeridae).* - Boll. Zool.
- VOMERO V., 1988 - *Principi e metodi della Analisi Biogeografica: introduzione al Simposio della SIB.* - Questo volume.
- WATROUS L.E., WHEELER Q.D., 1981 - *The out-group comparison method of character analysis.* - Syst. Zool., **30**: 1-11.
- WHITE M.J.D., 1978 - *Modes of Speciation.* - Freeman & Co., San Francisco.
- WILEY E.O., 1981 - *Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics.* - John Wiley and Sons, New York.
- WILSON E.O., 1965 - *A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species.* - Syst. Zool., **14**: 214-220.