

## UC Merced

### Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography

**Title**

Relazioni evolutive e biogeografiche dei popolamenti ad areale disgiunto di *Genista ephedroides* DC

**Permalink**

<https://escholarship.org/uc/item/4ms202cq>

**Journal**

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

**ISSN**

1594-7629

**Authors**

De Marco, Giovanni  
Altieri, Antonella  
Estabrook, George F.

**Publication Date**

1987

**DOI**

10.21426/B611110259

Peer reviewed

# Relazioni evolutive e biogeografiche dei popolamenti ad areale disgiunto di *Genista ephedroides* DC.

GIOVANNI DE MARCO\*, ANTONELLA ALTIERI\*, GEORGE F.  
ESTABROOK\*\*

\*Dipartimento di Biologia Vegetale dell'Università di Roma «La Sapienza»;  
\*\*Division of Biological Science University of Michigan, USA

## SUMMARY

Nine populations of *G. ephedroides* DC, characterized by biogeographical isolation, are analyzed.

Using biometric analysis, processed with the statistical method of interquartile distributions, preferential character-states for groups of populations can be defined.

The characters and character-states are analyzed using the method of Character Compatibility Analysis to learn about incompatibilities between character-state and estimate the possible relationships among the populations.

The plausible reconstruction of evolutionary relationships among the populations are analyzed to define foundation events and the direction of dispersion events, which may have originated the present-day populations.

High levels of compatibility among characters allow the construction of plausible evolutionary relationship trees from which the most plausible has been chosen on the basis of considerations of ecology, biogeography and historical geology.

In this paper three groups of populations are identified on the basis of preferential character-states and plausible foundation/dispersion schemes. Concerning the collective species *G. ephedroides* DC, three groups of populations can be distinguished: those from north-african area referred already by some authors to *G. numidica* Spach., those from east-tyrrhenian area, already referred to *G. gasparrini* Guss., and those from west-tyrrhenian area, already referred to *G. ephedroides* DC.

The populations of Cilento are very probably accidentally imported from Algeria and are to be referred to *G. numidica* Spach.

## 1. PREMESSA

*Genista ephedroides* DC. è un endemismo sud-tirrenico (fig. 1) ad areale disgiunto, perlopiù insulare, e quindi di grande interesse tassonomico e biogeografico.

Questa specie viene descritta per la prima volta da De Candolle nel 1825, su esemplari provenienti dalla Sardegna.

Nello stesso periodo Gussone (1825) riferisce le popolazioni siciliane a *Spartium gasparrini* Guss., ma successivamente (1828 e 1843) considera questa specie sinonimo di *Genista ephedroides* DC. pur evidenziando una certa diversità nell'*habitus*.

È interessante rilevare che l'*exsiccatum* di J. Bornmuller del 1933 relativo all'isola di Lipari (Sicilia), depositato presso il Riks Museum di Stoccolma, porta la dicitura di *Genista ephedroides* ssp. *gasparrini* Guss.

Spach (1844) ritiene invece che le popolazioni presenti in questa ristretta

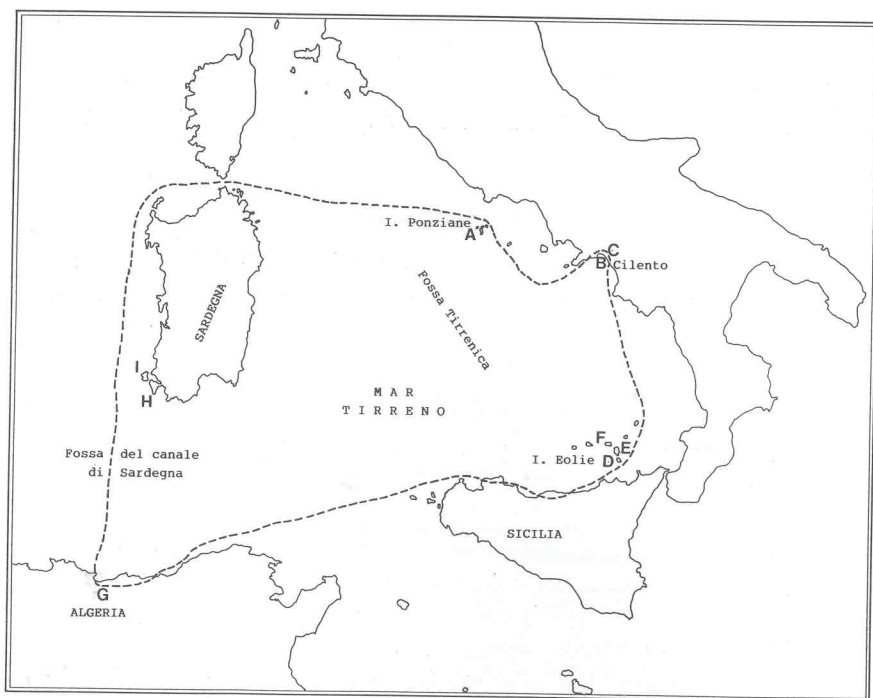


FIG. 1 - Areale (---) e popolazioni analizzate (A-I) di *Genista ephedroides* DC.. A = Isola di Ponza (Isole Ponziane); B = Marina d'Ascea, C = Pisciotta (Cilento), D = Isola di Vulcano, E = Isola di Lipari, F = Isola di Salina (Isole Eolie); G = Yakouren (Algeria); H = Isola di S. Antioico, I = Isola di S. Pietro (Sardegna sud-occidentale).

area siano da riferire a tre specie diverse: *G. ephedroides* DC. per la Sardegna, *G. gasparrini* Guss. per la Sicilia e *G. numidica* Spach per la Numidia (Algeria nord-orientale).

In seguito, tutte le popolazioni dell'areale italiano vengono riferite a *G. ephedroides* DC.: Moris (1847) per la Sardegna, Lojacono (1878, 1888-1908) per la Sicilia, Beguinot (1902-1905) per l'Arcipelago Ponziano, Arata (1938) e Pizzolongo (1959) per le due stazioni del Cilento, Fiori (1923-1929) per l'intero areale italiano.

Gibbs (1966), a seguito di una revisione sulla base di campioni d'Erbario, ribadisce che tutte le popolazioni dell'intero areale sono da riferire alla sola *G. ephedroides* DC., incluse le popolazioni dell'Algeria che Quezel et Santa (1962) riferiscono a *G. numidica* Spach.

Questa impostazione viene seguita in «Flora Europaea» (Tutin *et al.*, 1968), nella «Flora Italica» (Zangheri, 1976) e nella «Flora d'Italia» (Pignatti, 1981) per l'intero areale italiano. È da evidenziare però che Zangheri (l.c.) cita dubitativamente la *G. ephedroides* DC. per l'Algeria.

Questa controversia tassonomica ed il tipo di distribuzione sollevano interessanti interrogativi sia a livello tassonomico (unica specie collettiva o tre

distinte specie elementari?) che a livello biogeografico (paleo-endemismo ad areale disgiunto o schizo-endemismi?).

Le varie popolazioni, per le piccole dimensioni e per essere caratterizzate da un evidente isolamento biogeografico, si prestano quindi efficacemente per un'analisi dei rapporti biogeografici e dei possibili processi di speciazione dovuti a segregazione.

A tal fine si sono effettuate analisi biometriche, per definire i campi di variabilità nell'ambito di ciascuna popolazione e fra le varie popolazioni.

Successivamente si è proceduto all'analisi delle possibili linee di diffusione delle popolazioni ed alla valutazione della compatibilità delle ipotesi biogeografiche.

## 2. ANALISI BIOMETRICA

Il rilevamento biometrico è stato effettuato su esemplari freschi raccolti in maniera randomizzata, tenendo conto tuttavia anche dei micro-habitats presenti nelle varie località

I campionamenti sono stati effettuati nell'Arcipelago Ponziano (all'isola di Ponza), nel Cilento (a Marina d'Ascea e a Pisciotta), nell'Arcipelago delle Eolie (alle isole di Vulcano, di Lipari e di Salina), in Sardegna (alle isole di S. Pietro e di S. Antioco) ed in Algeria (a Yakouren).

La scelta delle località campionate è stata dettata dalla praticità logistica, comunque tale da assicurare campionamenti significativi in relazione alle caratteristiche dell'areale. D'altronde dal confronto dei campioni d'Erbario non sono apparse differenze significativamente apprezzabili fra le popolazioni delle località campionate e quelle non campionate dello stesso ambito territoriale.

Le osservazioni biometriche sono state effettuate su 14 campioni freschi di ciascuna delle 9 popolazioni analizzate. Per ciascun esemplare è stato campionato, anche in questo caso in maniera casuale, un solo racemo, scegliendo sempre il primo fiore alla base.

È da premettere che a prima vista le varie popolazioni riferite da Spach (l.c.) alle tre specie elementari, presentano una certa diversità, non ben definibile però, sul cui significato si discuterà più avanti.

È da evidenziare inoltre che anche da un'accurata analisi biometrica, è possibile rilevare in effetti una certa differenza fra queste popolazioni.

Tale variabilità interpopolazione però non permette di definire, per i vari caratteri analizzati, precisi stati sulla base di nette discontinuità quantitative e qualitative. In altre parole, gli stati di alcuni caratteri, che potrebbero essere considerati discriminanti e quindi diagnostici, non risultano essere «rigorosamente esclusivi» ma «preferenziali» nelle varie popolazioni dei tre subareali, riferiti alle tre presunte specie elementari. Ciò spiegherebbe, almeno in parte, il contrasto di interpretazione tassonomica da parte dei vari Autori.

Le analisi statistiche basate sul valore medio, deviazione standard, varianza, hanno evidenziato l'impossibilità reale e probabilistica di definire delle



classi discontinue di valori. In questa ottica, tutte le popolazioni sarebbero da riferire quindi a *Genista ephedroides* DC.

Riteniamo comunque che l'interesse del problema superi il più ristretto ambito tassonomico, allargandosi a quello evolutivo e biogeografico in relazione ai possibili processi di speciazione in atto, dovuti a segregazione, e alle possibili linee di diffusione delle popolazioni.

Si è scelta quindi un'analisi statistica per mettere in evidenza la «preferenzialità» dello stato di un carattere, adottando come «misura di comparazione» la «variabilità interquartile».

La distribuzione statistica ordinata dei valori registrati per ciascun carattere di ciascuna delle popolazioni analizzate, è stata suddivisa mediante quartili: il primo quartile corrisponde al valore che separa alla sua sinistra un quarto dei termini della distribuzione e alla sua destra i rimanenti tre quarti; il terzo quartile ha la stessa finalità del primo, ma in maniera invertita; il secondo quartile invece coincide con la mediana.

In questa maniera il campo di variabilità tra il primo ed il terzo quartile comprende il 50% dei valori registrati; nel caso in cui il 1° o il 3° coincida rispettivamente con il minimo o il massimo dei valori, l'intervallo interquartile comprende il 75% dei valori registrati.

Questo metodo d'altronde non è nuovo nel calcolo statistico, in quanto viene utilizzato come differenza interquartile (un valore della misura di dispersione quindi), anche se qui viene applicato per evidenziare invece la variabilità interquartile dei caratteri in ciascuna popolazione (figg. 2-12). (In fase di stesura, si è venuti a conoscenza che recentemente anche Almeida e Bisby (1984) hanno utilizzato il metodo dei quartili per definire stati di caratteri).

È da evidenziare che tale metodo, rispetto alle «curve di distribuzione probabilistica», non permette di individuare un andamento teorico, ed è quindi più legato alla casualità del campionamento.

La variazione probabilistica però non interessa in sostanza la variabilità interquartile quando non si ha sovrapposizione o contatto di queste distribuzioni: di conseguenza non altera praticamente la classe di valori, così individuata, per ciascuna popolazione; mentre nel caso di contatto delle distribuzioni interquartili, queste possono essere soggette a variazioni in funzione della casualità del campionamento. Nel primo caso si ha quindi una «chiara preferenzialità» dello stato, mentre nel secondo caso si ha una «non sicura preferenzialità» in funzione del campionamento.

La più alta significatività riscontrata di una classe di valori (campo di variabilità preferenziale di una popolazione o di più popolazioni) si evidenzia graficamente con il contatto o la sovrapposizione parziale fra i valori a sinistra del 1° quartile e a destra del 3° quartile di due o più distribuzioni (popolazioni) (fig. 13); mentre nelle curve di distribuzione probabilistica si evidenzia, ma in maniera meno immediata, con la sovrapposizione di queste solo in corrispondenza dei più bassi valori di frequenza.

In sostanza si ribadisce il vantaggio di questo metodo che, oltre ad essere

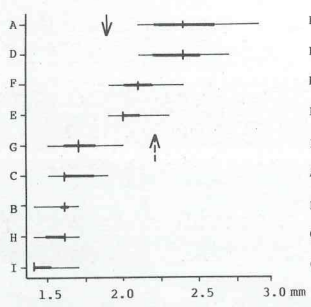


Fig. 2 - car. 3

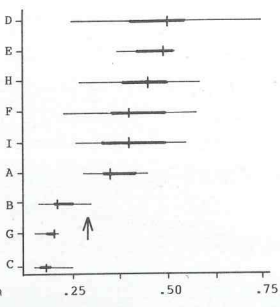


Fig. 3 - car. 4

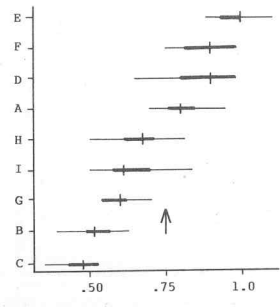


Fig. 4 - car. 5

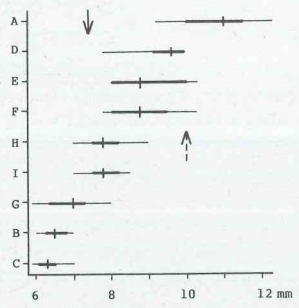


Fig. 5 - car. 8

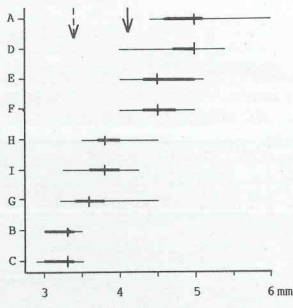


Fig. 6 - car. 9

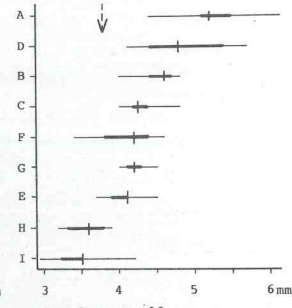


Fig. 7 - car. 10

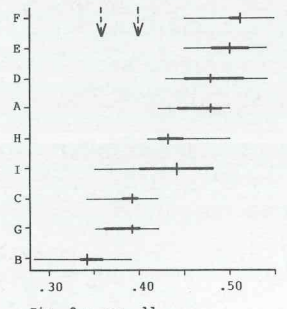


Fig. 8 - car. 11

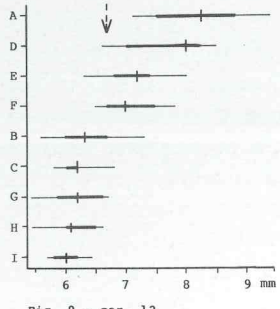


Fig. 9 - car. 12

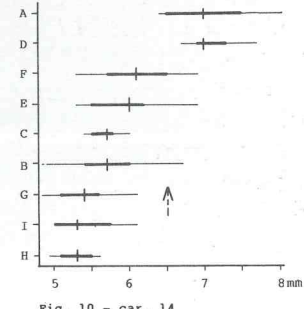


Fig. 10 - car. 14

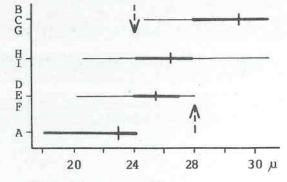


Fig. 11 - car. 15

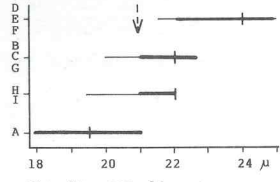


Fig. 12 - car. 16

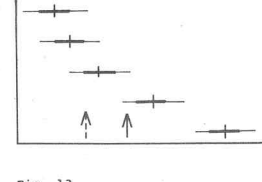


Fig. 13

FIGG. 2-13 - Diagrammi (figg. 2-12) delle distribuzioni dei valori campionati (tratto sottile orizzontale), delle distribuzioni interquartili (tratto marcato) con il valore mediano (tratto sottile verticale) dei caratteri (3-5, 8-12, 14-16) con gli stati individuati (freccia) nelle popolazioni (A-I) di *Genista ephedroides* DC.; la fig. 13 esemplifica i possibili rapporti fra le distribuzioni interquartili per la definizione degli stati (la freccia a tratto pieno indica stati «chiaramente preferenziali», la freccia tratteggiata indica stati «non sicuramente preferenziali»).

semplice e veloce, permette di definire anche in questi casi, classi significative di valori sulla base di distribuzioni preferenziali.

Con questo metodo sono stati analizzati i caratteri morfologici (misure assolute, rapporti ed alcuni attributi qualitativi) sia dell'apparato vegetativo che riproduttivo. Per quanto riguarda i pollini, considerate le difficoltà di analisi determinate dalla variabilità dei caratteri, sono state rilevate solo le dimensioni degli assi, in considerazione anche che è in corso di realizzazione uno studio specialistico al riguardo, da parte di Feoli Chiappella e Rizzi Longo dell'Università di Trieste.

Per molti caratteri non è stato possibile individuare più di uno stato, in quanto o questi presentano solo una tendenza ad una preferenzialità, con sovrapposizioni continue delle distribuzioni interquartili, o non esiste una variabilità apprezzabile fra le popolazioni.

In figg. 2-12 vengono riportati gli stati individuati come «chiaramente preferenziali» e «non sicuramente preferenziali» dei caratteri selezionati.

Dei caratteri indicati da Spach (l.c.) come diagnostici per le tre presunte specie elementari, quattro figurano fra i caratteri selezionati per chiara preferenzialità (caratteri 1, 5, 6, 7 della Tab. I).

Circa lo stato del carattere 1 (rami mucronati), che Spach (l.c.) indicava tra quelli diagnostici per *G. ephedroides* DC., è da rilevare che anche un esemplare di Ponza presenta una caratteristica simile in particolari condizioni termo-xeriche microambientali; riteniamo che possa trattarsi in effetti di un indurimento per necrosi, a seguito dell'improvvisa elevata temperatura che ha interrotto l'accrescimento. Tale mucronatura e la struttura accestita (rami rigidi e corti) che si è rilevato nelle popolazioni sarde, potrebbero essere attribuibili agli effetti del pascolo e soprattutto degli incendi (particolarmente incidenti in quest'area). È da evidenziare però che nelle popolazioni sarde non si sono mai rinvenuti esemplari privi di tali caratteristiche, anche se ubicati in aree non interessate direttamente da questo fenomeno, per cui è molto verosimile la validità dello stato di questo carattere.

Per quanto riguarda il carattere 5 (rapporto tra labbro superiore e labbro inferiore) i dati confermano le differenze evidenziate da Spach (l.c.), ma solo come preferenzialità degli stati, come facilmente si desume dalla fig. 4.

Anche per i caratteri 6 e 7 (rispettivamente forma dei denti del labbro inferiore e del labbro superiore) si evidenzia una preferenzialità, piuttosto che un'esclusività degli stati come proposto da Spach (l.c.).

I rimanenti caratteri indicati da questo Autore come diagnostici, non risultano invece neanche preferenziali.

Sotto l'aspetto cariologico, infine, è da rilevare che non si evidenzia alcuna differenza tra le popolazioni sarde (Villa, 1980), siciliane (Colombo *et al.*, 1979) e del Cilento (Pizzolongo, 1959) in relazione al numero cromosomico che risulta sempre  $2N = 48$ , numero del resto frequentemente rilevato per le *Genisteae* (Sañudo, 1979). Sarebbe interessante tuttavia effettuare analisi più specifiche al riguardo.



TAB. I

Caratteri e stati dei caratteri (+)	Afferenza delle popolazioni (++) agli stati dei caratteri	Prossimità degli stati dei caratteri
1. Struttura dei rami: a = corti, rigidi e mucronati b = più lunghi, non rigidi e non mucronati	H-I A-B-C-D-E-F-G	a-b
2. Struttura del racemo: a = lasso, con meno di 12 fiori e di poco superante i rami sterili b = denso, normalmente con più di 12 fiori ed ampiamente superante i rami sterili	H-I A-B-C-D-E-F-G	a-b
3. Lunghezza del tubo del calice (mm): a = 1.4 - 1.8 b = 2.0 - 2.6 a = 1.4 - 1.8 b' = 2.0 - 2.2 c' = 2.2 - 2.6	B-C-G-H-I A-D-E-F B-C-G-H-I E-F A-D	a-b a-b'-c'
4. Rapporto di lunghezza fra i denti del labbro inferiore ed il labbro inferiore del calice a = 1/3 - 1/2 b = 1/4 - 1/6	A-D-E-F-H-I B-C-G	a-b
5. Rapporto di lunghezza fra il labbro superiore ed il labbro inferiore del calice a = 2/5 - <3/4 b = 3/4 - 1/1	B-C-G-H-I A-D-E-F	a-b
6. Forma dei denti del labbro inferiore del calice: a = subulati, paralleli, subeguali b = triangolari, divaricati, il centrale più lungo dei laterali	A-D-E-F-H-I B-C-G	a-b
7. Forma dei denti del labbro superiore del calice a = lungamente acuminati b = non o brevemente acuminati	A-D-E-F-H-I B-C-G	a-b
8. Lunghezza del legume (mm): a = 6.0 - 7.3 b = 7.5 - 11.5 a = 6.0 - 7.3 b' = 7.5 - 10.0 c' = 10.0 - 11.5	B-C-G A-D-E-F-H-I B-C-G D-E-F-H-I A	a-b a-b'-c'
10. Lunghezza del calice (mm): a' = 3.2 - 3.8 b' = 3.8 - 5.5	H-I A-B-C-D-E-F-G	a'-b'
11. Rapporto di lunghezza fra tubo e calice: a' = circa 1/3 b' = 1/3 - 2/5 c' = 2/5 - 1/2	B C-G A-D-E-F-H-I	a'-b'-c'
12. Lunghezza del vessillo (mm): a' = 5.8 - 6.7 b' = 6.7 - 8.8	B-C-G-H-I A-D-E-F	a'-b'
13. Simmetria del vessillo (lunghezza / larghezza): a' = tendente a largamente ovato (1.0 - 1.16) b' = tendente a molto largamente ovato (0.8 - 1.0)	A-D-E-F-H-I B-C-G	a'-b'
14. Lunghezza delle ali (mm): a' = 5.0 - 6.5 b' = 6.5 - 7.5	B-C-E-F-G-H-I A-D	a'-b'
15. Lunghezza dell'asse polare del polline (µm): a' = 20.5 - 24.5 b' = 24.5 - 27.5 c' = 27.5 - 32.0	A D-E-F-H-I B-C-G	a'-b'-c'
16. Lunghezza dell'asse equatoriale del polline (µm): a' = 17.5 - 21.0 b' = 21.0 - 26.0	A B-C-D-E-F-G-H-I	a'-b'

(+) Gli stati contrassegnati con (\*) sono definiti da una non sicura preferenzialità (le distribuzioni interquartili sono in contatto).

(++) Vedasi fig. 1.



### 3. ANALISI BIOGEOGRAFICA

#### 3.1 Ipotesi biogeografiche

Per spiegare l'attuale distribuzione geografica di *G. ephedroides* (fig. 1), si possono avanzare tre ipotesi storiche:

- a) tutte le popolazioni analizzate sono relitti di *G. ephedroides* DC., che aveva un areale continuo, e le differenze morfologiche osservabili sono da attribuire a soli adattamenti fenotipici;
- b) tutte le popolazioni analizzate sono relitti di un ancestratore, ad areale ampio e continuo, e le differenze morfologiche osservabili sono evolute indipendentemente le une dalle altre dal momento dell'isolamento;
- c) le diverse popolazioni sono venute ad occupare le aree attuali per effetto di dispersione derivata da fondatori di altri siti.

Per le maggiori affinità esistenti fra le popolazioni di uno stesso sub-areale, l'ipotesi c) potrebbe essere meglio definita come segue:

gruppi di popolazioni isolate di uno stesso sub-areale (sub-areale della Sardegna, della Sicilia, dell'Algeria) rappresentano un complesso relittuale di una precedente e più ampia distribuzione, in cui le singole popolazioni sono derivate, per dispersione «locale», da un fondatore che aveva occupato precedentemente il sub-areale.

Per quanto riguarda la prima ipotesi si tratterebbe di un paleo-endemismo, mentre per le altre ipotesi si tratterebbe di schizo-endemismi.

Tutte le ipotesi sono completamente plausibili con meccanismi adattativi (la prima ipotesi) o evolutivi (le altre ipotesi), forzati da vari cambiamenti drastici associati a grandi cambiamenti in tempi geologici.

Fra tali cambiamenti, gli effetti della «crisi di salinità» del Mediterraneo nel Messiniano sarebbero da ritenere fondamentali ai fini della frammentazione dell'areale e della ipotizzata differenziazione.

Durante il periodo di massima «crisi», in cui gran parte del bacino del Mediterraneo era parzialmente prosciugato e costellato di laghi salmastri (Hsu, 1973), il Tirreno meridionale sarebbe stato colonizzato da formazioni steppiche di specie termo-xeriche ed alotolleranti, tra cui anche *G. ephedroides* o un suo ancestratore, provenienti dal nord-Africa o dall'area medio-orientale (presunti centri di diffusione del sub-genere *Spartocarpus*).

A seguito del successivo riempimento del bacino del Mediterraneo, il primitivo areale di questa specie avrebbe subito una frammentazione, con conseguente interruzione del «flusso genico» fra le diverse popolazioni rimaste isolate.

In quest'ottica, l'ipotesi a) comporta che, malgrado tale interruzione, il patrimonio genetico sia rimasto inalterato. La coltivazione in uno stesso posto di esemplari di varia provenienza o analisi biochimiche specifiche, potrebbero definire la validità o meno di questa ipotesi.

Per quanto riguarda invece l'ipotesi b), le differenze morfologiche posso-

no essere giustificate solo sulla base di studi di autoecologia evolutiva nelle diverse aree. Considerazioni, sulla base di osservazioni di campo, vengono comunque effettuate al riguardo.

In questa sede si analizzano le possibili spiegazioni «storiche» delle caratteristiche di ciascuna popolazione nel contesto della ipotesi c).

Si analizzano quindi ricostruzioni plausibili di rapporti evolutivi tra le popolazioni, per tentare di individuare la direzione e l'ordine degli eventi di dispersione, che possono aver originato le varie popolazioni.

### 3.2 *Premessa metodologica*

Dal momento che cambiamenti evolutivi nelle popolazioni e cambiamenti nelle distribuzioni geografiche si sono verificati con il passar del tempo, fondatori di nuove popolazioni portano con sé cambiamenti morfologici già realizzati nelle popolazioni da cui derivano.

In tal modo, somiglianze morfologiche attuali, nei caratteri specifici, possono evidenziare relazioni biogeografiche tra due popolazioni, di cui una è derivata dall'altra.

Per ciascun carattere selezionato (come precedentemente esposto) si è costruita un'ipotesi di relazione evolutiva fra gli stati. Tale ipotesi è basata sul principio che il cambiamento evolutivo di un carattere da uno stato all'altro è un evento raro, che si è verificato solo una volta, immediatamente dopo l'evento di fondazione e prima dell'espansione della nuova popolazione.

Molti Autori, in particolare Mayr (1960) e Runemark (1970), hanno argomentato infatti che cambiamenti evolutivi avvengono facilmente in popolazioni appena fondate. Questa popolazione appena fondata possiede quindi, per questo carattere, un proprio stato.

Questo nuovo stato può essere presente anche in altre popolazioni, solo se trasmesso immodificato da fondatori provenienti da questa popolazione o da popolazioni fondate, direttamente o indirettamente, da questa.

Cosicché popolazioni che sono nello stesso stato per un carattere, si ipotizza che siano evolutivamente collegate attraverso una comune popolazione fondatrice, da cui provengono i fondatori, direttamente o indirettamente, senza che vi sia stato un cambiamento nello stato di questo carattere.

Tutti i cambiamenti di stato (eventi evolutivi) si verificano subito dopo che le nuove popolazioni sono fondate e il nuovo stato quindi diventa diffuso nella popolazione appena fondata, prima che questa possa, a sua volta, funzionare come fondatrice per un'altra popolazione.

In questa maniera cambiamenti di stato del carattere possono essere associati unicamente ad eventi di dispersione/fondazione.

Con il metodo del «Character Compatibility Analysis» (Estabrook and Meacham, 1980) è possibile confrontare tra di loro le ipotesi di relazione fra gli stati dei caratteri per individuare se logicamente si contraddicono o meno tra di loro.

I più alti livelli di compatibilità tra i caratteri permettono, quindi, di esa-



minare plausibili schemi di relazione fra le popolazioni, tra cui scegliere quello più plausibile sulla base di considerazioni ecologiche, biogeografiche e geologiche.

Nella Tab. I vengono riportati i caratteri ed i relativi stati, le popolazioni che si trovano negli stati di ciascun carattere e la «prossimità» degli stati di ciascun carattere; a questi parametri è stato abbinato un codice in numeri e in lettere per facilitare la presentazione dei risultati.

È importante specificare la prossimità degli stati poiché, come si è già accennato, il fondatore di una popolazione deve provenire dallo stesso stato o da uno adiacente. Se un carattere ha solo due stati, questi sono necessariamente adiacenti (l'uno deriva dall'altro). Se invece un carattere ha tre o più stati è necessario specificare le coppie di stati adiacenti (per tre stati ad es.: A-B-C oppure A-C-B oppure B-A-C). Per evitare la illogica possibilità che una popolazione possa fondare se stessa indirettamente, le relazioni di adiacenza (prossimità) nell'ambito degli stati di un carattere non devono avere «nodi» (ad es.: A-B-C-A).

Per semplicità d'interpretazione, in un primo momento si è preferito considerare solo le ipotesi di prossimità, in modo da analizzare con maggior chiarezza le ipotesi plausibili di connessione tra le popolazioni. In un secondo momento, si è considerata anche l'ipotesi di direzione tra gli stati di un carattere (es.: lo stato A deriva dallo stato B e non viceversa) in modo da valutare anche le ipotesi plausibili della direzionalità degli eventi di fondazione.

La potenziale maggiore plausibilità di uno schema di relazione è in prima approssimazione in funzione del più alto numero di caratteri che sono logicamente compatibili tra loro. Non è possibile, infatti, soddisfare contemporaneamente l'attendibilità di due caratteri che, messi a confronto, si trovino a definire nello stesso tempo e in contrapposizione ipotesi che esprimono relazioni evolutive opposte. Se ciò non è possibile, ne consegue ovviamente che l'ipotesi associata ad almeno uno dei caratteri deve essere «storicamente falsa».

Due caratteri vengono quindi definiti incompatibili, se le rispettive ipotesi associate si contraddicono tra loro in questa maniera. Per contro, due caratteri compatibili possono essere entrambi «storicamente veri».

L'Analisi della Compatibilità dei Caratteri evidenzia quindi l'insieme dei caratteri che possono tutti essere contemporaneamente veri. Un insieme di caratteri compatibili può essere utilizzato per costruire uno schema storico di eventi di fondazione, che è quindi in funzione del complesso dei caratteri dell'insieme.

Per evidenziare la compatibilità dei caratteri e per la costruzione dei possibili schemi degli eventi di fondazione, si è utilizzato il programma «Clinch» scritto da K.L. Fiala ed adattato da G.F. Estabrook per l'elaboratore Univac 1100 del Centro di Calcolo dell'Università di Roma «La Sapienza».

### 3.3 *Analisi e discussione*

L'analisi della compatibilità dei caratteri è stata effettuata dapprima sulla base degli stati definiti per chiara preferenzialità (caratteri 1-9 a due stati) e successivamente includendo anche gli stati definiti per «non sicura preferenzialità» (caratteri 10-16 e caratteri 3, 8, 9 a tre stati).

In entrambe le elaborazioni, non direzionate, tutti i caratteri sono infine risultati compatibili con tutti gli altri, sia per definizione degli stati che per prossimità.

Al riguardo è da evidenziare l'iniziale incompatibilità del carattere 10 (lunghezza del calice), dovuta ad una inadeguata definizione degli stati. Sulla base dell'analisi delle distribuzioni interquartili, infatti, si erano individuati tre stati definiti per «non sicura preferenzialità» in funzione del campionamento, di cui lo stato 4.4-5.5 mm (fig. 7) portava all'incompatibilità con altri quattordici caratteri. Riducendo gli stati a due, come riportato in Tab. I, questo carattere è risultato invece compatibile con tutti gli altri.

L'analisi della compatibilità dei caratteri, quindi, può anche contribuire a meglio individuare stati di difficile o dubbia definizione.

È risultato quindi un unico possibile schema di connessione fra le popolazioni esaminate, dove l'elaborazione a sedici caratteri dettaglia, senza alterare, lo schema evidenziato dall'elaborazione a nove caratteri. Tale schema di connessione viene analizzato in concomitanza delle ipotesi di direzione degli eventi.

Un unico possibile schema di connessione, sulla base della totale compatibilità dei caratteri, rafforza la possibile validità degli stati così individuati.

Considerando anche le ipotesi di direzione fra gli stati dei caratteri, sono invece possibili più schemi in funzione del cambiamento di direzionalità degli stati di alcuni caratteri.

L'elaborazione direzionata dei caratteri 1-9, con stati chiaramente preferenziali, evidenzia due schemi di base (figg. 14, 18) in funzione del cambiamento di direzionalità degli stati del carattere 8 (lunghezza del legume), rispettivamente con uno e due ipotetici antenitori ignoti.

In entrambi i casi si evidenziano tre gruppi di popolazioni che individuano i sub-areali ovest-tirrenico (Sardegna), sud-tirrenico (Algeria) ed est-tirrenico (Eolie-Ponziane) con l'eccezione di quelle del Cilento (B-C), di cui si discuterà più avanti.

Le popolazioni di ciascun sub-areale risultano avere le stesse caratteristiche morfologiche (elaborazioni a nove caratteri) o caratteristiche molto simili (elaborazioni a sedici caratteri).

È da considerare inoltre che le popolazioni di questi tre sub-areali coincidono, con due logiche eccezioni, con quelle riferite da Spach (l.c.) alle tre specie elementari; questo Autore infatti non fa riferimento alle popolazioni delle Ponziane e del Cilento che, sulla base dei caratteri diagnostici evidenziati, avrebbe sicuramente riferito rispettivamente a *G. gasparrini* e *G. numidica*.



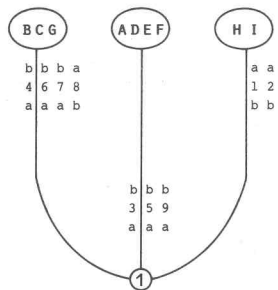


Fig. 14

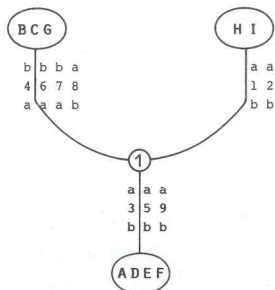


Fig. 15

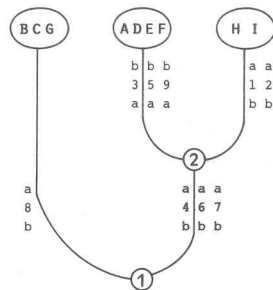


Fig. 16

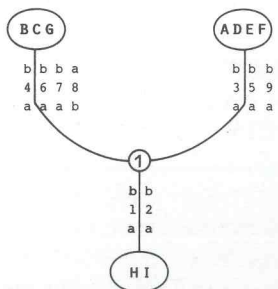


Fig. 17

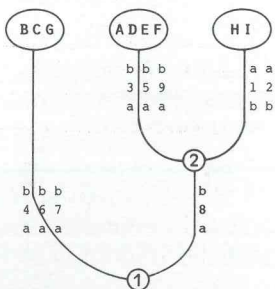


Fig. 18

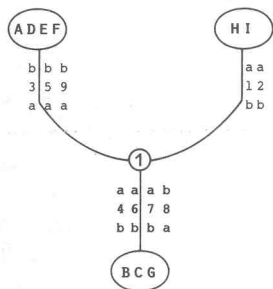


Fig. 19

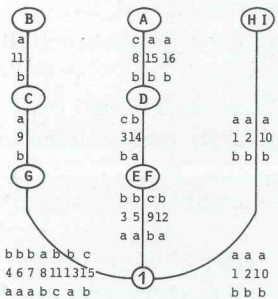


Fig. 20

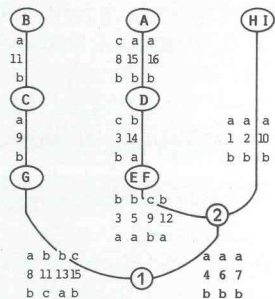


Fig. 21

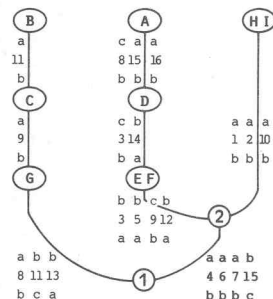


Fig. 22

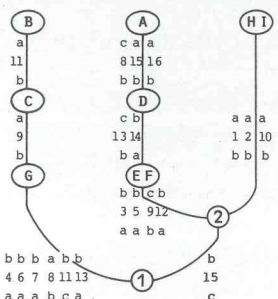


Fig. 23

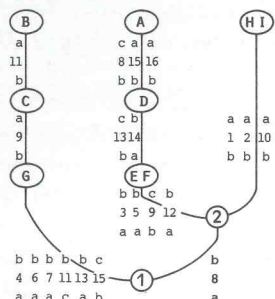


Fig. 24

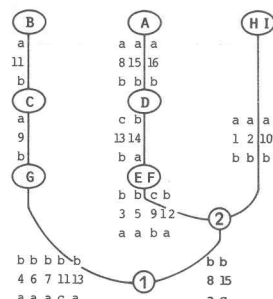


Fig. 25

FIGG. 14-25 - Possibili schemi di relazione e di direzionalità degli eventi evolutivi fra le popolazioni esaminate, sulla base della totale compatibilità dei caratteri selezionati (A-I: popolazioni, 1-16: caratteri, a-c: stati dei caratteri, in grassetto: caratteri con duplice direzionalità compatibile degli stati).

Con lo stato «a» del car. 8 derivato (riduzione della lunghezza del legume), questi tre gruppi di popolazioni risultano derivare da un comune ipotetico ancestore (fig. 14), che potrebbe corrispondere all'ipotizzata popolazione colonizzatrice delle nuove terre emerse, a seguito della crisi di salinità del Messiniano.

Questi tre gruppi di popolazioni, rimasti contemporaneamente isolati fin dal post-Messiniano, si sarebbero differenziati per interruzione del «flusso genico» a seguito della barriera biogeografica che si è venuta a creare.

Con lo stato «b» del car. 8 derivato (aumento della lunghezza del legume) invece (fig. 18), da un ipotetico ignoto ancestore 1 (l'ipotizzata popolazione colonizzatrice del Mediterraneo centrale) sarebbero derivate le popolazioni B-C-G ed un ipotetico ignoto ancestore 2 (strettamente tirrenico), da cui sarebbero derivate successivamente le popolazioni della Sardegna (H-I) e quelle delle Eolie-Ponziane (D-E-F-A).

Quest'ultimo schema implica una prima barriera biogeografica in corrispondenza della Fossa del Canale di Sardegna ed una seconda successiva barriera biogeografica in corrispondenza della Fossa Tirrenica.

Questo schema risulta geologicamente più plausibile del precedente, per i movimenti tettonici differenziati che si sarebbero verificati, nel periodo di «post-crisi di salinità» del Messiniano, a seguito dell'allontanamento della «zolla» africana da quella europea; movimenti tettonici differenziati che avrebbero comportato un differenziato processo di sommersione (barriere biogeografiche), con la concomitante riapertura dello Stretto di Gibilterra.

In entrambi gli schemi le popolazioni dell'isola di Ponza (A) e quelle del Cilento (B-C) risultano equivalenti rispettivamente alle popolazioni delle Eolie (D-E-F) e dell'Algeria (G).

Per quanto riguarda le due piccole popolazioni del Cilento, l'identità morfologica tra queste e la popolazione algerina non sembra giustificata né dal punto di vista biogeografico né da quello bioclimatico. Infatti non risulta plausibile né una dispersione naturale, né una convergenza fenotipica o genotipica per le condizioni ambientali, passate ed attuali, in questi due territori.

Considerando inoltre la puntiformità delle stazioni di Pisciotta ed Ascea, si potrebbe ipotizzare che queste popolazioni siano state importate accidentalmente in epoca geologicamente molto recente se non addirittura in epoca storica.

La diffusione in atto di questa specie nell'arcipelago ponziano (Anzalone e Caputo, 1974-75) rafforzerebbe questa ipotesi. Questi A.A. segnalano inoltre che questa specie è stata da poco tempo introdotta anche nell'isola d'Ischia (arcipelago partenopeo).

D'altronde se questo sub-areale fosse stato continuo dalle Ponziane alle Eolie, non si spiega l'assenza di questa specie in aree potenzialmente idonee per caratteristiche bioclimatiche e biogeografiche, come ad esempio al «quarto caldo» del promontorio del Circeo.

È da rilevare che nell'ipotesi di fig. 14 sono possibili altre tre ipotesi in funzione del cambiamento di direzionalità degli stati dei caratteri che indivi-

duano i tre gruppi di popolazioni (figg. 15, 16, 17). Ciò è determinato dal fatto che tutti i nove caratteri utilizzati sono a due stati, di cui uno è comune a due gruppi di popolazioni.

Cambiando la direzionalità degli stati dei caratteri 3, 5, 9, le popolazioni delle Ponziane-Eolie (A-D-E-F) diventano antenatori immutati (fig. 15); cambiando invece quella dei caratteri 1 e 2, le popolazioni sarde (H-I) diventano a loro volta antenatori immutati (fig. 17).

Queste due ipotesi risultano compatibili con il sistema ma poco plausibili, in quanto comportano che un gruppo di popolazioni rimane immutato rispetto agli altri, malgrado i forti mutamenti bioclimatici.

Cambiando infine la direzionalità degli stati dei car. 4, 6, 7, che definiscono il gruppo di popolazioni B-C-G (fig. 16), si arriva all'ipotesi di fig. 18 con due antenatori ignoti.

Quest'ultimo caso contribuisce ad avvalorare ulteriormente l'ipotesi di fig. 18. È opportuno sottolineare che questi sono i soli possibili cambiamenti di direzionalità che comportano la totale compatibilità dei caratteri.

Per quanto riguarda invece l'ipotesi di fig. 18, è possibile solo la variazione di direzionalità dei car. 4, 6, 7, che porta allo schema di fig. 19, in cui le popolazioni B-C-G diventano antenatori immutati e pertanto si ripropongono le stesse considerazioni precedentemente esposte.

Ne consegue che, sulla base dei nove caratteri con stati chiaramente preferenziali, le ipotesi degli schemi di figg. 14 e 16, 18 sono le più plausibili.

Infatti anche utilizzando nell'elaborazione i caratteri con stati definiti per non sicura preferenzialità (Tab. I), si verifica la totale compatibilità tra i caratteri solo sulla base delle ipotesi di direzionalità di questi schemi. L'aggiunta di questi ulteriori caratteri comporta la definizione dei rapporti nell'ambito di ciascuno dei tre gruppi di popolazioni.

I soli caratteri 8 e 15, a tre stati, possono avere una doppia direzionalità compatibile, che porta a più schemi. In sostanza però questi schemi si riducono a due schemi di base soltanto, di cui uno con un solo ipotetico antenatore ignoto (fig. 20) e l'altro con due ipotetici antenatori (figg. 21, 22, 23, 24, 25).

In pratica gli schemi a due antenatori ipotetici differiscono fra loro soltanto nella possibilità che l'ipotetico antenatore 1 possa essere caratterizzato indifferentemente da due degli stati dei car. 4, 6, 7, 8, 15.

È da evidenziare che i caratteri con stati definiti da non sicura preferenzialità, dettagliano senza alterare gli schemi di figg. 16 e 18 (entrambi con due ipotetici antenatori), mentre nel caso di cui a fig. 14 (con un ipotetico antenatore) si ottengono due schemi con uno (fig. 20) o due antenatori ignoti (fig. 23).

È evidente che i car. 8 e 15 giocano un ruolo fondamentale nella definizione dei due schemi di base.

Utilizzando questi ulteriori caratteri sulla base delle ipotesi di direzionalità dei caratteri 1-9, di cui agli schemi di figg. 15, 17, 19, non si ottiene invece la totale compatibilità dei caratteri.

È interessante però rilevare al riguardo che sono possibili solo schemi con



due ipotetici antecessori ignoti, che contraddicono quindi le ipotesi di un antecessore immutato già ritenute poco plausibili.

È interessante inoltre rilevare che, indipendentemente dalla direzionalità degli stati, tutte le elaborazioni sulla base dei soli stati chiaramente preferenziali individuano sempre gli stessi tre gruppi di popolazioni. Analogamente tutte le elaborazioni effettuate anche sulla base degli stati non sicuramente preferenziali, definiscono sempre gli stessi rapporti fra le popolazioni di ciascun gruppo.

Nell'ambito del gruppo Eolie-Ponziane, è molto plausibile che le popolazioni di Lipari (E) e Salina (F) risultino le più antiche rispetto a quella di Vulcano (D), essendo quest'ultima isola più giovane ed ancora oggi soggetta a fenomeni vulcanici attivi.

Per la lunghezza del tubo e delle ali (car. 3 e 14), la popolazione di Ponza (A) risulta derivare da quella di Vulcano; evento che per le considerazioni già esposte, impone l'ipotesi di una dispersione/fondazione indotta probabilmente ad opera dell'uomo in epoca molto recente. Nell'isola di Ponza infatti questa pianta viene utilizzata come frangivento per il suo portamento arborescente, caratteristica molto frequente di tutte le popolazioni delle Eolie e particolarmente di Vulcano.

Per quanto riguarda il gruppo di popolazioni Algeria-Cilento, gli stati non sicuramente preferenziali dei caratteri 9 ed 11 evidenziano una differenza fra le popolazioni delle due stazioni del Cilento (B-C) e tra queste e la popolazione dell'Algeria (G).

Anche in questo caso non è geologicamente giustificata una dispersione/fondazione naturale dall'Algeria al Cilento, per cui diviene molto plausibile l'ipotesi di una introduzione accidentale geologicamente recente, come precedentemente esposto.

Le popolazioni del Cilento (B-C) sono molto simili alla popolazione di Yakouren (G), differendo solo per la larghezza del legume (car. 9).

Le popolazioni del Cilento proverrebbero quindi dalla regione biogeografica dell'Algeria denominata «Numidie-Petite Kabylie», in cui è presente la *G. numidica ssp. numidica*, poiché nella rimanente parte dell'areale nord-africano sono presenti tre sottospecie diverse (Quezel et Santa I.c.).

È interessante rilevare che la popolazione di Pisciotta (C), che risulta essere la più antica delle due piccole popolazioni del Cilento, è ubicata a quota 200 mt. s.l.m. e cioè su un terrazzo Tirreniano, mentre la popolazione di Ascea (B), derivata, è ubicata a livello del mare.

Ciò suggerirebbe la possibile datazione (immediato post-Tirreniano) in cui si è verificata la colonizzazione della popolazione di Pisciotta per importazione accidentale (?) dalla Numidia.

La popolazione di Ascea (B) risulterebbe invece estremamente recente (tardo quaternario e cioè quando il mare è sceso al livello attuale) fondata da un fondatore proveniente dalla popolazione di Pisciotta.

Al riguardo si possono ipotizzare due possibili meccanismi di fondazione: la popolazione B viene fondata da un fondatore proveniente accidentalmente



dalla popolazione isolata C, oppure l'areale della popolazione C si allungava seguendo la costa, in concomitanza con il progressivo abbassamento del livello marino e successivamente le due popolazioni rimangono isolate per frammentazione.

Entrambe le ipotesi sono plausibili ed è giustificata la puntiformità di queste due popolazioni che occupano in effetti due nicchie ecologiche nel contesto della vegetazione circostante.

Per quanto riguarda infine le popolazioni sarde esaminate (H-I), queste risultano del tutto equivalenti. Infatti, l'eguaglianza delle condizioni ambientali (substrato pedogenetico, clima etc.) e soprattutto la stabilità geo-tettonica di questi territori, giustificano pienamente tale equivalenza.

#### 4. CONCLUSIONI

Sulla base dei caratteri con stati preferenziali è possibile distinguere le popolazioni riferite da alcuni Autori a *G. numidica* (nord-africane) e a *G. gasparrini* (est-tirreniche) rispetto a *G. ephedroides* (ovest-tirreniche); le popolazioni del Cilento sono da riferire a *G. numidica*.

Questi caratteri risultano quindi diagnostici ed altamente compatibili in uno schema molto plausibile di rapporti evolutivi.

In quest'ottica sembra giustificata una individualità tassonomica e biogeografica delle tre specie elementari, da considerare come neo-schizoendemismi e forse ancora in via di completa speciazione.

#### RINGRAZIAMENTI

Si ringraziano i Proff. B. Anzalone, F. Furnari e L. Mossa per averci messo a disposizione i loro campioni di Erbario; i Drr. P. Audisio e M.A. Bologna per la raccolta degli esemplari di Yakouren (Algeria); i Proff. L. Feoli Chiappella e L. Rizzi Longo per averci messo a conoscenza dei risultati preliminari del loro studio pollinico.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALMEIDA M.T., BISBY F.A., (1984) - *A simple method for establishing taxonomic characters from measurements data.* - Taxon 33 (3): 405-409.
- ANZALONE B., CAPUTO G., (1974-75) - *Flora e Vegetazione delle Isole Ponziane (Golfo di Gaeta).* - Delpino n.s. 16-17: 1-184.
- ARATA M., (1938) - *Contributo allo studio della flora del Cilento (Salernitano).* - Giorn. Bot. It. n.s. 45 (2): 188-211.
- ARRIGONI P.V., (1977) - *Le piante endemiche della Sardegna. Introduzione.* - Boll. Soc. Sarda Sci Nat., 16: 259-264.
- BAUM B.R., ESTABROOK G.F., (1978) - *Application of compatibility analysis in numerical cladistic at the infraspecific level.* - Can. J. Bot. 56: 1130-1135.
- BEGUINOT A., (1902) - *L'arcipelago ponziano e la sua Flora.* - Boll. Soc. Geogr. Ital., 39: 1-80.
- BEGUINOT A., (1905) - *La vegetazione delle isole ponziane e napoletane. Studio biogeografico e floristico.* - Annali Botanica, 3 (3): 375-453.
- BISBY F.A., NICHOLLS K.W., (1977) - *Effects of varying character definition on classification of Genisteeae (Fabaceae).* - Bot. J. Linnean Soc., 74 (2): 97-121.

- COLOMBO P., MARCENÒ C., PRINCIOTTA R., (1979) - *Numeri cromosomici per la Flora italiana: Genista ephedroides DC.* - Inf. Bot. It., 11 (3): 320.
- COTANDRIOPOULOS J., (1981) - *Endemisme et origine de la flore de la Corse: mise au point des connaissances actuelles.* - Boll. Soc. Sarda Sc. Nat., 20: 187-230.
- DE CANDOLLE A.P., (1825) - *Prodromus Systematis Naturalis.* - 2. Paris.
- DE CANDOLLE A.P., (1825-26) - *Memoires sur les Legumineuses.* - (pt. 6). - Mem. Legum., 210.
- ESTABROOK G.F., MEACHAM C.A., (1980) - *How to determine the compatibility of indirected character state trees.* - Math. Biosciences 46: 251-256.
- ESTABROOK G.F., (1983) - *The causes of character incompatibility.* - In: Numerical taxonomy. ed. J. Felsenstein. Nato Asi series vol. 61. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- FIORI A., (1923-1929) - *Nuova Flora Analitica d'Italia.* - vol. I: 818. Edagricole, Firenze.
- GIBBS P.E., (1966) - *A revision of the genus Genista L.* - Notes R. Bot. Gard. Edinburgh, 27 (1): 11-99.
- GUSSONE G., (1825) - Index Sem. H.R. in Boccadifalco.
- GUSSONE G., (1828) - *Florae Siculae Prodromus.* - vol. II: 363-364.
- GUSSONE G., (1843) - *Florae Siculae synopsis 2. parte I:* 251.
- HSU K.J., (1973) - *Quando il Mediterraneo si disseccò.* - Le Scienze n. 56: 19-29.
- LOJACONO POJERO M., (1878) - *Le Isole Eolie e la loro vegetazione con enumerazione delle piante spontanee vascolari.* - Palermo.
- LOJACONO POJERO M., (1888-1908) - *Flora Sicula.* - vol. 1 (2): 27.
- MAYR E., (1960) - *The emergence of evolutionary novelties.* - In: S. Tax (ed.) *The evolution of life.* pp. 349-380. Univ. Chicago Press, Chicago.
- MORIS J.H., (1847) - *Flora Sardoia.* - I: 405-406.
- PIGNATTI S., (1981) - *Flora d'Italia.* - vol. I: 636-644. Edagricole, Firenze.
- PIZZOLONGO P., (1959) - *Una nuova stazione dell'endemismo tirrenico: Genista ephedroides DC. Distribuzione e cariologia.* - Delpinoa I-II: 79-84.
- QUEZEL P. SANTA S., (1962) - *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales.* - Tome I: 470-475. Ed. C.N.R.S.
- RUNEMARK H., (1969) - *Reproductive drift a neglected principle in reproductive biology.* - Bot. Not. 122: 90-129.
- RUNEMARK H., (1970) - *The role of small populations for the differentiation in plants.* - Taxon 19: 196-201.
- SANUDO A., (1979) - *Chromosome variability in the Genisteae (Adams) Benth.* - Webbia 34: 363-408.
- SPACH E., (1844-45) - *Revisio generis Genista.* - Ann. Sci. Nat. Ser. 3 (2): 237-279, e (3): 102-158.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., and WEBB D.A., (1968) - *Flora Europaea.* - vol. 2. University press, Cambridge.
- VILLA R., (1980) - *Numeri cromosomici per la flora italiana: Genista ferox (Poir.) Poir., Genista ephedroides DC.* - Informat. Bot. Ital. 12 (2): 156.
- ZANGHERI P., (1976) - *Flora italica.* - vol. 1. Cedam, Firenze.