ANCORA SULLA DICOTOMIA

Speciazione, dicotomia e sistemi complessi

Mario Zunino Facoltà di Scienze Ambientali Località Crocicchia, 61029 Urbino (PU) e-mail mayate@uniurb.it

Premessa

Un complesso e non sempre facile saggio critico di Simonetta (1999) sul pensiero dicotomico nella tassonomia¹ biologica contemporanea, quale succintamente discusso da Zunino (1998), e soprattutto l'invito esplicito dell'Autore a proseguire il dibattito, ha stimolato le riflessioni oggetto della presente nota. Si è ritenuto infatti opportuno replicare ad alcune affermazioni del Simonetta, nell'intento di contribuire alla chiarificazione almeno dei *termini* di un problema che, pur dibattuto quasi *ad nauseam* nella letteratura dell'ultimo secolo, continua ad essere oggetto di discussione – il che è bene – ma anche di equivoci. Il che, secondo il nostro debol parere, non è bene.

I principali punti di contrasto si riassumono come segue:

a) "un concetto «realistico» di specie incontra insolubili difficoltà sia logiche che empiriche": di qui, la specie esiste come nomen, non come res.

b) "non vi è motivo di presumere che l'evoluzione ... avvenga per successive dicotomie".

¹ Benché l'Autore del saggio in questione usi, anche nel titolo, il termine "sistematica", chi scrive in realtà discute in questa sede, e ha discusso in lavori precedenti, anche citati dallo stesso Simonetta (Zunino, 1998; Zunino & Palestrini, 1991a; Zunino & Zullini, 1995; cfr. inoltre Zunino, 1999; Zunino, 2000; Zunino & Colomba, 1998; Zunino & Palestrini, 1991b) di "tassonomia", intesa con G. G. Simpson (1961; vedi anche Arrigoni, 1988; Minelli, 1993) come il corpus teorico e metodologico su cui si fonda la sistematica biologica.

Qualche appunto teorico

Per quanto concerne il primo punto, al di là dell'atteggiamento di quanti (cfr. Boncinelli, 2000) liquidano la questione con espressioni come "Qualcuno si è perfino posta la domanda, la più oziosa del mondo, se le specie esistono in natura o solo nella nostra mente", è palese che il problema della realtà e della natura – o del livello gerarchico di organizzazione – della specie e del campo di applicabilità del o dei nostri concetti di specie² condiziona l'intera Weltanschauung di ogni biologo non drasticamente riduzionista.

Non è inopportuno rilevare, come notazione previa, che il Simonetta (cit., p. 56) afferma anzitutto che "... la definizione di Hennig «I limiti della specie, trascurando il fattore temporale, sono rappresentati da due processi di biforcazione o di divisione della specie ...»". A parte il fatto che indicare un qualche tipo di limiti, iniziali e terminali, per un'entità a cui si riconosce una dimensione storica non significa definirla, è noto che Hennig³ adottava una concezione di specie che, pur introducendo elementi originali, si rifaceva largamente alle idee dell'evoluzionismo contemporaneo:

"La especie puede definirse, entonces, como un complejo de comunidades reproductivas representadas cada una en un espacio determinado o, si llamamos vicariancia a esa mutua representación en el espacio, podemos hablar también de un complejo de comunidades reproductivas vicariantes. El término espacio ... [deve essere inteso a significare]... espacio vital multidimensional".

Vale sottolineare a questo punto che né il concetto di specie come entità individuale (Ghiselin, 1974; id., 1987a, b), né quello dichiaratamente cladista di Wiley (1978; cfr. anche Wiley, 1981) ("Una specie in evoluzione è un unico lignaggio di popolazioni in relazione ancestrale – discendente, che mantiene la propria identità rispetto ad altri lignaggi così definiti, e che ha tendenze evolutive e destino storico proprie specifici"), e neppure quello non relazionale di Paterson ("Possiamo considerare la specie la più estesa popolazione di organismi biparentali che condividono un sistema comune di fecondazione": Paterson, 1985; cfr. anche Paterson, 1981; Lambert & Paterson, 1984; Eldredge, 1992), contraddicono tale definizione. Il punto

² Per qualche sintesi recente sul tema, cfr. anche AA. VV., 1999; Continenza, 1996; De Haro, 1999; Minelli, 1993; Scannerini, 1999.

³ Come nel saggio precedente, e per gli stessi motivi, l'opera maggiore di Hennig viene qui citata nella versione spagnola pubblicata in Argentina a cura di O. Reig.

di conflitto interno a questo insieme di concezioni, se mai, è la mancanza di un'esplicita "saldatura" fra gli aspetti diacronici e quelli sincronici della specie, "saldatura" che peraltro è operata da Zunino & Palestrini (1991) e da Papavero e Llorente – Bousquets (1992), e che si riassume nell'enunciato "la specie è la massima sequenza unitaria di eidoforonti legati da relazioni tocogenetiche esclusive", intendendo come eidoforonte ciascuna tappa dell'evoluzione anagenetica della specie stessa⁴. In altre parole, almeno in una dimensione sincronica la specie è ritenuta comportarsi come una "comunità riproduttiva indipendente", i cui elementi costitutivi sono strettamente interdipendenti in quanto interfertili, ancorché più o meno direttamente.

E' difficile considerare tutto ciò una petitio principii, quando ci si limiti a discutere di organismi a riproduzione biparentale – non perché degli altri "è meglio non parlare", ma più semplicemente perché la proprietà di essere organizzati in specie, almeno nel significato che abbiamo dato a tale termine, è un attributo dei soli organismi a riproduzione anfigonica. E' forse lecito sostenere che tale significato sia "restrittivo" – allo stato attuale, peraltro, nessuna più ampia generalizzazione sembra essere soddisfacente, neppure quelle che fanno appello all'unicità genealogica, in quanto non possono necessariamente includere le genealogie reticolari, né se ne possono rilevare limiti iniziali e terminali non convenzionali – ma non è certamente più "arbitrario sotto il profilo biologico" dell'affermare che l'organizzazione eusociale è un attributo delle Termiti e non degli Uccelli rapaci, o che la capacità di astrazione è un attributo dello psichismo umano e non di quello delle chiocciole. Quanto agli argomenti portati dal Simonetta per corroborare la sua affermazione che la concezione di specie qui adottata comunque "non regge", quali quelli relativi ai Metazoi partenogenetici, al fenomeno del Rassenkreis e a quello dell'introgressione per ibridazione, ritengo quasi superfluo ricordare che:

a) La riproduzione partenogenetica è *comunque* una condizione secondaria, storicamente derivata dall'anfigonia, e il fatto che gli organismi partenogenetici "si evolvano, e per quanto se ne sa, sostanzialmente con i

⁴ Un concetto non dissimile, almeno per quanto riguarda "a cross section of a phyletic lineage", è stato proposto da Szalay & Bock (1991) - formazione politopica delle idee! – e criticato da Simonetta (1992), con argomentazioni in linea con quelle che stiamo discutendo.

medesimi meccanismi noti per i Metazoi a riproduzione biparentale", se riferito ad un puro processo anagenetico è quasi ovvio, se riferito ad un processo filogenetico è tutto da dimostrare.

- b) È abbastanza curioso che uno studioso attento come il Simonetta utilizzi il fenomeno del *Rassenkreis* come argomento contro la realtà della specie, quando già nel lontano 1969, in un libro famoso, Ernst Mayr che notoriamente non è un cladista lo aveva brillantemente discusso nel quadro del concetto di specie politipica e di panmissia indiretta. D'altra parte, è vero che un maschietto di Chihuahueño grosso come un pugno e una femmina di San Bernardo da ottanta chili non hanno molte chances di realizzare incontri erotici, e meno ancora se la distribuzione dei sessi è opposta, ma basta conoscere anche superficialmente i branchi di orrendi botoli randagi che popolano le vie di Palermo per rendersi conto che quando la compagnia è mista e senza malizia tutto è possibile con un po' di buona volontà e disponendo del tempo di qualche generazione.
- c) Per quanto concerne le "«specie» formatesi per introgressione da ibridazione" non essendo la speciazione - se non in casi poco frequenti (cfr. la speciazione per "rivoluzione cromosomica" di Mayr) – un fenomeno rapido, sembra abbastanza ovvio ritenere che l'ibridazione possa avvenire durante quelle fasi del processo di divergenza, in cui l'incompatibilità riproduttiva fra gli elementi implicati non è ancora totale. Secondo Ax (1984; ediz. inglese, 1987) "A new hybrid species arises from portions of two parental species. ... Crosses between individuals of sympatric populations of species A and B are here supposed to produce viable hybrids which in turn produce fertile offsprings. The hybrid populations acquire evolutionary novelties during the speciation process or afterwards and become a new evolutionary unity as species C". Al di là di ulteriori considerazioni – alcune delle quali vengono sviluppate più oltre – sembra difficile ritenere che, stanti le premesse, un tale ordine di fenomeni infici la concezione di specie a cui ci stiamo riferendo, allo stesso modo in cui non la inficia il fatto che popolazioni conspecifiche allopatriche, nelle fasi più precoci del processo di divergenza, possano fondersi del tutto tra loro all'eventuale ripristinarsi della simpatria.

In sintesi, quindi, pur con le limitazioni che lo stato attuale della biologia teorica impone, sostenere che la specie è una *classe* di organismi individuali, e non un'entità che esiste indipendentemente dai nostri processi cognitivi (cfr. Ghiselin, 1987b), e perciò è *nomen* e non *res*, appare più difficile che sostenere il contrario. Quanto poi a "*un altro argomento logico per*

liquidare la «specie» come entità reale ... che ... un buon sistematico non ha eccessive difficoltà a riconoscere le «buone specie» sincroniche ... [ma] la situazione è ben diversa quando i campioni siano abbondanti e distribuiti lungo un arco di tempo consistente", e all'asserzione che "posto che la specie sia un pool genico chiuso sincronicamente e aperto in senso diacronico ... i limiti di tale pool ... non sono generalmente noti, le specie non possono essere riconosciute", è appena il caso di sottolineare che nel quadro di un approccio teorico, il problema centrale è l'esistenza reale o meno della specie, indipendentemente dalla nostra abilità di riconoscere le singole specie (o i singoli eidoforonti).

La seconda *vexata quaestio* che affronta il Simonetta, e che costituisce il motivo principale dell'analisi critica a cui ci stiamo riferendo, è quella della dicotomia. Scrive il Nostro (1999), come premessa al suo argomentare contro la dicotomia, che "l'essenza dei processi evolutivi⁵ ... [può ricondursi] ad una ... variazione di frequenze geniche ... I meccanismi che determinano tale variazione sono ... assai complessi, dato che il gioco della selezione adattativa può essere condizionato da una miriade di fattori ..." (corsivo mio). Al di là di ogni altra considerazione, la moltiplicazione delle specie, di insorgenza di entità altere che possiamo indicare come specie nel senso che abbiamo appena discusso, non è un processo che implichi necessariamente connotazioni di tipo adattativo, ma soltanto l'instaurarsi ed il mantenersi di uno stato di incomunicabilità fra complessi popolazionali, i cui diretti ed esclusivi ancestrali, eidoforonti o frazioni di eidoforonti, nello stato che immediatamente precede quello iniziale del processo erano parte di un' entità unica. E tale incomunicabilità, come più volte argomentato da Paterson (cit.; cfr. anche Eldredge, 1992) e dagli altri sostenitori del concetto non relazionale di specie, può evolversi semplicemente come sottoprodotto dell'evoluzione indipendente del complesso dei segnali di riconoscimento sessuale, per motivi stocastici simili a quelli noti per

⁵ Simonetta puntualizza di usare «deliberatamente il termine evoluzione piuttosto che quello usuale di speciazione perché ... [questo] implica una circolarità: presume infatti che le "specie" si *evolvano* e si *suddividano*, ciò che non si può considerare dimostrato ...» (corsivi miei). L'assenza di relazioni di necessità imprescindibile fra l'*evoluzione* anagenetica e la *suddivisione* delle specie è già stata più volte oggetto di discussione, anche da parte di chi scrive, e viene ulteriormente ripresa in questa sede (cfr. più oltre); in tale ottica, l'uso che il Simonetta fa del termine *evolversi* risulta alquanto ambiguo e può ingenerare confusione.

il fenomeno della deriva genetica, come è ben conosciuto, per esempio, dagli studiosi delle entomofaune cacuminali.

Quanto alla struttura macroscopica del processo di moltiplicazione delle specie, sostiene il Simonetta che "l'affermazione ... che è estremamente improbabile che due eventi evolutivi [di separazione e formazione di entità altere, n. d. a.] possano essere contemporanei in uno stesso sistema di partenza, sarebbe vera se avessimo a che fare con eventi istantanei", e argomenta che invece, in presenza di fenomeni più o meno ampiamente diluiti nel tempo, e che si sviluppano con velocità variabile e diversamente distribuita nell'ambito del sistema stesso, "il differenziamento contemporaneo di singole popolazioni all'interno di una metapopolazione che noi consideriamo come un'unica specie ... dotata di un pool genico di partenza omogeneo ... è estremamente probabile". Anzitutto, ritengo non inutile sottolineare che nessuno, e meno chi scrive, sostiene l'omogeneità, almeno nel senso corrente, sincronico del termine, del pool genico di una specie in condizioni naturali, ma se mai la sua *unitarietà*, indipendentemente dal suo livello di diversità interna (biodiversità sub- α). Credo che non sia poi così necessario ricorrere a modelli di simulazione per poter affermare che se quella che con tanta pervicacia chi scrive continua, convinto, a chiamare specie fosse nella realtà distribuita in modo uniforme in uno spazio del tutto isotropo⁶ dal punto di vista fisiografico ed ecologico, ossia, se si trattasse di una specie monopopolazionale, in tal caso una sua frammentazione plurima causata da un unico evento – o da più eventi simultanei ma discordi nello spazio – non sarebbe così improbabile. E' nozione comune, peraltro, che le specie sono caratterizzate da un certo grado di diversità sub-α. Ouesta, è palese, varia qualitativamente e quantitativamente attraverso il tempo, ma è altrettanto palese che si distribuisce in modo ineguale anche nello spazio, quand'anche prendessimo in considerazione, ed è ciò che ci interessa qui, una sola sezione temporale della specie stessa (eidoforonte) e del suo areale (nemoforonte: Zunino, 1999; 2000). In altri termini, da qualunque angolazione la si osservi, la specie è un'entità la cui caratteristica più evidente è la complessità⁷. Su tali premesse, è estremamente arduo

⁶ Per un'ampia discussione dei diversi aspetti dell'anisotropia dell'ambiente, in rapporto alla distribuzione delle specie, cfr. Rapoport, 1975.

⁷ Sulla complessità come "quantità multidimensionale", che implica aspetti di consistenza numerica, relazioni mutue e organizzazione gerarchica delle sottounità coinvolte, cfr. Rizzotti, 1999.

sostenere che la speciazione politomica è un evento "non solo chiaramente possibile, ma estremamente probabile", in quanto implicherebbe il frazionamento simultaneo (non è sinonimo di istantaneo!) di un complesso popolazionale in più di due sottounità di consistenza numerica equivalente e dotate ciascuna di pool genici distinti fra loro in egual misura, sottoposti in seguito a tassi di natalità e mortalità equivalenti.

Se poi consideriamo le specie come sistemi complessi, nel senso che i fisici attribuiscono a tale espressione, e i fattori che ne promuovono la frammentazione come "attrattori" (cfr. Nicolis, 1991; per una discussione di maggior ampiezza, cfr. Damiani & Della Franca, 1997, da cui le citazioni che seguono), non è difficile applicare anche a questo livello di organizzazione della vita l'idea che, almeno al di là di certe condizioni soglia, "a biological system is very sensitive to small perturbations" e che "the very non – linear world of chaotic dynamics and fractal geometries" costituisce un potente strumento di interpretazione anche della speciazione in termini di processi binari, nel quadro di una delle poche generalizzazioni oggi affidabili nel vasto panorama delle cosiddette leggi – o regolarità, con un pizzico di modestia in più – che si riscontrano nel mondo naturale.

...e una piccola digressione biogeografica

Uno dei principi fondamentali e più largamente condivisi della biogeografia storica è che fra l'evoluzione della vita e quella del supporto fisico su cui essa avviene, la superficie della Terra, intercorrono relazioni che nell'enorme maggioranza dei casi non sono casuali - ai massimi livelli, è l'idea che ha fatto sì che Léon Croizat (1962) scrivesse che "flesh and rocks evolve together", che Jim Lovelock (1979) elaborasse l'ipotesi di Gaia, e che Martino Rizzotti (1991) definisse la materia vivente "una strana roccia". Su tale base, potremmo immaginare una serie di exempla ficta in cui, date certe condizioni iniziali e certi processi evolutivi del sistema area – occupante, si sviluppa una speciazione politomica. Ci limiteremo ad un unico esempio, riferito ad un sistema di isole situato in un mare sottoposto a variazioni di livello. Nella fig. 1 le aree A ... G costituiscono un arcipelago, e le rispettive specie endemiche occupanti (a ... g) rappresentano un gruppo monofiletico. Tenendo conto di quanto abbiamo discusso sinora, affinché le relazioni filetiche fra le specie in questione siano quelle schematizzate

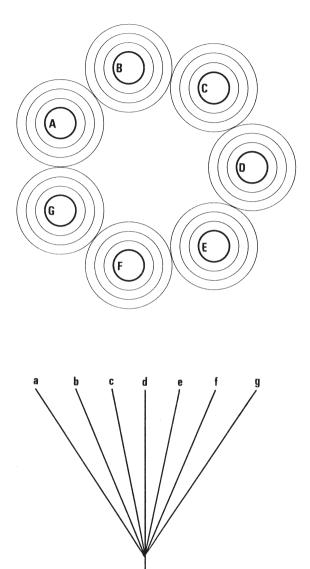


Fig. 1. Sistema ipotetico di isole (A ... G) equidimensionali ed equidistanti prodotte dall'innalzamento del livello del mare a partire da un'unica isola; i cerchi concentrici rappresentano curve batimetriche (vedi testo). Stanti le condizioni poste, le relazioni fra gli occupanti (a ... g) corrispondono agli esiti della una frammentazione simultanea ed equitativa di uno stock ancestrale omogeneo, da cui il processo di speciazione politomico raffigurato nel cladogramma.

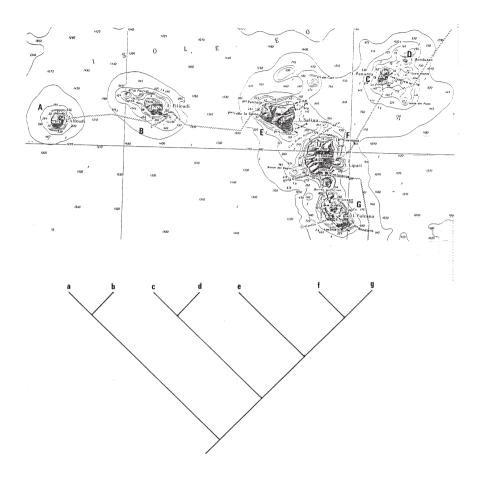


Fig. 2. L'arcipelago delle Eolie (in alto; l'isola di Stromboli non è presente per motivi grafici) e la sequenza della sua ipotetica origine per frammentazione causata da innalzamento del livello marino, come nel caso precedente. Tale sequenza, e quindi quella della frammentazione di un ipotetico occupante iniziale unitario, è palesemente binaria quand'anche si tenesse conto delle sole curve batimetriche (vedi testo).

nel diagramma (fig. 1, in basso), è necessario che:

a) Nella fase iniziale l'attuale arcipelago costituisse un'unica isola, su cui si ergevano sette montagne uguali, equidistanti e separate da avvallamenti di eguale profondità (nella figura, le curve concentriche attorno a ciascuna isola/montagna).

b) Sempre nella fase iniziale, l'isola in questione fosse occupata in modo omogeneo (ancorché non necessariamente totale: le più alte quote potevano essere del tutto prive della specie in questione) da una specie monopopolazionale.

In tali condizioni il graduale innalzamento del livello del mare porterebbe simultaneamente ad una condizione di allopatria sette stock popolazionali equivalenti, che nel prosieguo evolverebbero in altrettante specie, secondo una schema multiplo (fig. 1 in basso). L'omogeneità quantitativa e qualitativa del popolamento iniziale e la simmetria del substrato permettono di escludere – almeno in termini probabilistici – velocità di divergenza differenziali fra i diversi stock popolazionali in via di separazione.

Nella fig. 2 (in alto) è rappresentato l'arcipelago delle Eolie (con l'esclusione di Stromboli per motivi grafici). Anche azzerando ogni altro fattore, l'esame delle curve batimetriche dimostra come un ipotetico processo di separazione allopatrica per innalzamento del livello marino non può essere avvenuto che secondo la sequenza dello schema (fig. 2 in basso). Che è una sequenza dicotomica, non fosse altro che perché nessuno dei bracci di mare che si interpongono fra isola e isola ha uguale profondità. Ritengo del tutto superfluo discutere in termini probabilistici quale delle due sequenze è più verosimile.

Ringraziamenti

Sono sinceramente grato ad Alberto Simonetta per avermi stimolato a riflettere ancora una volta – e non sarà l'ultima – su uno dei problemi della biologia che non cessano di affascinarmi, e a Marcello Barbieri per avermi affettuosamente costretto a mettere nero su bianco. Egualmente, ringrazio Giuseppe Damiani che mi ha illuminato su questioni nel cui ambito mi muovo con grande impaccio: spero di coinvolgerlo più a fondo in un ulteriore *brain storming*.

BIBLIOGRAFIA

AA. VV. (1999) – voci collegate a SPECIE. *Apud* Scannerini S. (Ed.), Strutture della vita. 2 voll. Jaca Book, Milano.

Arrigoni P. V. (1988) – Il concetto di specie e la crisi della tassonomia. *Apud* Omodeo P. et al. (Ed.), *Il problema biologico della specie*. Collana UZI – Problemi di biologia e di storia della natura, 1: 131 – 143. Mucchi, Modena. Ax P. (1984) – *Das phylogenetische System (Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese*). G. Fischer Verl., Stuttgart / Akad Wiss. U. Literatur. Ed. ingl.: 1987. *The Phylogenetish System. The Systematization of Organisns on the Basis of their Phylogenesis*. J. Wiley & Sons, N. York.

Boncinelli E. (2000) - *Le forme della vita. L'evoluzione e l'origine dell'uomo.* Einaudi.

Continenza B. (1996) – La specie: definire l'indefinibile? *Apud* Continenza B. & E. Gagliasso, *Giochi aperti in biologia. Una riflessione critica su adattamento, struttura, specie*: 93 – 191. Franco Angeli, Milano.

Croizat L. (1962) – Space, Time, Form: the biological synthesis. Caracas.

Damiani G. & P. Dalla Franca (1997) – Morphé and Evolution. *Rivista di Biologia / Biology Forum*, 90: 227 – 266.

De Haro J. J. (1999) - ¿Qué es una especie? *Apud* Melic A. et al. (Ed.), *Evolución y filogenia de Arthropoda*: 105 – 112. Bol. SEA, 26 (Vol. Monogr.). SEA, Zaragoza.

Eldredge N. (1992) – Where the Twain Meet: Causal Intersections Between the Genealogical and Ecological Realms. *Apud* Eldredge N. (Ed.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*: 1- 14. Columbia Univ. Press, New York.

Ghiselin M. (1974) – A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.*, 23: 536 – 554.

Ghiselin M. (1987a) - Species concepts, individuality and objectivity. *Biol. and Philos.*, 2: 127 – 143.

Ghiselin M. (1987b) – Classification as an Evolutionary Problem. *Apud* Costall A. & A. Still (Ed.), *Cognitive Psychology in Question*: 71 – 86.

Hennig W. (1968) – *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.

Lambert D. M. & H. E. H. Paterson (1984) – On 'bridging the gap' between race and species: the isolation concept and an alternative. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 107: 501 – 514.

Lovelock J. E. (1979) – *Gaia: a new look at life on Earth.* Oxford Univ. Press, Oxford.

Mayr E. (1969) – *Principles of Systematic Zoology*. McGraw – Hill, New York.

Minelli A. (1993) – *Biological Systematics. The state of the art.* Chapman & Hall, London.

Nicolis G. (1991) – Non linear dynamics, self – organization and biological complexity. *Apud*

Papavero N. & J. Llorente – Bousquets (1992) – Un nuevo concepto en biología comparada: el "eidoforonte". *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM*, México, 5: 21 – 29.

Paterson H. E. H. (1981) – The continuing search for the unknown and unknowable: A critique of contemporary ideas on speciation. *S. Afr. J. Sci.*, 77: 113 – 119.

Paterson H. E. H. (1985) – The recognition concept of species. *Apud* Vrba E. S. (Ed.), *Species and Speciation*: 21 – 29. Transvaal Mus. Monogr., 4. Pretoria.

Rapoport E. H. (1975) – Areografía. Estrategias geográficas de las especies. F. C. E., México.

Rizzotti M. (1991) – Materia e vita. Big bang, origine ed evoluzione del vivente. U.T.E.T., Torino.

Rizzotti M. (1999) – Sulla definizione di complessità. *Systema naturae* – *Annali di Biologia Teorica*, 2: 281 – 298.

Scannerini S. (1999) – *SPECIE . Apud* Scannerini S. (Ed.), Strutture della vita, I: 124 - 125. 2 voll. Jaca Book, Milano.

Simonetta A. M. (1992) – Problems of systematics: Part 1. A critical evaluation of the «species problem» and its significance in evolutionary biology. *Boll. Zool.*, 59: 447 – 463.

Simonetta A. M. (1994) – *Breve storia della biologia dalle origini all'inizio del XX secolo*. U.Z.I., Camerino.

Simonetta A. M. (1999) – Una critica del pensiero dicotomico in sistematica. Systema naturae – Annali di Biologia Teorica, 2: 55 – 64.

Simpson G. G. (1961) – *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.

Solbrig O. T. & G. Nicolis (Edd.), *Perspectives on biological complexity*: 7 – 49. IUBS, Paris.

Szalay F. S. & W. J. Bock (1991) – Evolutionary theory and systematics: relationships between process and pattern. *Z. Syst. Evol. Forsch.*, 29: 1 – 39.

Wiley E. O. (1978) – The evolutionary species reconsidered. *Syst. Zool.*, 25: 17 - 26

Wiley E. O. (1981) – *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* J. Wiley & Sons, New York.

Zunino M. (1998) – Il pensiero dicotomico nella tassonomia contemporanea. *Systema naturae – Annali di Biologia Teorica*, 1: 195 – 212.

Zunino M. (1999) – A new concept of theoretical biogeography: the "nemophoront". *Apud* Sotbi K. & J. S. Yadav (Ed.), *Some aspects of the Insight of Insect Biology*: 109 – 113. Punjab Univ. Press.

Zunino M. (2000) – El concepto de área de distribución: algunas reflexiones teóricas. *Apud* Martín Piera et al. (Ed.), *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PIBES* – 2000. Monogr. Tercer Milénio, 1. SEA, Zaragoza (in stampa).

Zunino M. & M. S. Colomba (1997) – Ordinando la natura. Elementi di storia del pensiero sistematico in biologia. Medical Books, Palermo.

Zunino M. & C. Palestrini (1991a) – El concepto de especie y la biogeografía. *An. Biol., 17 (Biol. Anim, 6)*, Murcia: 85 – 88.

Zunino M. & C. Palestrini (1991b) – I taxa parafiletici e la biogeografia: alcune riflessioni critiche. *Atti Acc. Sci. Torino*, 125 (3-4): 35 – 54.

Zunino M. & A. Zullini (1995) – Biogeografia. La dimensione spaziale dell'evoluzione. CEA, Milano.